



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DE LA TIERRA
CENTRO DE GEOCIENCIAS

**BIOESTRATIGRAFÍA DE LOS ROEDORES FÓSILES (CRICETIDAE
Y GEOMYIDAE) DEL CENOZOICO TARDÍO DE SAN MIGUEL DE
ALLENDE, GUANAJUATO Y TECOLOTLÁN, JALISCO, MÉXICO.**

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS DE LA TIERRA

PRESENTA:
ADOLFO PACHECO CASTRO

TUTOR
DR. OSCAR CARRANZA Y CASTAÑEDA
CENTRO DE GEOCIENCIAS, UNAM

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR
DR. ROBERTO STANLEY MOLINA GARZA (CENTRO DE GEOCIENCIAS, UNAM)
DR. OSCAR CARRANZA Y CASTAÑEDA (CENTRO DE GEOCIENCIAS, UNAM)
DR. JUAN MANUEL MALDA BARRERA (POSGRADO EN CIENCIAS DE LA TIERRA)
DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES (POSGRADO EN CIENCIAS DE LA TIERRA)
DR. EDUARDO JIMÉNEZ HIDALGO (POSGRADO EN CIENCIAS DE LA TIERRA)

QUERÉTARO, DICIEMBRE, 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

Qué emocionante es encontrarse de repente entre los caminos, las laderas y los arroyos de nuestro México, lleno de sedimentos, de recuerdos y de agradecimiento. Respirando el aire cálido y observando el reflejo de la luz del sol sobre las arcillas blancas, entendiendo que uno puede estar aislado pero que nunca se ha estado solo. Entendiendo que esos fósiles aflorando ante nuestros ojos, guardianes de secretos de otros tiempos, están ávidos de contarle todo.

Gracias Dr. Carranza por ser un maestro, por enseñar que la paleontología se desentierra en el campo, que somos nosotros los que debemos de ir a los fósiles, que es el trabajo diario y los días difíciles, con hambre o con sed lo que forja el carácter. Gracias por siempre llegar caminando hasta la colina más alta, por transmutar las camisas de marca en jackets de yeso. Gracias por compartir sus años de trabajo.

Gracias Biol. Ilda Troncoso por ser una maestra, por demostrar que la paleontología requiere paciencia, que son los detalles escondidos tras un ligero surco donde a menudo se esconden las respuestas.

Gracias Dr. Malda por ser un gurú, por entender como nadie a los jóvenes científicos, por su sencillez y su impresionante capacidad de comprenderlo todo, por las críticas que nos despiertan cuando vamos durmiendo, por ser el primero de los biólogos puros.

Gracias Dr. Molina por siempre estar ahí, dispuesto a compartir su visión geológica del mundo, por nunca guardarse comentarios de apoyo y fósiles de braquiópodos, cnidarios, trilobites y amonites. Espero poder seguir aprendiéndole más.

Agradezco también al Dr. Joaquín Arroyo, por compartir su experiencia y dedicar tiempo valioso en la revisión de este documento. Gracias por su asesoramiento y sus valiosos consejos.

Gracias Dr. Jiménez Hidalgo por sus comentarios acertados en torno a este trabajo, por su apoyo incondicional y por reconocermelo dentro del mismo linaje.

Gracias a mis compañeros de CGEO, un grupo de geodas que saben brillar cuando los días son nublados, o cuando va amaneciendo, que siempre me demostraron una sonrisa, un pedazo de pastel, un abrazo, un baile, una bodeguita de en medio, un quinto patio. Gracias a la vieja guardia y a los nuevos, todos han sido importantes y de todos soy un poco: Estef, Gaby, Pily, Rebe, Maria, Feliz, Christopher, Padrino, Jobo, Chilo, Rora, Kurk, Erik, Diego, Neto, et al.

Gracias biólogos, porque a pesar de que todos somos diferentes, semillas traídas por el viento, las aves o la contingencia, hemos florecido en el mismo campo, y son nuestras raíces las que siempre estarán juntas, porque sabemos que todos somos el mismo bosque: Alejandro, Osvaldo, Christopher, Nica, Campaña, Andrés, Fidel, Denise, Anaid, Xoo, Xime, Faby et al. Gracias Gaby, por esos bailes regulares entre los encinos, por ser un oleaje calmo entre la tormenta.

Gracias a mis maestros, los biólogos y los geólogos, que lo han dado todo, y que es gracias a su entusiasmo que yo sigo aquí, siguiendo sus pasos: Dr. Malda, Dr. Molina, Dr. Aranda, Dr. Iriondo, Dr. Luca, Dr. Fucugauchi.

Gracias a mi familia, por la genética que los vuelve los más incondicionables, los primeros y los últimos, los que siempre estarán ahí, orgullosos de verme cuando despierto en los niños más pequeños la curiosidad por los fósiles, por aceptar esta vida loca, por su amor del bueno. Gracias Abue, Ma, Pa, Maya, Pita, Mari. Gracias a ese par de niñas emocionadas siempre de verme y que en su lenguaje totalmente deficiente me definen totalmente y me otorgan el título más importante de todos, ser su tío abopho.

Agradezco también que la prospección y colecta de pequeños vertebrados en la cuenca de San Miguel de Allende y en el graben de Tecolotlán, Jalisco, así como el costo en la utilización de material y reactivos para la preparación y montaje de los fósiles en el catálogo del Laboratorio de Paleontología del Centro de Geociencias, se llevaron a cabo gracias al financiamiento del proyecto PAPIIT: IN106311 DGAPA, por lo que se agradece al titular del mismo, Dr. Carranza y Castañeda, el apoyo económico obtenido.

Además, el trabajo de reconstrucción geológica y paleoambiental de las cuencas, y los costos en los análisis radiométricos que permitieron reconstruir las secuencias estratigráficas, fueron financiados por el proyecto CONACYT 129550 de quien es responsable el Dr. J. Aranda del Centro de Geociencias, UNAM, Campus Juriquilla.

¡GRACIAS UNAM!

I. RESUMEN

En las últimas décadas se ha entendido que la precisión en las unidades bioestratigráficas, modelos paleogeográficos y paleoecológicos utilizando faunas de vertebrados solo es posible mediante la descripción detallada de una sucesión faunística de roedores, los mamíferos más diversos. Es por ello que en este trabajo se describen faunas de roedores en nueve localidades fosilíferas del Henfiliano tardío (Hh3), Blancano temprano e Irvingtoniano, ubicadas en la cuenca de San Miguel de Allende (SMA), Estado de Guanajuato y en el graben de Tecolotlán, Jalisco, centro de México.

Los roedores fósiles descritos en este trabajo pertenecen a las subfamilias: Sigmodontinae, Neotominae y Geomyinae. Para ellas se describen los principales eventos de ocurrencia, extinción y migración a lo largo de los 4.8 Ma en las áreas estudiadas. Se reporta que durante el Henfiliano tardío (Hh3) de SMA y Tecolotlán, *Sigmodon ferrusquiae* y *Calomys winklerorum* son los grupos dominantes y se propone que *S. ferrusquiae* sea considerado un fósil índice del Hh3. También se describe por primera vez a *Geomys minor* para el Hh3 de México. Posteriormente, en el Blancano temprano, la fauna de roedores está definida por las especies autóctonas, *C. winklerorum* y *Neotoma sawrockensis* y la especie *S. minor*, la cual aparentemente migra desde las Grandes Planicies de Norteamérica hacia el Centro de México. La especie *N. magnodonta* también ha sido colectada en faunas del Blancano temprano y podría corresponder al primer registro de migración entre neotomas de su tipo, adaptadas totalmente a los ambientes semidesértico; aunque existe la posibilidad de que sea un fósil retrabajado. Todas las especies de roedores del Blancano se extinguen antes del Pleistoceno. Durante el Irvingtoniano no se observan sigmodontinos, solo neotominos como *cf. N. albigula*, y la tuza *Cratogeomys castanops* los cuales tienen una gran afinidad hacia ambientes de sabana.

El estudio bioestratigráfico y taxonómico de estas especies permite establecer las bases en la sucesión faunística de este orden durante las edades del Henfiliano tardío, Blancano temprano e Irvingtoniano del Centro de México. En un tiempo de gran actividad climática, biológica y geotectónica, ya que en el centro del país experimento un descenso en la temperatura, mientras se configuraba la Faja Volcánica Transmexicana y se suscitaba el Gran Intercambio de Biotas entre las Américas gracias a la formación del Puente terrestre Panameño.

Palabras clave: Cricetidae, Neotominae, Geomyidae, México, Henfiliano tardío, Blancano temprano e Irvingtoniano.

ABSTRACT

In the last decades, paleontologists of terrestrial mammals have understood that the diversity of rodent fossils allows describing with high precision the biostratigraphy, palaeogeography and palaeoecology of fauna of mammals during Late Cenozoic. For this reason, in the present work is described fauna of rodents in ten fossil localities from Late Hemphillian (Hh3), Early Blancan and Irvingtonian, located in the graben of San Miguel de Allende (SMA), Guanajuato and the graben of Tecolotlán, Jalisco, central Mexico.

The fossil rodents described belong to subfamilies Sigmodontinae, Neotominae and Geomyidae. For these families, biostratigraphy-work details speciations, extinctions and migrations throughout 4.8 Ma in the area studied. In this period of time is reported that *Sigmodon ferrusquiai* and *Calomys winklerorum* are dominant species during Late Hemphillian (Hh3) from SMA and Tecolotlán, also is proposed that *S. Ferrusquiai* is index specie from Hh3. For first time is described *Geomys minor* to Hh3 of Mexico. In Early Blancan, rodent fauna is defined because arrival of *S. minor* and autoctonus species: *C. winklerorum* and *N. sawrokensis*. Also *Neotoma magnodonta* has been collected in faunas from Early Blancan, and it could be the biggest migrant rodent in his type, although there is a possibility that the material is reworked. All the species from Blancan become extinct before the Pleistocene. During Irvingtonian is not observed sigmodontines, only neotomines like *cf. N. albigula* and gopher *Cratogeomys castanops* with a great affinity for savanna environments.

The biostratigraphy and taxonomic study of these species allows establishing bases in the faunal succession of this order during Late Hemphillian, Early Blancan and Irvingtonian. This corresponds with a high biological and geotectonic activity, due the conformation of the Transmexican Volcanic Belt, at the time the Great American Interchange was generated.

Keywords: Cricetidae, Neotominae, Geomyidae, Mexico, Late Hemphillian, Early Blancan and Irvingtonian.

ÍNDICE

<i>I. RESUMEN</i>	4
<i>II. INTRODUCCIÓN</i>	11
<i>III. ANTECEDENTES</i>	13
3.1 Generalidades del Orden Rodentia	14
3.1.1 La biología de los roedores: importancia ecológica.....	14
3.1.2 Caracteres diagnósticos de Rodentia.....	15
3.1.3 La hipsodoncia en los molares.....	16
3.2 Las Edades de Mamíferos Terrestres de Norteamérica del Cenozoico tardío.....	17
3.2.1 El Henfiliano.....	18
3.2.2 El Blancano	21
3.2.3 El Irvingtoniano.....	24
3.3 Registro de los roedores fósiles en el Cenozoico de México.....	25
3.3.1 Roedores en el Eoceno de México.....	25
3.3.2 Roedores del Mioceno en México	25
3.3.3 Roedores del Plioceno: el límite Henfiliano-Blancano	26
3.3.4 Fauna de Yepómera, Estado de Chihuahua.....	27
3.3.5 Fauna de Rancho El Ocote (Estado de Guanajuato)	28
3.3.6 Faunas de Roedores en el Pleistoceno de México.....	29
<i>IV. ÁREA DE ESTUDIO</i>	31
4.1 El graben de Tecolotlán, Estado de Jalisco, México	33
4.1.1 Estratigrafía de JAL-TECO 8 “Santa María” y JAL-TECO 26 “Kowallis”	36
4.2 La cuenca de San Miguel de Allende, Estado de Guanajuato, México.....	38
4.2.1 Localidad GTO 12 “La Pantera”	39
4.2.1.1 Estratigrafía GTO 12 “La Pantera”	40
4.2.2 Área de Coecillos: Localidades GTO 75 “Arroyo Emilio”, GTO 78 “Arroyo Glyptodon” y GTO 81 “La Perdida”	42
4.2.2.1 Estratigrafía de la localidad GTO 75 “Arroyo de Emilio”	44
4.2.2.2 Edad de la localidad GTO 75 “Arroyo de Emilio”	44
4.2.2.3 Estratigrafía y edad de la localidad GTO 81 “La Perdida”	44
4.2.2.4 Estratigrafía y edad de la Localidad GTO 78 “Arroyo Glyptodon”	45
4.2.3 Área de Rancho Viejo: localidades GTO 6 “Arrastracaballos” y GTO 7 “El canal”	46

4.2.3.1	Estratigrafía de la Localidad GTO 6 “Arrastracaballos”	47
4.2.3.2	Edad de la localidad GTO 6 “Arrastracaballos”	48
4.2.3.3	Estratigrafía y edad de la Localidad GTO 7 “El Canal”	49
4.2.4	Localidad GTO 19 “Pecos”	50
V.	MATERIAL Y MÉTODOS	51
4.1	Prospección y colecta del material fósil	52
4.1.1	Trabajo de gabinete	53
4.2	Terminología de Cricetidae.....	53
4.2.1	Terminología para el género <i>Neotoma</i>	55
4.3	Medidas en caracteres diagnósticos de cricétidos.....	55
4.3.1	Medidas <i>Geomyidae</i>	56
4.4	Grados de hipsodoncia en molares.....	57
4.4.1	Niveles de desgaste en los molares de roedores	58
4.5	Estimación de tamaño corporal en cricétidos	59
4.6	Abreviaturas.....	60
V.	SUBFAMILIA SIGMODONTINAE	61
5.1	Paleontología sistemática de <i>Sigmodon</i>	62
5.1.1	Sinonimia: <i>Prosigmodon</i> Jacobs y Lindsay, 1981.....	62
5.1.2	Especies incluidas en este trabajo: <i>Sigmodon ferrusquiae</i> y <i>Sigmodon minor</i>	62
5.1.3	Diagnosís del género <i>Sigmodon</i>	62
5.1.5	Discusión taxonómica del género <i>Sigmodon</i> : comentarios sobre <i>Prosigmodon</i>	65
5.1.6	Problemas en la identificación de especies de sigmodontinos primitivos.....	67
5.2	Paleontología sistemática de <i>Sigmodon ferrusquiae</i>	71
5.2.1	Material referido	71
5.2.2	Diagnosís	72
5.2.3	Distribución y Edad	73
5.2.4	Descripción del material fósil	74
5.2.5	Discusión sobre el alcance bioestratigráfico de <i>Sigmodon</i> en México: la importancia de <i>S. ferrusquiae</i>	79
5.3	Paleontología sistemática de <i>Sigmodon minor</i>	82
5.3.1	Material referido	82
5.3.2	Diagnosís	84

5.3.3	Distribución y Edad	85
5.3.4	Descripción del material fósil	86
5.3.5	Discusión taxonómica de <i>Sigmodon minor</i>	94
5.3.6	Discusión sobre las inferencias paleoambientales mediante molares de <i>Sigmodon minor</i>	94
5.3.7	Importancia paleobiogeográfica del número de raíces en <i>Sigmodon minor</i>	97
5.3.8	Evolución en el número de raíces en <i>Sigmodon</i> : su utilidad bioestratigráfica.....	98
5.3.9	Un caso de variación en la proporción molariforme de <i>Sigmodon minor</i>	100
5.4	Paleontología sistemática de cf. <i>Calomys winklerorum</i>	105
5.4.1	Material referido	105
5.4.2	Distribución y Edad	105
5.4.3	Diagnosís	106
5.4.4	Descripción de los molares.....	106
5.4.6	Discusión del género <i>Calomys</i> : comentarios sobre la radiación en Sudamérica	109
5.4.5	Medidas.....	110
VI. SUBFAMILIA NEOTOMINAE.....		111
6.1	Paleontología sistemática de cf. <i>Neotoma albigula</i>	112
6.1.1	Material referido	112
6.1.2	Diagnosís	112
6.1.3	Distribución y Edad	115
6.1.4	Discusión taxonómica de cf. <i>Neotoma albigula</i>	116
6.1.5	Inferencias paleoecológicas de <i>Neotoma albigula</i>	119
6.1.6	Comentarios sobre el origen de <i>N. albigula</i> y <i>N. micropus</i>	120
6.2	Paleontología sistemática de <i>Neotoma magnodonta</i>	122
6.2.1	Material referido	122
6.2.2	Distribución y edad	122
6.2.3	Diagnosís	123
6.2.4	Descripción	123
6.2.5	Discusión taxonómica de <i>Neotoma magnodonta</i>	126
6.2.6	Inferencias paleoecológicas de <i>Neotoma magnodonta</i>	128
6.3	Paleontología sistemática de <i>Neotoma sawrockensis</i>	130
6.3.1	Material referido	130

6.3.2	Distribución y Edad	130
6.3.3	Diagnosís	130
6.3.4	Descripción	131
6.3.5	Discusión de <i>Neotoma sawrockensis</i> en la cuenca de San Miguel de Allende.....	133
VII. TRIBU BAIOMINY (NEOTOMINAE).....		135
7.1	Paleontología sistemática de <i>Baiomys</i> sp.....	136
7.1.1	Material referido	136
7.1.3	Diagnosís del género <i>Baiomys</i>	136
7.1.4	Descripción	137
7.1.5	Discusión taxonómica de <i>Baiomys</i> sp.	140
7.1.6	Importancia paleoecológica del género <i>Baiomys</i>	143
VIII. SUBFAMILIA GEOMYINAE.....		145
8.1	Paleontología sistemática de <i>Geomys minor</i>	146
8.1.1	Material referido	146
8.1.2	Diagnosís del género <i>Geomys</i>	146
8.1.3	Diagnosís de <i>Geomys minor</i>	146
8.1.4	Distribución y edad	147
8.1.5	Descripción dientes superiores	147
8.1.6	Descripción premolares y molares inferiores.....	148
8.1.7	Discusión taxonómica	151
8.1.8	Discusión sobre los caracteres diagnósticos en <i>Geomys</i> y <i>Nerterogeomys</i>	152
8.2	Paleontología sistemática de <i>Cratogeomys castanops</i>	155
8.2.1	Material referido	155
8.2.2	Diagnosís	155
8.2.3	Distribución y Edad	156
8.2.4	Descripción dientes superiores	157
8.2.5	Descripción premolares y molares inferiores.....	157
8.2.6	Discusión taxonómica de <i>Cratogeomys castanops</i>	160
IX. DISCUSIÓN GENERAL		162
9.1	La paleontología de roedores fósiles en México	163
9.2	La fauna de roedores fósiles en el graben de Tecolotlán, Jalisco.....	165
9.3	Fauna de roedores fósiles en la cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato.....	167

<i>X. CONCLUSIONES</i>	179
<i>XI. LITERATURA CITADA</i>	183

II. INTRODUCCIÓN

Los roedores son los mamíferos más diversos en la actualidad, más del 50% de las especies que habitan en nuestro país corresponden a este grupo y su éxito evolutivo es consecuencia de los innumerables cambios biológicos y geológicos que sucedieron en Norteamérica durante los últimos 5 millones de años. Sin embargo, la historia de la diversidad y sucesión faunística de Rodentia en México recién comienza a ser estudiada.

La paleontología de mamíferos en Norteamérica se ha desarrollado asimétricamente, centrando su atención en los fósiles de megafauna (o animales de mediana y gran talla), utilizando a estos fósiles como índices bioestratigráficos y elementos activos en la interpretación paleoecológica de la fauna que vivió en el pasado.

Los modelos bioestratigráficos, tales como la división en las Edades de Mamíferos Terrestres de Norteamérica (NALMA), se han implementado con base en la especiación y la extinción de los taxa de megafauna. Hasta hace una terna de décadas, la colecta de pequeños vertebrados en Norteamérica ha resaltado la importancia de estos grupos en la delimitación precisa las unidades biocronológicas y sus subdivisiones (Wilson, 1980). Siendo un ejemplo claro de ello las subdivisiones en el Blancano, las cuales se fundamentan principalmente en roedores arvicolininos que han sido colectados en localidades de las Grandes Planicies de Norteamérica (Woodburne, 2006).

De la misma forma, nuestra interpretación sobre el Gran Intercambio de Biotas entre las Américas (GABI), el cual corresponde al evento biológico más importante durante los últimos siete millones de años en nuestro continente (Woodburne, 2010), ha sido explicado primordialmente mediante el registro fósil de megafauna, a pesar de que la mayor parte de las especies recientes de mamíferos en América del Sur corresponden a roedores de la familia Cricetidae, cuya ancestría puede rastrearse hasta nuestro país.

Hasta ahora la gran mayoría de los fósiles de pequeños vertebrados han sido colectados en las Grandes Planicies de Estados Unidos lo que tiene como resultado problemas en la utilidad y la precisión de las unidades biocronológicas NALMA en otras áreas en el continente, especialmente en el centro de México. Además se conoce poco el

rol ecológico y biogeográfico de estas especies pequeñas durante el GABI, mientras habitaban en nuestro país durante el Mioceno-Plioceno.

Es por ello que en el presente trabajo se describen fósiles de roedores colectados en nueve localidades fosilíferas en el centro de México, ubicadas en la cuenca de San Miguel de Allende, Estado de Guanajuato y en el graben de Tecolotlán, Estado de Jalisco, México. Los roedores pertenecen a las familias Cricétidae y Geomyidae, y han sido asignados a las faunas del Henfiliano tardío Hh3, Blancano temprano e Irvingtoniano del Cenozoico tardío. Todas las localidades donde se reportan estos pequeños mamíferos tienen establecida una secuencia bioestratigráfica con megafauna, y algunas de ellas tienen también fechamientos radiométricos. Por lo que el presente trabajo busca establecer la sucesión faunística de roedores en un ambiente biocronológico preciso para el centro de México.

Faunas de roedores fósiles de las edades aquí presentadas han sido descritas con anterioridad en Estados Unidos de América (EUA), principalmente en las áreas de Arizona, Nebraska, Kansas, Texas y Florida (Bell, 2000; Peláez-Campomanes y Martin, 2005; Woodburne, 2006). Por lo que en el presente trabajo se ha desarrollado una comparación bioestratigráfica con estas faunas, a fin de poder entender las rutas de migración y alcances bioestratigráficos de los roedores en un contexto continental.

Los resultados obtenidos en este trabajo demuestran que los modelos evolutivos, biocronológicos, paleogeográficos y paleoecológicos basados en roedores fósiles de Norteamérica no pueden ser aplicados del todo al contexto regional del centro de México. La evidencia fósil de roedores colectada en la cuenca de San Miguel de Allende y el Graben de Tecolotlán Jalisco, son de gran relevancia para el entendimiento de la evolución de Rodentia a través del Cenozoico tardío en nuestro país, además permite correlacionar las diferentes faunas de roedores descritas para Norteamérica, contrastando sus afinidades o diferencias morfológicas y bioestratigráficas a través del tiempo geológico, con lo cual es posible avanzar en la delimitación más precisa de las Edades de Mamíferos Terrestres de Norteamérica para México y la interpretación de los ecosistemas dominantes y ambientes de depósito durante la transición Mioceno-Plioceno-Pleistoceno.

III. ANTECEDENTES

3.1 Generalidades del Orden Rodentia

3.1.1 La biología de los roedores: importancia ecológica

El orden Rodentia es el grupo de mamíferos más exitoso en nuestro planeta, en términos de diversidad taxonómica, número de individuos y distribución espacial (Carroll, 1988; Feldhamer *et al.*, 2007). Estos pequeños mamíferos se han adaptado a una gran variedad de hábitats: terrestres, arbóreos, subterráneos y semiacuáticos. Algunos de ellos pasan la mayor parte de su vida en los árboles (arbóreos), corriendo por las praderas, o bien, en madrigueras bajo tierra (fosoriales) (Feldhamer *et al.*, 2007).

Los roedores son principalmente herbívoros, con una dieta que incluye semillas, cortezas, frutos, hojas, bulbos y follaje, aunque algunas especies, dependiendo de la época y la disponibilidad de alimento, pueden llegar a ser omnívoros, alimentándose de invertebrados, pequeños vertebrados y en casos extremos pueden practicar la coprofagia (Ceballos y Oliva, 2005; Feldhamer *et al.*, 2007). Estos hábitos de alimentación inciden en la estructura y función de las comunidades vegetales, dispersando las semillas a nuevas áreas o bien controlando el crecimiento y desarrollo de plántulas (Ceballos y Oliva, 2005).

El tamaño de los roedores varía, aunque generalmente es bimodal, es decir, hay especies de talla pequeña como los cricétidos, geómidos y sciuridos, con pesos que oscilan entre los 5 y 900 gramos; o bien, hay roedores de mayor tamaño como los capibaras, que pueden pesar entre los 5 y 60 kilogramos (Bourliere, 1975 *in* Jacobs, 1984). La talla pequeña en los roedores les confiere ciertas ventajas ecológicas, es por ello que las poblaciones de roedores cricétidos y geómidos son capaces de explotar una gran cantidad de microhábitats, lo que promueve su especiación con el transcurrir de las generaciones. Su tamaño reducido les permite tener tasas de reproducción muy cortas, lo que fomenta poblaciones con un gran número de individuos, convirtiendo a los roedores en la base (productores secundarios) de la cadena trófica en un ecosistema (Jacobs, 1984).

3.1.2 Caracteres diagnósticos de Rodentia

Los roedores pueden ser diferenciados del resto de otros mamíferos porque presentan un único par de incisivos superiores e inferiores, seguidos de un largo diastema hasta los dientes molariformes, esto debido a la carencia de dientes caninos (Vaughan, 1988).

Los incisivos desarrollan esmalte en su margen labial pero carecen de este en su pared lingual; además, presentan una raíz abierta que se extiende a lo largo de la mandíbula y maxila, permitiendo el crecimiento continuo del diente, estrategia evolutivamente seleccionada por la acción del roer, de ahí que el nombre roedor se haya derivado del latín *Rodere* (Jacobs, 1984; Feldhamer *et al*, 2007) (Fig. 1).

El número de dientes molariformes en Rodentia es variado, algunos roedores como los sciúridos presentan uno o dos premolares además de los tres molares observados en toda la superfamilia Muroidea, por lo que su fórmula dental es: $i\ 1/1, c\ 0/0, p\ 1-2/1, m\ 3/3$. En Geomyidae solo se desarrolla un premolar, además de tres molares en cada rama mandibular o maxilar, por lo que su fórmula es: $i\ 1/1, c\ 0/0, p\ 1/1, m\ 3/3$; donde el premolar es el elemento más diagnóstico para la identificación entre géneros y especies. En la familia Cricetidae no se observa ningún premolar, solo 3 molares superiores e inferiores después de los incisivos, es por ello que su fórmula dental se expresa como: $i\ 1/1, m\ 3/3$ (Hillson, 2005; Feldhamer *et al*, 2007).

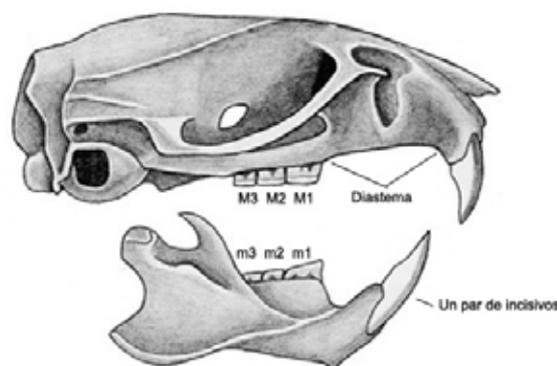


Figura 1. Principales características diagnosticas de Rodentia (Cricetidae). Se observa un par de incisivos maxilares y un par de incisivos mandibulares de crecimiento continuo; un largo diastema entre incisivos y tres dientes molariformes por cada rama mandibular y maxilar.

3.1.3 La hipsodoncia en los molares

El incremento en la altura del diente, es lo que se conoce comúnmente como hipsodoncia; sin embargo, este concepto depende de los siguientes procesos o características observables en el molar: 1) las fases ontogenéticas o de desarrollo (modulación genética dada por la edad del individuo o estructura determinada, como en el caso de los incisivos de crecimiento continuo en roedores); 2) el incremento en la altura del diente y 3) la relación entre la erupción del diente y su desgaste (Koenigswald, 2011).

La altura del diente o el grado de hipsodoncia, propiamente dicho, se relacionan con el tamaño y el desarrollo del molar; sin embargo, en la comunidad científica no hay un uso estandarizado y apropiado con respecto al concepto de hipsodoncia (Koenigswald, 2011) y su uso puede llegar a ser subjetivo. Los términos braquiodonto, mesodonto, hipsodonto y euhipsodonto (Fig. 2) utilizados en este trabajo se describen como:

- Braquiodonto: molares que presentan mayor desarrollo de cúspides con respecto a las paredes laterales de la corona (fase I > fase II).
- Mesodonto: molares cuya superficie oclusal tiende a ser plana y hay mayor desarrollo de las paredes laterales que presentan esmalte (fase II > fase I).
- Hipsodonto: molares con las paredes laterales bien desarrolladas en fase II, totalmente prismáticos y rectos, con raíces aún presentes (fase IV poco desarrollada).
- Euhipsodonto: molares de crecimiento continuo, por la ausencia de raíces (sin fase IV).

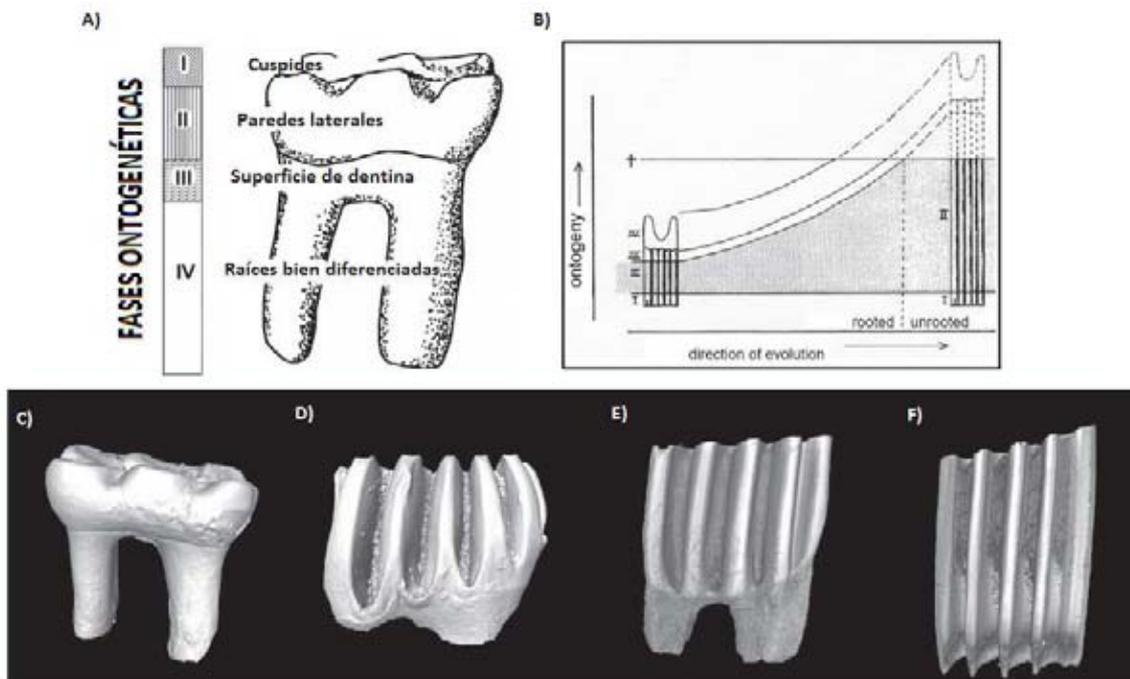


Figura 2. Diferentes tipos de hipsodancia y su interpretación en la evolución de Rodentia. A) molar braquiodonto y sus distintas fases ontogenéticas. B) gráfica del desarrollo ontogenético de molares en Rodentia y su tendencia evolutiva. C) molar braquiodonto. D) molar mesodonto. E) molar hipsodonto. F) molar euhypsodonto. Modificada de Koenigswald (2011).

3.2 Las Edades de Mamíferos Terrestres de Norteamérica del Cenozoico tardío

Las edades de mamíferos terrestres de Norteamérica (NALMA) son divisiones biocronológicas del Cenozoico basadas en los alcances bioestratigráficos de diversas especies de mamíferos, considerando su aparición en el registro fósil, extinción y abundancia. Estas NALMA corresponden a la máxima jerarquía de biozonas de conjunto, y están basadas en el traslape de los alcances bioestratigráficos de una asociación de taxa de mamíferos concurrentes en Norteamérica.

Durante el Cenozoico existen 19 NALMA, de las cuales únicamente cuatro se distribuyen desde el Mioceno Tardío (8.9 Ma) hasta el Pleistoceno (10 mil años). Estas corresponden al Henfiliano, Blancano, Irvingtoniano y Rancholabreano en orden cronológico sucesivo (Woodburne, 2006) (Fig. 3).

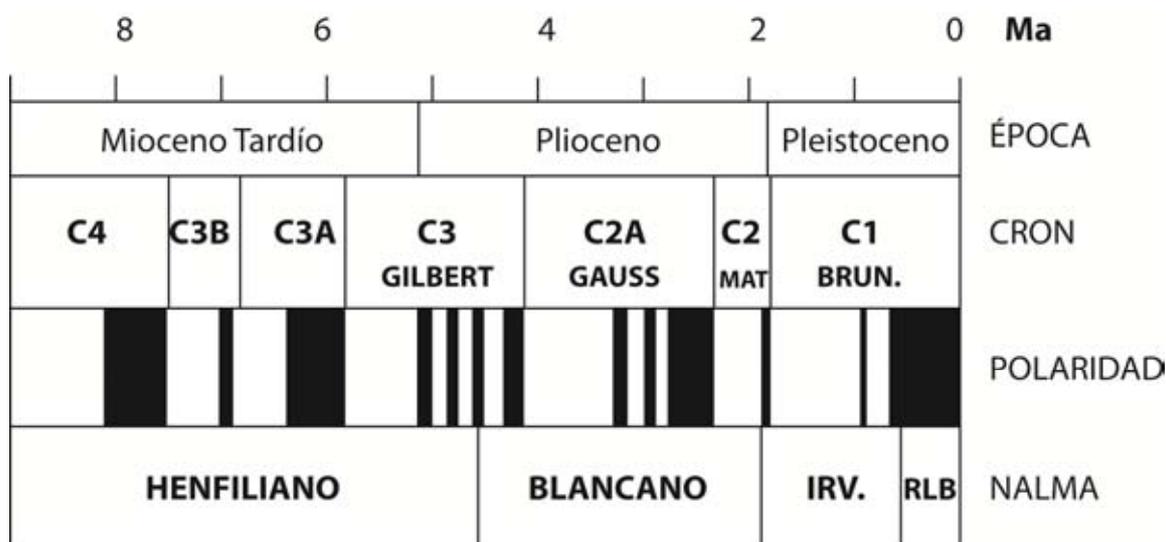


Figura 3. Edades de Mamíferos Terrestres de Norteamérica (NALMA) del Mioceno tardío, Plioceno y Pleistoceno. Modificado de Janis *et al.* (2005).

3.2.1 El Henfiliano

La edad NALMA del Henfiliano corresponde al Mioceno tardío y Plioceno temprano aproximadamente de 8.9 Ma a 4.8 Ma. Las localidades tipo que lo han definido son Coffee Ranch Quarry y Higgins Local Fauna, en los alrededores de la ciudad Hemphill, Estado de Texas, USA (Tedford *et al.*, 2006).

La fauna del Henfiliano está caracterizada por la sucesión faunística de grupos autóctonos de Norteamérica donde resaltan los picos de radiación de roedores múridos, insectívoros y carnívoros (Felidae y Canidae), además de pulsos de inmigración de ungulados asiáticos y las primeras incursiones de taxa sudamericanos en Norteamérica. Esta edad de mamíferos terrestres se encuentra dividida en cuatro subdivisiones: Hh1, Hh2, Hh3 y Hh4 (Tedford *et al.*, 2006).

El Hh1 o Henfiliano temprano se extiende en localidades de los Estados Unidos de América (EUA) durante los crones o periodos de inversiones y reversiones magnéticas: C4A, C4r y C4, aproximadamente entre los 8.9 y 7.5 Ma. Este se caracteriza por el arribo de los perezosos inmigrantes sudamericanos: *Pliometanastes* y *Thinobadistes.*, además de

pequeños inmigrantes asiáticos como el múrido *Paramicrotoscopes*, el geómido *Kansasimys*, el roedor cricetodóntino *Pliotomodon*, el tálpido *Lemoynea* y la musaraña *Crusafontin* (Tedford *et al.*, 2006; Woodburne, 2010). Esta unidad biocronológica también se caracteriza por la abundancia de fauna autóctona, tal es el caso de: el lagomorfo *Hypolagus vetus*; el geomido *Pliosacomys*; el sigmodontino *Paronychomys*; el cánido *Borophagus pugnator*; el gonfotérido *Rhynchotherium*; el rinoceronte *Teleoceras fossiger*; los équidos *Neohipparion leptode*, *Nannippus*, *Hippidion* y *Pliohippus*; los camélidos *Alforjas* y *Megatylopus* (Tedford *et al.*, 2006; Woodburne, 2010).

Lo más tardío del Henfiliano temprano o Hh2 se suscita en las localidades de EUA entre los 7.5 Ma a 6.7 Ma, aproximadamente entre los crones C3Br y C3B. Esta sub-NALMA se encuentra definida por la primera aparición del oso *Indarctos*, el ailúrido *Simocyon*, el mustélido *Lutravus*, el férido *Machairodus* y el bóvido *Neotragocerus*. El periodo se encuentra también caracterizado por la abundancia del oso *Plionarctos*, el cánido *Borophagus secundus*, el férido *Nimravides catocopis*, el gonfotérido *Amebelodon*, el rinoceronte *Aphelops mutilus* y los caballos: *Dinohippus leidyanus*, *Astrohippus ansae*, *Pliohippus spectans* y *Neohipparion eurystile*, entre otros (Tedford *et al.*, 2006).

En México el Hh2 se ubica temporalmente entre los 6.95 ± 0.27 Ma a los 5.59 ± 0.11 Ma, siendo definido por la ocurrencia del perezoso *Pliometanastes*, el camello *Alforjas taylori*, los antilocápridos *Cosoryx*, *Sphenophalops* y *Plioceros*, así como los caballos *Astrohippus ansae* y *Callippus hondurensis*., pero, *C. hondurensis* con un alcance bioestratigráfico más extenso en las faunas de México (Hh2) con respecto a las faunas de EUA (Hh1) (Fig. 4) (Carranza-Castañeda *et al.*, 2013).

El Henfiliano tardío o Hh3 de EUA incluye faunas entre los 6.7 a los 5.9 Ma, estas faunas se caracterizan por la especiación y aparición del perezoso gigante *Megalonyx*, y la ocurrencia de inmigrantes asiáticos, tales como el lagomorfo *Ochotona*, el arvicolino *Prosomys*, el zapodido *Pliozapus*, el castor *Castor*, el úrsido *Agriotherium*, el tejón *Plesiogulo* y el gato *Felis*. Además, durante este biocron hay gran abundancia de la siguiente fauna autóctona de Norteamérica: las marmotas *Paenemarmota*; los sigmodontinos *Calomys* y *Prosigmodon* (sinonimia de *Sigmodon*); los cricetinos

Peromyscus, *Galushamys*, *Onychomys* y *Paraneotoma*; el geómodo *Pliogeomys*; el heterómido *Prodipodomys*; carnívoros tales como el mapache *Procyon*; el oso *Plionarctos edenis*; el cánido *Borophagus parvus*; y los équidos *Dinohippus interpolatus*, *Nannippus aztecus*, *Nannippus lenticularis* y *Onohippidion*, entre otros (Tedford *et al.*, 2006).

En México el Hh3 comienza hace 5.59 ± 0.11 Ma hasta los 4.89 ± 0.16 y se encuentra definido por la ocurrencia del fósil índice *Nannippus aztecus*, nunca asociado a *Calipus hondurensis*, pero en asociación con el cánido *Borophagus secundus* y los caballos *Neohipparion eurystyle* y *Dinohippus mexicanus* (Fig. 4) (Carranza-Castañeda *et al.*, 2013).

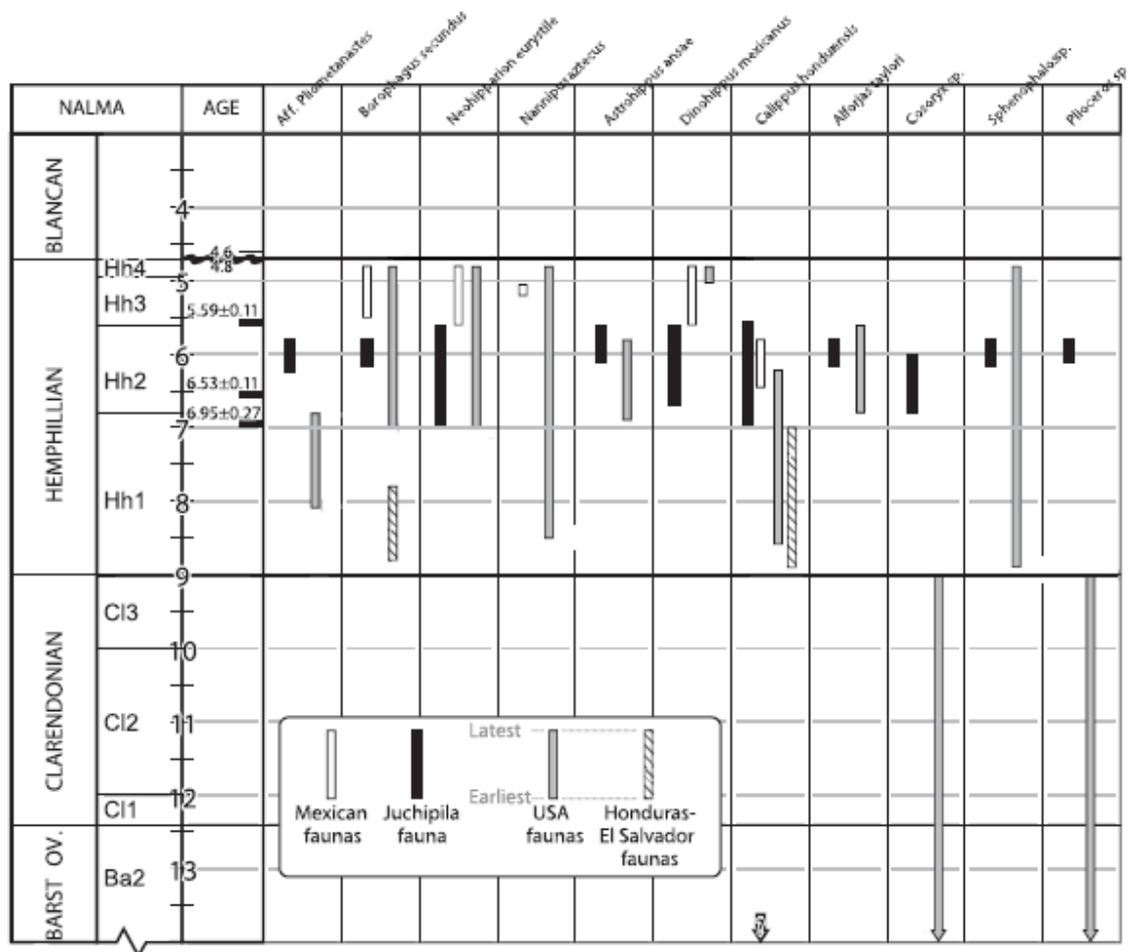


Figura 4. Subdivisiones bioestratigráficas en la Edad de Mamíferos Terrestres de Norteamérica del Hemfiliano. Tomado de Carranza-Castañeda *et al.* (2013).

Lo más tardío del Henfiliano tardío o Hh4 se extiende desde el límite del cron C3r-C3An (5.9 Ma.) hasta los 4.6 - 4.89 Ma esto con base en la edad obtenida por el fechamiento en la ceniza volcánica de la localidad de Rancho El Ocote, en el Estado de Guanajuato y la magnetoestratigrafía de la localidad Yepómera Estado de Chihuahua, México, así como las edades radiométricas en los depósitos en Douglas County, Nevada (Tedford *et al.*, 2006).

Durante el Hh4 de EUA se observa en el registro fósil: la ardilla voladora *Miopetaurista*; el arvicolino *Propliophenacomys*; la comadreja *Mustela*; los mustélidos *Trigonictis* y *Sminthosinis*; la nutria *Lutra*; el gato *Megantereon*; y el cérvido *Eocoileus*. Además de estas primeras ocurrencias, el Hh4 se puede definir por la abundancia en el registro fósil de los leporinos *Lepoides*; la marmotas *Marmota* y *Paenemarmota sawrockensis*; la tuza *Thomomys*; los cricétidos *Baiomys* y *Repomys*; los canidos *Borophagus hilli* y *Borophagus dudleyi*; el zorrillo *Buisnictis*; el tayasuido *Mylohyus*; el camello *Megacamelus*; el antilocáprido *Subantilocapra* y los caballos *Astrohippus stockii*, *Neohipparion eurystyle* y *Dinohippus mexicanus* (Tedford *et al.*, 2006).

Cabe destacar, que en el centro de México el Hh4 está comprendido por un lapso de tiempo mucho más corto que en EUA (aproximadamente entre 5 y 4.8 Ma), unidad bioestratigráfica que solo se conoce en la localidad de Rancho El Ocote, en el estrato denominado como “Blanco”, el cual se caracteriza por la presencia de los équidos *Dinohippus mexicanus* y *Astrohippus stockii*, así como el mastodonte *Rhynchotherium*; los camélidos *Alforjas*, *Megatylopus* y *Hexobelomeryx*; y el perezoso *Paramylodon garbanii* (Jiménez-Hidalgo y Carranza-Castañeda, 2011; Carranza-Castañeda *et al.*, 2013).

3.2.2 El Blancano

En los últimos 30 años los paleontólogos norteamericanos han realizado considerables esfuerzos para delimitar y subdividir el Blancano, para ello se han propuesto varias subdivisiones fundamentadas principalmente en la evolución de los roedores arvicolinos (Marshall *et al.*, 1979; Repenning, 1987; Bell, 2000). Aunque para México su

delimitación no es muy clara, y los esfuerzos por su delimitación se han centrado en megafauna (Jiménez-Hidalgo y Carranza-Castañeda, 2011).

La edad NALMA del Blancano corresponde principalmente al Plioceno y su alcance temporal tiende a ser variable, se ha estimado que el límite inferior (más antiguo) de esta edad se encuentra entre los 5.2 y 4.6 Ma marcado por el arribo de los primeros arvicolinos asiáticos al continente americano, mientras que el límite superior se ubica entre los 1.8 y 1.3 Ma, con la llegada del inmigrante asiático *Mammuthus* (Bell *et al.*, 2004).

En México es posible distinguir el límite entre el Henfiliano y Blancano utilizando el alcance bioestratigráfico de especies de caballos y la ocurrencia de inmigrantes sudamericanos (Carranza-Castañeda *et al.*, 2006); sin embargo, la subdivisión del Blancano en las subedades: el Blancano I, Blancano II, Blancano III, Blancano IV y Blancano V (Bell *et al.*, 2004), aún no es viable, esto debido a que los fósiles guías propuestos para ello son principalmente roedores Arvicolinos. Si bien estos roedores tienen una abundante distribución geográfica y estratigráfica durante el Blancano de las Grandes Planicies de Norteamérica, en México solo se ha descrito la especie *Pliophenacomys wilsoni* para el estado de Chihuahua (Lindsay y Jacobs, 1985), siendo ausente el registro de este grupo en el centro de México.

A pesar de estos problemas se describe la subdivisión más reciente para el Blancano propuesta por Bell y colaboradores (2004), basados en los trabajos bioestratigráficos de Repenning (1998) y Bell (2000), y la magnetoestratigrafía de Berggren *et al.* (1995). En esta división del Blancano se consideran: el Blancano I, Blancano II, Blancano III, Blancano IV y Blancano V (Bell *et al.*, 2004).

El Blancano I se distribuye aproximadamente entre los 4.9 y 4.62 Ma. La base de esta unidad se encuentra definida por la aparición de los inmigrantes asiáticos arvicolinos, *Ophiomys* y *Ogmodontomys* (Bell *et al.*, 2004). Sin embargo, dependiendo del área y localidad, los paleontólogos de micromamíferos utilizan algunos otros géneros o especies para delimitar el Blancano I. Tal es el caso de *Mimmomys panacaensis* una especie índice del Blancano I en la fauna de Panaca en Nevada, o bien, *Nebraskomys*, género guía en la fauna Verde de Arizona (Bell *et al.*, 2004). Otro buen ejemplo es la especie endémica

Pliophenacomys wilsoni, colectado en la fauna de La Concha, en el Estado de Chihuahua México (Lindsay y Jacobs, 1985) a quien se le considera como un taxón guía del Blancano I (Bell *et al.*, 2004).

El Blancano II actualmente es considerado como una unidad indefinida temporalmente, o bien, solo distinguible en algunas localidades del Pacífico de Norteamérica y las Montañas Rocallosas. Abarca aproximadamente entre los 4.62 y 4.1 Ma y su creación más bien se ajusta a un intento por parte de Repenning (1990) de mantener unidades biocronológicas equivalentes entre Norteamérica, Europa y Asia (Bell *et al.*, 2004).

El Blancano II se caracteriza principalmente por algunas adaptaciones o cambios observados en molares de fósiles de arvicolininos, específicamente la especie *Ophiomys mcknigthi*, el cual se distribuye desde el Blancano I, pero presenta en esta sub-edad, características similares o transicionales hacia la especie *Ophiomys taylori*, la cual se distribuye únicamente en el Blancano III (Bell *et al.*, 2004).

El Blancano III comprende faunas entre los 4.1 a 3 Ma, está definido principalmente por la aparición de las ratas almizcleras en Norteamérica (inmigrantes asiáticas), dadas por el género *Pliopotamys*; así como la gran abundancia de la fauna autóctona: *Ophiomys magilli*, *Ophiomys taylori*, *Ogmodontomys poaphagus*, *Cosomys primus*, *Nebraskomys* y *Pliophenacomys antiquus* (Bell *et al.*, 2004).

El Blancano IV, al igual que el Blancano III, se considera como una unidad biocronológica indefinida o con límites temporales muy subjetivos. Esta subdivisión fue propuesta por Repenning (1990) y definida por la morfología intermedia observada en los molares inferiores uno (m1) de *Ophiomys taylori* cuya tendencia es a ser similar o transicional a *Ophiomys parvus*. Al igual que con el Blancano III, el Blancano IV fue una subdivisión propuesta con la finalidad de ajustar las Edades de Mamíferos Terrestres de Norteamérica con las edades Europeas, pero que en la actualidad se discute sobre su validez (Bell *et al.*, 2004).

El Blancano V se distribuye temporalmente desde los 2.5 a los 1.9 o 1.7 Ma (incluso menos, hasta 1.23 Ma). Se define por la ocurrencia los primeros roedores léminos

(Lemmings), principalmente *Mictomys vetus* y *Pliotomys rinkeri*, así como la abundancia de los arvicolinos *Ondatra idahoensis*, *Ophiomys parvus*, *Pliophenacomys osborni*, *Mictomys vetus* y *Mictomys landesi* (Bell *et al.*, 2004).

3.2.3 El Irvingtoniano

La Edad de Mamíferos Terrestres de Norteamérica del Irvingtoniano es una de las dos unidades biocronológicas que subdividen al Pleistoceno, abarca desde los 1.9-1.72 Ma a los 0.15 Ma. Esta edad se encuentra subdividida en tres unidades menores: Irvingtoniano I, Irvingtoniano II e Irvingtoniano III (Bell *et al.*, 2004).

El Irvingtoniano I, considera faunas de mamíferos distribuidas entre los 1.9-1.72 Ma a los 0.85 Ma, esta unidad se define por distintos taxa dependiendo de la ubicación geográfica de la localidad en cuestión: en el Suroeste de las Montañas Rocallosas el Irvingtoniano I está definido por la presencia de *Microtus*; al norte de las Grandes Planicies de Norteamérica y al oeste de las Montañas Rocallosas esta sub-edad se define por la primera aparición de *Phenacomys*; mientras que al este de las Montañas Rocallosas el taxón guía es *Allophaiomys*. Además de las primeras ocurrencias de estas especies, el Irvingtoniano I puede ser caracterizado por la abundancia de: *Mictomys kansasensis*, *Ondatra annectens* y *Proneofiber guidayi* (Bell *et al.*, 2004).

El Irvingtoniano II se distribuye temporalmente desde los 0.85 a los 0.4 Ma y se encuentra definido principalmente por la ocurrencia fósil de *Microtus meadensis* y los géneros *Clethrionomys* y *Lasipodomys*, así también, por la abundancia de los arvicolinos *Atopomys*, *Lemmiscus curtatus*, *Mictomys meltoni*, *Mimomys virginatus*, *Mimomys dajotaensis*, *Neofiber leonardi*, *Ondatra annectens*, *Pedomys llanensis* y *Synaptomys cooperi* (Bell *et al.*, 2004).

El Irvingtoniano III, fue originalmente llamado Rancholabreano I, pero Repenning y colaboradores (1990) *in* Bell *et al.* (2004) determinaron mediante asociaciones faunísticas que esta subunidad NALMA debería ser considerada aún Pleistoceno tardío. Esta unidad biocronológica se ubica entre los 0.4 a 0.15 Ma y se define por la primera aparición de arvicolinos del género *Lemmiscus* y tres especies de *Microtus*: *M. mexicanus*, *M. montanus*

y *M. pennsylvanicus*, los cuales son roedores especialistas en alimentarse de vegetación arbustiva, principalmente del género *Artemisia* (Bruhnes) (Bell *et al.*, 2004).

3.3 Registro de los roedores fósiles en el Cenozoico de México

México es el segundo país con mayor diversidad de mamíferos en todo el mundo, siendo un 40 % especies de roedores. Sin embargo, desconocemos gran parte de la sucesión faunística y evolución de este Orden en nuestro territorio. Con el paso del tiempo cada vez son más las localidades fosilíferas en las que se reporta la presencia de estos pequeños mamíferos y su ocurrencia en los sedimentos fluvio-lacustres, lo que ha resultado en un mayor detalle de la bioestratigrafía y reconstrucción paleoecológica de las diversas áreas del país. Algunas de las localidades más importantes de México donde han sido colectados roedores fósiles se describen a continuación.

3.3.1 Roedores en el Eoceno de México

El registro más antiguo de roedores fósiles en México corresponde al Eoceno, edad NALMA del Chadrodiano. Estos registros pertenecen a dos localidades: Rancho Gaitán en el norte de Chihuahua (Ferrusquía-Villafranca, 1969); y el área de Tlaxiaco en Oaxaca (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2012).

En la localidad Rancho Gaitán, Chihuahua, ha sido reportada la presencia de roedores de las familias Paramyidae y Cilindrodontidae Ferrusquía-Villafranca (1969). Por su parte Jiménez-Hidalgo y colaboradores (2012) reportan en Tlaxiaco, Oaxaca, la presencia de molares y elementos postcraneales de Geomyidae.

Para el Estado de Guanajuato se ha descrito el género y la especie *Guanajuatomys hibbardi*, la cual es una especie enigmática ya que se desconoce incluso la familia de roedores a la cual puede pertenecer (Ferrusquia-Villafranca, 1989).

3.3.2 Roedores del Mioceno en México

Posterior a los registros de roedores fósiles del Eoceno en México (Ferrusquía-Villafranca, 1969; Ferrusquia-Villafranca, 1989; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2012), no hay

reportes sobre este orden durante el Oligoceno. Es hasta el Mioceno, específicamente faunas del Barstoviano (~15 Y 17 Ma) de las áreas de Matatlán y Nejapa en el Estado de Oaxaca, que se dan los siguiente reportes; sin embargo, estos registros fósiles corresponden a fragmentos esqueléticos no diagnósticos y a huellas o marcas de dientes sobre fósiles de megafauna, los cuales no pueden ser descritos a nivel de infraorden (Ferrusquía-Villafranca, 2003).

3.3.3 Roedores del Plioceno: el límite Henfiliano-Blancano

Durante el Plioceno la abundancia de roedores fósiles en nuestro país se vuelve significativa, gran parte de esta diversidad de fósiles se han colectado en dos áreas y sus localidades relacionadas: Yepómera, en el Estado de Chihuahua y en los depósitos fluviolacustres de la cuenca de San Miguel de Allende en el Estado de Guanajuato (Jacobs y Lindsay, 1985; Carranza-Castañeda y Walton, 1992; Carranza-Castañeda, 2006).

Si bien las faunas de mamíferos fósiles depositadas en las localidades de Yepómera y Rancho El Ocote se encuentran separadas por más de 1000 km, estas han podido ser correlacionadas utilizando varias de sus especies, tanto de mamíferos de mediana y gran talla, como de pequeños vertebrados; incluso, la temporalidad en el límite Henfiliano-Blancano en ambas áreas es muy similar, siendo de entre 4.97 y 4.85 Ma para Yepómera y La Concha (Lindsay *et al.*, 1984; Lindsay *et al.*, 2006); y de entre 4.7 y 4.8 Ma para las faunas de Rancho El Ocote (Flynn *et al.*, 2005).

Sin embargo, entre las faunas de Rancho El Ocote y Yepómera existen diferencias notables, sobre todo en la ocurrencia de grupos con afinidad holártica como el género de arvicolinos *Pliophenacomys*, el cual no ha sido colectado aún en el centro de México, a pesar, de que en algunas ocasiones haya sido confundido con fragmentos de molares de *Neotoma* (Pacheco, 2010).

3.3.4 Fauna de Yepómera, Estado de Chihuahua

El trabajo paleontológico desarrollado en Chihuahua se llevó a cabo por diversas universidades de Estados Unidos, quienes organizaron expediciones al área durante el siglo pasado. Las Universidades fueron California Institute of Technology (CIT) durante 1930 y 1940, y la Universidad de Arizona durante 1970. Los resultados obtenidos de estas expediciones fueron la colecta y descripción de miles de fósiles en las localidades de Yepómera (McLeod, 2006).

Las faunas de mamíferos fósiles del Estado de Chihuahua fueron asignadas al Henfiliano tardío y al Blancano temprano. Siendo los fósiles característicos de esta transición aquellos pertenecientes a los géneros: *Pliogeomys*, *Agriotherium*, *Pseudaelurus*, *Machairodus*, *Astrohippus*, *Dinohippus*, *Neohiparion* y *Teleoceras* (Lindsay, 1984).

Hasta ese entonces todo el trabajo bioestratigráfico en nuestro país estuvo enfocado a fósiles de megafauna, pero en la década de los 80 Lindsay y Jacobs (1985) realizan uno de los trabajos paleontológicos más completos de pequeños vertebrados en las faunas de Yepómera y La Concha en Chihuahua, el cual estaba enfocado a los órdenes: Insectivora, Chiroptera, Lagomorfa y Rodentia, obteniendo para este último cuatro familias: Sciuridae, Heteromyidae, Geomyidae y Cricetidae (Tab. 1). El trabajo desarrollado en Yepómera y La Concha demostró que en la región existía el un número de especies de sigmodontinos en comparación con las localidades de Estados Unidos, por lo que se discutió la posibilidad de que la radiación de este grupo haya tenido lugar en México, antes de su dispersión hacia Sudamérica durante el GABI (Lindsay y Jacobs, 1985), y no en África como suponían algunas teorías basadas en la morfología del báculo de estos organismos (Hershkovitz, 1962).

Además de la gran diversidad de sigmodontinos, otro grupo que llamó la atención fue el de los arvicolinos con la ocurrencia de una nueva especie: *Pliophenacomys wilsoni*, la cual era un arvicolino con afinidades ecológicas paleárticas, lo que sugirió que la región experimento cambios climáticos marcados por una tendencia hacia la desecación o aridificación en el sur del territorio norteamericano durante el Blancano (Lindsay y Jacobs, 1985).

Tabla 1. Se muestran las especies de cricétidos fósiles reportados para México, así como la subfamilia a la cual pertenecen, la localidad y la edad de mamíferos terrestres donde han sido encontrados (Lindsay, 1984; Carranza-Castañeda y Walton, 1992).

Especies de Roedores	Fauna de Rancho El Ocote	Fauna de Yepómera
Sciuridae		
<i>Paenemarmota barbouri</i>	X	X
<i>Spermophilus</i> sp.		X
Heteromidae		
<i>Perognathus henryredfield</i>		X
<i>Prodipodomys idahoensis</i>		X
Geomyidae		
<i>Pliogeomys carranzai</i>		X
Cricétidae		
<i>Copemys valensis</i>		X
<i>Calomys elachys</i>	X	X
<i>Calomys baskini</i>	X	X
<i>Calomys winklerorum</i>	X	X
<i>Baiomys kolbi</i>	X	X
<i>Sigmodon chihuahuensis</i>	X	X
<i>Sigmodon oroscoi</i>	X	X
<i>Sigmodon ferrusquiae</i>	X	X
<i>Neotoma sawrockensis</i>	X	

3.3.5 Fauna de Rancho El Ocote (Estado de Guanajuato)

En el Estado de Guanajuato, dentro de la cuenca de San Miguel de Allende, se encuentra el área más importante en México en cuanto a fósiles del Plioceno, siendo su localidad tipo “Rancho El Ocote”. Hoy en día, en la cuenca de San Miguel de Allende, se conocen poco más de 80 localidades fosilíferas de vertebrados, en las cuales se ha colectado la mayor abundancia y diversidad de mamíferos fósiles en nuestro país, cual ha permitido desarrollar la bioestratigrafía y sucesión faunística de varios grupos de

mamíferos a través de las edades NALMA del Henfiliano tardío, Blancano temprano e Irvingtoniano (Carranza-Castañeda, 2006).

En la localidad de “Rancho El Ocote” se reconocen sedimentos fluviolacustres que corresponden al Henfiliano tardío, los cuales por estudios tafonómicos han sido divididos en dos secciones: Las Capas Rhino del Henfiliano tardío (Hh3) y el Estrato Blanco de lo más tardío del Henfiliano tardío (Hh4). En Las Capas Rhino es notoria la ocurrencia de: *Teleoceras*, *Borophagus*, *Agriotherium*, *Machairodus* y *Megalonyx*, así como la abundancia de *Neohipparion* y *Nannipus aztecus*., mientras que en el estrato de arena fina, arcillas y lentes de ceniza volcánica, denominado “Blanco”, se registran fósiles de: los équidos *Astrohippus stockii* y *Dinohippus mexicanus*; el proboscideo *Rhynchotherium* sp., los artiodáctilos *Alforjas*, *Megatylopus* y *Hexobelomeryx*, además de *Paramylodon garbanii* y varias especies de roedores que se mencionan a continuación (Carranza-Castañeda, 2006; Carranza-Castañeda *et al.*, 2013).

Los roedores colectados en Rancho El Ocote pertenecieron principalmente a las subfamilias Sigmodontinae y Neotominae. Se observó que su diversidad de especies fue mayor en comparación con otras localidades fósiles de roedores en EUA, con cuatro géneros y 11 especies (Tabla 1), entre los que destacaron: *Prosigmodon ferrusquiae*, *Prosigmodon chihuahuensis*, *Prosigmodon oroscoi*, *Calomys elachys*, *Baiomys kolbi* y *Paraneotoma*. Esta gran diversidad de roedores, fue sido definida como un periodo de radiación en los cricétidos, durante el final de Henfiliano en el centro de México, justo antes o durante el establecimiento del Puente Terrestre Panameño y el GABI. (Carranza-Castañeda y Walton, 1992).

3.3.6 Faunas de Roedores en el Pleistoceno de México

En México se conocen aproximadamente unas 800 localidades de vertebrados fósiles del Pleistoceno, en ellas se han colectado miles de especímenes identificados en 278 especies correspondientes a 12 órdenes de mamíferos, de los cuales más del 30% corresponden a roedores (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010). Es por ello que el registro de roedores del Pleistoceno tardío para México es el más completo en relación a las otras

NALMA. Aproximadamente, para nuestro país se conocen 97 especies de roedores fósiles distribuidas en 37 géneros y 9 familias (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2002; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010).

Las familias de Rodentia con representación fósil durante el Pleistoceno en nuestro país son: Castoridae (una especie), Cuniculidae (una especie), Dasyproctidae (dos especies), Erethizontidae (dos especies), Geomyidae (10 especies), Heteromyidae (11 especies), Hydrochaeridae (una especie), Super Familia Muridae (56 especies, entre Cricetidae y Muridae) y Sciuridae (13 especies) (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010).

Es claro que la diversidad de roedores durante lo más tardío del Cenozoico, ha ido en constante incremento, en donde el orden Rodentia, al igual que Chiroptera, Carnivora y Artiodactyla, son los linajes con el mayor número de formas adaptadas a los múltiples tipos de ambientes que existen y que han existido en nuestro país (Fig. 5) (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2002; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010).

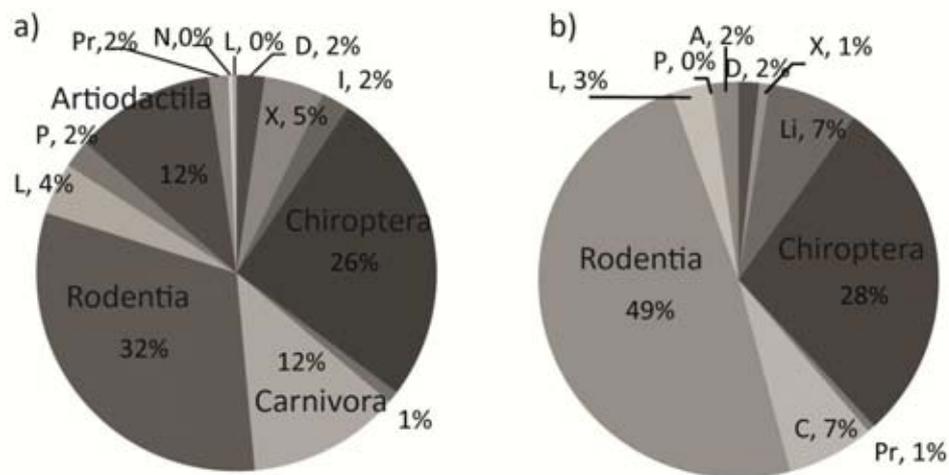


Figura 5. Porcentaje de especies de los principales linajes en México a través del tiempo. a) Porcentaje de especies por Orden durante el Pleistoceno; b) Porcentaje de especies por Orden en la actualidad. Las claves para cada Orden son: A= Artiodactyla; C= Carnivora; D= Didelphiomorpha; L= Lagomorpha; Li= Litopterna; P = Perissodactyla; Pr = Primates y X= Xenarthra. Modificado de Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2010).

IV. ÁREA DE ESTUDIO

La colecta de pequeños vertebrados fósiles se realizó en nueve localidades fosilíferas ubicadas dentro de dos cuencas sedimentarias: el graben de Tecolotlán, Estado de Jalisco y la cuenca de San Miguel de Allende, Estado de Guanajuato, México. Las dos áreas de estudio se encuentran posicionadas latitudinalmente entre los 20° y 21° de latitud, en los límites de la Faja Volcánica Transmexicana (FVTM) (Fig. 6), y su desarrollo como cuencas sedimentarias se llevó a cabo durante el Mioceno-Plioceno influenciado por la formación de un arco volcánico (Alaniz-Álvarez *et al.*, 2001; Kowallis *et al.*, 2010).

La formación de la FVTM comenzó durante el Mioceno medio, hace aproximadamente 19 Ma (Gómez-Tuena *et al.*, 2007; Ferrari *et al.*, 2012) y las cuencas intra-arco estudiadas en este trabajo comenzaron su subsidencia y relleno más recientemente entre el Mioceno tardío-Plioceno temprano (Alaniz-Álvarez y Nieto-Samaniego, 2005; Kowallis *et al.*, 2010), justo durante el segundo episodio máfico de la FVTM (Ferrari *et al.*, 2012).

El depósito de los sedimentos fluviolacustres y fósiles de vertebrados dentro de estas cuencas, se ha llevado a cabo en asociación con depósitos volcánicos, entre los que destacan las cenizas volcánicas por su importancia en los fechamientos radiométricos. De tal forma que varias de las localidades aquí estudiadas además de presentar una edad relativa producto de asociaciones faunísticas, tienen fechamientos muy precisos realizados mediante técnicas de decaimiento isotópico en $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ y $^{206}\text{Pb}/^{238}\text{U}$ (Kowallis *et al.*, 1998; Carranza-Castañeda, 2006; Kowallis *et al.*, 2010)

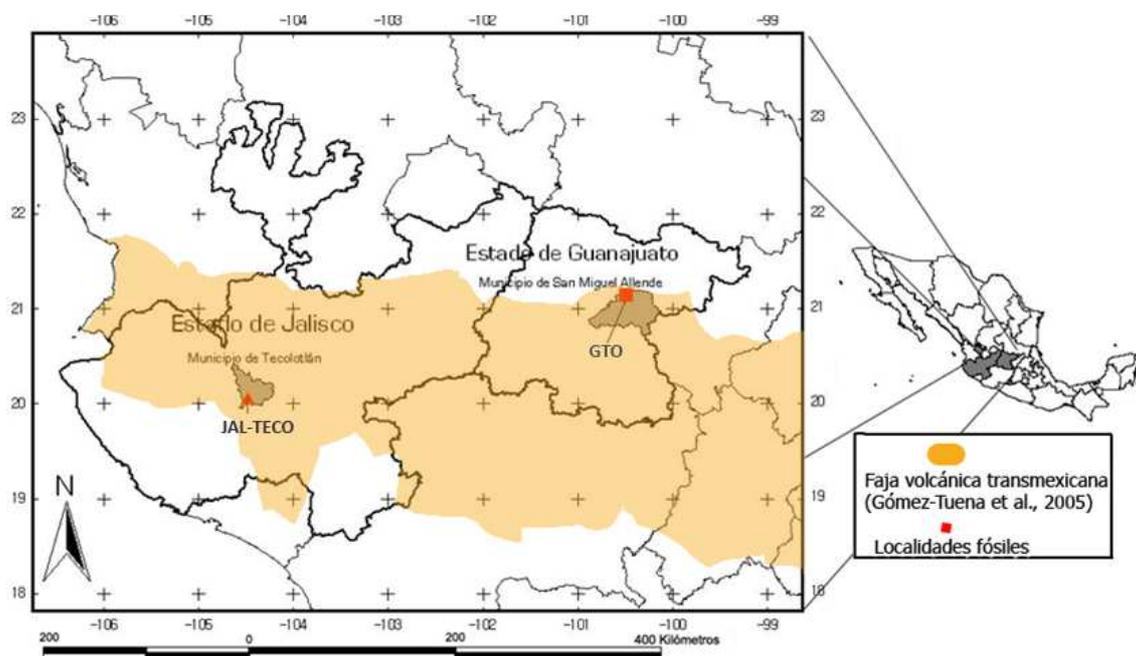


Figura 6. Ubicación de los graben de Tecolotlán, Jalisco y San Miguel de Allende, Guanajuato, dentro de la Faja Volcánica Transmexicana.

4.1 El graben de Tecolotlán, Estado de Jalisco, México

El graben de Tecolotlán, presenta una extensión de 20 km de largo por 10 km de ancho, ubicándose a 110 Km al Sureste de Guadalajara, en la región noroeste del Bloque Jalisco (Fig. 7). Pertenece a una serie de pequeños grabens que se localizan paralelamente al graben de Tepic-Zacoalco, en el margen del graben de Colima y graben de Chapala (Kowallis *et al.*, 2010).

La edad de formación de este graben es de alrededor de 5 Ma, ya que es durante el Plioceno temprano que comienza el fallamiento por extensión y la acumulación de los sedimentos que formaron la base del estrato San José, el cual contiene fauna fósil del Henfiliano tardío (Kowallis *et al.*, 2010).

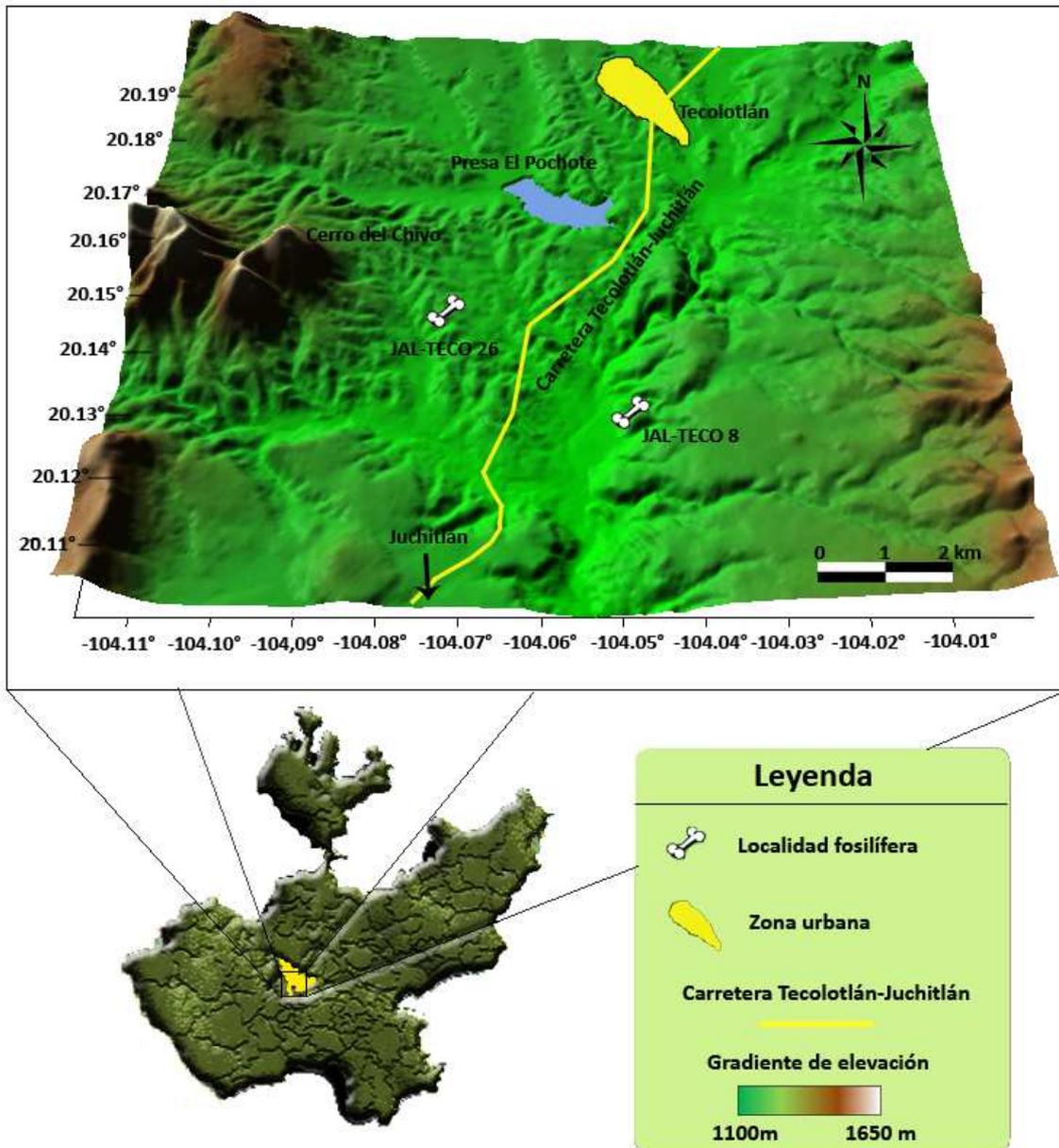


Figura 7. Ubicación de las localidades fosilíferas dentro del graben de Tecolotlán, Estado de Jalisco.

La colecta de vertebrados fósiles dentro del graben de Tecolotlán comenzó hace aproximadamente una década (Carranza-Castañeda y Miller 1998; Carranza-Castañeda y Miller 2002; Kowallis *et al.*, 1999), teniendo como resultado la identificación y descripción de gran cantidad de mamíferos fósiles. Este material proviene de dos cuerpos de roca sedimentaria, conocidos informalmente como: estratos “San José” cuya fauna fósil es del

Henfiliano tardío y estratos “San Buenaventura” con fósiles del Blancano tardío (Carranza-Castañeda, 2006; Kowallis *et al.*, 2010).

Los estratos de San José, son sedimentos del Hh3, en los cuales han sido colectados diversos elementos fósiles de los caballos: *Astrohippus stockii*, *Nannippus aztecus*, *Neohipparion euristyle* y *Dinohippus mexicanus*; el mastodonte, *Rhynchoterimum cf R. falconeri*; los camélidos, *Hemiauchenia vera*, *Megatylopus matthewi*; el rinoceronte, *Teleoceras fossiger*; el perezoso, *Megalonyx sp.*; algunos roedores cricétidos y sciuridos, además de cocodrilos, tortugas, y pequeños reptiles no identificados (Carranza-Castañeda y Miller, 2002; Carranza-Castañeda, 2006; Kowallis *et al.*, 2010).

Dentro de esta cuenca existen poco más de 50 localidades de mamíferos fósiles (Carranza-Castañeda, 2006; Kowallis *et al.*, 2010; Carranza-Castañeda, comunicación personal 2014), entre ellas, dos localidades contienen abundante material fósil de pequeños mamíferos fósiles: JAL-TECO 8 “Santa María” y JAL-TECO 26 “Kowallis” (Fig. 7)

Ambas localidades corresponden a los estratos San José y la edad de su fauna fósil ha sido asignada al Henfiliano tardío. Sin embargo, entre estas localidades es posible distinguir la ocurrencia o ausencia de diferentes grupos de organismos, un ejemplo de ello es la gran abundancia del équido *Nannippus aztecus* en JAL-TECO 8 el cual no ha sido colectado en JAL-TECO 26. Cabe mencionar que la abundancia de *N. aztecus* en JALTECO 8 excede por mucho la ocurrencia de este équido en otras localidades del Henfiliano del centro de México (Carranza-Castañeda, 2006; Carranza-Castañeda *et al.*, 2013).

La fauna de mamíferos terrestres de la localidad JAL-TECO 8 “Santa María” corresponde al Hh3. Además se ha observado que la abundancia y la diversidad de varios taxa, en especial la de *Nannippus aztecus*, es correlacionable con los depósitos del Estrato Rhino de Rancho El Ocote y el estrato inferior de la localidad GTO 30 “Coecillos” dentro del graben de San Miguel de Allende (Carranza-Castañeda *et al.*, 2013). Mientras que la fauna fósil de la localidad JAL-TECO 26 “Kowallis” ha sido asignada también al Hh3 y correlacionada con la fauna de las localidades Arroyo Tepalcates, Rinconada y Rancho San Martín, en el graben de San Miguel de Allende (Carranza-Castañeda *et al.*, 2013).

4.1.1 Estratigrafía de JAL-TECO 8 “Santa María” y JAL-TECO 26 “Kowallis”

En la estratigrafía del área donde afloran los depósitos de sedimentos de las localidades JAL-TECO 8 y JAL-TECO 26 (Fig. 8), se puede observar que los sedimentos de la localidad JAL TECO 8 “Santa María” se depositan por debajo de los sedimentos de la localidad JAL TECO 26 “Kowallis”y, por principios estratigráficos corresponden a sedimentos más antiguos.

La secuencia estratigráfica de la localidad JAL-TECO 8 está representada por estratos de arcillas rojizas por oxidación, los cuales se intercalan con areniscas, pequeños lentes de conglomerados y caliche. En las arcillas rojizas se encuentran depositados fósiles de mamíferos del Henfiliano tardío Hh3, siendo muy abundante el équido *Nannippus aztecus* y los roedores Sigmodontinos que se describen en este trabajo. Culminando la secuencia estratigráfica se encuentran sedimentos lacustres y por encima de estos se depositan los sedimentos fluviales que contienen los fósiles de la localidad JAL-TECO 26 (Fig. 8).

La base de columna estratigráfica de la localidad JAL-TECO 26 está representada por una arenisca muy cementada, sobre la cual se depositan sedimentos arcillosos y limo arcillosos, los cuales presentan distintos tamaños de granos y colores verduzcos (ambiente anóxico), grises y cafés rojizos (ambiente oxidativos). En estos sedimentos se ha colectado fauna característica del Henfiliano tardío (Hh3), en especial carnívoros y artiodáctilos, cabe mencionar que no ha sido colectado *Nannippus aztecus*, y los registros de *Astrohippus stockii* son raros (Carranza-Castañeda, 2006).

En la parte alta de la secuencia se deposita una ceniza volcánica de caída de color blancuzco, poco soldada y deleznable, la cual ha sido fechada mediante $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$, obteniendo una edad de formación de 4.89 ± 0.16 Ma (Kowallis *et al.*, 1998). Esta ceniza subyace a un estrato de arcilla con lentes de arenas con estratificación cruzada, sedimentos en donde se han colectado fósiles de pequeños vertebrados, entre los cuales destacan los molares de roedores cricétidos descritos en este trabajo, así como dientes de reptiles y vértebras de peces (Fig. 8).

De acuerdo a Kowallis *et al.* (2010) entre los estratos de la localidad JAL-TECO 8 y la localidad JAL-TECO 26, se deposita un basalto, el cual ha sido fechado por estos autores y

presenta una edad de 4.95 ± 0.02 Ma. Es importante mencionar que la ubicación precisa de este estrato entre ambas localidades permite establecer un segundo límite temporal en la estratigrafía del área; sin embargo, este basalto no ha podido ser observado durante la realización de este trabajo, por lo que el límite temporal de 4.95 ± 0.02 Ma será siempre referenciado a los trabajos previos de Kowallis *et al.* (2010).

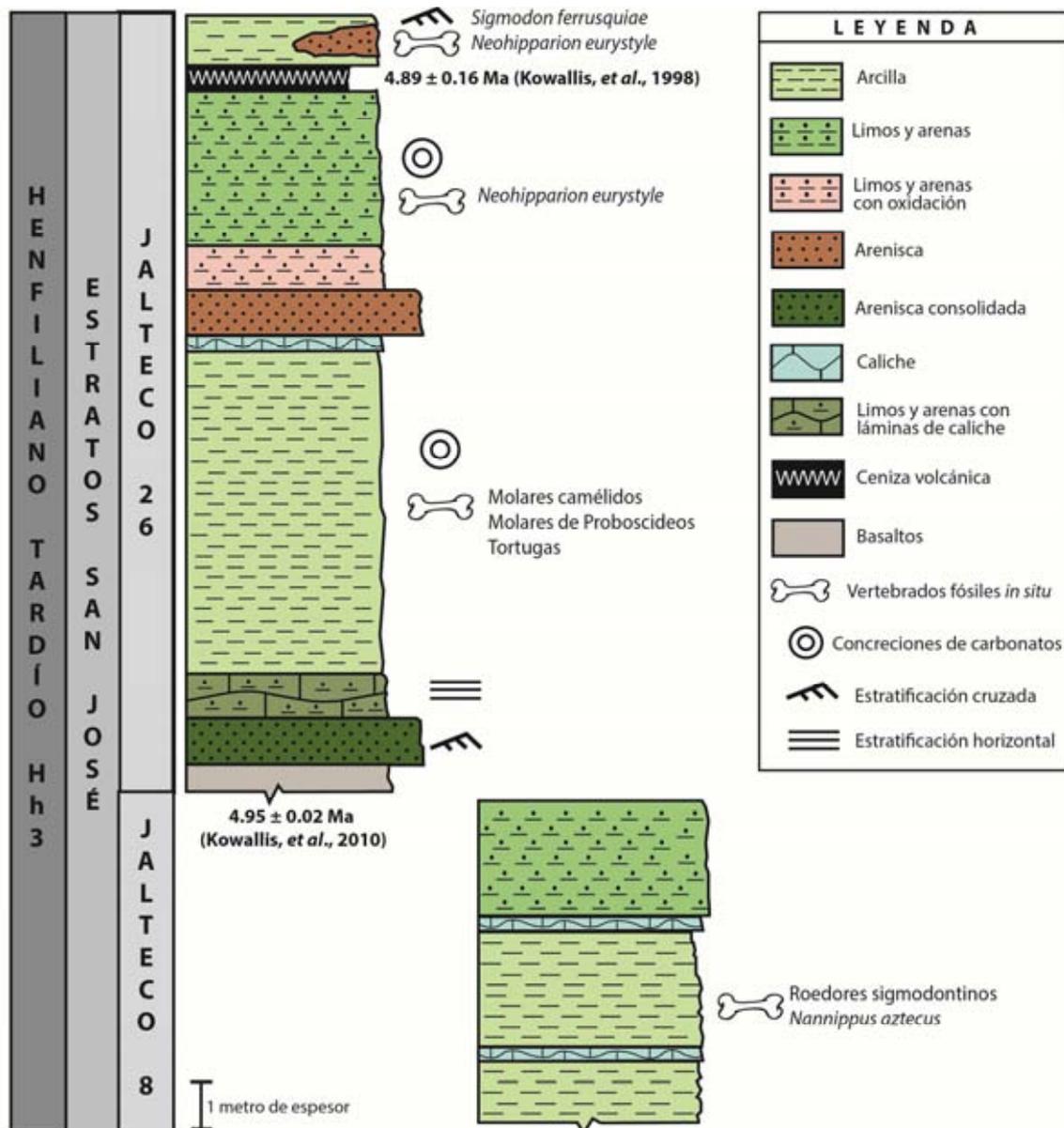


Figura 8. Columna estratigráfica de las localidades JALTECO 8 y JALTECO 26, graben de Tecolotlán, Jalisco.

4.2 La cuenca de San Miguel de Allende, Estado de Guanajuato, México

La cuenca de San Miguel Allende se localiza en el municipio de San Miguel Allende, Estado de Guanajuato, en el margen norte de la Faja Volcánica Transmexicana (FVTM) (Fig. 9). La cuenca se encuentra dentro del sistema de fallas Taxco-San Miguel de Allende (SFTSMA), las cuales se formaron en varios eventos post-laramídicos y se caracterizan por tener una orientación preferentemente Norte-Sur (N-S), Norte/Noroeste a Sur/Sureste NNO-SSE (Alaniz-Álvarez y Nieto-Samaniego, 2005).

La cuenca se encuentra delimitada al Este (E) por la Falla San Miguel Allende y los denominados Cerros de Rancho Viejo, que corresponden a ignimbritas del Oligoceno-Mioceno, mientras que el límite al oeste corresponde a varias fallas de menor grado del SFTSMA, producto de los levantamientos de la Sierra de Guanajuato (Alaniz-Álvarez y Nieto-Samaniego, 2005). Se estima que la falla de San Miguel Allende fue activada aproximadamente hace 10 Ma, permitiendo la formación del graben y comenzando su relleno con sedimentos fluviolacustres que contienen organismos que habitaron durante el Mioceno Tardío, Plioceno y Pleistoceno (Carranza-Castañeda *et al.*, 1994; Alaniz-Álvarez *et al.*, 2001).

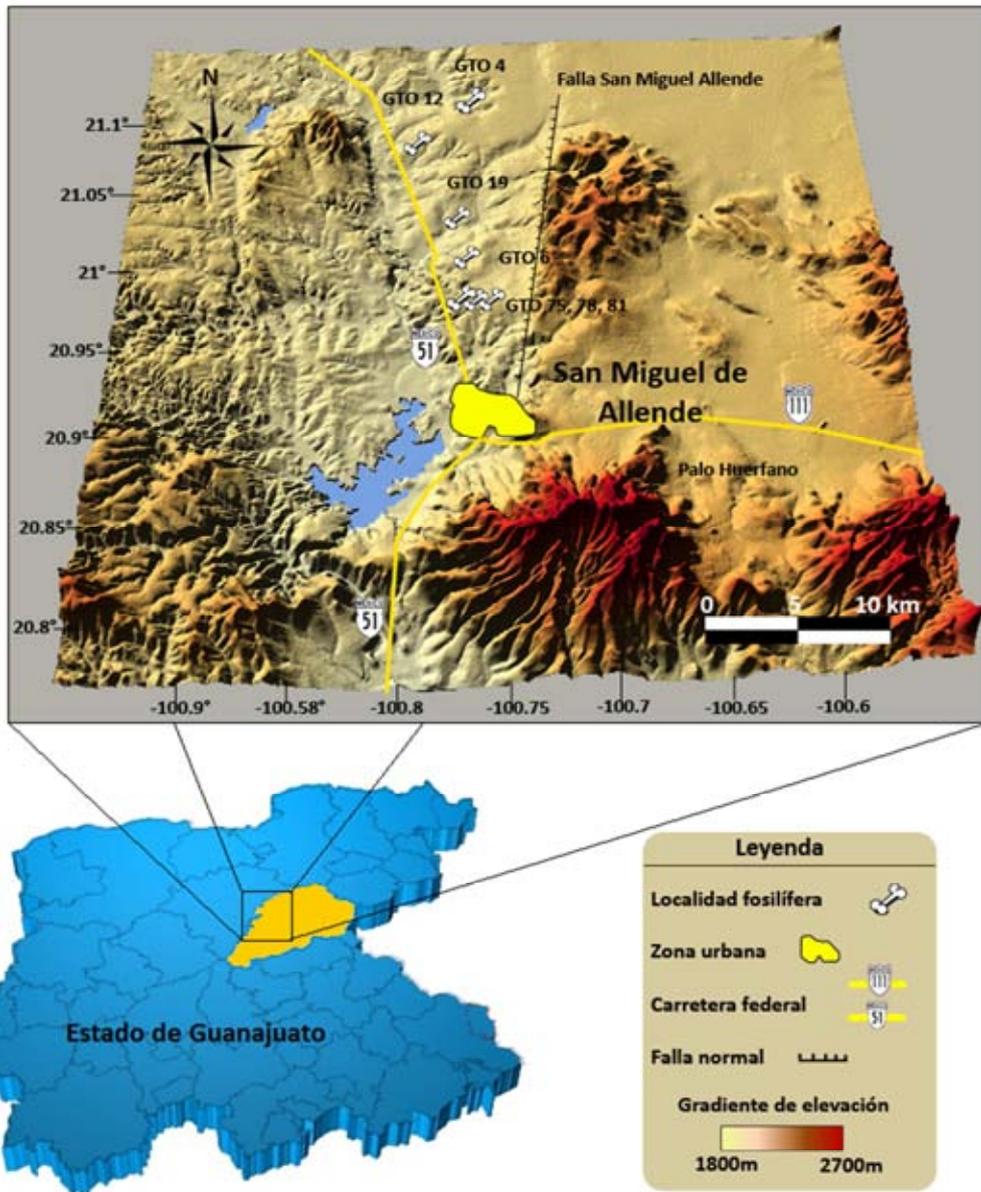


Figura 9. Ubicación de las localidades fosilíferas en el Graben de San Miguel de Allende, Estado de Guanajuato.

4.2.1 Localidad GTO 12 “La Pantera”

La localidad GTO 12, se encuentra en las coordenadas: 21°03.78' N, 100° 46.13'W dentro de la cuenca de San Miguel de Allende, Estado de Guanajuato. Los sedimentos que contienen a los fósiles de pequeños mamíferos se encuentran dentro de un arroyo que

corre en dirección Este-Oeste, y aledaño al poblado de La Petaca (Fig. 9). Estos fósiles de roedores, así como la fauna de mediana y gran talla asociada corresponden al Blancano temprano.

4.2.1.1 Estratigrafía GTO 12 “La Pantera”

La secuencia estratigráfica de la localidad GTO 12 “La Pantera” inicia con un estrato arcilloso de color café claro, sobre el cual se deposita una arcilla que presenta concreciones de caliche. En superposición a esta arcilla, se asienta una ceniza volcánica de caída color grisáceo y de apariencia deleznable, la cual ha sido fechada por Kowallis *et al.* (1998) mediante $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$, presentando una edad radiométrica de 3.9 ± 0.3 Ma. Por encima de esta ceniza se encuentran estratos intercalados de lodolitas y areniscas con limos, los cuales parecen corresponder a una planicie de inundación, además de tener aporte significativo de sedimentos volcánicos por la gran cantidad de vidrio que se observa en ellos.

Dentro del cuerpo de lodolitas se observan pequeños lentes de arenisca de grano mediano a grueso, los cuales contienen la mayor parte de los fósiles de pequeños vertebrados. Entre estos fósiles destacan los roedores sigmodontinos y los neotominos, en asociación con los équidos *Nannippus peninsulatus* y *Equus simplicidens*, estos últimos fósiles guía del Blancano (Carranza-Castañeda, 2006), además de abundante material de reptiles y anfibios fósiles (Fig. 10).

En la parte superior de la secuencia estratigráfica de la localidad se observa el depósito discordante de un estrato masivo de arcilla amarillento, sin estratificación, en el cual han podido colectarse elementos fósiles de *Equus conversidens* y diversa fauna pleistocénica. Estos sedimentos presentan una gran similitud con los sedimentos de la localidad GTO 78, tanto en litología como en fauna. Este estrato es cortado por paleocanales, los cuales se componen por pequeños lentes de conglomerados inmersos en una matriz de arena gruesa, los clastos corresponden a guijarros redondeados de roca volcánica, no mayores a tres cm. En los conglomerados se observa una estratificación cruzada muy clara que permite interpretarlos como paleocanales (Fig. 11). A pesar de que

no se ha colectado ningún fósil en esta estructura, los sedimentos interpretados como paleocanal tienen que ser más jóvenes dado que cruzan en varias zonas del área al estrato masivo de arcillas del Pleistocénico.

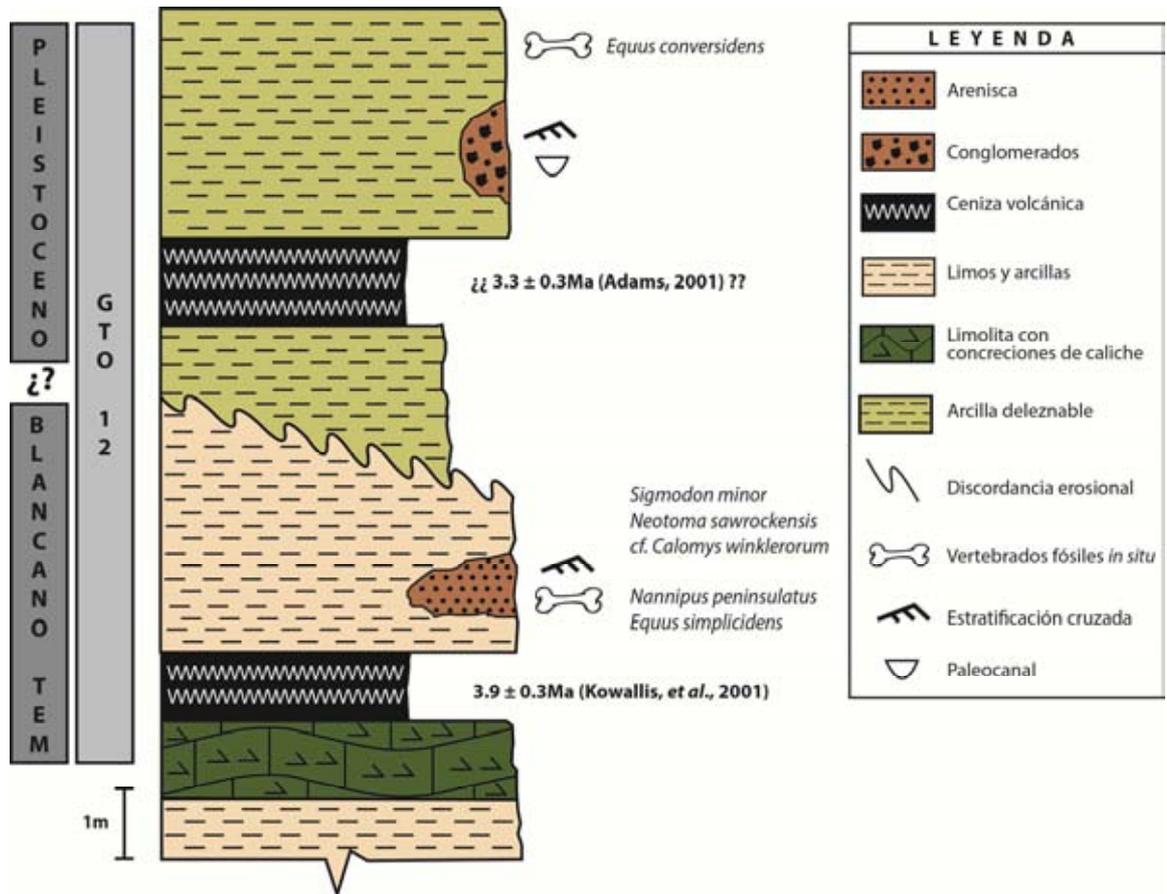


Figura 10. Se muestra la columna estratigráfica de la localidad GTO 12 "La Pantera". Los sedimentos que contienen a los fósiles de pequeños vertebrados se encuentran entre dos cenizas volcánicas que poseen fechamientos radiométricos. Blancano Tem. Hace referencia al Blancano temprano.

En la base del estrato masivo arcilloso se deposita una ceniza volcánica de caída de color blanco y con mucho vidrio. Según Adams (2001), esta ceniza volcánica presenta la misma litología que la ceniza volcánica de la localidad "Miller Place" localizada en el área de Rancho Viejo, cuya edad se determinó por el método de decaimiento isotópico $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ en $3.3 \pm 0.3 \text{ Ma}$; sin embargo, durante el trabajo de campo realizado en este estudio se observó que la ceniza se encuentra depositada entre el estrato pleistocénico

(descrito anteriormente) y no por debajo de este, como se ha interpretado con anterioridad (Adams, 2001). De aquí surge la interrogante sobre la edad de esta ceniza y su correlación temporal con los demás sedimentos dentro de la cuenca de San Miguel de Allende, lo que deja claro la necesidad de continuar realizando un trabajo más detallado en la obtención de edades radiométricas dentro de la cuenca.

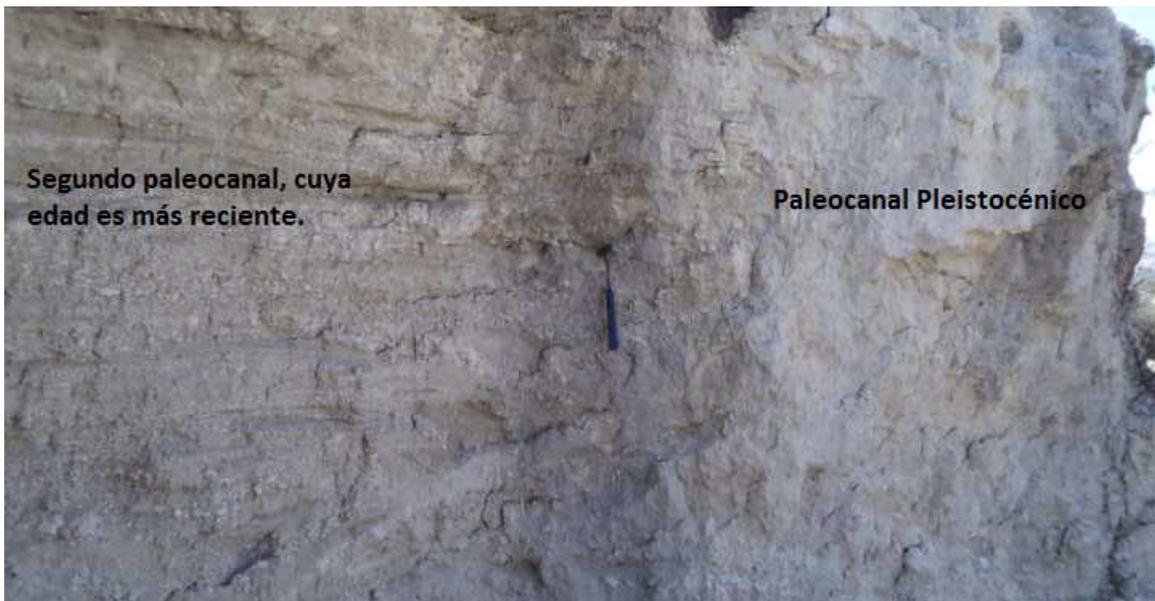


Figura 11. Paleocanal conformado por un estrato conglomerático de la parte alta de la secuencia estratigráfica de la localidad GTO 12 "La Pantera".

4.2.2 Área de Coecillos: Localidades GTO 75 "Arroyo Emilio", GTO 78 "Arroyo Glyptodon" y GTO 81 "La Perdida"

El área de Coecillos se encuentra en las coordenadas 20° 59.93' N, 100° 46.06' W. Esta área comprende varias de las localidades más importantes de vertebrados fósiles del centro de México, además de ser uno de los pocos lugares en Norteamérica donde en un espacio relativamente pequeño están representadas tres edades NALMA: Henfiliano (tardío), Blancano temprano e Irvingtoniano. Gracias a esto ha sido posible comenzar a establecer las bases en la sucesión faunística de diversos grupos de mamíferos, definiendo con mayor precisión los límites bioestratigráficos entre las edades NALMA del Cenozoico tardío (Carranza-Castañeda, 2006; Carranza-Castañeda *et al.*, 2013).

La localidad tipo es GTO 30 “Coecillos” y sus estratos corresponden a la base de la secuencia de toda el área. La fauna fósil colectada en esta localidad corresponde al Henfiliano tardío Hh3, por la presencia de: *Dinohippus mexicanus*, *Astrohippus stockii*, *Neohipparion eurystile*, *Nannippus aztecus*, *Teleoceras*, *Machairodus*, *Hemiauchenia*, *Texoceros*, *Hexobelomeryx*, *Megatylopus* y *Desmathyus*; además de pequeños vertebrados tales como: *Paenemarmota*, *Notolagus* e *Hypolagus* (Carranza-Castañeda, 2006; Jiménez-Hidalgo y Carranza-Castañeda, 2011).

La colecta de pequeños vertebrados se realizó en las localidades superpuestas a GTO 30, las cuales son: GTO 75 “Arroyo Emilio” del Henfiliano tardío, GTO 81 “La Perdida” del Blancano y GTO 78 “Arroyo Glyptodon” del Irvingtoniano. Todas ellas descritas a continuación (Fig. 12).

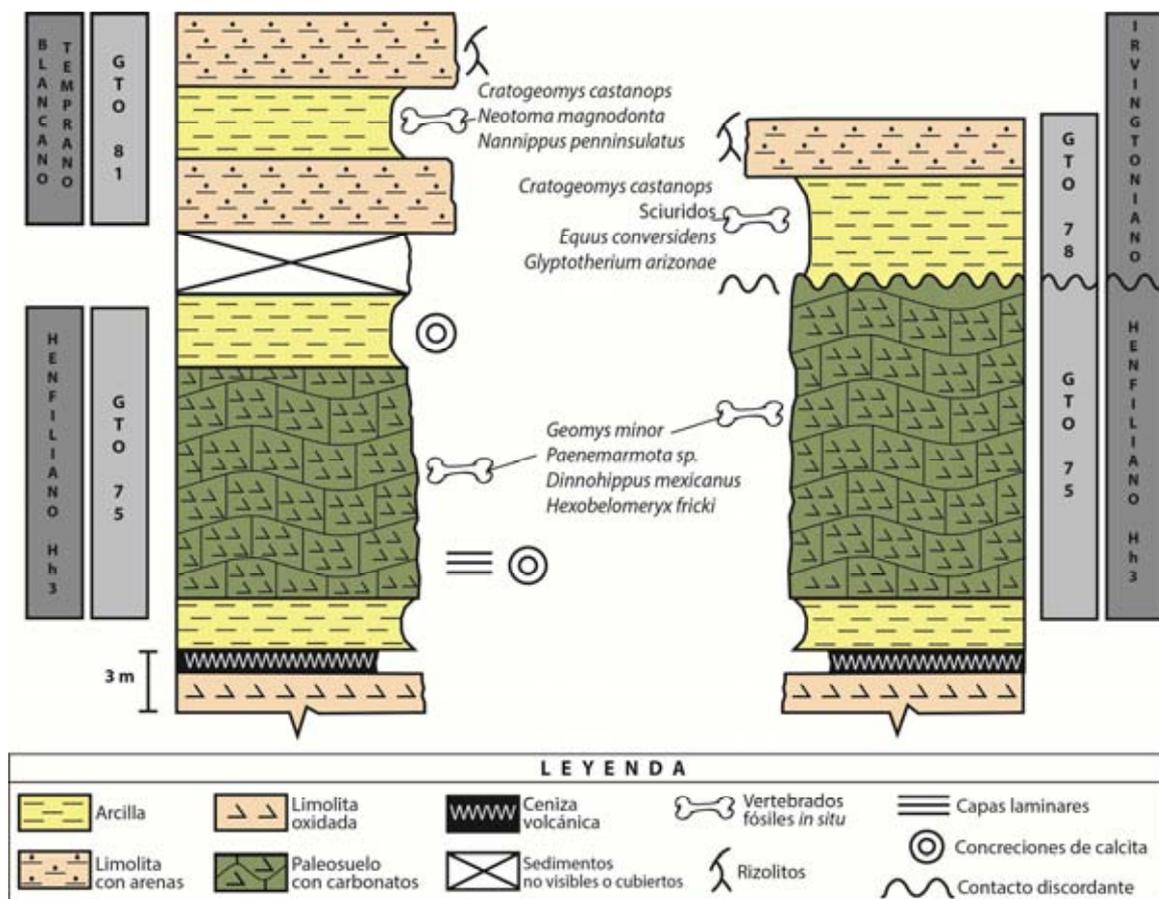


Figura 12. Columna estratigráfica de las localidades GTO 75, GTO 78 y GTO 81 del área de Coecillos.

4.2.2.1 Estratigrafía de la localidad GTO 75 “Arroyo de Emilio”

La secuencia estratigráfica de la localidad GTO 75 “Arroyo de Emilio” está dominada por arcillas de color café claro y aspecto deleznable, las cuales llegan a presentar un tipo de estratificación laminar, así como pequeñas fracturas perpendiculares al plano de depósito. Estas rocas de arcilla se encuentran intercaladas con lentes de caliche de espesor variable (hasta 15 cm), producto de momentos en los cuales cesó el aporte de sedimentos y la superficie del estrato quedó expuesta a la desecación, iniciándose los procesos pedogenéticos y permitiendo la precipitación de carbonatos. Esto es coherente con Adams (2001), para quien los estratos arcillosos con láminas de carbonatos, pueden ser interpretados como zonas marginales de un sistema lagunar, o bien un estanque permanente que fue sometido a los procesos de pedogénesis y desecación (Fig. 12).

4.2.2.2 Edad de la localidad GTO 75 “Arroyo de Emilio”

Los estratos de esta localidad han sido asignados al Henfiliano tardío principalmente por la presencia del équido *Dinnohippus mexicanus*, el artiodáctilo *Hexobelomeryx fricki* y el pecarí *Catagonus brachydontus*. Aunque en los sedimentos de esta localidad también han sido colectados diversos elementos de mamíferos fósiles de gran importancia para el Gran Intercambio de Biotas entre las Américas (GABI); tal es el caso de *Conepatus sanmiguelensis*, uno de los primeros carnívoros que invadieron Sudamérica (Carranza-Castañeda, 2006; Wang y Carranza-Castañeda, 2008; Carranza-Castañeda *et al.*, 2013), y los roedores geómidos y sciuridos que se describen en este trabajo.

La secuencia de la localidad GTO 75 se encuentra en contacto discordante lateral y erosional con dos secuencias sedimentarias cuyas faunas fósiles son de distintas edades NALMA: la localidad GTO 81, que corresponde al Blancano; la localidad GTO 78 que corresponde al Irvintoniano (Fig. 12).

4.2.2.3 Estratigrafía y edad de la localidad GTO 81 “La Perdida”

Los sedimentos de la localidad corresponden a una alternancia entre estratos arcillosos con arenas finas, de color café claro y arcillas de un blanco amarillento, que es

donde se han colectado los fósiles de pequeños vertebrados. En las arcillas arenosas es posible observar restos de raíces calcificadas, lo que puede indicar un tipo de ambiente de depósito similar a una planicie de inundación sobre un suelo incipiente (Fig. 12).

Los fósiles de megafauna colectados en esta localidad corresponden al Blancano temprano, específicamente por la ocurrencia del équido *Nannippus penninsulatus*, fósil guía de esta edad que se extingue hace 2.5 Ma. Además, han sido colectados roedores geómidos, los cuales se describen en este trabajo. Si bien la localidad GTO 81 “La Perdida” debería de encontrarse por encima de los sedimentos del Henfiliano tardío de la localidad GTO 75 “Arroyo Emilio”, no es posible observar el contacto entre ambos cuerpos de roca, debido a que existen zonas cubiertas por vegetación de tipo matorral xerófilo, o bien, porque dicho contacto ha sido erosionado, o simplemente porque no se ha encontrado.

4.2.2.4 Estratigrafía y edad de la Localidad GTO 78 “Arroyo Glyptodon”

La estratigrafía de la localidad GTO 78 se compone principalmente por estratos masivos de arcillas amarillentas, sin ningún tipo de clasificación en el tamaño de grano. Estos estratos de arcillas con regularidad forman depósitos de relleno, cuya extensión es variable. Los depósitos de arcillas a menudo cortan a secuencias más antiguas, como se puede observar en el contacto erosional entre GTO 75 y GTO 78 (figura 13). Cabe destacar que existe un gran parecido litológico de estos sedimentos con aquellos depositados en la parte alta de la secuencia de GTO 12 “La Pantera”, pero no se han realizado trabajos mineralógicos que interpreten la relación entre ambos depósitos y solo se sabe que pueden corresponder en edad de depósito por la similitud en la fauna colectada en ellos.

La edad de la localidad GTO 78 es asignada al Irvingtoniano principalmente por la presencia del équido *Equus scotti* y el gliptodonte *Glyptotherium texanum* (Carranza-Castañeda y Gillette, 2011). Aunque quizás lo más correcto es referirla al Pleistoceno, ya que la división entre Irvingtoniano y Rancholabreano para el centro de México es un tema de debate (Bell *et al.*, 2004). Además, otra fuerte evidencia de que los sedimentos en dicha cuenca son del Pleistoceno temprano es que no ha sido colectado ningún fósil de *Bison* con anterioridad, el cual corresponde al principal fósil guía del Rancholabreano

(Pleistoceno tardío) y cuya distribución comprende toda Norteamérica, hasta regiones en el Sur de México como Puebla, Oaxaca y Chiapas (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2013).



Figura 13. Discordancia erosional entre sedimentos del Henfiliano e Irvingtoniano de las localidades GTO 75 y GTO 78, en el área de Coecillos.

4.2.3 Área de Rancho Viejo: localidades GTO 6 “Arrastracaballos” y GTO 7 “El canal”

La localidad de Arrastracaballos, se encuentra dentro del área de Rancho Viejo en el Graben de San Miguel de Allende, en las coordenadas geográficas 21°00.92'N, 100°45.31'W. Esta zona fosilífera alberga una de las áreas con mayor diversidad de fauna de mamíferos del Blancano temprano que se conoce para el Centro de México y es una de las más importantes en Norteamérica (Carranza-Castañeda, 2006). Dentro de esta área se han colectado roedores fósiles en dos de sus localidades, GTO 6 “Arrastracaballos” que corresponde al Blancano temprano y GTO 7 “El Canal” que corresponde al Pleistoceno. Estas se describen a continuación (Fig. 14).

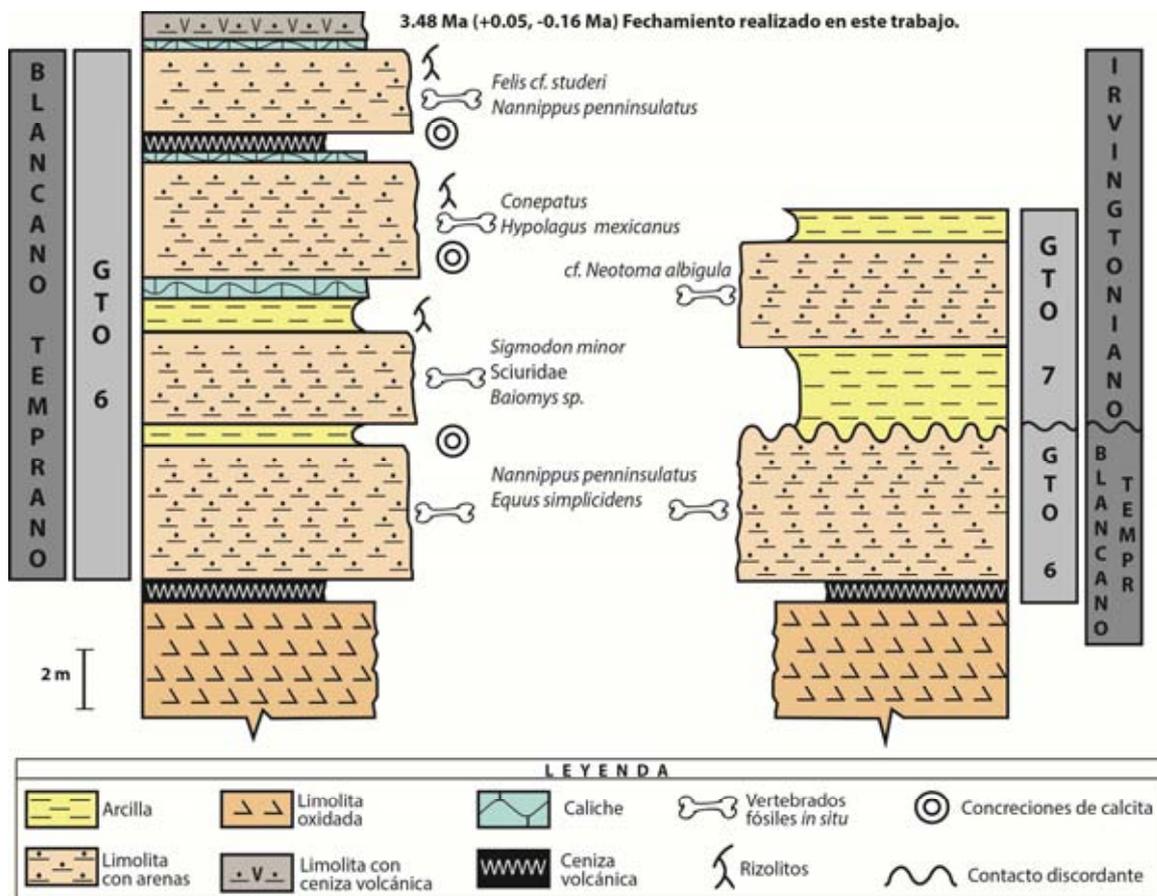


Figura 14. Columna estratigráfica del área de Rancho Viejo, localidades GTO 6 “Arrastracaballos” y GTO 7 “El Canal”, cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato.

4.2.3.1 Estratigrafía de la Localidad GTO 6 “Arrastracaballos”

La localidad tipo del área es GTO 6 “Arrastracaballos”. Esta localidad se encuentra definida por una secuencia de arcillas con arenas finas y estratos de caliche. En la base de la secuencia se observa un paleosuelo oxidado cubierto por una ceniza volcánica, por encima de los cuales se depositan estratos masivos de arcillas con arenas finas de color amarillo verdoso, con tamaños de partícula mal clasificada. Además tiene pequeños nódulos de carbonatos y rizolitos. Estos estratos están intercalados por lutitas con grosores más pequeños y con un mayor grado de resistencia a la erosión. En las arcillas se ha colectado abundante material de vertebrados fósiles, incluyendo a roedores sigmodontinos, sciúridos y baiómidos.

En la parte media y alta de la secuencia las arcillas con arenas finas están intercaladas con estratos de caliche bien cementado. Esto se interpreta como eventos de desecación dentro de un sistema fluvio-lacustre. Seguido de estos estratos de arcillas y capas de caliche se deposita una ceniza volcánica de caída poco consolidada y de color azul grisáceo (Fig. 14).

4.2.3.2 Edad de la localidad GTO 6 "Arrastracaballos"

Toda la secuencia de la localidad GTO 6 se encuentra cubierta por un estrato arcilloso con abundante material volcánico, el cual presenta una gran concentración de material vítreo. A esta roca volcánica se le han extraído un total de 41 circones y se ha medido en cada uno de ellos su relación de $^{206}\text{Pb}/^{238}\text{U}$ para estimar su edad de formación. Esto se realizó por el método de ablación laser con un ICP de masas, en el laboratorio LEI del Centro de Geociencias. Del total de muestras se tomaron aquellas más jóvenes (considerando a los demás minerales como heredados) y con estos 16 circones se estimó mediante el algoritmo "tuff-zirc-age" su edad de formación. Se obtuvo que la edad de formación y depósito de la ceniza volcánica fue de 3.48 ± 0.05 , -0.16 Ma (Fig. 15).

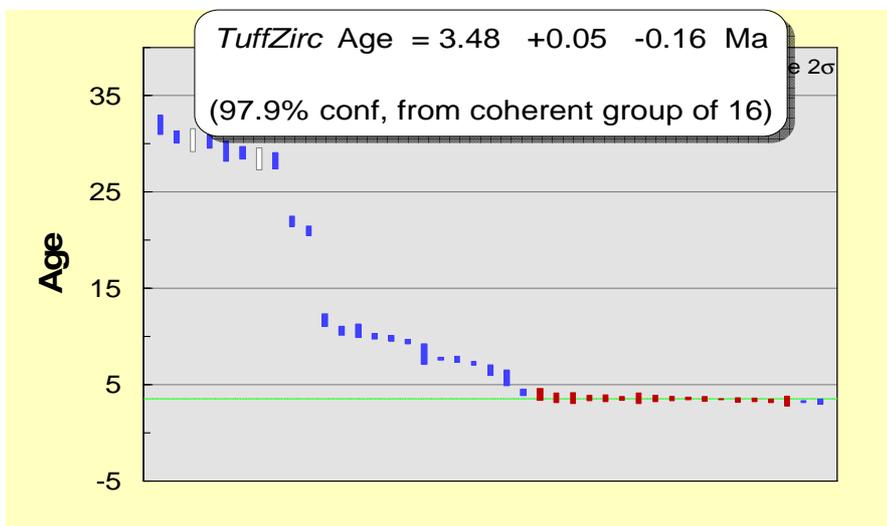


Figura 15. Fechamiento radiométrico en la limolita con ceniza volcánica de GTO 6 "Arrastracaballos". En el eje de las x se muestra cada uno de los circones analizados, mientras que en el eje de las "y" se observa su edad de formación. Las muestras en color azul y blanco se consideran heredadas, mientras que las de color rojo corresponden a los minerales autigénicos

En los sedimentos de esta localidad han sido colectados en asociación con los roedores fósiles, elementos de *Conepatus* sp., *Hypolagus mexicanus*, *Felis cf. studeri* y *Nannippus peninsulatus*, los cuales corresponden al Blancano temprano (Carranza-Castañeda, 2006). Esta edad relativa es totalmente coherente con la edad radiométrica presentada anteriormente.

4.2.3.3 Estratigrafía y edad de la Localidad GTO 7 “El Canal”

En el área de Arrastracaballos además de existir sedimentos pliocénicos afloran también sedimentos pleistocénicos, los cuales son comprendidos dentro de la localidad GTO 7 “El Canal”. Estos afloramientos pleistocénicos generalmente se encuentran en la parte alta de la secuencia del área, por encima de los estratos de la localidad GTO 6 “Arrastracaballos”, aunque en algunas zonas los sedimentos pleistocénicos pueden observarse como material de relleno en sistemas de arroyos con menor altura topográfica.

Los sedimentos de la localidad GTO 7 están en contacto erosional con aquellos sedimentos de GTO 6 (Figs. 14 y 16). En esta localidad los sedimentos pleistocénicos corresponden a un sistema alternado, de lutitas y lutitas con arenas, los cuales presentan una coloración amarillenta, a café clara y café oscura (en la cima). Este color oscuro es quizás dado por la presencia de material orgánico producto de pedogénesis.

La edad de la localidad GTO 7 ha sido inferida tentativamente al Irvintogiano esto debido a que en el área se ha colectado material de *Equus scotti*, con características muy similares a los ejemplares fósiles de GTO 78. Además no ha sido colectada fauna del Blancano, y sobre todo ningún elemento que pueda ser referido al género *Bison*, fósil guía del Rancholabreano.



Figura 16. Fotografía del área Arrastracaballos, localidades GTO 6 Y GTO 7, Blancano temprano e Irvingtoniano, respectivamente.

4. 2. 4 Localidad GTO 19 "Pecos"

Los sedimentos de la localidad corresponden a una alternancia entre estratos arcillosos con arenas finas, de color café claro y arcillas de un blanco amarillento, que es donde se han colectado los fósiles de pequeños vertebrados. Los estratos son masivos, mal clasificados sin ningún tipo de estratificación cruzada u horizontal, lo que lleva a pensar que son las arcillas son depósitos de relleno.

En los sedimentos de esta localidad ha sido colectado un gran número de elementos completos y aislados de fósiles de cricétidos, además de fauna asociada típicamente del Blancano temprano. La localidad corresponde al área de Rancho viejo, y las similitudes con la localidad Miller parece indicar que estratigráficamente son concordantes. Aunque es necesario un trabajo bioestratigráfico más detallado para correlacionar ambas localidades.

V. MATERIAL Y MÉTODOS

4.1 Prospección y colecta del material fósil

La prospección y la colecta de fósiles de pequeños vertebrados se llevaron a cabo mediante las técnicas de tamizado en agua (*screen washing*), utilizadas ampliamente en la micropaleontología de vertebrados. La prospección consistió en recorrer los afloramientos de rocas sedimentarias en busca de facies propias de sistemas fluviolacustres, en los cuales se han colectado con anterioridad una gran diversidad de mamíferos fósiles del Henfiliano tardío, Blancano y Pleistoceno (Carranza-Castañeda, 2006). En estos afloramientos se buscó a detalle algún indicio directo de fósiles de pequeños mamíferos, tales como pequeños fragmentos o elementos completos de estos organismos. Una vez ubicado el estrato del cual proceden estos fósiles, se extrajo con pala la matriz de sedimentos en los cuales están incluidos los fósiles, cuidando siempre de no colectar material retrabajado.

El lavado del sedimento colectado se llevó a cabo mediante el tamizado en agua (*screen-washing*), esta es la forma más utilizada para la colecta de los microfósiles. La técnica fue introducida en la paleontología de pequeños mamíferos por Lartet en el siglo XIX, posteriormente retomada por Hibbard a mediados del siglo XX y perfeccionada en la “Mesa de Freudenthal” por un grupo de holandeses a cargo de Freudenthal (Minwer-Barakat, 2005). La técnica consiste en tamizar el sedimento utilizando agua, esto se hace con la finalidad de eliminar todas aquellas partículas finas, como es el caso de los limos y arcillas, los cuales pueden corresponder en peso al 50% o más del 90% dependiendo del sedimento estudiado. El material resultante de esta técnica fueron gravas, arenas gruesas y elementos completos o fragmentos de fósiles de pequeños vertebrados.

Una vez lavado el sedimento, el siguiente paso fue el triado, el cual consistió en la separación de los restos fósiles de las gravas y arenas gruesas. Para esto se utilizó una lupa de aumento y una superficie blanca como contraste del sedimento. La superficie blanca permite distinguir mejor los microfósiles, ya que estos presentan por lo general colores oscuros a diferencia del sedimento que tiene tonalidades más claras (excepto el material ferromagnésico).

El triado se enfocó principalmente en estructuras masticatorias, es decir, maxilas, mandíbulas, dientes, molares e incisivos, ya que estos elementos proporcionan la información más valiosa para la identificación taxonómica en una mezcla de fragmentos aislados. Además de los dientes y molares, se extrajo una gran cantidad de elementos postcraneales de diversos organismos, no solo roedores, los cuales aún no han sido descritos.

El material fósil más importante fue limpiado y reconstruido, cuando así lo ameritaba. Luego fue identificado mediante la descripción de sus estructuras más diagnósticas y comparado con aquellas publicadas en literatura especializada para cada uno de los grupos (véase apartado de terminología).

4.1.1 Trabajo de gabinete

Los fósiles descritos en este trabajo fueron comparados con esqueletos completos de organismos recientes, así como fósiles, resguardados en las colecciones de: Laboratorio de Paleontología del Centro de Geociencias, UNAM (MPGJ); La Colección Nacional de Paleontología, del Instituto de Geología, UNAM; Laboratorio de Arqueozoología "M. en C. Ticul Álvarez Solórzano", INAH; Colección de Zoología, de la Universidad Autónoma de Querétaro (UAQ).

Luego de su preparación, identificación, comparación y descripción, los fósiles fueron catalogados e incluidos en la colección del Laboratorio de Paleontología del Centro de Geociencias, UNAM, campus Juriquilla (MPGJ).

4.2 Terminología de Cricetidae

Para la identificación del material fósil de Cricetidae se observó la morfología en las caras oclusares de los molares, siguiendo casi en su totalidad la terminología de Lindsay (1972), con excepción de las estructuras referidas por este autor como valles, para lo cual se siguió a Tomida (1987), quien da un nombre específico para cada valle o surco dependiendo de su cercanía con las cúspides principales. Siendo por ejemplo el metaflexo, aquel valle más cercano al metacono.

La etimología de los nombres en las estructuras hace referencia a su posición y forma, es decir, aquellas terminaciones en “ido” significan que la estructura se encuentra en la mandíbula, mientras que la terminación “lofo” hace referencia a una cúspide accesoria, o bien, la terminación “flexo”, refiere que la estructura es un valle o surco (Fig. 17).

Para la identificación y la descripción de las especies a través de su morfología dental se utilizaron los textos científicos donde se publicaron las especies tipo.

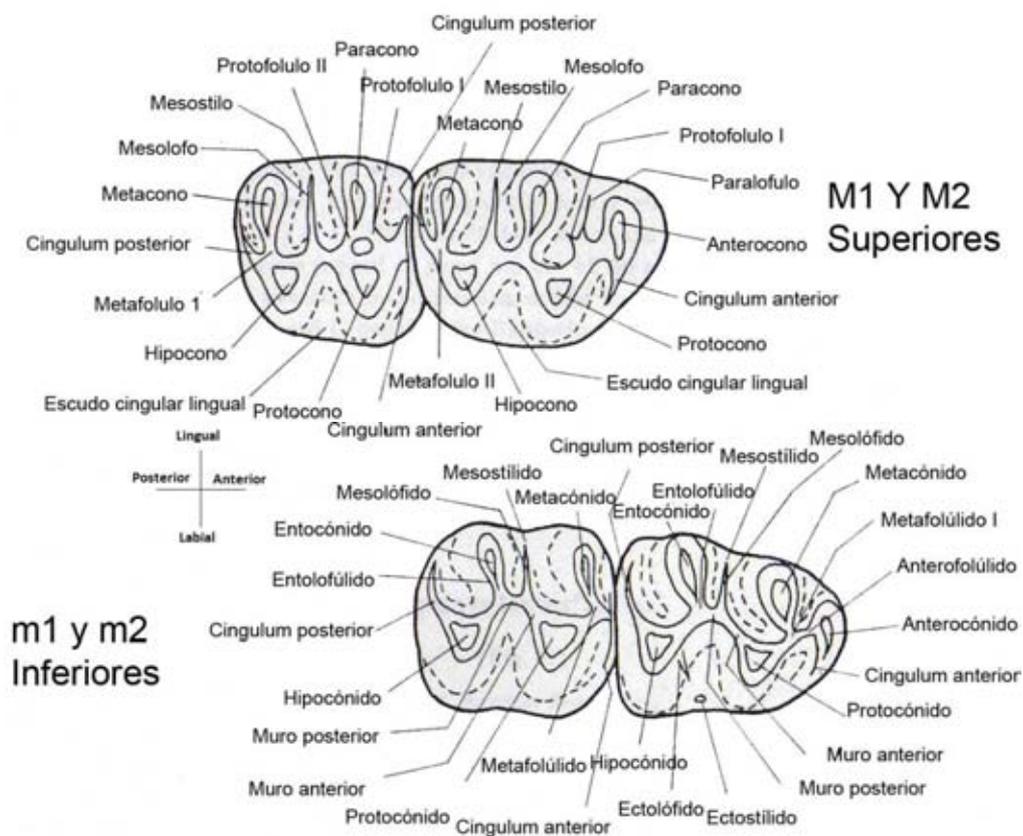


Figura 17. Terminología de las cúspides de Sigmodontinae. Se observan los molares M1 y M2, tanto superiores como inferiores. Modificado de Lindsay (1972).

En los molares de geómidos se utilizaron como diagnósticos el número y posición de surcos en los incisivos superiores y la variación morfológica del premolar cuatro (Martín *et al.*, 2011).

4.2.1 Terminología para el género *Neotoma*

Para la identificación y descripción de los elementos referidos al género *Neotoma* se siguió la terminología de Harris (1984), quien incluye los términos lofo (ido) I, para el lofo anterior; lofo (ido) II, para el lofo medial y lofo (ido) III, para el lofo posterior. Así como el surco anterolingual, estructura designada por Lindsay 1972 como surco o valle lingual y para Tomida (1987) como metafléxido en molares inferiores, y como paraflexo en superiores (Fig. 18).

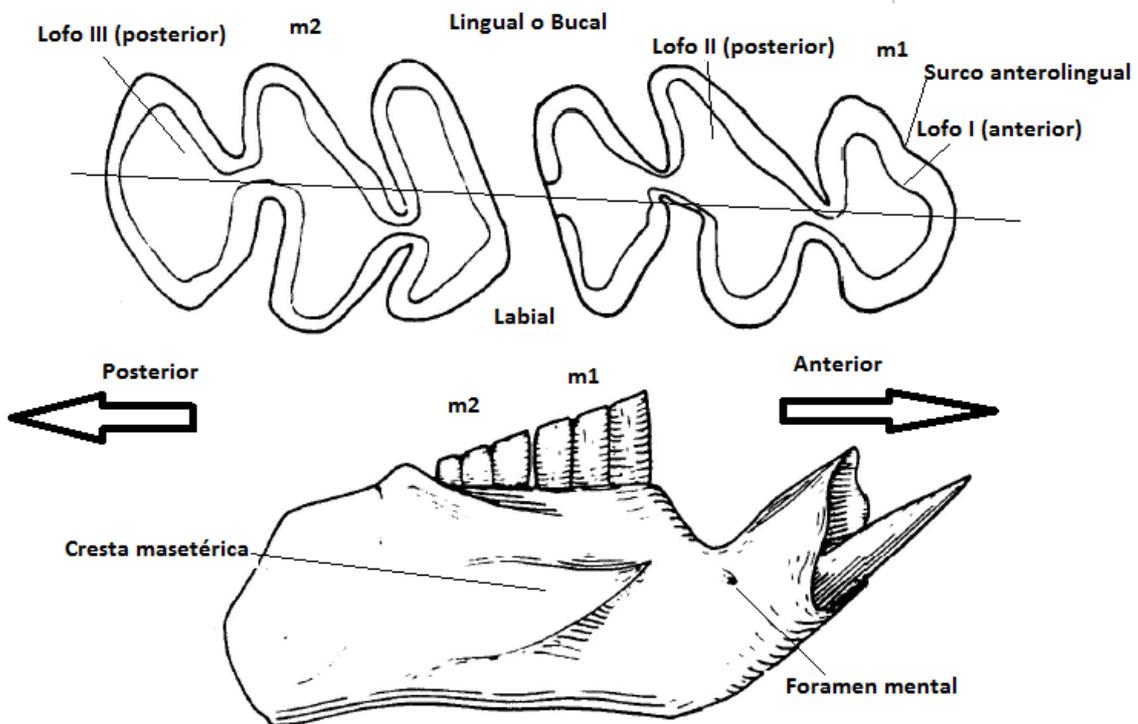


Figura 18. Estructuras diagnósticas de la mandíbula y elementos molariformes de *Neotoma*. Modificado de Álvarez (1969).

4.3 Medidas en caracteres diagnósticos de cricétidos

Las medidas tomadas a los dientes molariformes se realizaron utilizando imágenes digitales. Estas imágenes fueron tomadas con una cámara Motic acoplada a un microscopio estereoscópico. Posteriormente las imágenes fueron procesadas por el programa CombineZM para mejorar su resolución, esto con la finalidad de incrementar la precisión en la medición por medio del programa Image J.

Para los cricétidos se tomó el largo total anteroposterior (LT) y la máxima longitud posterior (AP), medidas comúnmente usadas (Lindsay, 1984 y Carranza-Castañeda y Walton, 1992); sin embargo, se ha observado que también existe variación en la máxima longitud medial (AM) (Fig. 19), por lo que también se consideró. Además, se calculó que no hay diferencias significativas ($p < 0.05$) entre AP y AM (Fig. 14b), por lo que es posible considerar cualquiera de ambas, siempre y cuando sea la mayor longitud.

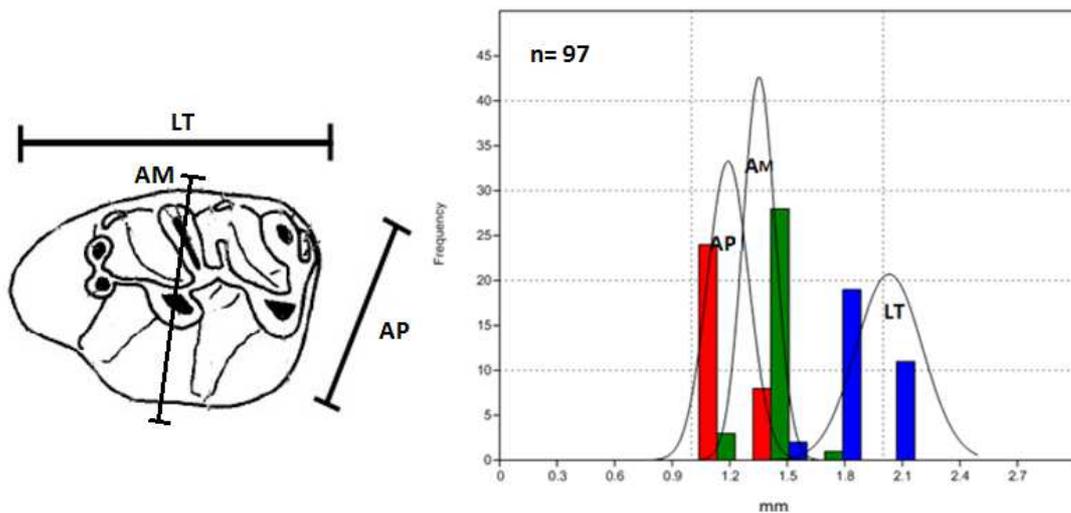


Figura 19. Medidas tomadas en molares de sigmodontinos. A) Ilustra las medidas tomadas en un molar, donde: LT, corresponde a la longitud total anteroposterior (color azul); AM, es la máxima distancia medial protocono-metacono (color verde); AP es la máxima longitud posterior (color rojo). En la gráfica b), se muestra la distribución normal de las medidas tomadas a 97 molares superiores en inferiores 1, en donde se observa que no hay diferencias significativas entre tomar la medida AM o considerar la de AP, sin embargo, en el estudio se toma preferentemente la mayor de ambas.

4.3.1 Medidas Geomyidae

Para los roedores geómidos se tomaron medidas tanto en los molares como en incisivos, así como algunas distancias en mandíbula y maxila. Las medidas en los molares centran su atención en el molar más diagnóstico, el premolar cuatro (P4, p4) (Russell, 1968).

En el premolar cuatro, superior e inferior (P4, p4), se tomaron las siguientes medidas, varias de ellas consideradas por Martin y colaboradores (2011) (Fig. 20):

- LP4 y Lp4: Largo anteroposterior del premolar cuatro (superior e inferior).
- AP4 y Ap4: Ancho (labial-lingual) mayor del posterolóbulo en el premolar cuatro (superior e inferior).
- AA: Ancho del anterolóbulo.
- AI: Ancho del istmo de dentina que conecta el anterolóbulo con el posterolóbulo.

Para el molar 1 y 2 se tomaron el largo anteroposterior, el ancho bucal-labial y su área. Esto con la finalidad de compararlo con el área del molar 3, única medida considerada en este estudio para dicho molar.

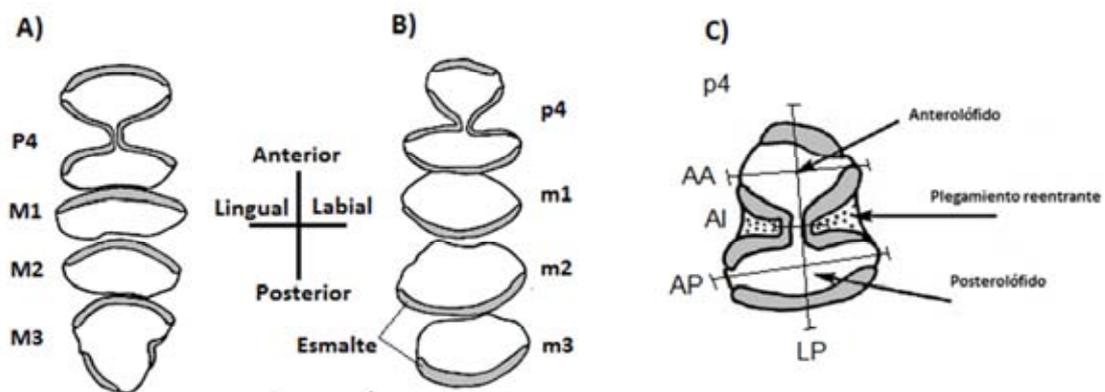


Figura 20. Estructuras diagnósticas de los molares en Geomyidae. A) Ilustración de una maxila izquierda con los molares P4 a M3; B) Ilustración de una mandíbula derecha con los molares p4 a m3; C) Medidas estudiadas en P4 y su simbología (modificada de Russell, 1968).

4.4 Grados de hipsodoncia en molares

El grado de hipsodoncia ha sido tomado de dos maneras, una cualitativa con base en la descripción dada por Koenigswald (2011) y, una cuantitativa siguiendo a Fortelius *et al.* (2006).

Los grados cuantitativos de hipsodoncia (hy) se obtienen mediante la relación entre el largo antero posterior (LAP) del molar dos (superior o inferior) y la altura de su corona (AC), donde según Fotelius *et al.* (2006):

- Se considera un molar Braquiodonto si la proporción entre el LAP y AC es menor a 0.8 hy.
- Corresponde a un molar Mesodonto, si la proporción entre el LAP y AC del M2 o m2, se encuentra en el rango de los 0.8 a los 1.2 hy.
- Es definido como un molar Hipsodonto, si la proporción entre el LAP y AC del M2 o m2, es superior al 1.2 hy.
- Se toma como un molar Hipselodonto, si las proporciones son similares a las del molar Hipsodonto, además de no presentar el desarrollo de raíces por ser de crecimiento continuo.

4.4.1 Niveles de desgaste en los molares de roedores

Los molares fósiles se dividieron en cuatro niveles de desgaste: Diente de leche, Joven, Adulto y Viejo:

El nivel de desgaste “Diente de leche”, se definió como aquel en el cual los molares no presentan ningún tipo de raíz ni vestigios de haber tenido una ya que no existió desarrollo del cemento dental, propio de la raíz del diente. En este estado las cúspides de los lofos son muy angulares.

El nivel de desgaste “Joven” se definió como aquel en el cual los molares presentan muy poco desgaste en la cara oclusal, es decir, que las cúspides de los lofos se observan achatadas sin llegar a ser planas o cóncavas. En este estado se observan las raíces ya sea que estén completas o parcialmente rotas.

El nivel “Joven-Adulto” se definió como aquel en el cual los molares presentan un desgaste moderado, es decir, que las cúspides de los lofos se encuentran planas o cóncavas y los lofos labiales sobresalen más que el cíngulo labial (vista labial).

El nivel “Viejo” se definió como aquel en el cual los molares presentan un uso excesivo, es decir, que las cúspides de los lofos han sido desgastadas completamente y las

cúspides labiales han llegado a la base del cíngulo labial, por lo tanto, en una vista labial no se observa el valle labial que separa los márgenes centrales de los lófos labiales.

4.5 Estimación de tamaño corporal en cricétidos

La estimación del tamaño corporal se siguió mediante la ecuación propuesta por Martin (1980), la cual fue desarrollada para el género *Sigmodon*; sin embargo, en este trabajo se considera útil para otros géneros cercanos a este taxón, sobre todo aquellos agrupados en las subfamilias Sigmodontinae y Neotominae.

$$W = 4.05 L^{3.33}$$

Donde W son los gramos y L es el largo del primer molar, siendo estadísticamente indistinguible ($p > .05$) la posición superior o inferior.

4.6 Abreviaturas

AC: Altura de la corona.

AM: Ancho medial (Máxima longitud labial-lingual).

AP: Longitud Antero-posterior.

E: Este (Dirección geográfica).

EUA: Estados Unidos de America

FVTM: Faja Volcánica Transmexicana.

GABI: Gran Intercambio de Biotas entre las Américas (Great American Biotic Interchange).

GTO: Guanajuato (Abreviación para localidades).

Hh1: Henfiliano temprano.

Hh2: Henfiliano medio.

Hh3: Henfiliano tardío.

Hh4: Lo más tardío del Henfiliano tardío.

JALTECO: Jalisco Tecolotlán (Abreviación para localidades).

LT: Largo total anteroposterior.

NALMA: Edad de Mamíferos Terrestres de Norteamérica (North American Land Mammal Age).

M1/m1: Molar superior uno y molar inferior uno.

M2/m2: Molar superior dos y molar inferior dos.

M3/m3: Molar superior tres y molar inferior tres.

Ma: Millones de años

N: Norte (Dirección geográfica).

NNO: Dirección norte a noroeste (Orientación geográfica).

QMMDB: Base de datos de Mamíferos del Cuaternario de México (Quaternary Mexican Mammalian Database).

S: Sur (Dirección geográfica).

SSE: Dirección sur a sureste (Orientación geográfica).

SFTSMA: Sistema de Fallas Taxco – San Miguel de Allende.

W: Oeste, abreviación utilizada en coordenadas geográficas.

Acrónimos institucionales

INAH: Instituto Nacional de Antropología e Historia.

MPGJ: Museo de Paleontología Geociencias Juriquilla.

UNAM: Universidad Nacional Autónoma de México.

UAQ: Universidad Autónoma de Querétaro

V. SUBFAMILIA SIGMODONTINAE

“Los sigmodontinos”

Los sigmodontinos son el grupo de roedores más diversos y con mayor distribución en America. Tan solo en Sudamérica habitan hoy en día alrededor de 80 géneros y más de 300 especies; los cuales se distribuyen desde las costas hasta las nieves perpetuas de los Andes, alimentándose tanto de hierbas como de frutos, gusanos y hasta crustáceos. Hoy en día, el origen de su extraordinaria diversidad es poco conocida. Aún se discute en las aulas y los congresos el origen de tal diversidad y si los ancestros directos de estos roedores se diversificaron primeramente en México.

5.1 Paleontología sistemática de *Sigmodon*

Orden **Rodentia** Bowdich, 1821

Familia **Cricetidae** Fisher, 1817

Subfamilia **Sigmodontinae** Wagner, 1843

Género ***Sigmodon*** Say y Ord, 1825

Lámina 1 y lámina 2

5.1.1 Sinonimia: *Prosigmodon* Jacobs y Lindsay, 1981

5.1.2 Especies incluidas en este trabajo: *Sigmodon ferrusquiae* y *Sigmodon minor*.

5.1.3 Diagnósis del género *Sigmodon*

El género *Sigmodon* incluye a roedores herbívoros de tamaño medio, entre 50 y 100 gr. Estos presentan tres molares mesodontos y un incisivo de crecimiento continuo en cada rama mandibular y maxilar, siendo su fórmula dental de: I 1/1, M 3/3.

Los molares presentan cinco cúspides principales en el primer molar (M1, m1), cuatro en el segundo molar (M2, m2) y tres en el tercer molar (M3, m3). Estas cúspides son de forma globular o elipsoidal y se encuentran divididas por flexos (idos), aunque, se conectan entre sí por sus brazos anteriores y posteriores.

El primer molar superior (M1) presenta un anterocono simple y ancho, de una sola cúspide, unido medialmente con el brazo anterior del protocono (Lindsay, 2008). En individuos jóvenes de especies más primitivas como: *S. chihuahuensis*, *S. ferrusquiae* y *S. oroscoi*, el anterocono es bilobado (Jacobs y Lindsay, 1981; Lindsay y Jacobs, 1985; Carranza-Castañeda y Walton, 1992).

El primer molar inferior (m1) presenta un anterocónido simple y expandido anteriormente (Lindsay, 2008), el cual es bilobado en individuos jóvenes de especies más primitivas (Jacobs y Lindsay, 1981; Lindsay y Jacobs, 1985; Carranza-Castañeda y Walton, 1992).

En los molares superiores, el molar de mayor tamaño es siempre M1, después es el M2 y el más pequeño es el M3. En cambio, en los molares inferiores la relación de tamaños es diferente, donde el m1 es el molar de mayor tamaño, pero el m3 es de mayor o igual tamaño a m2 ($m2 \leq m3$) (Fig. 21).

Los molares presentan raíces bien desarrolladas y, en algunos casos tienen raíces accesorias. En especies más primitivas es común encontrar tres raíces en molares superiores y dos en inferiores, con una raíz accesoria pobremente desarrollada o ausente (Jacobs y Lindsay, 1981; Lindsay y Jacobs, 1985; Carranza-Castañeda y Walton, 1992). En especies más recientes, lo común es observar que el número de raíces se incrementa, cuatro raíces en los molares superiores y tres en los inferiores con un buen desarrollo de la raíz accesoria (Peláez-Campomanes y Martín, 2005).

En la mandíbula, la cresta masetérica finaliza anteriormente por debajo de la raíz anterior del m1, mientras que el foramen mental se ubica frente al m1 en el borde ventral (Lámina 1: g, h, j).

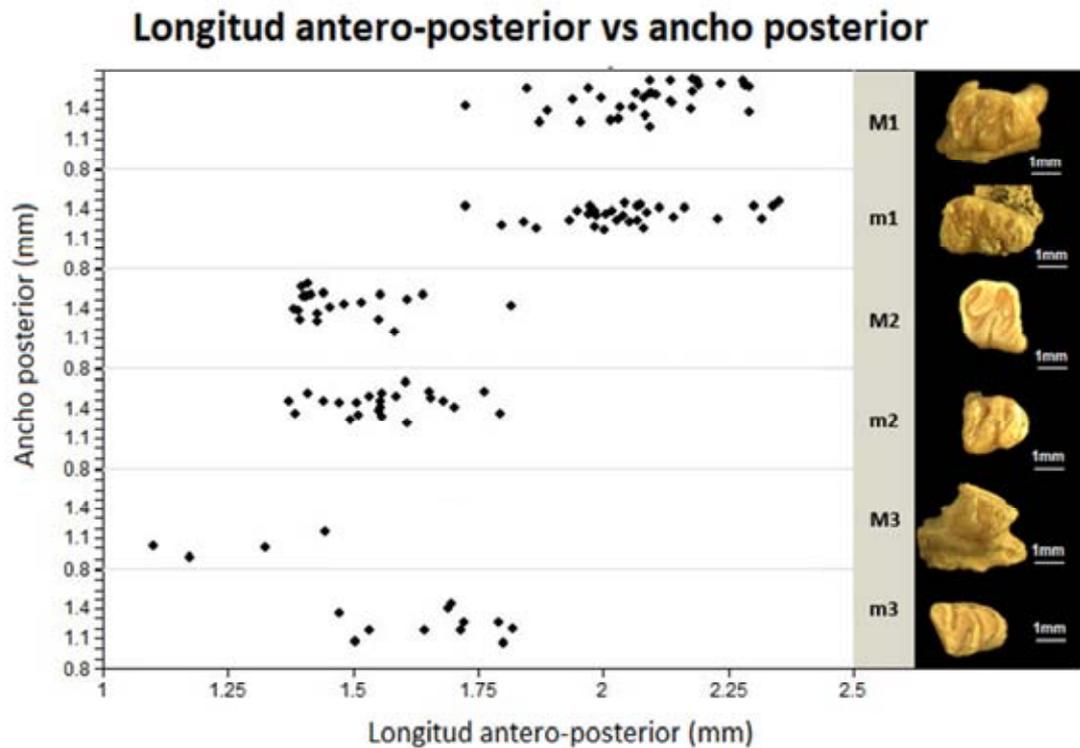


Figura 21. Diagrama de dispersión para los tamaños en molares de *Sigmodon minor*. En diamantes negros se grafican las medidas ancho medial transversal (AM) y largo anteroposterior (LT) de los molares según su posición anatómica, “M” para molares superiores y “m” para molares inferiores. En el margen izquierdo se muestra un elemento fósil correspondiente al tipo de molar.

5.1.4 Distribución y edad

El género *Sigmodon* tiene una amplia distribución en Norteamérica durante el Plioceno y Pleistoceno. En México se le conoce desde el Henfiliano tardío y Blancano, hasta nuestros días (Fig. 22). Su registro más antiguo estaba dado por la ocurrencia fósil de las especies *Sigmodon chihuahuensis*, *Sigmodon ferrusquiaie* y *S. oroscoi* en las faunas del Henfiliano tardío de Rancho El Ocote, Guanajuato y faunas de Yepómera, Chihuahua (Jacobs y Lindsay, 1981; Lindsay y Jacobs, 1985; Carranza-Castañeda y Walton, 1992,).

En los Estados Unidos este género se distribuye más tardíamente, desde el Blancano temprano hasta el día de hoy. Los fósiles más antiguos en esta región son afines a *Sigmodon minor* y han sido colectados en las localidades de Argonauta y Fallen Angel B en Meadi Basin, Kansas (Peláez-Campomanes y Martín, 2005).

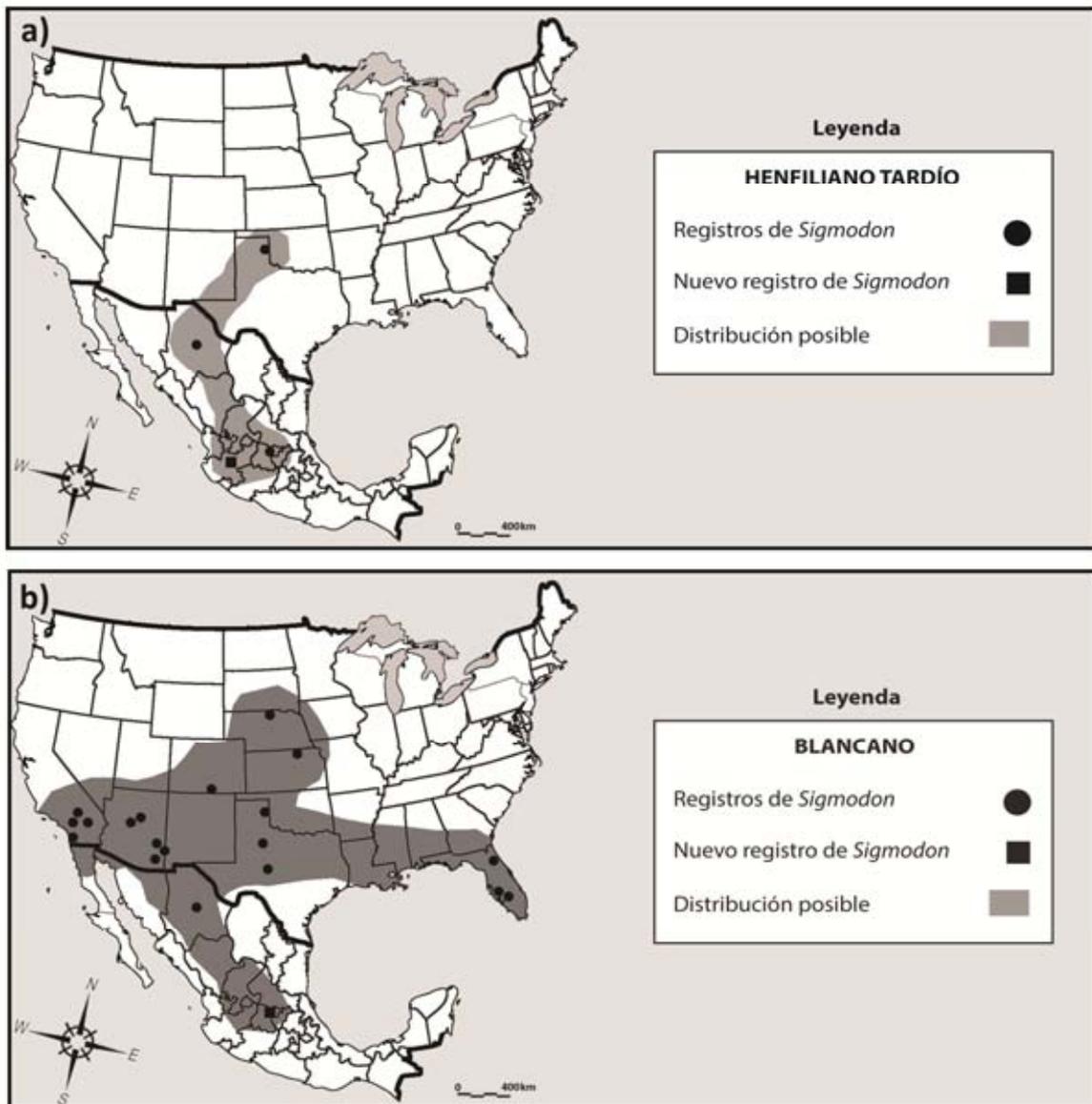


Figura 22. Distribución del género *Sigmodon* en Norteamérica durante el Henfiliano (a) y Blancano (b). En círculos negros se muestran la ocurrencia de este taxón según la literatura, en cuadrados negros se muestran los nuevos registros aportados por este trabajo. En gris oscuro se muestra su distribución plausible con base en su presencia.

5.1.5 Discusión taxonómica del género *Sigmodon*: comentarios sobre *Prosigmodon*

En este trabajo se considera a *Prosigmodon* como una sinonimia de *Sigmodon*, esto debido a que los caracteres morfológicos que los separan tienden a ser subjetivos o son

resultado de la variabilidad fenotípica dentro de dicho grupo, acorde a lo observado por Peláez-Campomanes y Martín (2005).

El género *Prosigmodon* fue descrito para el Henfiliano tardío y Blancano temprano en Yepómera, Estado de Chihuahua, por Jacobs y Lindsay (1981), con base en un M1 (holotipo IGCU 1217) y 18 molares aislados, los cuales fueron asignados a la especie *S. oroscoi*. En su primer descripción el género *Prosigmodon* fue considerado un taxón intermedio entre los géneros *Calomys* y *Sigmodon*, ya que los molares presentaban caracteres afines a ambos géneros: un anterocono bilobado en M1 como en *Calomys* y una raíz accesoria además de las 3 raíces presentes de M1 al igual que *Sigmodon*, además de un tamaño intermedio entre estos dos géneros (Jacobs y Lindsay, 1981).

El anterocono bilobado fue descrito como uno de los caracteres más diagnósticos del género *Prosigmodon* (Jacobs y Lindsay, 1981), el cual es observable en los individuos jóvenes de *P. chihuahuensis*, *P. ferrusquiae* y *P. oroscoi*; sin embargo, el grado de desarrollo del surco anteromedial en dicha estructura es notoriamente variable en los distintos estadios de desgaste en un molar. De esta forma se ha observado que un individuo joven-adulto de *P. oroscoi*, *P. ferrusquiae* o *P. chihuahuensis*, que presente un molar 1 (M1 o m1) con un anterocono bilobado, pudo llegar a presentar un anterocono simple si el desgaste en la superficie oclusal hubiera continuado antes de su muerte y fosilización.

Posterior a la descripción de las especies: *P. chihuahuensis*, *P. ferrusquiae* y *P. oroscoi*, de la localidad Verde Fauna Arizona, EUA, se describió a *Prosigmodon holocuspis* (Czaplewski, 1987), especie que puso en duda la validez de este carácter considerado diagnóstico del género (anterocono bilobado), debido a que los roedores descritos en esta fauna no presentaban un anterocono (ido) bilobado (Peláez-Campomanes y Martín 2005).

Otros dos caracteres considerados en la diagnosis de *Prosigmodon* fueron una conexión lingual entre el anterocono y el protocono, y un M3 relativamente más primitivo (Lindsay y Jacobs 1981). Pero, en un trabajo de comparación más reciente, realizado entre especies de *P. chihuahuensis*, *P. oroscoi* y *P. holocuspis*, se determinó que no hay un patrón consistente en la conexión lingual del anterocono con el protocono, siendo este un

estado de carácter muy variable (Peláez-Campomanes y Martin, 2005). Lo cierto es que las especies anteriormente mencionadas muestran una menor hipsodoncia y caracteres más primitivos (Jacobs y Lindsay, 1981; Jacobs y Lindsay, 1985), lo cual no es suficiente para considerarlas dentro del género *Prosigmodon*, sino más bien, como los primeros roedores del género *Sigmodon* (Peláez-Campomanes y Martin, 2005).

5.1.6 Problemas en la identificación de especies de sigmodontinos primitivos

En este trabajo se documenta de manera breve los problemas que existen en la erificación de las principales especies de sigmodontinos primitivos en Norteamérica. Esto debido a la diferencia entre los caracteres considerados diagnósticos y los límites morfológicos entre especies.

En los roedores sigmodontinos, la relación de tamaño entre el eje anteroposterior y el eje transversal (medial) de los molares, se considera uno de los criterios de mayor relevancia para la distinción de las especies del género *Sigmodon* (Lindsay y Jacobs, 1985; Czaplewski, 1987; Carranza-Castañeda y Walton, 1992). En estas publicaciones se muestra siempre una relación bastante estable en la nube de datos, donde muy rara vez, tienden a sobrelaparse los puntos, permitiendo a los investigadores distinguir de manera aparentemente clara poblaciones de distintas especies. Esta condición ha permitido el erigir nuevas especies, de tamaños intermedios, como es el caso de *S. chihuahuensis*, *S. ferrusquiae* o *S. holocuspis*, en menor medida, *S. minor/minor* y *S. minor/medius* (Lindsay y Jacobs, 1985; Czaplewski, 1987; Carranza-Castañeda y Walton, 1992).

En el caso específico de México, tres especies han sido descritas: *S. chihuahuensis*, *S. ferrusquiae* y *S. oroscoi*; pero los fósiles tipo que se eligieron para describirlas fueron algunas veces mandíbulas y otras veces maxilas. Ello imposibilita la comparación de un mismo elemento esquelético entre todas estas especies. Incluso, hasta hoy en día, no se ha colectado un solo fósil de estas especies que presente una maxila y mandíbula articulada, por lo que se desconoce la relación o variabilidad que puede existir entre los molares inferiores y superiores en un mismo individuo.

Es por ello que los investigadores, en busca de definir límites precisos y diagnósticos entre especies, se centraron en utilizar la relación entre el largo anteroposterior (LT) y el ancho medial (máxima longitud labial-lingual), tanto de molares superiores como de molares inferiores. El resultado fue exitoso, pudiéndose distinguir en las faunas de pequeños vertebrados las nubes de datos separadas unas de otras, coherentes con la especie a la cual pertenecen las medidas (Lindsay y Jacobs, 1985; Czaplewski, 1987; Carranza-Castañeda y Walton, 1992).

Pero, como se puede observar en la figura 23, considerar únicamente la relación LT y AP para distinguir una especie de otra puede ser engañoso o confuso. Tomando en cuenta todas las medidas LT y AP publicadas para *Sigmodon chihuahuensis*, *S. ferrusquiae* y *S. oroscoi*, que hay hasta el momento descritas para las faunas de Yepómera, Chihuahua (Lindsay y Jacobs, 1985) Rancho El Ocote, Guanajuato (Carranza-Castañeda y Walton, 1992) y la formación Verde, Arizona (Czaplewski, 1987), se ha elaborado una gráfica de puntos: LT vs AP. Lo que se observa es que solo los datos de *S. oroscoi* se mantienen aislados del resto de las especies, mientras que *S. ferrusquiae* y *S. chihuahuensis* se sobrelapan claramente; incluso, los datos propios de los fósiles tipo se encuentran dentro de la sombra de este traslape.

Cabe destacar que los pocos datos que existen sobre *S. chihuahuensis* son muy erráticos, ya que de los nueve ejemplares que se conocen no se sabe mucho acerca de ellos, tal como la edad ontogenética de los individuos o la similitud morfológica entre distintas poblaciones (Lindsay y Jacobs, 1985; Czaplewski, 1987; Carranza-Castañeda y Walton, 1992). Lo único que se conoce de ellos es que fueron descritos principalmente con base en su gran tamaño, el cual difería claramente del resto de la población de fósiles en la localidad en cuestión, dejando de lado sus similitudes o diferencias morfológicas con *S. oroscoi* o *S. ferrusquiae*. Las diferencias morfológicas que se describen en la literatura son que *S. chihuahuensis* es más robusto y con mayor desarrollo de sus cúspides, además de ostentar una raíz accesoria por debajo del M2 y que el m1 (fósil tipo IGCU 1238) tiene un anterocono bilobado (Lindsay y Jacobs, 1985; Czaplewski, 1987; Carranza-Castañeda y Walton, 1992).

En este trabajo se ha observado que los estados de carácter: más o menos robusto, más o menos hipsodonte, son medidas poco precisas en una muestra diversa de molares. De la misma forma las raíces accesorias parecen ser un carácter derivado del aumento de tamaño en algunos ejemplares, quizás un interesantísimo caso de alometría no estudiado hasta el momento, pero del cual se tienen referencias tanto en las localidades aquí estudiadas como en localidades de Estados Unidos (Peláez-Campomanes y Martín, 2005). Por último, uno de los caracteres diagnósticos más importante en la descripción de *S. chihuahuensis* corresponde a un anterocónido bilobado, el cual solo es observado en el fósil tipo ICGU 1238. Sin embargo, en la revisión del ejemplar en la Colección de Paleontología del Instituto de Geología, se demostró que estos molares corresponden a un individuo joven, y así como en todos los individuos jóvenes el anterocónido es bilobado; por lo que este carácter solo es resultado de un desarrollo ontogenético.

Es evidente que se cuenta con muy poco material fósil de esta especie, pero parece probable que *S. chihuahuensis* y *S. ferrusquiae* correspondan a la misma especie. Por ello para ahondar más profundamente en esta discusión taxonómica es necesario primero contar con un mayor número de ejemplares, lo que permitirá realizar un estudio más detallado y riguroso, que ponga en tela de juicio la validez de *S. chihuahuensis*.

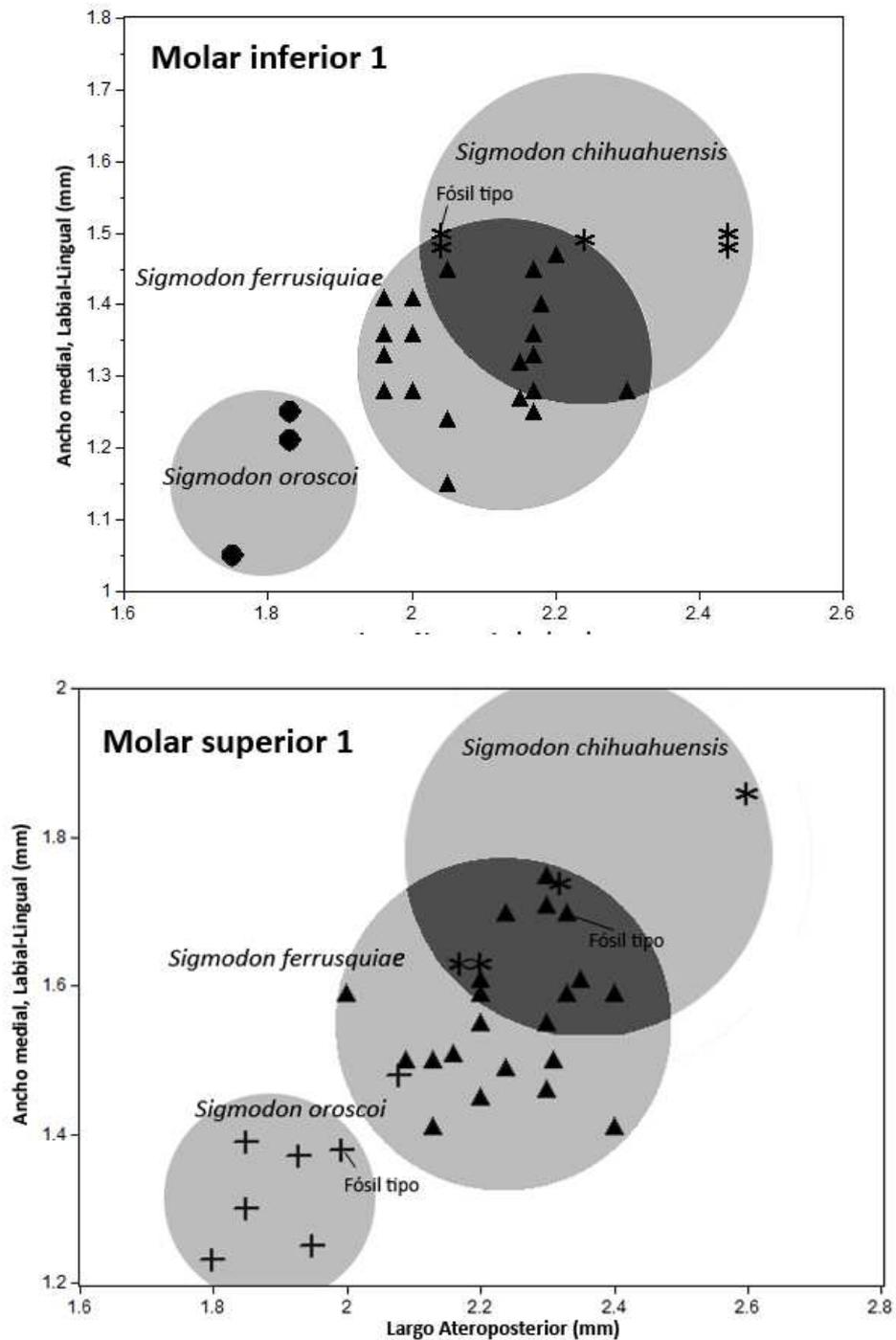


Figura 23. Gráficas para las especies de *Sigmodon* con base en las medidas largo anteroposterior (LT) contra ancho medial (AM). En la parte superior se grafican los datos de los molares inferiores uno, mientras que en la parte inferior se grafican los datos para los molares superiores. Las medidas aquí mostradas corresponden a registros publicados en: Lindsay y Jacobs (1985); Czaplewski (1987); Carranza-Castañeda y Walton (1992).

5.2 Paleontología sistemática de *Sigmodon ferrusquiae*

Familia **Cricetidae** Fisher, 1817

Subfamilia **Sigmodontinae** Wagner, 1843

Género ***Sigmodon*** Say y Ord, 1825

Sigmodon ferrusquiae Carranza-Castañeda y Walton, 1992

Lámina 1

Sinonimia: *Sigmodon ferrusquiai*

5.2.1 Material referido

Molares superiores (37 elementos)

En sedimentos del Henfiliano de la Localidad JALTECO 26 “Kowallis”: MPGJ 3334, fragmento de maxila izquierdo con M1 y M2; MPGJ 3335, fragmento de maxila izquierdo con M1; MPGJ 3336, fragmento de maxila con M2 y M3; MPGJ1835, M1 superior derecho, MPGJ1838; M1 superior derecho; MPGJ1840, M1 superior derecho; MPGJ1850, M1 superior derecho; MPGJ1851, M1 superior derecho; MPGJ1852, M1 superior derecho; MPGJ1853, M1 superior derecho; MPGJ1855, M1 superior izquierdo; MPGJ1856, M1 superior izquierdo; MPGJ1857, M1 superior izquierdo; MPGJ1858, M1 superior izquierdo; MPGJ1859, M1 superior izquierdo; MPGJ1871, M1 superior izquierdo; MPGJ1882, M1 superior izquierdo; MPGJ1884, M1 superior izquierdo; MPGJ1890, M1 superior izquierdo; MPGJ1893, M1 superior izquierdo; MPGJ1894 M1 superior izquierdo y MPGJ1896, M1 superior izquierdo. 13 molares aislados M2: MPGJ1834, M2 superior derecho; MPGJ1829, M2 superior derecho; MPGJ1830, M2 superior derecho; MPGJ1831, M2 superior derecho; MPGJ1833, M2 superior derecho; MPGJ1862, M2 superior derecho; MPGJ1863, M2 superior derecho; MPGJ1864, M2 superior derecho; MPGJ1867, M2 superior derecho; MPGJ1868, M2 superior derecho; MPGJ1898, M2 superior derecho; MPGJ1870, M2 superior izquierdo; MPGJ1872, M2 superior izquierdo; MPGJ1873, M2 superior izquierdo. Un M3 superior derecho, MPGJ1878.

Molares inferiores (36 elementos)

En sedimentos del Henfiliano de la Localidad JALTECO 26 “Kowallis”: MPGJ 3343, rama mandibular izquierda con m1 a m3; MPGJ 3341, fragmento de mandíbula derecha con m2 y m3; MPGJ 3349, molar m1 derecho; MPGJ1845 m1 inferior derecho; MPGJ 1832, m1 inferior derecho; MPGJ 1836, m1 inferior derecho; MPGJ1837, m1 inferior derecho; MPGJ1842, m1 inferior derecho; MPGJ1843, m1 inferior derecho; MPGJ1846, m1 inferior derecho; MPGJ1847, m1 inferior izquierdo; MPGJ1848, m1 inferior izquierdo; MPGJ1849, m1 inferior izquierdo; MPGJ1888, m1 inferior izquierdo; MPGJ1900, m1 inferior izquierdo; MPGJ1874, m2 inferior derecho; MPGJ1875, m2 inferior derecho; MPGJ1876, m2 inferior derecho; MPGJ1879, m2 inferior derecho; MPGJ1880, m2 inferior derecho; MPGJ1881, m2 inferior derecho; MPGJ1887, m2 inferior derecho; MPGJ1892, m2 inferior derecho; MPGJ1895, m2 inferior izquierdo; MPGJ1897, m2 inferior izquierdo; MPGJ1899, m2 inferior izquierdo; MPGJ1901, m2 inferior izquierdo; MPGJ1839, m2 inferior izquierdo; MPGJ1841, m2 inferior izquierdo; MPGJ1860, m2 inferior izquierdo; MPGJ1861, m2 inferior izquierdo; MPGJ1865, m2 inferior izquierdo; MPGJ1866, m2 inferior izquierdo; MPGJ1869, m2 inferior izquierdo; MPGJ1877, m3 inferior derecho; MPGJ1883 m3 inferior izquierdo y MPGJ1889, m3 superior derecho.

5.2.2 *Diagnosis*

Los molares de *Sigmodon ferrusquiae* presentan junto con las características diagnósticas del género, los siguientes rasgos morfológicos:

- Arreglo oclusal simple, pero en molares superiores desarrolla ligeramente un mesolofio.
- Anterocono bilobado en molares superiores, principalmente en jóvenes adultos, pero se mantiene en adultos. Anterocónido sin desarrollo del surco anteromedial en individuos adultos, pero se puede observar en individuos jóvenes-adultos. El anterocono (ido) se conecta siempre medialmente con el brazo anterior del protocono.
- Las cúspides forman elipses comprimidas redondeadas, las cuales presentan una relación muy asimétrica entre las cúspides labiales con las linguales.

- Los flexos (idos) que separan las cúspides son profundos. Los flexos (idos) que separan al protocono (ido) del hipocono (ido) son paralelos al margen posterior. Los flexos (idos) que separan al metacono (ido), entocono (ido) y paracónido tienen forma de bota, siendo paralelos al margen labial-lingual en su extremo medio.
- No existe una raíz accesoria en m1 y la raíz accesoria en M1 es muy pequeña.

5.2.3 Distribución y Edad

La especie *Sigmodon ferrusquiae* solo había sido reportada para México, en sedimentos del Henfiliano tardío de la localidad GTO 2 “Rancho El Ocote” dentro de la cuenca de San Miguel de Allende, Estado de Guanajuato. En el presente trabajo se reportan individuos de esta especie, en dos localidades del Henfiliano tardío: JALTECO 8 “Santa María” y JALTECO 26 “Kowallis en el Estado de Jalisco (Fig. 24).

Ambas localidades, poseen una gran diversidad y abundancia de mamíferos del Henfiliano tardío (Hh3) (Carranza-Castañeda, 2006; Carranza-Castañeda *et al.*, 2013). Además, en la localidad JALTECO 26 “Kowallis” se tiene un fechamiento radiométrico en una ceniza depositada concordantemente a los sedimentos que contienen los microfósiles, cuya edad ha sido estimada por técnicas de decaimiento isotópico $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ en 4.89 Ma (Kowallis *et al.*, 1998).



Figura 24. Mapa de paleodistribución de *Sigmodon ferrusquiae* en Norteamérica. En círculos negros los registros previos de esta especie, y en triángulo negro el nuevo reporte presentado en este trabajo.

5.2.4 Descripción del material fósil

Molar superior 1 (M¹).- Para la descripción de este elemento se tomó el espécimen MPGJ-3342 que corresponde a un adulto-joven (con base en su grado de desgaste oclusal), cuya preservación es excelente, por lo que es posible observar con claridad todas las estructuras diagnósticas del molar (Lam. 1). El molar es mesodonto, con lofos no alineados (cúspides linguales situadas anteriormente a las labiales). La superficie oclusal forma un elipsoide, alargado anteroposteriormente y expandido en su región anterior-labial. El molar está conformado por cinco cúspides bien desarrolladas oblicuas al eje transversal: anterocono, protocono, hipocono, paracono y metacono. No hay desarrollo de lofos accesorios.

El anterocono es bifurcado por la incidencia del desarrollo en el surco anteromedial. El anterocono es la cúspide de mayor tamaño en comparación con las demás. Esta se sitúa

anteriormente, constreñida por el desarrollo de los pliegues protoflexo con forma de “V” y paraflexo con forma de valle delgado con su extremo dirigido posteriormente.

El protocono es una elipse dividida por la mitad, siendo el margen labial el más angosto, se sitúa en la región media-lingual del molar, entre el protoflexo e hipoflexo, anterior al hipocono y de tamaño mayor a este. El margen medial del protocono está delimitado por el desarrollo del paraflexo, por lo que es oblicuo en individuos jóvenes, pero en individuos con mayor desgaste (viejos) se observa paralelo al margen lingual.

El hipocono es de forma similar al protocono pero más ancho y de mayor tamaño, se ubica en la región posterior-lingual del molar, después del protocono, delimitado por el desarrollo profundo del hipoflexo en su margen anterior y por su brazo posterior conectado con el brazo del metacono en el borde posterior del molar. El margen medial del hipocono es oblicuo y se desarrolla paralelo al borde lingual en estadios más viejos (como el margen del protocono), esto por el desarrollo profundo del metaflexo.

El paracono es una elipse angosta dividida por la mitad, de menor tamaño con respecto a las cúspides linguales, esta se encuentra orientada oblicuamente hacia el brazo anterior del hipocono. La cúspide se sitúa en la región media-labial, delimitada por el paraflexo en su margen anterior y por el metaflexo en su margen posterior.

El metacono es una elipse estrecha, oblicua al eje transversal, su margen posterior es recto en comparación a todo su contorno redondeado, es de tamaño similar al paracono, pero se sitúa posterior a él. Esta estructura, se encuentra delimitada por el desarrollo del mesoflexo, el cual es profundo y tiene forma de “L” o de bota, con el extremo prolongado hasta el margen posterior del molar.

Una característica diagnóstica de esta especie es el desarrollo de un mesolofo, el cual es una cúspide accesoria y de menor tamaño, que se desarrolla desde el brazo anterior del hipocono, entre el paracono y metacono.

Los molares presentan tres raíces bien desarrolladas, una anterior en la base del anterocono, una posterior-labial, debajo del metacono y una lingual, situada en la parte inferior del protocono e hipocono. En la porción labial entre la raíz anterior y las raíces posteriores se desarrolla una raíz accesoria, muy diminuta, por debajo del paracono.

Molar superior dos (M2).- La descripción de este elemento se centró en el espécimen MPGJ-3342 que corresponde a un adulto-joven y cuyas estructuras diagnósticas se observan con claridad. El molar es mesodonto, con lofos no alineados. La superficie oclusal tiene forma de un trapecoide con márgenes redondeados, cuyo margen anterior es de mayor tamaño que el margen posterior. Presenta cuatro cúspides oblicuas al eje transversal y un lofo accesorio: protocono, hipocono, paracono, metacono y anterolofos, respectivamente.

El protocono tiene forma de una elipse angosta fusionada en su margen anterior con el anterolofos, por lo que ambas cúspides tienden a formar una estructura oval, con la porción lingual más expandida, adelgazándose a través de todo el margen anterior hasta la región labial.

El hipocono tiene forma de una elipse ancha, dividida transversalmente por el mesoflexo, se ubica en la región posterior-lingual del molar, posterior al protocono, siendo de mayor tamaño a este. La cúspide está delimitada y conectada de la misma forma que en M1.

El paracono es una elipse angosta similar al metacono., está dividida por la mitad y de menor tamaño con respecto a las cúspides linguales, se encuentra ubicada en la región labial, posterior al anterolofos y anterior al metacono. La orientación de la cúspide y delimitación por flexos es similar al paracono de M1.

El metacono tiene forma de una elipse estrecha, oblicua al eje transversal, su margen posterior es recto en comparación a todo su contorno redondeado. Es de tamaño similar al paracono, pero se sitúa posterior a él, delimitado por el desarrollo del mesoflexo, el cual es profundo con forma de "U" plegada medialmente, por el desarrollo conspicuo del mesolofos. Esta cúspide se conecta en el margen posterior del molar con el brazo posterior de hipocono.

Los molares presentan tres raíces bien desarrolladas: una raíz anterior, en la base del anterolofos; una posterior, debajo del metacono; una raíz lingual, por debajo del protocono e hipocono. No existe alguna raíz accesoria a diferencia de *S. minor*.

Molar superior tres (M3).- La descripción de este molar se llevó a cabo observando el ejemplar MPGJ-3354, que corresponde a un individuo adulto-joven, cuyas características diagnósticas se observan con claridad. El molar es mesodonto, de menor tamaño que M1 y M2. La superficie oclusal es un trapecoide con la región labial más ancha que la porción lingual. El molar presenta cuatro cúspides protocono, hipocono, paracono, metacono y un lofo accesorio el anterolofo.

El protocono es una elipse muy angosta, planar, de tamaño reducido, muy similar en superficie al paracono, pero con menor área que el hipocono. La cúspide se ubica en la porción anterior-lingual del molar y está fusionada con el anterolofo mediante su brazo anterior, ambas cúspides se encuentran constreñidas por el desarrollo de flexos profundos: el paraflexo de la región labial y el hipoflexo de la región lingual.

El paracono tiene forma elipsoidal y se conecta anteriormente con el anterolofo y protocono. La cúspide es de menor tamaño que el anterolofo. Se encuentra en la región media labial del molar, anterior al metacono y posterior al anterolofo, delimitada por el desarrollo de los flexos labiales: paraflexo y metaflexo.

El anterolofo es redondeado, situado anteriormente al paracono y de mayor tamaño a éste, se conecta medialmente con el brazo anterior del protocono.

Los molares presentan tres raíces, las cuales se ubican de manera similar al M2; sin embargo, debido a que el molar aún se encuentra implantado en el alveolo del fragmento maxilar, no es posible determinar si existe una raíz accesorio.

Molar inferior uno (m1).- El molar es mesodonto, con forma elipsoidal en la superficie oclusal. Su margen anterior esta expandido medialmente, siendo este margen más angosto que el posterior. El molar presenta cinco cúspides: un anterocónido simple y ancho, situado en el margen anterior; un hipocónido y protocónido de formas triangulares, más estrechos medialmente y ubicados labialmente; un metacónido y entocónido de forma elíptica situados lingualmente. Además hay un posterolofo elipsoide mucho más delgado que las cúspides linguales, ubicado en la región posterior.

No hay alineación entre los lófidios debido a que las cúspides labiales se encuentran posicionadas anteriormente a las linguales. Todas las cúspides están conectadas entre sí

por sus brazos anteriores y posteriores. Las cúspides están separadas por fléxidos, dentro de los cuales los labiales son más profundos y anchos en comparación con los linguales.

Los molares presentan dos raíces bien formadas: una anterior y una posterior; además de una raíz accesoria entre ellas.

Molar inferior dos (m2).- Es un molar mesodonto con forma cuadrangular en su superficie oclusal, cuyos márgenes están redondeados. Este presenta cinco cúspides: un hipocónido y protocónido de formas triangulares, más estrechos medialmente y ubicados labialmente; un metacónido y entocónido de forma elíptica situados lingualmente; anteriormente desarrolla un lófido accesorio llamado posterolófo, el cual tiene forma elipsoide, mucho más delgado que las cúspides linguales. La alineación de los lófidios linguales y labiales es similar a m1. Así también la disposición y la forma de los fléxidos.

El molar presenta tres raíces, una ubicada anteriormente y dos más en el margen posterior, por debajo del posterolófido e hipocónido respectivamente. El molar presenta una raíz accesoria por debajo del entocónido.

Molar inferior tres (m3).- Molar mesodonto, con cuatro cúspides bien desarrolladas, las cuales se conectan entre sí dándole un aspecto de "S" a la superficie oclusal. En la región anterior-lingual el metacónido elipsoide es paralelo al margen anterior y se conecta con el protocónido triangular de la región lingual. Este protocónido se conecta posteriormente con el entocónido elipsoide, el cuál se conecta a su vez con el hipocónido y posterolófido fusionados, cuya forma de estos últimos es de media luna.

El molar presenta dos fléxidos muy profundos: un mesofléxido lingual que divide el metacónido del entocónido y un hipofléxido ancho que divide el posterolófido de las cúspides mayores. Se observa un ligero desarrollo del entofléxido, pero es mínimo.

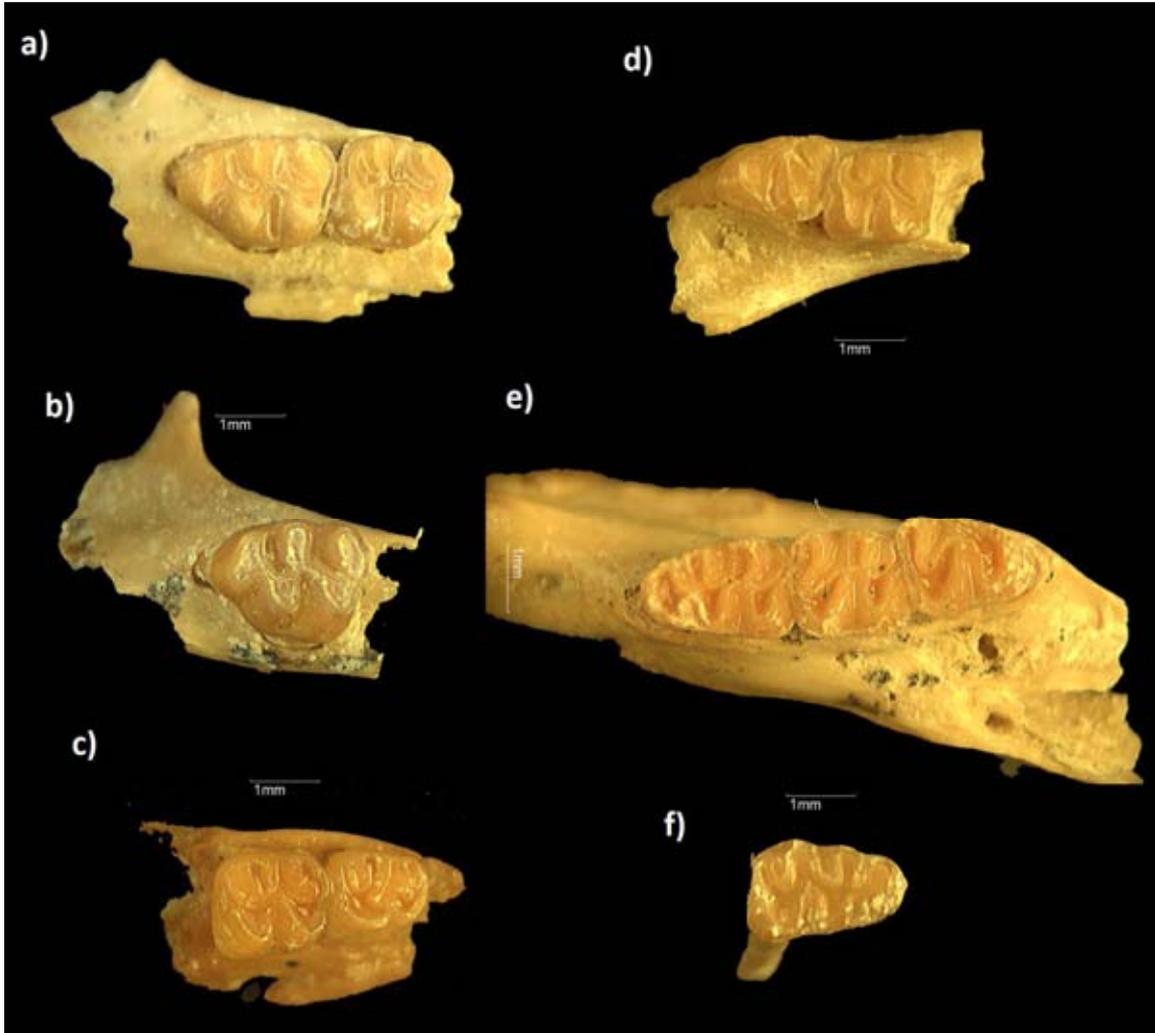


Lámina 1. Elementos fósiles de *Sigmodon ferrusquiae*, colectados en la localidad JAL-TECO 26 del Graben de Tecolotlán, Jalisco. A) MPGJ 3334, fragmento de maxila izquierdo con M1 y M2; b) MPGJ 3335, fragmento de maxila izquierdo con M1; c) MPGJ 3336, fragmento de maxila con M2 y M3; d) MPGJ 3341, fragmento de mandíbula derecha con m2 y m3; e) MPGJ 3343, rama mandibular izquierda con m1 a m3; f) MPGJ 3349, molar m1 aislado.

5.2.5 Discusión sobre el alcance bioestratigráfico de *Sigmodon* en México: la importancia de *S. ferrusquiae*

El género *Sigmodon* es considerado un fósil guía del Blancano temprano en varias localidades de Norteamérica (Peláez-Campomanes y Martin, 2005; Lindsay, 2008). Sin embargo, en México son numerosos los fósiles de este género que han sido colectados en

faunas del Henfiliano tardío en el área de San Miguel de Allende, especialmente la localidad de Rancho El Ocote, Estado de Guanajuato y la localidad de Yepómera, Estado de Chihuahua (Lindsay y Jacobs, 1985; Carranza-Castañeda y Walton, 1992). Aun así, autores como Peláez-Campomanes y Martín (2005) discuten que las faunas de roedores fósiles descritas en Rancho El Ocote, Estado de Guanajuato, deben ser analizadas con precaución ya que con base en la definición del límite Henfiliano-Blancano propuesto por Lindsay *et al.* (2002) estas faunas deben corresponder a Blancano temprano y no Henfiliano tardío.

La suposición de reconsiderar la fauna de Rancho El Ocote, Guanajuato, como Blancano temprano y no Henfiliano tardío (Peláez-Campomanes y Martín, 2005), carece de un argumento consistente y denota falta de conocimiento sobre la bioestratigrafía del área. Esto debido a que se conoce con precisión la abundancia de especies como *Neohipparion euristyle*, *Nannippus aztecus*, *Dinohippus mexicanus* y *Astrohippus stokii*, équidos que solo se distribuyen en México durante el Henfiliano tardío (Hh3) y lo más tardío del Henfiliano tardío (Hh4) (ver capítulo de antecedentes) (Carranza-Castañeda, 2006; Carranza-Castañeda *et al.*, 2013), los cuales han sido colectados en la localidad Rancho El Ocote junto con roedores fósiles (Carranza-Castañeda y Walton, 1992) (Fig 25).

Aunado a los roedores del género *Sigmodon* descritos en la localidad Rancho El Ocote (Carranza-Castañeda y Walton, 1992), en este trabajo se suman las descripciones de 73 elementos fósiles de la especie *S. ferrusquiae*, colectados en las localidades del Estado de Jalisco: JALTECO 8 y JALTECO 26, las cuales pertenecen al Henfiliano tardío (Hh3), esto por la ocurrencia y abundancia principalmente de *Astrohippus stockii* y *Nannippus aztecus* (Carranza-Castañeda *et al.*, 2013). Además las localidades cuentan con una edad radiométrica de 4.89 ± 0.16 Ma obtenida en una ceniza volcánica depositada concordantemente con los sedimentos (ver capítulo de Área de Estudio). Cabe mencionar que la abundancia de estos roedores en Jalisco Tecolotlán es muy superior y en mejor estado de preservación que los diez molares aislados reportados por Peláez-Campomanes y Martín (2005) como los más primitivos del género en la fauna de Meade Basin, Kansas. Los motivos anteriores permiten proponer que el alcance bioestratigráfico del género *Sigmodon* en el centro de nuestro País debe extenderse hasta el Henfiliano Tardío (Hh3) y

que los fósiles de *S. ferrusquiae* del graben de Jalisco Tecolotlán son los más antiguos de los cuales se tenga registro hasta el momento (Fig. 25).

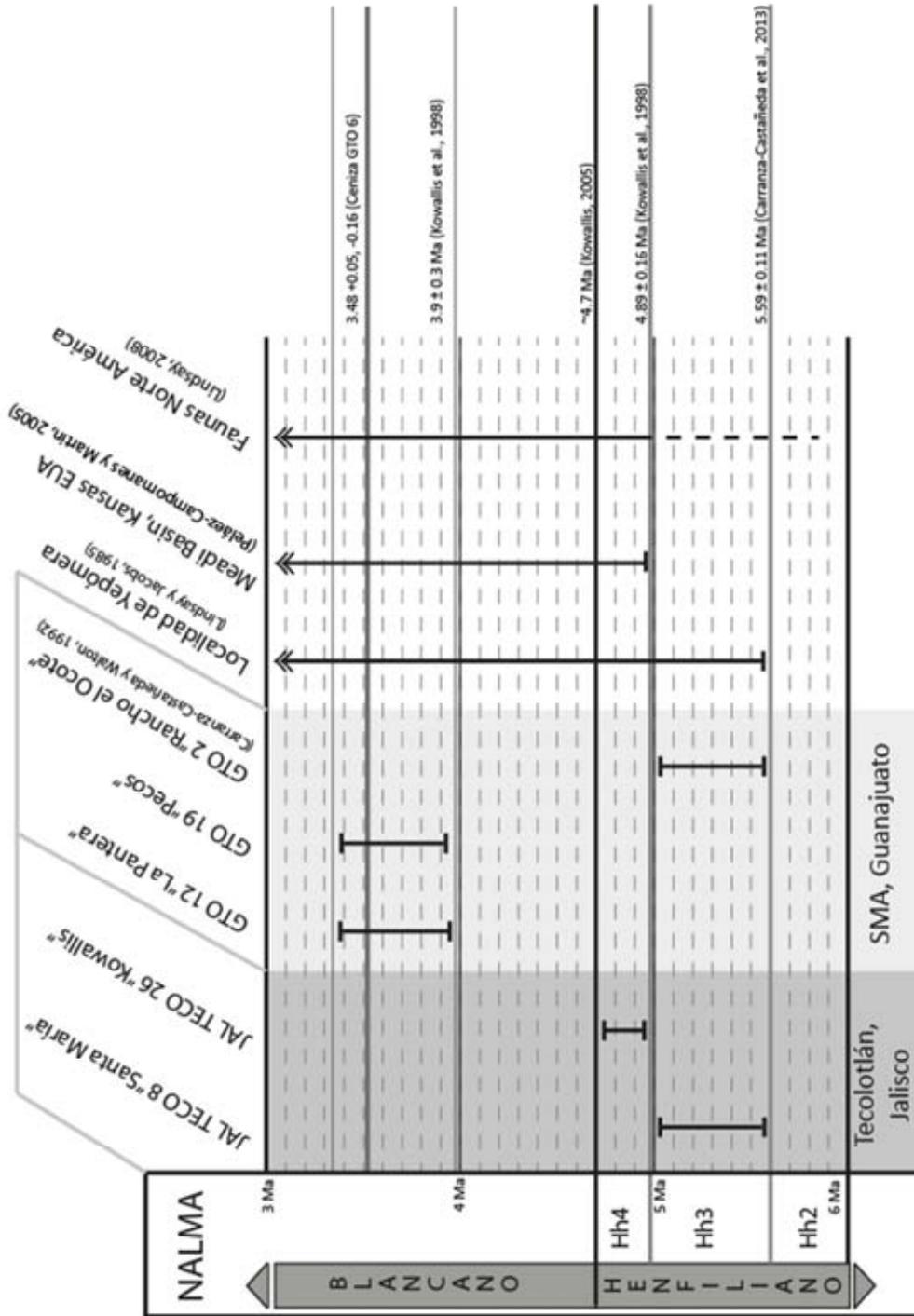


Figura 25. Alcance bioestratigráfico del género *Sigmodon* en Norteamérica. En la parte superior de la imagen se muestran las localidades donde han sido colectados fósiles pertenecientes al género *Sigmodon*, estas se encuentran divididas en el Graben de Tecolotlán, Jalisco y Graben de San Miguel de Allende (SMA) Guanajuato, según escala de grises.

5.3 Paleontología sistemática de *Sigmodon minor*

Familia **CRICETIDAE** Fisher, 1817

Subfamilia **SIGMODONTINAE** Wagner, 1843

Género ***Sigmodon*** Say y Ord, 1825

Sigmodon minor Gidley, 1922

Lámina 2

Sinonimia: *Sigmodon medius* Gidley 1922, *Sigmodon intermedius* Hibbard 1937

5.3.1 Material referido

Maxilas (24 ejemplares)

En sedimentos del Blancano temprano de la localidad GTO-12 “La Pantera” se describe: MPGJ-1908 (Lámina 2), fragmento de maxila izquierda con el M1. En la localidad GTO-19 “Pecos” se describen: MPGJ-2653, maxila derecha con M1 a M3 de un roedor adulto; MPGJ-2656, maxila derecha con M1 y M2 de un organismo adulto; MPGJ-2661 (Lámina 2 a), maxila derecha con M1-M2 de un individuo adulto; MPGJ-2662 (Lámina 2 c), maxila derecha con M1-M2 de un adulto; MPGJ-2663, maxila derecha muy destruida con M1 y M2 de un adulto; MPGJ-2672, maxila derecha con M1 y M2 de un adulto; MPGJ-2680, maxila derecha con M1 y M2 de un adulto; MPGJ-2683, maxila derecha con M1 y M3 de un adulto; MPGJ-2686, maxila derecha con M1 y M2 de un adulto; MPGJ-2688, maxila derecha con el molar M1 de un organismo adulto; MPGJ-2691, maxila derecha con el molar M1 de un individuo adulto; MPGJ-2692, maxila derecha con M1 y M2 de un adulto; MPGJ-2694, maxila derecha con M1 y M2 de un adulto; MPGJ-2710, maxila derecha con M1 y M2 de un adulto; MPGJ-2664 (Lámina 2 e), maxila izquierda con M2-M3 de un adulto; MPGJ-2667, maxila izquierda con M2-M3 de un individuo joven; MPGJ-2670, MPGJ-2674, maxila izquierda con M1 y M2 de un adulto; MPGJ-2675, maxila izquierda con M1 y M2 de un adulto; MPGJ-2677, maxila izquierda con el molar M1 de un organismo viejo; MPGJ-2679, maxila izquierda con un M1 y un fragmento anterior de M2 de un

individuo adulto; MPGJ-2693, maxila izquierda con un M1 de un adulto; MPGJ-2707, maxila izquierda con un M1 y M2 de un adulto; MPGJ-2709, maxila izquierda con el M1 de un organismo viejo y MPGJ-2711, que corresponde a la maxila izquierda con el M1, de un roedor adulto.

Molares superiores aislados (15 ejemplares)

En sedimentos del Blancano temprano de la localidad GTO-19 "Pecos" se reportan: MPGJ-2714, molar superior derecho M1 de un roedor adulto; MPGJ-2722, molar M1 derecho de un individuo joven; MPGJ-2724, molar M1 derecho de un organismo adulto; MPGJ-2743, molar superior derecho M1 de un joven; MPGJ-2720, molar M1 izquierdo de un joven; MPGJ-2721, molar M1 izquierdo de un joven; MPGJ-2723, molar M1 izquierdo de un adulto; MPGJ-2727, molar M1 izquierdo de un joven; MPGJ-2741, molar M1 izquierdo de un joven; MPGJ-2719, molar M2 derecho de adulto; MPGJ-2716, molar M1 izquierdo de un joven (Lámina 2); MPGJ-2737, molar M2 derecho de un adulto; MPGJ-2739, molar M2 derecho de un adulto; MPGJ-2742, molar M3 derecho de un adulto y MPGJ-2713, molar M3 superior izquierdo de un roedor joven.

Mandíbulas (28 ejemplares)

En sedimentos del Blancano temprano de Localidad GTO-19 "Pecos" se describen: MPGJ-2651, mandíbula derecha con m1 y m2 de un roedor viejo; MPGJ-2655, mandíbula derecha con m1 y m3 de un individuo adulto; MPGJ-2657, mandíbula derecha con m1 e i1 de un organismo joven; MPGJ-2658, mandíbula derecha con m1 y m3 de un joven; MPGJ-2659, mandíbula derecha con m1 y m de un adulto; MPGJ-2660, mandíbula derecha con el m1 de un viejo; MPGJ-2665, mandíbula derecha con m1 y m2 de un adulto; MPGJ-2666, mandíbula derecha con M1 de un adulto; MPGJ-2668, mandíbula derecha con m2 y m3 de un adulto; MPGJ-2669, mandíbula derecha con m1 y m3 de un adulto; MPGJ-2678, mandíbula derecha con el m1 de un adulto; MPGJ-2681, mandíbula derecha con el m1 y m3 de una adulto; MPGJ-2684, mandíbula derecha con el m1 de un adulto; MPGJ-2687, mandíbula derecha con el m1 de un joven; MPGJ-2689, mandíbula derecha con el m1 de

un adulto; MPGJ-2690, mandíbula derecha con el m1 y m2 de un adulto; MPGJ-2650, mandíbula izquierda con el m1 a m3 de un adulto; MPGJ-2652, mandíbula izquierda con el m2 y m3 de un adulto; MPGJ-2654, mandíbula izquierda con el m1 y m2 de un joven; MPGJ-2671, mandíbula izquierda con el m1 de un viejo; MPGJ-2673, mandíbula izquierda con el m1 y m2 de un adulto; MPGJ-2676, mandíbula izquierda con el m2 e l1 de un adulto; MPGJ-2682, mandíbula izquierda con el m1 a m3 de un adulto; MPGJ-2685, mandíbula izquierda con el m1 y m2 de un adulto; MPGJ-2695, mandíbula izquierda con el m1 y m2 de un adulto; MPGJ-2708, mandíbula izquierda con el m1 y m2 de un adulto; MPGJ-2712, mandíbula izquierda con el m1 y m2 de un adulto y MPGJ-2734, mandíbula izquierda con el m1 de un roedor adulto.

Molares inferiores (16 ejemplares)

En sedimentos del Blancano temprano de la Localidad GTO-12 “La Pantera” se describen: MPGJ-1907 (Lamina 1 l), m1 derecho de un individuo adulto. En sedimentos del Blancano temprano de la localidad Jalteco 26 “Pecos” se reportan: MPGJ-2717, m1 derecho de un roedor adulto; MPGJ-2725, m1 derecho de un individuo joven; MPGJ-2726, m1 derecho de un joven; MPGJ-2729, m1 derecho de un adulto; MPGJ-2730 m1 derecho de un adulto; MPGJ-2736, m1 derecho de un adulto; MPGJ-2715, m1 izquierdo de un viejo; MPGJ-2731, m1 izquierdo de un adulto; MPGJ-2733, m1 izquierdo de un adulto; MPGJ-2732, m2 derecho de un adulto; MPGJ-2718, m2 izquierdo de un adulto; MPGJ-2728, m2 izquierdo de un adulto; MPGJ-2738, m2 izquierdo de un adulto; MPGJ-2740, m2 inferior izquierdo de un joven; MPGJ-2735, m3 derecho de un roedor adulto.

5.3.2 *Diagnosis*

Los molares de *Sigmodon minor*, presentan los siguientes rasgos morfológicos:

- Arreglo oclusal muy simple, sin desarrollo de lofos (idos) accesorios, aún en individuos jóvenes con poco desgaste en la superficie del molar.

- Anterocono (ido) sin desarrollo del surco anteromedial, por lo que forma una sola cúspide sin división, aún en estados juveniles. El anterocono (ido) se conecta siempre medialmente con el brazo anterior del protocono.
- Las cúspides forman elipses comprimidas, las cuales son oblicuas anteroposteriormente en los molares superiores.
- Los flexos que separan las cúspides son profundos, rectos y oblicuos.
- Existe una raíz accesoria en m1, la cual se desarrolla entre el par de raíces principales del molar.

5.3.3 Distribución y Edad

Sigmodon minor se reporta por primera vez para México en las faunas del Blancano temprano de las localidades GTO 6 “Arrastracaballos”, GTO 12 “La Pantera” y GTO 19 “Pecos” del Estado de Guanajuato, las cuales han sido asignadas a esta edad principalmente por la ocurrencia fósil del équido *Nannippus peninsulatus* y el lagomorfo *Hypolagus vetus*. Además, se cuenta con dos fechamientos radiométricos en cenizas volcánicas asociadas a los estratos fósiles, el primero en la localidad GTO 6 con una edad de $3.48 \pm 0.05 - 0.16$ Ma, datación que se realizó en este trabajo de investigación (Ver capítulo de Área de Estudio). El segundo fechamiento es dado en la localidad GTO 12, con una edad de 3.9 ± 0.16 Ma (Kowallis *et al.*, 1998; Flynn *et al.*, 2005) (Fig. 26).

Este primer registro de *Sigmodon minor* en el centro de México es el más más austral para Norteamérica, lo que extiende el rango de distribución paleogeográfica de este grupo desde las Grandes Planicies de Norteamérica hasta el centro de nuestro país (Fig. 26). En Estados Unidos *Sigmodon minor* ha sido colectado en las faunas del Blancano e Irvingtoniano de Florida y las Grandes Planicies de Texas, Colorado, California, Kansas, Arizona y Nebraska (Czaplewski, 1987; Ruez, 2001; Peláez-Campomanes y Martin, 2005). Los fósiles de esta especie más antiguos son un par de molares colectados en la localidad Fallen Angel, Kansas, cuya edad relativa ha sido inferida entre 4.5 y 5 Ma por estar asociado con el arvicolino *Ogmodontomys sawrockensis* (Peláez-Campomanes y Martin, 2005), especie que Lindsay *et al.* (2002) definió como fósil guía del Blancano temprano.

Además de las edades relativas dadas por la ocurrencia de inmigrantes asiáticos (arvicolinos), el alcance bioestratigráfico de *Sigmodon minor* en las Grandes Planicies de Norteamérica cuenta con fechamientos radiométricos, principalmente en la localidad de San Pedro Valley, Arizona con edades de 3.1 y 3.44 Ma (Johnson *et al.*, 1975) y, en las localidades Rexroad Loc. 3 y Borchers del área Meade Basin, Kansas, con edades de 3.3 y 2 Ma (Peláez-Campomanes y Martín, 2005). Estas dataciones radiométricas son de edad similar a las que prevalecen en el Graben de San Miguel de Allende, por lo que al menos, durante el Blanco temprano, *S. minor*, tuvo una gran distribución en nuestro continente.

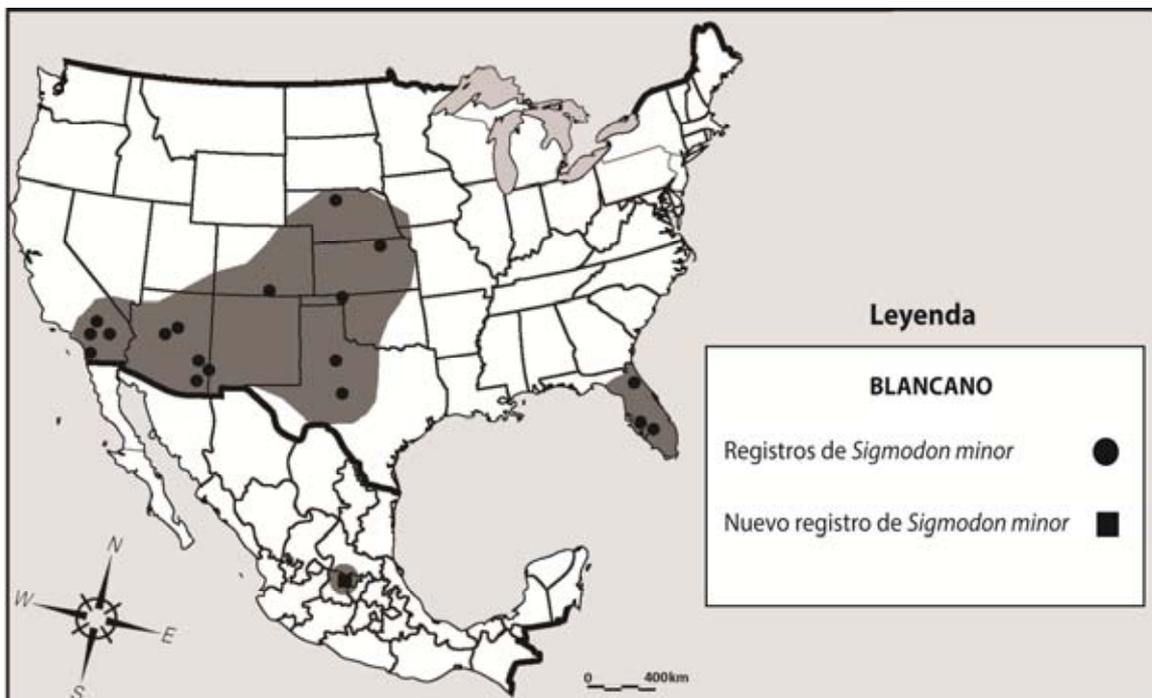


Figura 26. Distribución de *Sigmodon minor* durante el Blanco de Norteamérica. En círculos negros se muestran los registros publicados de esta especie para EUA; en el cuadro negro el nuevo registro colectado en el graben de San Miguel de Allende, Guanajuato, para este trabajo de tesis.

5.3.4 Descripción del material fósil

Molar superior 1 (M1).- La descripción de este elemento se ha centrado en el espécimen MPGJ-2714 que corresponde a un adulto-joven (con base en su grado de

desgaste oclusal), en este estadio es posible observar con claridad todas las estructuras diagnósticas del molar (Lam. 1c). El molar es mesodonto, con lofos no alineados (cúspides linguales situadas anteriormente a las labiales). La superficie oclusal forma un elipsoide, alargado anteroposteriormente y expandido en su región anterior-labial. El molar está conformado por cinco cúspides bien desarrolladas, oblicuas al eje transversal: anterocono, protocono, hipocono, paracono y metacono. No hay desarrollo de lofos accesorios.

El anterocono es simple, sin bifurcación, de forma elíptica con una superficie mayor que las cúspides labiales y menor que cada una de las cúspides linguales; este se sitúa anteriormente, constreñido por el desarrollo de los pliegues protoflexo y paraflexo, pero conectado medialmente con el brazo anterior del protocono.

El protocono es una elipse dividida por la mitad y con forma oblicua, siendo el margen labial el más angosto, se sitúa en la región media-lingual del molar, entre el protoflexo e hipoflexo, anterior al hipocono y de tamaño mayor a este (incluso de tamaño similar en algunos especímenes como MPGJ-2662, (Lámina 2b). El margen medial del protocono está delimitado por el desarrollo del paraflexo, por lo que es oblicuo en individuos jóvenes, pero en individuos con mayor desgaste (viejos) se observa paralelo al margen lingual (ver discusión taxonómica molares superiores).

El hipocono es de forma similar al protocono pero más ancho y de mayor tamaño, se ubica en la región posterior-lingual del molar, después del protocono, delimitado por el desarrollo profundo del hipoflexo en su margen anterior y por su brazo posterior conectado con el brazo del metacono en el borde posterior del molar. El margen medial del hipocono es oblicuo y se desarrolla paralelo al borde lingual en estadios más viejos (como el margen del protocono), esto por el desarrollo profundo del metaflexo.

El paracono es una elipse angosta dividida por la mitad, de menor tamaño con respecto a las cúspides linguales, esta se encuentra orientada oblicuamente hacia el brazo anterior del hipocono. La cúspide se sitúa en la región media-labial, delimitada por el paraflexo en su margen anterior y por el metaflexo en su margen posterior.

El metacono es una elipse estrecha, oblicua al eje transversal, su margen posterior es recto en comparación a todo su contorno redondeado. Es de tamaño similar al paracono,

pero se sitúa posterior a él, delimitado por el desarrollo del mesoflexo, el cual es profundo hasta el margen posterior del molar.

Los molares presentan tres raíces bien desarrolladas, una anterior en la base del anterocono, una posterior-labial, debajo del metacono y una lingual, situada en la parte inferior del protocono e hipocono. En la porción labial entre la raíz anterior y las raíces posteriores se desarrolla una raíz accesoria, por debajo del paracono (Fig. 27 a).

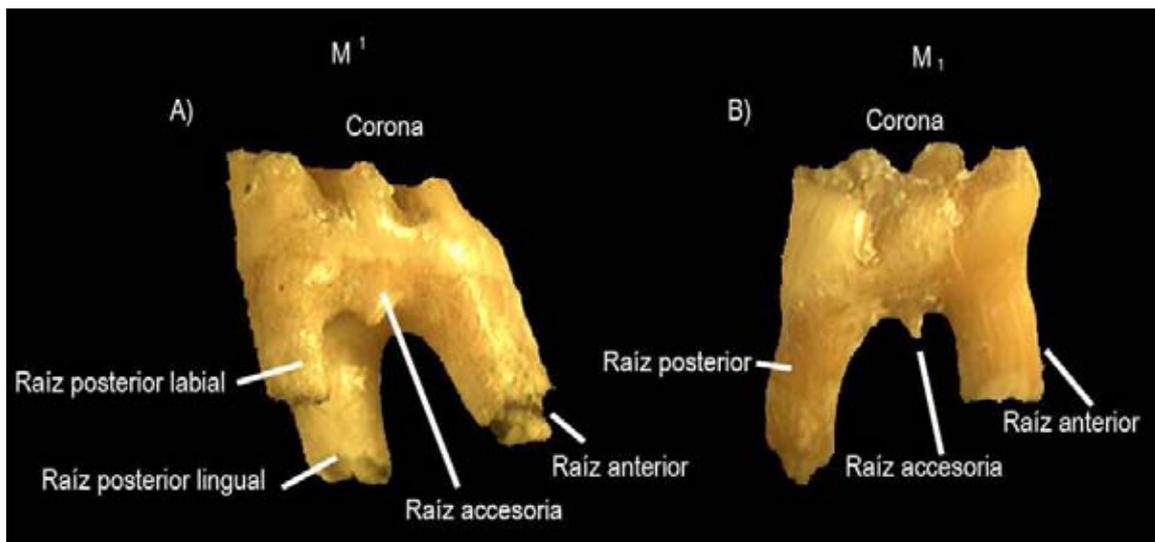


Figura 27.- Desarrollo y posición de las raíces principales y la raíz accesoria en M1 y m1, de *Sigmodon minor*. A) corresponde a una vista labial de MPGJ-2716, molar superior izquierdo de un individuo joven. B) Corresponde a la vista lingual de MPGJ-2736, molar inferior derecho de un individuo joven.

Molar superior dos (M2).- La descripción de este elemento se ha centrado en el espécimen MPGJ-2661 (Lam. 1 a). que corresponde a un adulto-joven y cuyas estructuras diagnósticas se observan con claridad. El molar es mesodonto, con lofos no alineados. La superficie oclusal tiene forma de un trapecoide con márgenes redondeados. Presenta cuatro cúspides oblicuas al eje transversal y un lofo accesorio: protocono, hipocono, paracono, metacono y anterolofos, respectivamente.

El protocono tiene forma de una elipse angosta fusionada en su margen anterior con el anterolofos, por lo que ambas cúspides tienden a formar una estructura parecida a una “gota” con la porción lingual más expandida, adelgazándose a través de todo el margen

anterior hasta la región labial. Este par de estructuras se encuentran constreñidas, incluso aisladas en algunos individuos muy jóvenes como MPGJ-2670 (Lámina 2d) por el paraflexo labial y el hipoflexo lingual, aunque el brazo posterior del protocono generalmente se conecta con el brazo anterior del paracono en la región media del molar.

El hipocono tiene forma de una elipse ancha, dividida transversalmente por el mesoflexo, se ubica en la región posterior-lingual del molar, posterior al protocono, siendo de mayor tamaño a este. La cúspide está delimitada y conectada de la misma forma que en M1.

El paracono es una elipse angosta, dividida por la mitad y de menor tamaño con respecto a las cúspides linguales, pero de superficie similar al metacono. Esta se encuentra ubicada en la región labial, posterior al anterolofio y anterior al metacono. La orientación de la cúspide y delimitación por flexos es similar al paracono de M1.

El metacono tiene forma de una elipse estrecha, oblicua al eje transversal, su margen posterior es recto en comparación a todo su contorno redondeado. Es de tamaño similar al paracono, pero se sitúa posterior a él, delimitado por el desarrollo del mesoflexo, el cual es profundo hasta el margen posterior del molar. Esta cúspide se conecta en el margen posterior del molar con el brazo posterior de hipocono.

Los molares presentan tres raíces bien desarrolladas: una raíz anterior, en la base del anterolofio; una posterior, debajo del metacono; una raíz lingual, por debajo del protocono e hipocono. Además, existe una raíz accesoria entre la raíz anterior y la posterior.

Molar superior tres (M3).- La descripción de este molar se llevó a cabo observando el ejemplar MPGJ-2664 (Lam. 1e) que corresponde a un individuo adulto-joven, en el cual se observan con claridad las estructuras diagnósticas de este elemento. El molar es mesodonto, de menor tamaño que M1 y M2. La superficie oclusal es un trapecioide con la región labial más ancha que la porción lingual. El molar presenta cuatro cúspides y un lofo accesorio: protocono, hipocono, paracono, metacono y anterolofio, respectivamente.

El protocono es una elipse muy angosta, planar, de tamaño reducido, muy similar en superficie al paracono, pero con menor área que el hipocono. La cúspide se ubica en la

porción anterior-lingual del molar y está fusionada con el anterolofo mediante su brazo anterior, ambas cúspides se encuentran constreñidas por el desarrollo de flexos profundos: el paraflexo de la región labial y el hipoflexo de la región lingual.

El hipocono tiene forma triangular y, al igual que el protocono es muy reducido, siendo de tamaño similar a las cúspides labiales. Esta cúspide se ubica posterior al protocono, separada por el hipoflexo lingual y el mesoflexo labial. El hipocono se encuentra fusionado con el metacono mediante su brazo posterior.

El paracono tiene forma elipsoidal, siendo más angosta en dirección anteroposterior. Esta cúspide es de mayor tamaño que el anterolofo y con una superficie similar al metacono. Se encuentra en la región media labial del molar, anterior al metacono y posterior al anterolofo, delimitada por el desarrollo de los flexos labiales: paraflexo y metaflexo.

El metacono es de forma elipsoidal, siendo oblicuo anteroposteriormente. Es de tamaño similar al paracono, aunque en algunos individuos como MPGJ-2667 (Lam. 1f) se observa más pequeño. Se ubica en la región posterior labial del molar, después del paracono pero dividido de este por el desarrollo profundo del metaflexo.

Los molares presentan tres raíces, las cuales se ubican de manera similar al M2; sin embargo, se desconoce si existe una raíz accesoria en los ejemplares aquí estudiados.

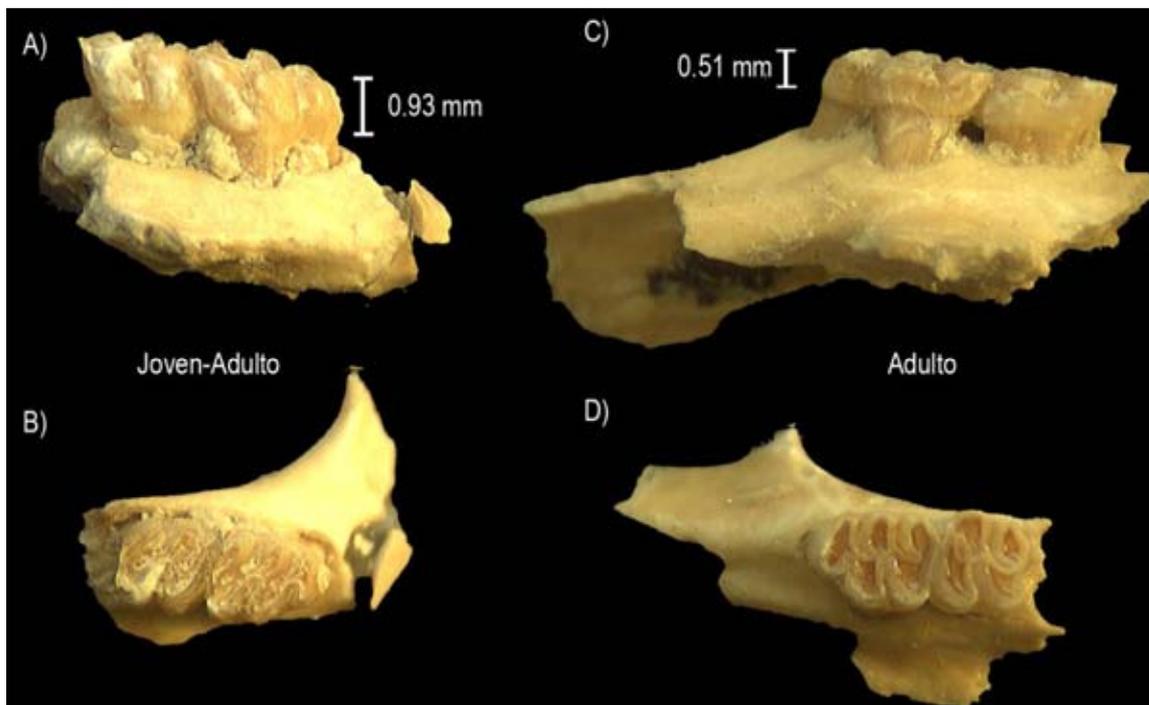


Figura 28. Comparación entre dos mandíbulas de *Sigmodon minor*, con distinto grado de desgaste. A) Vista labial de MPGJ-2661, B) vista oclusal del mismo fósil. C) vista lingual de MPGJ-2574, D) vista oclusal.

Molar inferior uno (m1).- Tomando en cuenta el fósil MPGJ-2681 que corresponde a un individuo joven-adulto (Lam. 1g) se observa que el molar es un elipsoide, con el margen anterior expandido medialmente, siendo este margen más angosto que el posterior. El molar presenta cinco cúspides: un anterocónido simple y ancho, situado en el margen anterior; un hipocónido y protocónido de formas triangulares, más estrechos medialmente y ubicados labialmente; un metacónido y entocónido de forma elíptica situados lingualmente. Además hay un posterolofa elipsoide mucho más delgado que las cúspides linguales, ubicado en la región posterior.

No hay alineación entre los lófidios debido a que las cúspides labiales se encuentran posicionadas anteriormente a las linguales. Todas las cúspides están conectadas entre sí por sus brazos anteriores y posteriores. Las cúspides están separadas por fléxidos, dentro de los cuales los labiales son más profundos y anchos en comparación con los linguales.

Los molares presentan dos raíces, una anterior y una posterior, entre ellas, se desarrolla una raíz accesoria (Fig. 27b).

Molar inferior dos (m2).- Ejemplar MPGJ-2681, corresponde a un individuo joven-adulto, se observa que el molar tiene forma cuadrangular de márgenes redondeados. Este presenta cinco cúspides: un hipocónido y protocónido de formas triangulares, más estrechos medialmente y ubicados labialmente; un metacónido y entocónido de forma elíptica situados lingualmente; anteriormente se desarrolla un lófido accesorio llamado posterolófo, el cual tiene forma elipsoide, mucho más delgado que las cúspides linguales. La alineación de los lófidios linguales y labiales es similar a m1. Así también la disposición y la forma de los fléxidos.

El molar presenta tres raíces, una ubicada anteriormente y dos más en el margen posterior por debajo del posterolófido e hipocónido respectivamente. El molar presenta una raíz accesoria por debajo del entocónido.

Molar inferior tres (m3).- Utilizando como referencia el ejemplar MPGJ-2681, en el cual se distinguen correctamente las estructuras diagnósticas de este elemento, ya que corresponde a un individuo adulto-joven (Lam. 1 g) se observa que el molar presenta una forma oclusal tipo "S", debido a la posición, la forma y la conexión de sus cúspides. El molar es mesodonto y desarrolla cuatro cúspides: protocónido, metacónido, hipocónido y posterolófido. En la región anterior-lingual el metacónido elipsoide es paralelo al margen anterior y se conecta con el protocónido triangular de la región lingual, este protocónido se conecta posteriormente con el entocónido elipsoide, el cual se conecta a su vez con el hipocónido y posterolófido fusionados, cuya forma es de media luna.

El molar presenta dos fléxidos muy profundos: un mesofléxido lingual que divide el metacónido del entocónido y un hipofléxido ancho que divide el posterolófido de las cúspides mayores. Se observa un ligero desarrollo del entofléxido, pero es mínimo. El molar presenta tres raíces y el desarrollo de una raíz accesoria, de la misma forma que en M2.

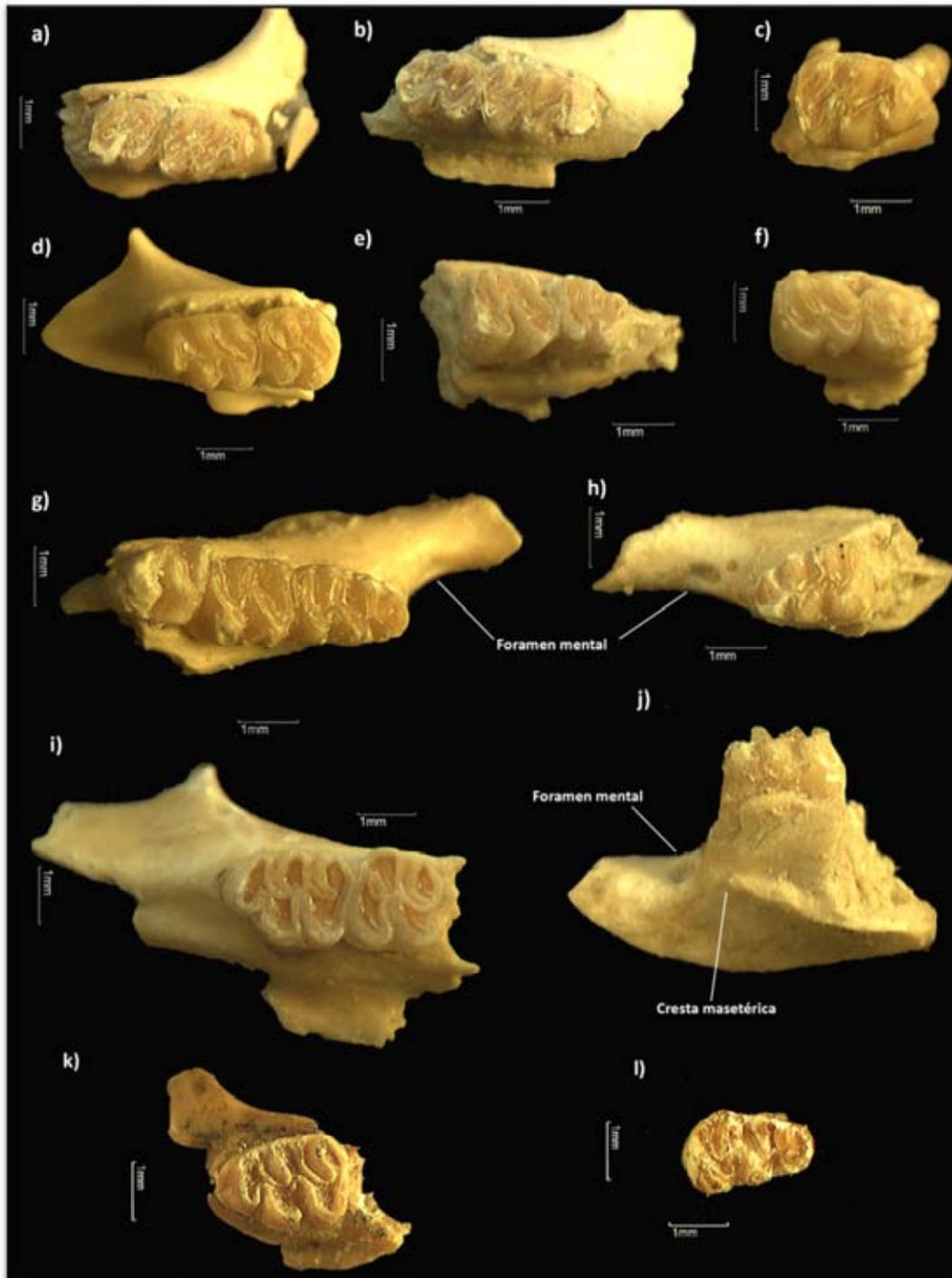


Lámina 2. Fósiles de *Sigmodon minor*, en GTO-19: A) MPGJ-2661, B) MPGJ-2662, C) MPGJ-2714, D) MPGJ-2670, E) MPGJ-2664, F) MPGJ-2667, G) MPGJ-2681, H) MPGJ-2687, I) MPGJ-2674, Maxila izquierda con M1 y M2 de un individuo adulto. J) Vista labial del elemento MPGJ-2687. En GTO 12: K) MPGJ-1908, M1 superior izquierdo de un individuo adulto. L) MPGJ-1907, m1 inferior derecho de un individuo adulto.

5.3.5 *Discusión taxonómica de Sigmodon minor*

Sigmodon minor presenta una mezcla entre caracteres primitivos y derivados. Al igual que *S. ferrusquiae* y *S. oroscoi*, especies más primitivas dentro del género *Sigmodon*, desarrolla un par de raíces en el molar inferior uno, pero *S. minor* difiere de estas especies al presentar caracteres más recientes, como son:

- Un patrón oclusal muy simple en los molares, sin desarrollo de lófos (idos) accesorios. Este carácter es similar al observado en *S. ferrusquiae*; sin embargo, los molares 1 (M1 y m1) en *S. minor* presentan anteroconos (idos) siempre simples, aún en individuos jóvenes (Lam. 1a, b, g). Este tipo de arreglo simple ha sido descrito dentro de Sigmodontinae como una característica propia de roedores más evolucionados (Hershkovitz, 1962; Lindsay, 2008).
- Forma oblicua de las cúspides, las cuales no se observan de esta manera en ninguna de las especies de sigmodontinos descritas para México como es el caso de: *S. chihuahuensis*, *S. ferrusquiae* y *S. oroscoi*. Este punto se discute posteriormente.
- Raíces accesorias siempre presentes tanto en M1 como en m1 (Fig. 27). En especies como *S. ferrusquiae* y *S. chihuahuensis*, estas raíces accesorias solo están presentes en M1 (salvo casos específicos, Lindsay y Jacobs, 1985; Carranza-Castañeda y Walton, 1992) y están ausentes en molares inferiores como m1; en cambio, en *S. minor* los molares inferiores 1 (m1) presentan siempre una raíz accesoria entre la raíz anterior y la posterior (Fig. 27a).

5.3.6 *Discusión sobre las inferencias paleoambientales mediante molares de Sigmodon minor*

La oblicuidad y la involución (término embriológico = invaginación) en las cúspides de muridos ha sido discutida por Hershkovitz (1962) y más recientemente por Hernández y Peláez-Campomanes (2003) como un carácter importante para la inferencia

paleoambiental de estos organismos. Se ha establecido por ejemplo, que en los roedores cricétidos la oblicuidad y la involución, además de una serie de caracteres medibles, como el grado de laminación, la proporción entre el M1:M2, etc., permiten definir los ambientes o el ecosistema donde habitaron estos organismos (Fig. 29).

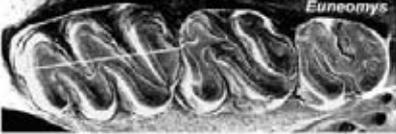
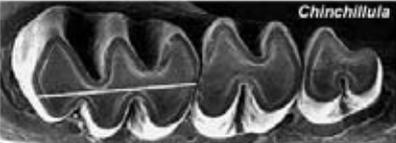
Oblicuidad	Involución	Laminación	Género	Inferencia ecológica
No	+/-	No	 <i>Calomys</i>	Bosque tropical caducifolio Sabana
Si	Si	No	 <i>Euneomys</i>	Matorrales esclerófilos Bosques nemorales caducifolio Estepa o desierto
No	No	Si	 <i>Chinchillula</i>	Estepa o un desierto frío

Figura 29. Inferencias ecológicas basadas en morfología dental de sigmodontinos. Modificado de Hernández y Pelaéz-Campomanes (2003).

En este trabajo se ha observado que la variación entre la oblicuidad y la invaginación de los patrones oclusales en sigmodontinos, parece no solo estar relacionada con la capacidad de estos organismos de habitar diferentes ecosistemas, sino puede ser resultado de otro tipo de procesos: como el grado de desgaste por el uso del molar; o bien, tan solo por la posición anatómica del mismo, donde los molares superiores son totalmente distintos a los inferiores. Cabe mencionar nuevamente, que hoy en día se desconoce en el registro fósil de los sigmodontinos una rama mandibular que se encuentre articulada con una rama maxilar; por lo que, a pesar de que todos los estudios den por hecho la presencia de molares superiores e inferiores de una misma especie, hay que considerar que puede existir un sesgo en esta última afirmación.

Obsérvese por ejemplo en la figura 30 una rama maxilar y una rama mandibular, de individuos distintos, con el mismo estado de desgaste oclusal (Joven-Adulto), que

pertenecen a la misma especie: *Sigmodon minor*. Entre ambos ejemplares se puede observar que existe una variación considerable en el arreglo oclusal cuando se describe la oblicuidad y la involución de los molares. Si en este ejemplo utilizamos arbitrariamente la interpretación paleoecológica de Hernández y Peláez-Campomanes (2003) sin considerar el grado de desgaste del molar y su posición anatómica, entonces las maxilas en *S. minor* deberían de referirse a ambientes desérticos, mientras que las mandíbulas de la misma especie a ambientes más tropicales. Esto muestra que en una interpretación paleoecológica o paleoambiental, el desarrollo de las estructuras morfológicas en los molares de roedores no deben de considerarse como una respuesta directa a un proceso ambiental o ecológico dado, a pesar de que en varios casos se observe la relación directa entre forma y ambiente, sin antes discutir alternativas diferentes, como edad ontológica, grados de desgaste.

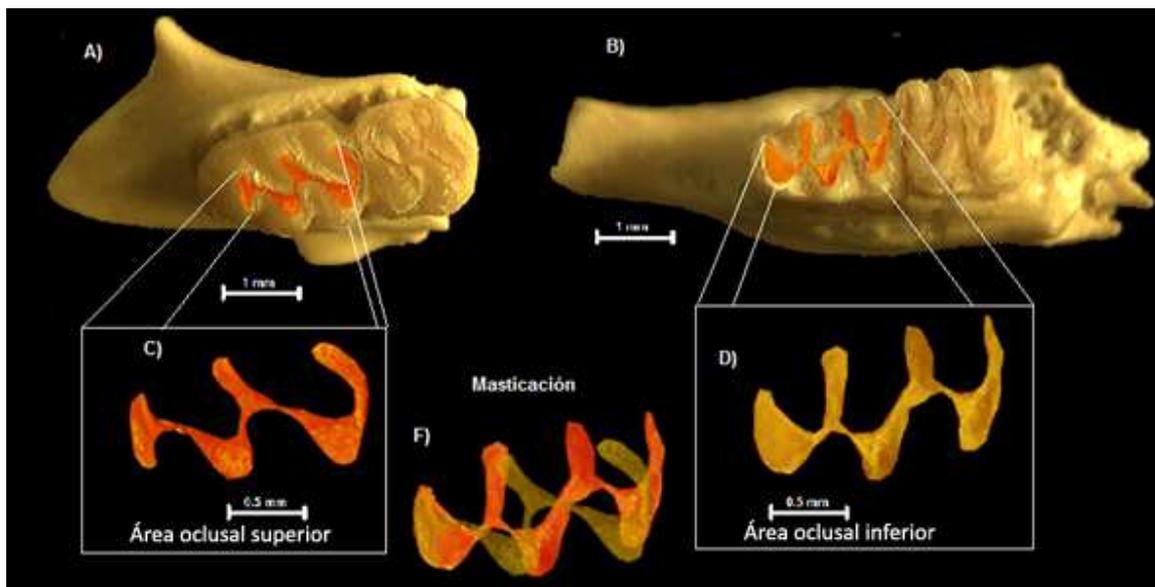


Figura 30. Forma de la superficie oclusal y tipo de masticación en *S. minor*. Se muestra en A) una maxila, MPGJ-2654, y en B) una mandíbula, MPGJ-2670. La superficie oclusal de los molares, compuesta por cemento y definida por esmalte, se ilustra por separado en C y D. Posteriormente en F), se muestra la superposición de las superficies de ambos molares (superior e inferior) para ejemplificar el momento de la masticación.

Aun así, dentro de la muestra de elementos molariformes superiores analizados en este trabajo (únicamente estos), es posible diferenciar una relación de oblicuidad e involución entre roedores sigmodontinos durante el límite Henfiliano-Blancano, en donde los roedores del Henfiliano tardío, como *S. ferrusquiae*, presentan una oblicuidad nula y una involución muy tenue, a diferencia de los roedores del Blancano temprano como *S. minor*, en donde se observa una clara oblicuidad e involución en los molares superiores.

Estas diferencias morfológicas entre roedores del Henfiliano tardío y Blancano temprano pueden ser interpretadas bajo el supuesto, de que estas especies se diversificaban y adaptaban en respuesta hacia cambios ambientales en el centro de México, en donde se estaba pasando de ambientes tropicales caducifolios durante el Henfiliano tardío hacia ambientes más abiertos de sabana o estepa fría durante el Blancano temprano. Un periodo transicional entre biomas que al menos duraría 1.5 Ma.

Con base en lo anteriormente discutido se propone que, si bien es posible observar diferencias en la oblicuidad oclusal entre roedores del Henfiliano y Blancano, este rasgo debe ser tomado con precaución cuando es utilizado como un indicador paleoambiental o paleoecológico, ya que es difícil determinar si sus estados de carácter pueden corresponder a la variabilidad fenotípica dentro de la población dada por presiones ambientales, geográficas, o simplemente por el estado de desgaste de la estructura, no así por su grado de evolución.

5.3.7 Importancia paleobiogeográfica del número de raíces en *Sigmodon minor*

En localidades como Kansas, se ha observado que la evolución en el número de raíces dentro del género *Sigmodon* tiende a incrementarse con el tiempo, las especies más primitivas presentan tres raíces en el M1 y un par en el m1. Posteriormente pueden observarse especies cuyos molares ostentan cuatro raíces en los superiores y tres en los inferiores (Peláez-Campomanes y Martin, 2005).

Los ejemplares de *S. minor* colectados en GTO 6, GTO 12 y GTO 19, poseen un número primitivo de raíces en los molares superiores, tres para cada elemento. En los molares inferiores el número de raíces es desigual: dos raíces para el molar inferior 1 (m1)

y tres raíces en los molares inferiores 2 y 3 (m2 y m3). Las poblaciones de *Sigmodon minor/medius* que ostentan dos o tres raíces en el m2, han sido reportadas en las localidades de Bender y Rexroad, Kansas, cuyas edades han sido fechadas entre 3 y 3.5 Ma; mientras que en localidades más recientes como Sanders, los molares m2 de esta especie presentan únicamente tres raíces (Peláez-Campomanes y Martín, 2005).

Esto quiere decir que los roedores de *S. minor* colectados en el Blanco temprano de San Miguel de Allende entre los 3.45 y 3.9 Ma, son similares en temporalidad con aquellas poblaciones de *S. minor* de la localidad Rexroad (Peláez-Campomanes y Martín, 2005), pero difieren de estas en su morfología o evento evolutivo de raíces (termino definido por Peláez-Campomanes y Martín (2005), en donde curiosamente, son más afines con respecto a poblaciones más recientes de las localidades Sanders, Kansas, cuyas edades rondan los 2.5 Ma (Peláez-Campomanes y Martín, 2005). Aunque estas comparaciones se han llevado a cabo mediante la literatura, por lo que es necesario su revisión y comparación directamente sobre fósiles de las localidades antes mencionadas, esto con la finalidad de determinar si la variación responde a procesos de diversidad fenotípica en las poblaciones, o si esta variación es resultado de diferencias espacio temporales.

5.3.8 Evolución en el número de raíces en *Sigmodon*: su utilidad bioestratigráfica

El número de raíces es un carácter muy útil en la distinción entre especies de roedores del género *Sigmodon*. Se ha observado en faunas del Blanco y Pleistoceno de Kansas que aquellas especies más primitivas tienden a tener un número menor de raíces con respecto a especies más recientes. Es decir, en especies primitivas (*S. ferrusquiae* y *S. minor*) un estado de carácter común es el observar tres raíces bien desarrolladas para los molares superiores uno (M1) y dos raíces en los molares inferiores uno (m1). Pero, en especies más recientes el número de raíces es mayor, pudiendo ser de cuatro para los M1 y tres raíces para los m1. Es decir, aparentemente, el número de raíces se incrementa para cada molar con el tiempo (Peláez-Campomanes y Martín, 2005).

En las faunas del Henfiliano temprano (Hh3) de JAL-TECO 8 y JAL-TECO 26 se observa que los molares de *Sigmodon ferrusquiae* presentan estados de carácter primitivos, presentándose siempre tres raíces en los molares superiores uno (M1), los cuales no desarrollan un vástago de raíz accesoria en la región central del molar. Por su parte, aquellos molares inferiores uno (m1) de esta localidad, presentan siempre dos raíces bien desarrolladas, sin ninguna raíz accesoria en el medio. En cambio, los molares de *S. minor* de las faunas del Blancano temprano de las localidades GTO 12 y GTO 19, presentan un número de raíces diferente, siendo tres o cuatro para el molar superior uno (M1) y de dos raíces (nunca tres) en los molares inferiores 1 (m1), aunque en algunos ejemplares es posible observar una raíz accesoria en la parte media del molar (MPGJ 2733) (Fig 31).

Este estado de carácter basado en el número de raíces puede ser una herramienta útil para distinguir roedores sigmodontinos entre el Henfiliano tardío Hh3 y el Blancano temprano en el centro de México. Además permite por primera vez comparar un patrón evolutivo observado en faunas de EUA (Peláez-Campomanes y Marti, 2005) con roedores en faunas en regiones más australes, mostrando con ello que algunos procesos de cambio morfológico en estos organismos fueron similares a pesar de la gran distancia espacial que hubo entre ellos.

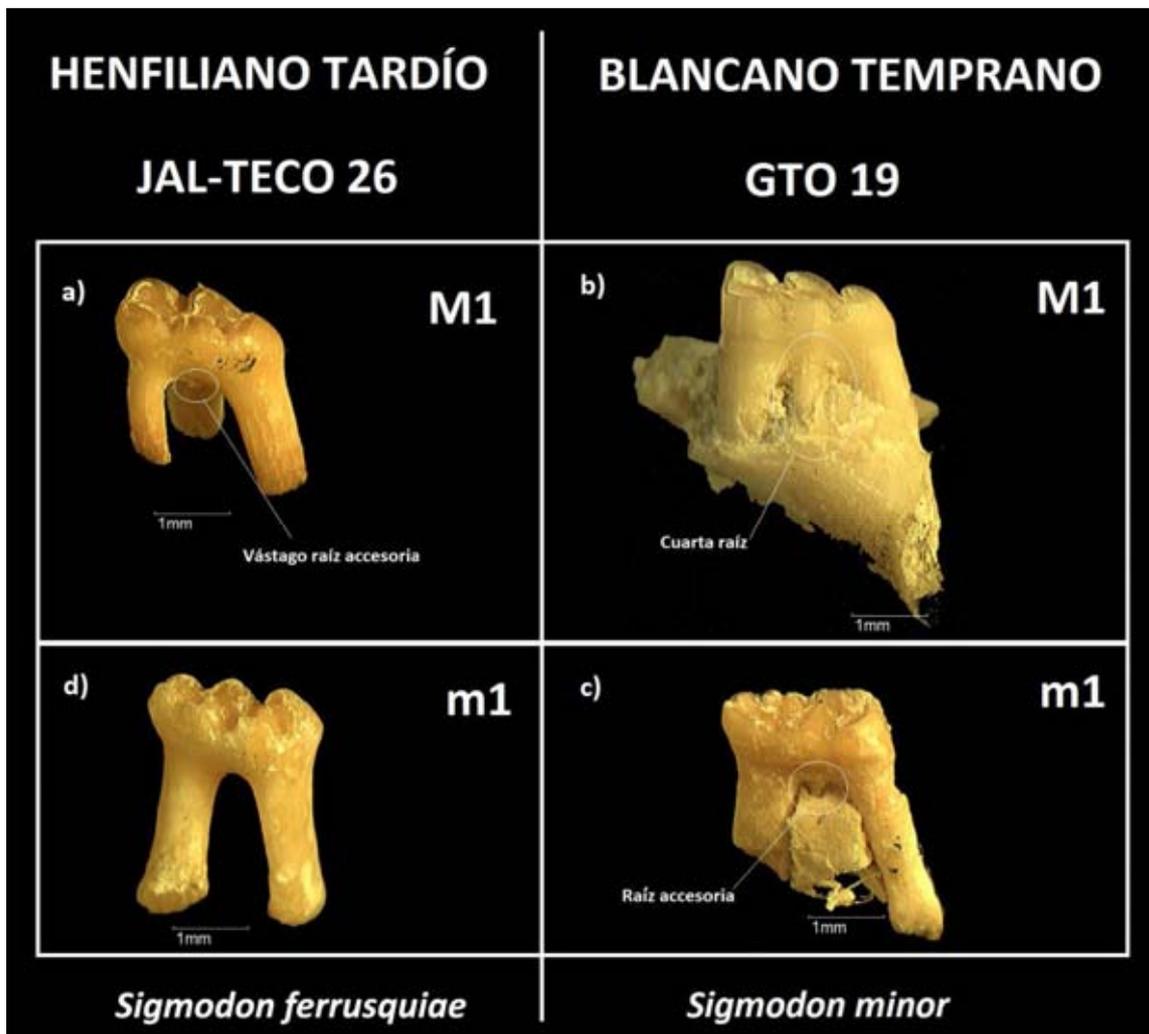


Figura 31. Estados de carácter de raíces mediales en Sigmodontinos del Henfiliano y Blancano. Se muestran molares aislados uno, tanto superiores (M1) como inferiores (m1), de *Sigmodon ferrusquiae*, Fauna del Henfiliano del Graben de Tecolotlán: a) Molar superior uno izquierdo (MPGJ 3347) y d) molar inferior derecho (MPGJ 3348), así como *Sigmodon minor*, Fauna del Blancano del Graben de San Miguel de Allende: b) (MPGJ 2733) y c) (MPGJ 2693).

5.3.9 Un caso de variación en la proporción molariforme de *Sigmodon minor*

Uno de los criterios más usados para diferenciar las especies del género *Sigmodon*, en faunas de nuestro país durante el Cenozoico tardío, consiste en la relación entre el largo anteroposterior y la longitud máxima posterior (ancho labial-lingual) del molar, estas medidas incluso han ayudado a los investigadores a discernir entre grupos o especies, que aparentemente no son la misma. (Carranza-Castañeda y Walton, 1992; Lindsay y Jacobs,

1985; Czaplewki, 1987). En algunos casos, esta relación es el carácter más diagnóstico para definir a una especie, véase la diagnosis del fósil tipo de *S. chihuahuensis* en Jacobs y Lindsay (1985), donde puede compararse que las descripciones, tanto para *S. oroscoi*, como para *S. chihuahuensis*, son casi idénticas, con la excepción de que se describe a una especie más robusta y de mayor tamaño que la otra.

Sin embargo, es un hecho, que existe la variación de tamaños entre los individuos de una misma especie, ya sea por su edad, sexo o simplemente por su complejión, la cual puede ser heredada, o bien, el resultado de la presión ambiental durante la vida del individuo. Es por ello, que la variación de tamaño por sí sola no debe de influir de manera considerable en la identificación a nivel de especie, sino es tomada como un criterio secundario, el cual solo puede estar supeditado a la variación en los caracteres morfológicos.

A continuación se observa un ejemplo de esta variedad en tamaños dentro de una misma muestra de roedores fósiles, todos ellos *S. minor*, con base en sus caracteres morfológicos. Cabe destacar que estas diferencias no han podido ser explicadas mediante la edad ontogenética de los individuos y solo puede ser observable cuando se ha medido la relación entre dos elementos molariformes de una misma mandíbula o maxila.

En la figura 32 se observa la gráfica de los valores LT y AP de cinco mandíbulas de *S. minor*, todas ellas se agrupan en una misma nube de datos, si consideramos el tamaño de la gráfica; sin embargo, la relación entre los tamaños m1:m2:m3 no son iguales para todas, incluso, pueden distinguirse al menos dos grupos.

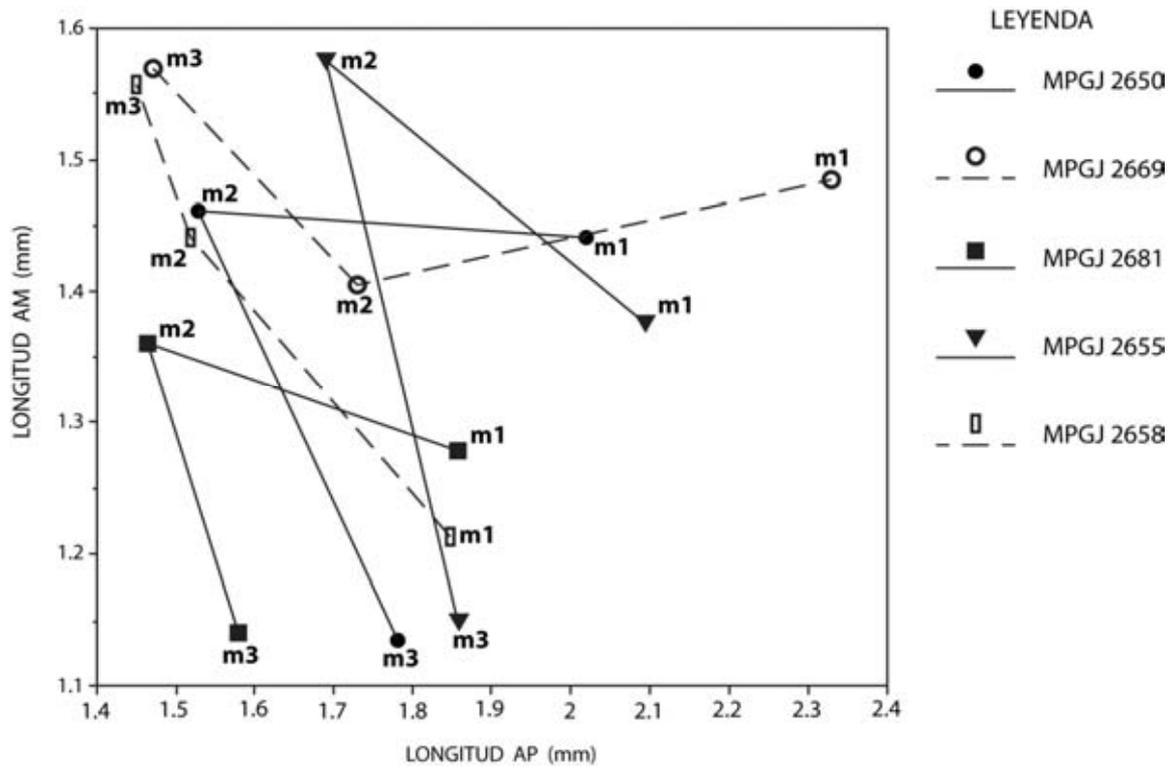


Figura 32. Ancho posterior vs largo antero-posterior de mandíbulas completas m1-m3 en *Sigmodon minor*. Todos los elementos fósiles corresponden a la localidad GTO 19. Las figuras sólidas son más afines en posición y relación con respecto a las figuras claras.

Es decir, si se mira la relación de tamaños de los ejemplares MPGJ 2681 (verde) joven-adulto, MPGJ 2650 (azul) adulto y MPGJ 2655 (morado) adulto, parecen corresponder a una misma población, ya que la relación de tamaños de m1 con m2 y de m2 con m3 son similares, lo único que cambia es el tamaño del roedor. Pero, si se compara por ejemplo el ejemplar MPGJ 2650 (azul) con el ejemplar MPGJ 2658 (naranja), se verá que ambos tienen la misma longitud en m1, por ende la misma estimación en el peso corporal (véase en Metodología la ecuación de Martin (1980)), a pesar de que la relación entre sus molares sea totalmente distinta.

Esto puede verificarse también en las gráficas 24 y 25 donde se observa el mismo patrón ya descrito, que denota al menos dos nubes de datos o relaciones entre tamaños entre molares de una misma mandíbula que corresponden a la misma especie, *S. minor*. Esto lleva a la pregunta ¿Las nubes de datos diferentes, denotan dimorfismo sexual,

diferentes poblaciones de roedores, o dos subespecies dentro de *S. minor*? Responder estas preguntas requiere de una mayor obtención de datos, y de técnicas más avanzadas en morfología geométrica, considerando quizás realizar estas mediciones en roedores sigmodontinos recientes, donde sea posible determinar su sexo o dinámica poblacional.

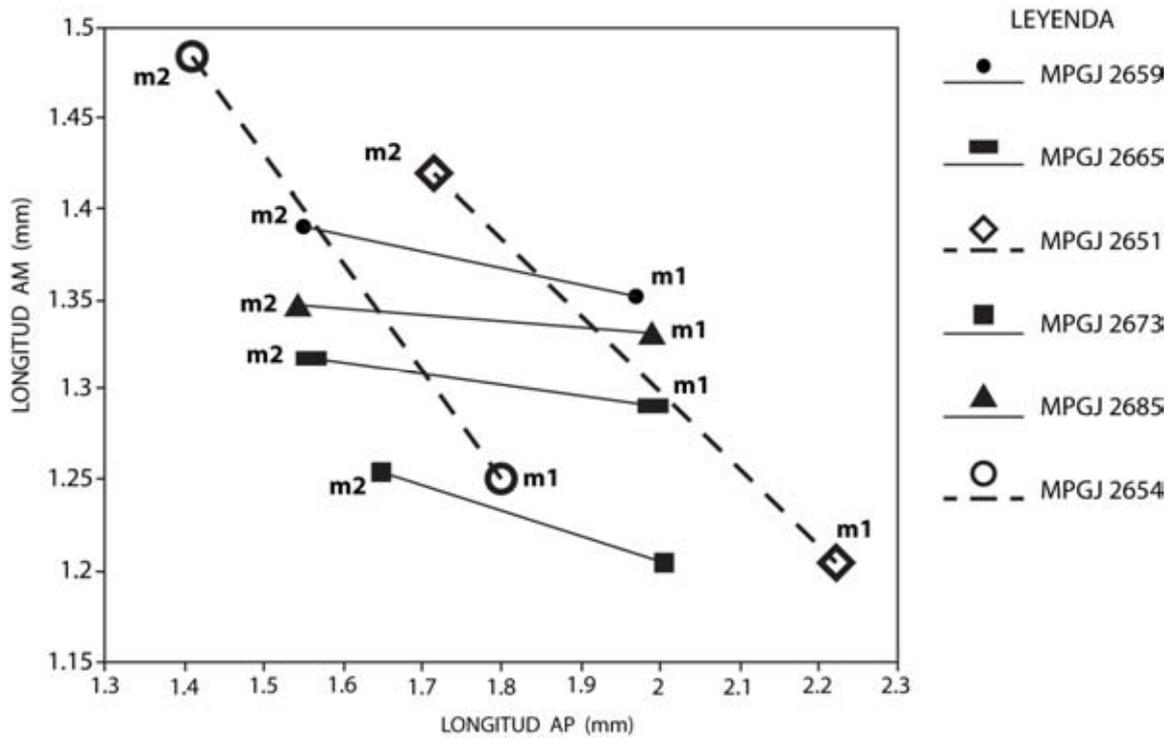


Figura 33. Ancho posterior vs largo antero-posterior de mandíbulas con m1-m2 en *Sigmodon minor*. Todos los elementos fósiles corresponden a la localidad GTO 19.

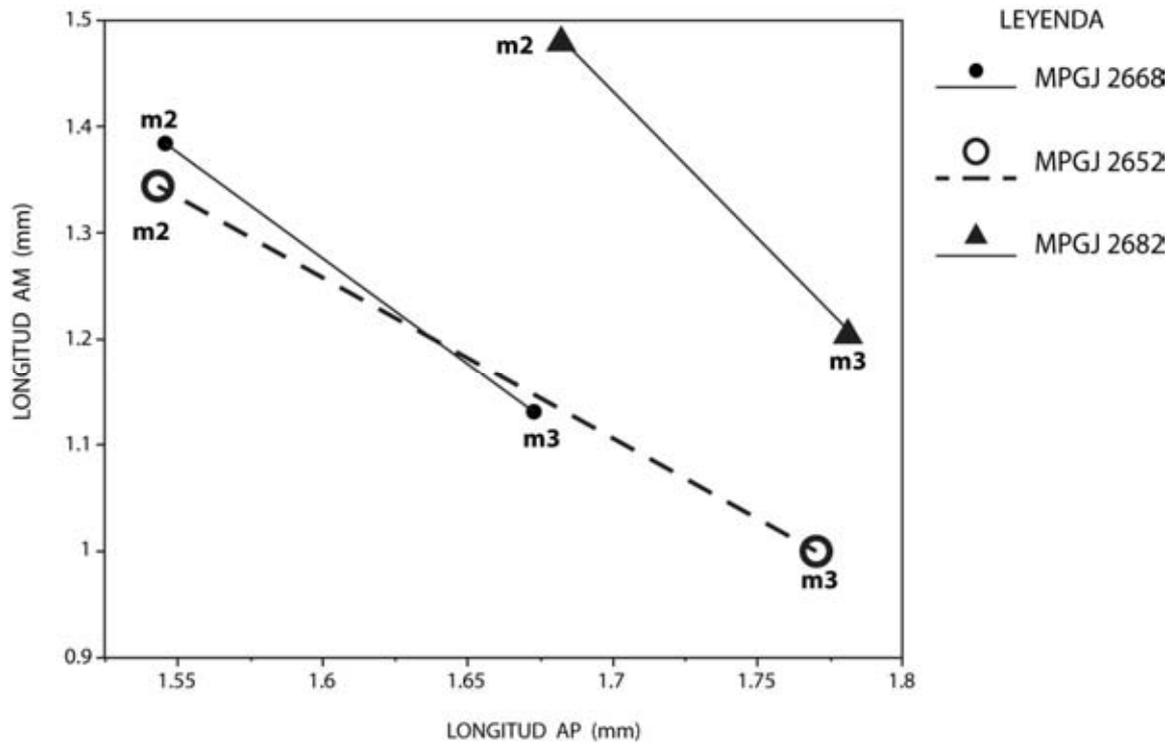


Figura 33. Ancho posterior vs largo antero-posterior de mandíbulas con m2-m3 en *Sigmodon minor*. Todos los elementos fósiles corresponden a la localidad GTO 19.

5.4 Paleontología sistemática de cf. *Calomys winklerorum*

Subfamilia SIGMODONTINAE

Género *CALOMYS* Waterhouse, 1837

Subgénero *Bensonomys* Baskin, 1978

Cf. *Calomys winklerorum*

(Lámina 3)

5.4.1 Material referido

Se estudiaron cinco molares aislados. Para Jalteco 26: dos M1 derechos de individuos adultos (MPGJ1854, MPGJ1885), Un m1 izquierdo (MPGJ1844) de un individuo joven y un M2 derecho de un adulto (MPGJ1886). Para Gto 12 se colectó un m1 derecho muy destruido (MPGJ1903).

5.4.2 Distribución y Edad

En México la especie *Calomys winklerorum*, incluida en el subgénero *Bensonomys*, uno de los subgéneros más primitivos entre los calómidos, se distribuye bioestratigráficamente en las faunas del Henfiliano tardío y Blancano temprano de Yepómera y La Concha en el estado de Chihuahua (Lindsay y Jacobs, 1985); además en las faunas del Henfiliano tardío Hh3 de Rancho El Ocote (Carranza-Castañeda y Walton, 1992); y ahora, se suman las localidades de Jalteco 26 en Jalisco y la localidad GTO 12 en Guanajuato.

El género *Calomys* se encuentra ampliamente distribuido en el Plioceno de EUA, principalmente en Arizona y Kansas (Hibbard, 1967; Baskin, 1978). Aunque también se han mencionado de forma muy general registros en el Henfiliano temprano de Norteamérica (Lindsay, 2008).

Este género ha sido descrito ampliamente en localidades de Sudamérica durante el Pleistoceno (Pardiñas et al., 2002). Sin embargo, parece no haber pertenecido a las primeras legiones de taxa norteamericanos que cruzaron hacia Sudamérica durante el

GABI, sino que poblaciones de este género cruzaron más tardíamente durante el Blancano tardío-Pleistoceno (Chapadmalalense, Edad Mamífero de América del Sur (SALMA)) (Baskin, 1978) para dar origen a la diversidad de la tribu Phyllotini, la cual es la más rica de todas las tribus de Sigmodontinos (Reig, 1984).

5.4.3 *Diagnosis*

Los molares son braquiodontos y generalmente muy pequeños (longitud AP de $m1 > 2.5$ mm). El molar superior 1 (M1) tienen un anterocono bilobado, en donde se desarrolla profundamente el surco anteromedial; de la misma forma, el m1 tiene un anterocónido bilobado. El M3 y el m3 son molares muy reducidos en relación con los demás molares. Las cúspides en los molares están bien desarrolladas, son anchas y lobadas. Los flexos que separan las cúspides son profundos y anchos, sobre todo el paraflexo en molares superiores y el mesoflexo en molares inferiores. El cíngulo posterior está presente en el M1 y el cíngulo posterior se observa en el m1 (Modificado de Lindsay, 2008)

5.4.4 *Descripción de los molares*

Molar superior (M1).- Como se observa en el ejemplar MPGJ1854 (Lámina 3), la superficie oclusal del molar forma un rectángulo de aristas redondeados, cuyo margen anterior está expandido anterolabialmente. EL surco anteromedial del anterocono determina la forma bífida de esta estructura, en donde el lóbulo lingual es más amplio que el labial.

Las cúspides del molar son anchas y lobulares. Las cúspides linguales que corresponden al protocono e hipocono están más desarrolladas con respecto a las cúspides labiales del paracono y metacono. Las cúspides linguales se posicionan anteriormente con respecto a las cúspides labiales.

Las cúspides están constreñidas por el desarrollo de flexos, siendo los linguales más abiertos con respecto a los flexos labiales, ya que estos se encuentran delimitados por un cíngulo lingual que se extiende hasta la mitad del margen posterior del molar. El paraflexo

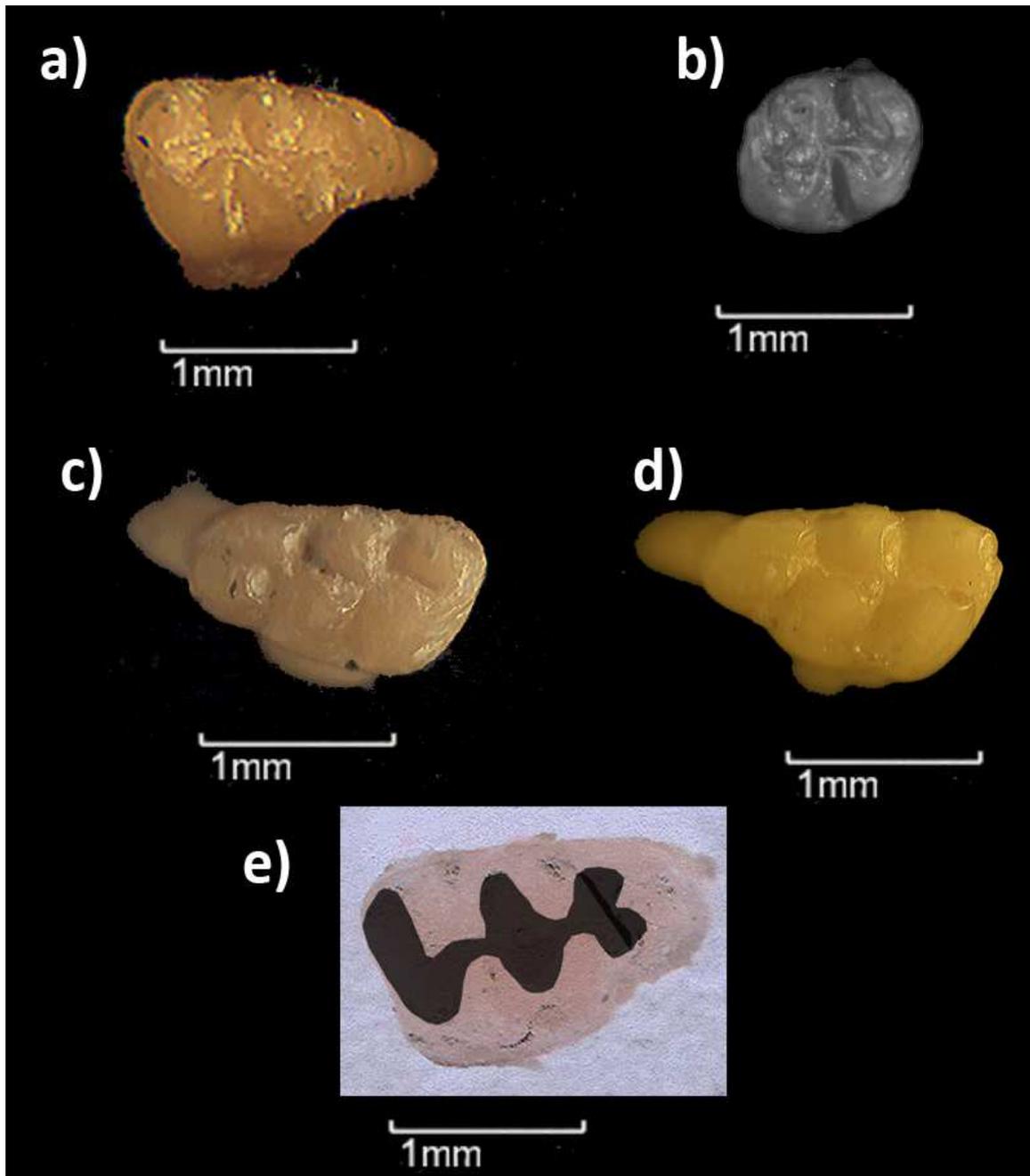
es muy ancho y mantiene una forma de “U” rectangular, con una ligera invaginación en su margen posterior.

Se observan tres raíces por debajo del molar: una anterior, una mediolingual y una posterior.

Molar superior dos (M2): Como se observa en el ejemplar MPGJ1886 (Lámina 3, d) la superficie oclusal es un cuadrado con bordes romos, ligeramente expandido posterolingualmente. El molar presenta cuatro cúspides lobulares: un protocono, un hipocono, un metacono y un paracono. Las cúspides linguales: protocono e hipocono, están más desarrolladas y se encuentran posicionados más anteriormente que las cúspides labiales: paracono y metacono. La cara anterior de las cúspides se encuentra levemente inclinada, mientras que la cara posterior es recta. Otra característica distintiva del molar M2 es que el brazo posterior del hipocono se une medialmente con el cíngulo posterior, cerrando el margen del molar.

Los flexos linguales se encuentran abiertos, son profundos y anchos, mientras que los flexos labiales son poco profundos y se encuentran cerrados por un cíngulo labial. El cíngulo anterior se desarrolla medialmente y continua hasta formar el cíngulo lingual, el cual está conectado con el cíngulo posterior.

Este ejemplar conserva solo dos raíces, una anterior y otra ubicada en la región labial-posterior, aunque presenta vestigios de haber presentado una tercera raíz en la zona lingual-posterior.



Lamina 3. Molares aislados de *cf. Calomys winklerorum* de la localidad JAL-TECO 26. a) MPGJ-1854, M1 derecho de un organismo adulto; b) MPGJ-1903, m2 derecho de un adulto; c) MPGJ-1885, M1 izquierdo de un joven-adulto. d) MPGJ 3351, M1 izquierdo de un organismo joven-adulto; e) MPGJ 1885, M1 derecho de un adulto, con contraste de color en la zona oclusal para denotar la superficie de dentina y la forma de las cúspides.

5.4.6 Discusión del género *Calomys*: comentarios sobre la radiación en Sudamérica

El género *Calomys* es hoy en día un tema de discusión entre los paleontólogos Norteamericanos y Sudamericanos, debido a que algunos autores lo proponen como el responsable directo de la gran diversidad de sigmodontinos en Sudamérica luego de haber cruzado hacia ese continente durante el GABI; según esta hipótesis, el género *Calomys* evolucionó del género *Copemys* en Norteamérica, antes de que se consolidara el Puente Terrestre Panameño y comenzara el GABI, luego descendientes de *Copemys* evolucionaron en varios géneros, todos ellos comprendidos en la tribu Phyllotini (Baskin, 1975). Sin embargo, fósiles de *Calomys* han sido colectados en Sudamérica antes del establecimiento del Puente Terrestre Panameño, por lo que se ha planteado que probablemente la radiación de cricétidos en Sudamérica comenzara antes de la máxima actividad migratoria de legiones de mamíferos durante el GABI (Pardiñas et al., 2002).

Otro punto importante en la discusión, es la falta de trabajos sistemáticos en fósiles de *Calomys* que permitan entender los vínculos filogenéticos que podrían existir entre los sigmodontinos fósiles norteamericanos y sudamericanos. Incluso el género *Calomys* unas veces ha sido considerado como el ancestro de Phyllotini (Martin et al., 2002) y otras veces como una rama ancestral de la subfamilia Peromyscinae (McKenna y Bell, 1998).

A esta discusión entre paleontólogos norteamericanos y sudamericano, se han sumado los trabajos en sistemática filogenética realizados en la familia Cricetidae mediante secuencias de ARN mitocondrial y citocromo b. Estos trabajos discuten que la subfamilia Sigmodontinae no es un clado hermano de la subfamilia Peromyscinae, a pesar de que existan fósiles como *Calomys* que pueden ser afines morfológicamente a ambas (Carleton y Musser, 1984). Otro dato importante, es que la tribu Phyllotini de la subfamilia Sigmodontinae, donde se encuentra *Calomys*, parece no encontrarse en la base de la radiación de este grupo de roedores en el continente Suramericano (Reig, 1987). Por lo que el ancestro de la diversidad de roedores en Sudamérica podría corresponder a un grupo aún no conocido en el registro fósil.

Es claro que la discusión sobre el origen y diversidad del género *Calomys* aún puede intensificarse más. Esto si se trabaja conjuntamente entre paleontólogos y neotólogos, abordando la evolución de este grupo desde una visión integral; en donde es necesario revisar todos y cada uno de los fósiles tipo tanto de Norteamérica como de Sudamérica, ello para verificar su validez taxonómica. Una vez documentada toda esta información se podrán realizar estudios sistemáticos que contrasten y validen a los trabajos referidos anteriormente (Hershkovitz, 1962; Baskin, 1978). Mientras esto sucede es claro que cada fósil de *Calomys* colectado en México permite avanzar en el entendimiento de la radiación de especies sucedida en Sudamérica durante y después del GABI.

5.4.5 Medidas

Las medidas tomadas a los molares de *Calomys* en Jalteco 26 y Gto 12, se muestran a continuación en la tabla.

Tabla 2. Se muestran las medidas tomadas a los molares de *cf. Calomys winklerorum*.

		Medidas de <i>Calomys</i> (mm)			
		N	X	Rango	
				Mínimo	Máximo
M1	Largo total	2	1.31	1.257	1.37
	Ancho Posterior	2	0.914	0.914	0.914
m1	Largo total	2	1.93	1.31	2.55
	Ancho Posterior	2	1.01	0.74	1.28
M2	Largo total	1	0.667		
	Ancho Posterior	1	0.611		

VI. SUBFAMILIA NEOTOMINAE

“Ratas magueyeras o ratas de campo”

Las ratas magueyeras o ratas de campo, son uno de los grupos de roedores con mayor diversidad y distribución geográfica en México. Hoy en día, existen aproximadamente 100 especies de *Neotoma*, de las cuales ~80 son endémicas de nuestro país. La historia de tal endemismo y potencial de colonización de múltiples ambientes por parte de este grupo de roedores es un enigma. Los fósiles colectados en la cuenca de San Miguel de Allende nos brindan por vez primera el desarrollo de este grupo durante el Plioceno.

6.1 Paleontología sistemática de cf. *Neotoma albigula*

Orden **RODENTIA** Bowdich, 1821

Familia **CRICETIDAE** Fisher, 1817

Subfamilia **NEOTOMINAE** Merriam, 1894.

Género **NEOTOMA** Say y Ord, 1825

Cf. *Neotoma albigula*

(Lámina 4))

6.1.1 *Material referido*

En la localidad GTO 7 “El Canal”, MPGJ2634, maxila izquierda con M2 y M3; MPGJ2636, maxila izquierda con M2 y M3; MPGJ2633, mandíbula derecha con m1 y m2; MPGJ2635, molar m1 derecho.

6.1.2 *Diagnosis*

Roedores cricétidos de tamaño medio, con un peso calculado de aproximadamente entre 200 y 250 gr. Estos roedores presentan molares muy hipsodontos, con tendencia a ser prismáticos, aunque mantienen el desarrollo de raíces. Los molares superiores presentan un desarrollo asimétrico (alineación) de los lofos entre las cúspides linguales con respecto a los labiales, lo que le confiere a los molares una apariencia de “M”. Los molares inferiores tienen lófidios poco alineados transversalmente, la cual es una característica de los grupos más primitivos dentro de *Neotoma*. El surco anterolabial en m1 se encuentra medianamente desarrollado. Tanto el M3 como el m3 son relativamente más pequeños que los demás molares. La superficie oclusal del m3 tiene forma de “S” en las especies más primitivas (Lindsay, 2008)

Molar superior uno (M1).- El molar es hipsodonto, con las cúspides linguales y labiales fusionadas en lofos, dándole un aspecto sectorial de tres lofos, uno anterior, uno medial y uno posterior. El molar tiene forma de “m” recta.

El lofo anterior está compuesto únicamente por el anterocono, siendo la cúspide de mayor tamaño en el molar. La forma del anterocono es de un triángulo escaleno, con el lado de mayor tamaño en el margen anterior. Esta cúspide se conecta medialmente con el lofo medial.

El lofo II o medial está formado por el paracono y protocono, de manera muy simétrica y recta, perpendicular a la línea media anteroposterior. El lofo se conecta más hacia el lado labial con el lofo III posterior. El lofo se divide anteriormente por el desarrollo de un paraflexo profundo en forma de “V” oblicua y un hipoflexo profundo pero muy pequeño, con forma de “u” muy abierta.

El lofo posterior o lofo III está compuesto por el metacono y posterolofos, ambos forman una elipse delgada y recta en dirección transversa, paralela al lofo II.

Molar superior dos (M2).- El molar es hipsodonto, con las cúspides linguales y labiales fusionadas en lofos, dándole un aspecto sectorial de tres lofos, uno anterior, uno medial y uno posterior. El molar tiene forma de “m” recta.

El lofo anterior está compuesto únicamente por el anterolofos, siendo la cúspide de mayor tamaño en el molar. La forma del anterolofos es elíptica, siendo más ancha en la región bucal. Esta cúspide se conecta más bucalmente que medial, con el lofo II.

El lofo II o medial está formado por el paracono y protocono, de manera muy simétrica y recta, perpendicular a la línea media anteroposterior. Este lofo se conecta más bucalmente con el lofo III posterior. El lofo se divide anteriormente por el desarrollo de un paraflexo profundo en forma de “V” oblicua y un hipoflexo profundo pero muy pequeño, con forma de “u” muy abierta.

El lofo posterior o lofo III, está compuesto por el metacono y posterolofos, ambos forman una elipse delgada y recta en dirección transversa, paralela al lofo II.

Molar inferior uno (m1).- Para la descripción de este elemento se consideró el fósil MPGJ2635. El molar es muy hipsodonto, los lófidios se encuentran fuertemente alineados

transversalmente. Los lófidios labiales están más desarrollados que los linguales, estos últimos llegan a ser muy indistinguibles en la región anterior (Lam.4a).

El molar se divide en tres lófidios: un lófidio anterior, un lófidio medial y un lófidio posterior. El lófidio anterior está formado por la fusión del anterocónido y el protocónido; en el lófidio medial se encuentra el hipocónido y entocónido; mientras el lófidio posterior corresponde al posterolófidio.

Los fléxidos también se desarrollan de manera asimétrica, el hipofléxido y posterofléxido son profundos y anchos, mientras que el parafléxido y mesofléxido tienen poca influencia en el molar a pesar de ser profundos hasta la base. El surco anterolingual, es medianamente profundo, una característica diagnóstica en *N. albigula* (Harris, 1984).

Cómo puede observarse en MPGJ2635, el molar presenta un par de raíces situadas en la región anterior y posterior de este elemento.

Molar inferior dos (m2).- El molar es sectorial similar al m1 descrito con anterioridad; sin embargo, este no presenta un anterocónido (Lam). Los lófidios linguales y labiales son igualmente asimétricos en su desarrollo transversal, así como los fléxidos. Los fléxidos son todos profundos, el hipofléxido es quien más penetra lingualmente en el diente.

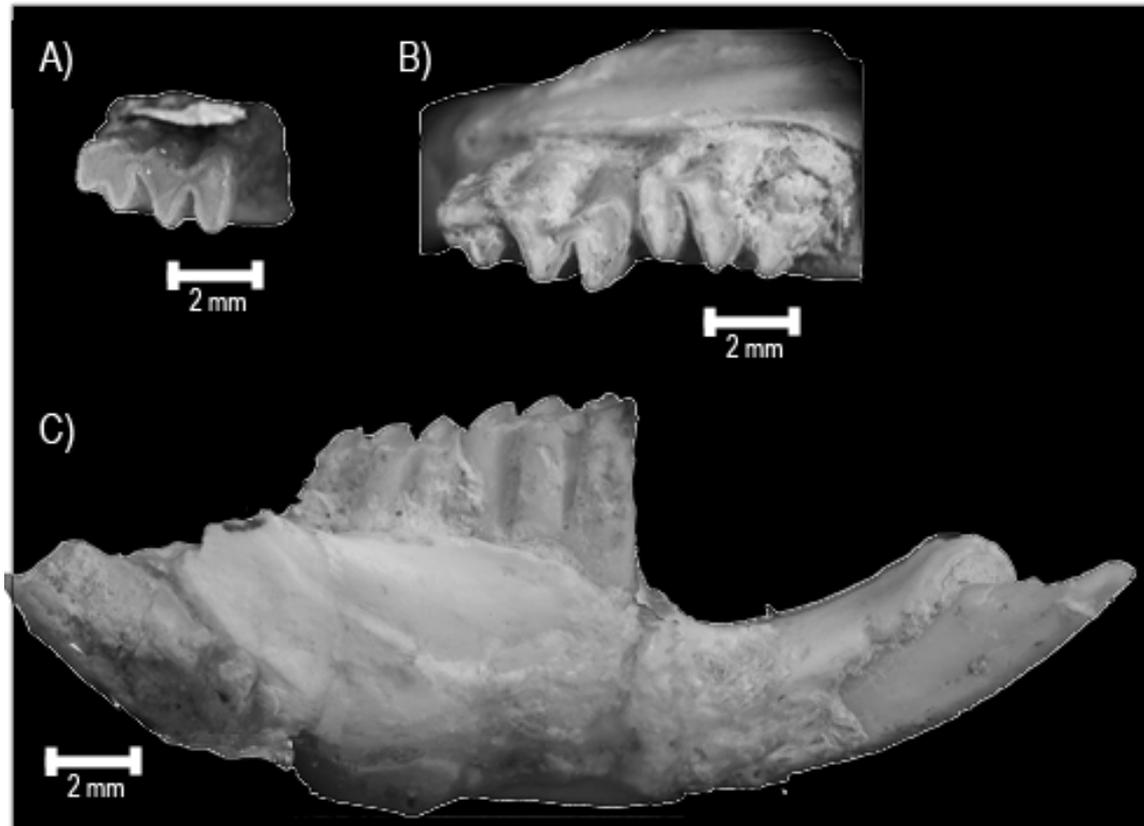


Lámina 4. Elementos fósiles de cf. *Neotoma albigula*, localidad GTO 6 "Arrastracaballos". A) Molar inferior derecho 1 (MPGJ 2635). Mandíbula derecha con m1 y m2 (MPGJ 2633): B) vista oclusal y C) Vista bucal.

6.1.3 Distribución y Edad

La especie *Neotoma albigula* ha sido colectada en sedimentos del Pleistoceno de México en varias localidades, por ejemplo en el Pleistoceno tardío de la Cueva de San Josecito, Nuevo León (Jakway, 1958); en la Cueva de La Presita, San Luis Potosí, asignados al Pleistoceno tardío (Polaco y Buitrón, 1997); varias localidades del Pleistoceno tardío del Estado de Chihuahua (Harris, 1984; Messing, 1986); en los sedimentos pleistocénicos de Tequesquinahua (Álvarez, 1966); en el Holoceno de Tlapacoya, Estado de México (Álvarez y Hernández, 1994) y también en el Pleistoceno de la formación Tarango en el Estado de Hidalgo (Palma-Ramirez et al., 2011). A estos registros ahora se suman cuatro ejemplares

de *cf. N. albigula* del Irvingtoniano de la cuenca de SMA, los cuales corresponden al primer registro de esta especie para el Estado de Guanajuato (Fig. 34).

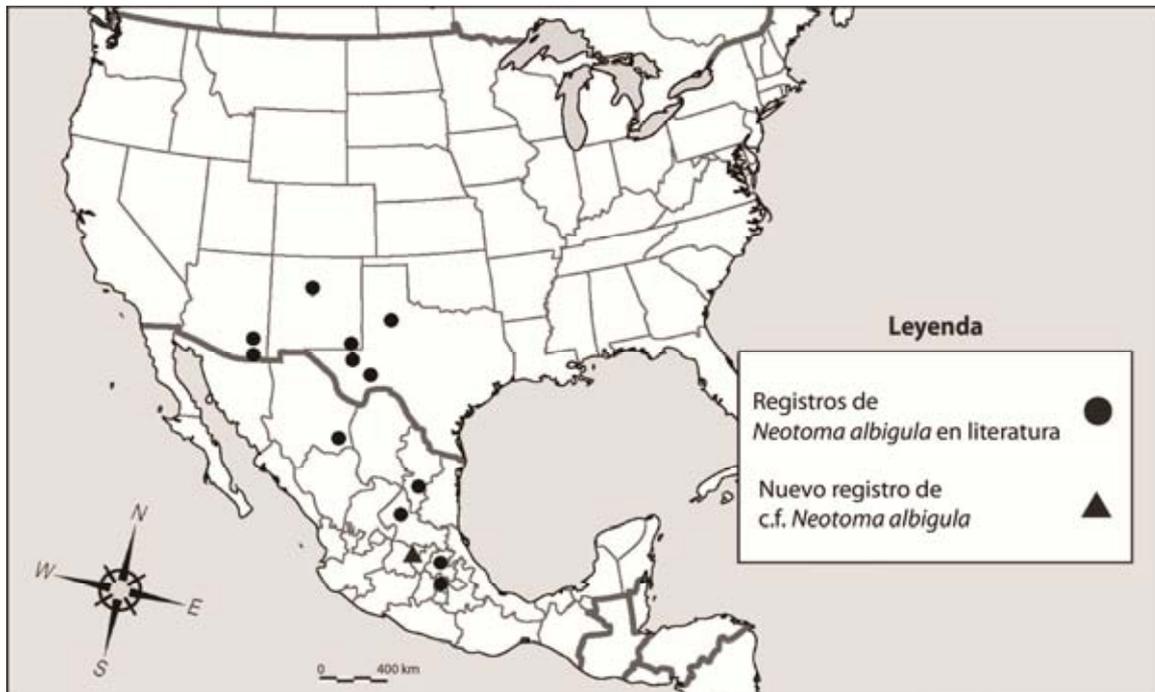


Figura 34. Distribución de *Neotoma albigula* en localidades de Norteamérica durante el Pleistoceno. En círculos se muestran las localidades donde ha sido colectada con anterioridad esta especie, mientras que el triángulo corresponde a la localidad GTO 7.

6.1.4 Discusión taxonómica de *cf. Neotoma albigula*

La identificación del material fósil referido a *Neotoma albigula* en este trabajo tuvo varias complicaciones. Esto debido a que los fósiles estudiados presentan estructuras con afinidad tanto a *Neotoma micropus* como a *Neotoma albigula*, las cuales se discuten a continuación.

Primero, hay que considerar que el molar inferior uno (m1) es el elemento más diagnóstico para identificar roedores a nivel de especie en el género *Neotoma*, esto debido a que la gran mayoría de especies descritas en este grupo han tomado como estructura diagnóstica este elemento (Dalquest *et al.* 1969; Harris, 1984).

Los caracteres que se consideran como diagnósticos dentro del m1 son: la forma lobular o rectangular de los lófidios; el grado de alineación labial-lingual del lófidio; el

desarrollo del surco anterolabial y su profundidad labial; la forma de la línea de dentina (labial) y por último, la longitud anteroposterior y el ancho labial-lingual del lófido medial (II).

Ahora bien, si observamos los ejemplares MPGJ 2633 a 2636, los molares presentan lofos y lófidios lobulares no alineados característicos de especies las especies denominadas intermedias en *Neotoma* (Dalquest *et al.* 1969; Harris, 1984), las cuales corresponden a: *N. albigula*, *N. micropus*, *N. goldmani*, *N. floridana* y *N. cinerea*. Sin embargo, el desarrollo tenue de la línea de dentina en las paredes del molar, así como la profundidad del surco anterolingual es similar al observado en *N. micropus*, *N. albigula* y *N. floridana*.

Tomando en consideración los ejemplares MPGJ 2633 y MPGJ 2635, se observa que estos desarrollan un surco anterolabial medianamente profundo, similar al observado en los especímenes de *N. micropus* (Harris, 1984). Por otro lado, considerando la longitud del eje transversal del lófido medial (lófido II) en estos ejemplares, se determinó su afinidad hacia la especie *N. albigula*, con base en los criterios propuestos por Dalquest *et al.* (1969), los cuales señalan que la principal diferencia entre las especies *N. micropus* y *N. albigula* (Molares) es la longitud del eje transversal en el lófido medial, en donde *N. albigula* presenta un lófido angosto siempre menor a los 1.94 mm (Fig. 35). Cabe mencionar que esta medida no es 100 % precisa, ya que como se ha observado con anterioridad especímenes de *N. albigula* pueden tener longitudes transversales del lófido medial mayores a 1.94, de la misma forma que especímenes de *N. micropus* han alcanzado valores menores al 1.94 mm en la misma medida (Harris, 1984).

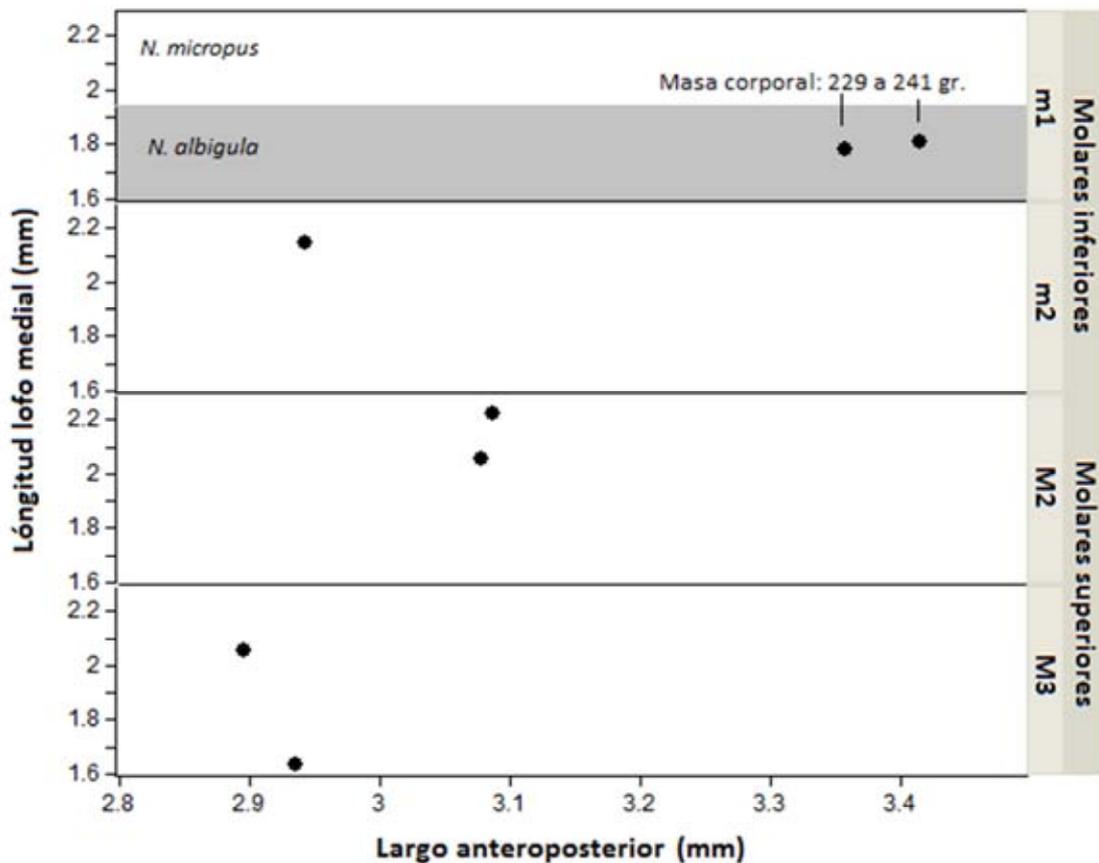


Figura 35. Gráfica de las medidas Largo anteroposterior vs Longitud lofo medial en *cf Neotoma albigula* de GTO 7. La división para *N. micropus* y *N. albigula* se ilumina en gris, este parámetro corresponde a un límite en la longitud del lófido medial <1.94 mm, propuesto por Dalquest *et al.* (1969). El peso corporal se estimó utilizando la ecuación de Martin (1980).

Neotoma albigula y *N. micropus* son especies que pueden llegar a ser muy difíciles de distinguir entre sí mediante morfología (Dalquest *et al.*, 1969; Harris, 1984); sin embargo, ambas son especies coherentes en estudios de sistemática molecular, incluso, ambas especies puede agruparse claramente en clados diferentes (Edwards y Bradley, 2002; Matocq *et al.*, 2007).

En el trabajo de comparación taxonómica de los ejemplares MPGJ (2633 a 2636), se utilizaron esqueletos actuales de las especies *N. micropus*, *N. albigula* y *N. floridana*, albergados en el Laboratorio de Arqueozología del INAH. Sin embargo, no se pudo realizar

una comparación con las especies *N. leucodon*, *N. magister* y *N. goldmani*, las cuales según estudios filogenéticos basados en morfología del pene y marcadores mitocondriales y nucleares, podrían tener gran afinidad con *N. albigula* (Matocq *et al.*, 2007; Edwards y Bradley, 2002), por lo que es necesario realizar estas comparaciones en un futuro, para entender a mayor detalle las relaciones y similitudes morfológicas entre estas especies. Cabe mencionar que también existe una afinidad morfológica de los fósiles aquí descritos con la especie *Hodomys alleni*, sin embargo no se realizó un trabajo de comparación con este género; ya que entre el material colectado no se cuenta con un m3, el cuál es el elemento más diagnóstico para su identificación (Genoways y Birney, 1974).

6.1.5 Inferencias paleoecológicas de *Neotoma albigula*

Los molares de cf. *Neotoma albigula* descritos en este trabajo muestran adaptaciones hacia ambientes semidesérticos, esto debido a su gran hipsodoncia en los molares, los cuales carecen de raíces y presentan además lófos laminares sectoriales. Ésta marcada hipsodoncia es común en herbívoros del Pleistoceno del centro de México y ha sido interpretada como una respuesta adaptativa hacia ambientes desérticos con una vegetación dominada por pastos (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2010; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010; Koenigswald, 2011).

Los especímenes colectados en la cuenca de San Miguel de Allende presentan gran similitud con especímenes actuales de la misma especie, incluso la masa corporal calculada en este estudio de entre los 229 a 241 gr es muy similar al peso actual que tienen estos roedores (Ceballos y Oliva, 2005). Debido a esto se considera que el nicho ecológico de cf. *Neotoma albigula* en la cuenca de San Miguel de Allende durante el Irvingtoniano puede ser similar al observado hoy en día en roedores de esta especie. Los roedores de la especie *N. albigula* viven en pastizales, laderas rocosas de montaña y en matorrales. Se alimentan principalmente de pastos, acacias, yucas, frutos de juníperos y mezquite, aunque también se ha relacionado su alimentación como preferencial hacia las tunas de cactus y las chollas (Ceballos y Oliva, 2005).

Estos animales se encuentran muy bien adaptados a los semidesiertos, ya que construyen madrigueras muy complejas, las cuales les proporcionan protección contra otros animales y les permite soportar altas y bajas temperaturas. Las madrigueras de *N. albigula* son fabricadas con diferentes tipos de materiales que encuentran en su entorno, principalmente ramas, cortezas, huesos y plumas (Ceballos y Oliva, 2005). Los nidos de neotomas fósiles han permitido a los paleontólogos reconstruir no solo un aspecto etológico de estos roedores, sino también han permitido la reconstrucción de la estructura vegetal donde habitaban (Wells, 1976; Jennings y Elliott-Fisk, 1993), incluso nuevas especies fósiles de invertebrados han sido descritas en estos nidos (Spilman, 1976). En la cuenca de San Miguel de Allende, no se ha encontrado ninguna madriguera fósil, pero es probable que pueda suceder en el futuro, ello si el trabajo de prospección en el área continua sobre las localidades donde ha sido colectado el material fósil de *Neotoma albigula*.

6.1.6 Comentarios sobre el origen de *N. albigula* y *N. micropus*

Según Edwards y Bradley (2001), las especies *N. albigula*, *N. micropus* y *N. floridana*, se originan como grupos coherentes muy recientemente durante el Pleistoceno. Incluso tasas de mutación en su ADN sugieren que su especiación ocurrió aproximadamente hace 155 mil años (Zimmerman y Nejtek, 1977 in Macedo y Mares, 1988). Este dato contrasta con los fósiles referidos c.f. a *Neotoma albigula* de la cuenca de SMA, ya que los especímenes aquí descritos han sido colectados en sedimentos del Irvingtoniano cuya edad radiométrica podría oscilar entre los 1.8 Ma a los 240 mil años, esto es al menos 100 mil años antes del momento en el cual se piensa pudieron originarse las especies *N. albigula* y *N. micropus*.

La descripción taxonómica realizada en los fósiles de c.f. *N. albigula* del Irvingtoniano aunado a las comparaciones morfológicas realizadas con especímenes actuales (Ver discusión taxonómica de *N. albigula*) y los datos moleculares reportados en la literatura (Zimmerman y Nejtek, 1977 in Macedo y Mares, 1988; Edwards y Bradley 2001) proponen los siguientes cuestionamientos ¿Los registros de c.f. *N. albigula* colectados en el

Irvingtoniano de la cuenca de SMA fueron bien identificados? Y de ser así ¿Son estos fósiles el registro más antiguo de *N. albigula* reportado hasta el momento? O bien ¿Los fósiles de c.f *N. albigula* de SMA son el ancestro de *N. albigula* y *N. micropus*?

Cualquiera que sea la respuesta a estas interrogantes, los fósiles de *Neotoma* en el centro de México nos ayudan a entender los procesos que permitieron que este grupo de roedores colonizara todos los ambientes terrestres en México, en donde al menos 80 especies recientes, son endémicas de nuestro territorio.

6.2 Paleontología sistemática de *Neotoma magnodonta*

Orden **RODENTIA** Bowdich, 1821

Familia **CRICETIDAE** Fisher, 1817

Subfamilia **NEOTOMINAE** Merriam, 1894.

Género **NEOTOMA** Say y Ord, 1825

Neotoma magnodonta Álvarez, 1966

Lámina 5

6.2.1 *Material referido*

Localidad GTO 81 “La Perdida”: MPGJ-378, mandíbula completa y fragmentos de maxila. Ambas ramas mandibulares tienen el incisivo y los molares m1 y m2, mientras que solo se conserva un fragmento derecho de la maxila con el M1 y M2, además de un M1 izquierdo aislado.

6.2.2 *Distribución y edad*

El espécimen MPGJ-378 colectado en los sedimentos del Blancano del área de Coecillos, localidad GTO 81 “La Perdida”, de la cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato, corresponde al segundo registro de *N. magnodonta* para México y quizás el tercero para toda Norteamérica, ya que la información publicada sobre esta especie es muy escasa. Este registro entonces podría ser el más antiguo que se conozca, ya que si el fósil colectado en la localidad GTO 81 “La Perdida” no es un fósil retrabajado (como se discute después) podría recorrer el alcance estratigráfico de *N. magnodonta* del Pleistoceno al Blancano temprano.

Se sabe muy poco sobre la ocurrencia de este roedor en faunas de EUA y solo se ha podido encontrar una mención sobre su alcance bioestratigráfico en las faunas de Colorado, en donde no sobrevive al límite Irvingtoniano-Rancholabreano junto con otras ocho especies de neotomas: *Neotoma quadriplicata*, *N. taylori*, *N. spelaea*, *N. fossilis*, *N. ambliodonta*, *N. ozakensis*, *N. findleyi* y *N. pygmaea* (Finley, 2004).

6.2.3 Diagnósis

Estos roedores presentan molares muy hipsodontos, con tendencia a ser prismáticos. Los molares superiores presentan un desarrollo asimétrico (alineación) de las cúspides linguales con respecto a las labiales, lo que le confiere a los molares una apariencia de “M”. El M1 tiene un anterocónido simple localizado lingualmente y un surco anterolabial bien desarrollado. En los molares inferiores las cúspides en los lófidios anterior y posterior se encuentran alineadas, mientras que en el lófidio medial, la alineación en sus cúspides es incipiente. El surco anterolabial en m1 se encuentra bien desarrollado y es muy profundo hasta la base del molar en la región labial. El lofo II es más ancho que el lofo III en m1 (Álvarez, 1966).

6.2.4 Descripción

Molar superior uno (M1).- El molar es euhipsodonto, las cúspides linguales y labiales están fusionadas en lofos, que divide al molar en tres lofos anchos, el lofo I es lobular, de mayor tamaño, con el borde anterior elongado y redondo (trianguliforme), en la parte media tiene un puente de esmalte que permite la extensión del cemento con el del lofo medial. El lofo intermedio es más angosto y los valles son simétricos en su eje transversal, también tiene un puente de esmalte ligeramente más ancho que conecta el cemento con el valle del lofo posterior, el cual es el de mayor superficie. No se distingue el número de raíces del molar.

El lofo anterior o lofo I está compuesto por el anterocono y el protocono, los cuales pueden ser diferenciados por el surco anterolingual que se desarrolla entre ellos. Este surco es profundo, se considera una de las estructuras más importantes en la clasificación de este grupo, porque se caracteriza por llegar hasta la base del margen lingual del molar. Este lofo I está separado del lofo II por medio de una estrangulación que lo divide en dos partes de tamaño similar. Esta estrangulación corresponde a un metaflexo con forma de “V” dirigido hacia la región anterior, y a un paraflexo cuyo surco con forma de “U” es más amplio.

El lofo II o medial está formado por el paracono y el hipocono. El paracono se ubica anterior al paraflexo, mientras que el hipocono se sitúa posterior al metaflexo. El lofo medial se inclina más hacia el metacono con respecto al paracono. Este lofo es el de mayor longitud en su eje transversal en comparación con los lofos I y III, el cual es un carácter diagnóstico de la especie (Álvarez, 1966). El margen posterior de este lofo es irregular (no recto); se divide anteriormente por el desarrollo de un paraflexo muy profundo en forma de “V” y un hipoflexo en forma de “V” angosto.

El lofo posterior o lofo III está compuesto únicamente por el metacono, el cual tiene forma elíptica y de tamaño similar al paracono.

Molar superior dos (M2).- El molar es euhipsodonto, con las cúspides linguales y labiales fusionadas en tres lofos separados por pliegues de esmalte. El molar tiene forma de tridente, siendo el lofo medial el que posee la mayor longitud transversal de los tres lofos.

En el lofo anterior se encuentran una cúspide que es el protocono, sin embargo en este ejemplar no es posible distinguir adecuadamente el anterolofos, porque se encuentran tan fusionados que son indistinguibles. Este lofo tiene una forma ancha con el margen anterior redondeado; el cemento de los tres lofos se comunica medialmente a través de puentes de esmalte angostos.

El lofo II o posterior es muy inclinado en sentido anteroposterior, está formado por el hipocono y metacono. Sus valles son más angostos que en el M1.

Molar inferior uno (m1).- El molar m1 al igual que los molares superiores, presenta un alto grado de hipsodoncia y sus cúspides están fusionadas para formar tres lófidios. El lófidio anterior presenta un anterocónido de forma triangular, con un surco anterolabial muy profundo que alcanza la base labial del molar.

El lófidio II o medial es asimétrico, ya que el protocónido se ubica posterior al metacónido. Este protocónido está inclinado en la misma dirección que los lófidios anteriores; además es simétrico y no se distingue de manera independiente al hipocónido del entocónido. Mientras que el lófidio III es un lóbulo oval, que tiene al posterolófidio

La conexión entre los lófidos es asimétrica, esto debido a que el lófidio 1 y el lófidio II tienen una conexión medial, mientras que el lófidio II y lófidio III tienen una conexión más lingual. Los flexos o surcos que separan los lófidios están bien desarrollados y son profundos, estos tienen forma de "V" muy angosta.

Molar inferior dos (m2).- El molar es hipsodonto, con tres lófidios bien desarrollados distinguibles uno de otro.

El lófidio anterior es resultado de la fusión del anterolófidio y el metacónido, este es simétrico y con forma de media elipse. El lófidio medial o lófidio II tiene fusionados de manera indistinguible al protocónido y entocónido en una alineación muy simétrica. El lófidio posterior o lófidio III es producto de la fusión completa del posterolófidio y el hipocónido y presenta una forma de elipse lobular.

Los lófidios se conectan de manera asimétrica al igual que en m1. Estos presentan una conexión lingual entre el lófidio I y el lófidio II, a diferencia de la conexión labial entre el lófidio II y lófidio III. Los surcos o flexos que separan los lófidios tienen forma de "U", muy angosta y rectangular.

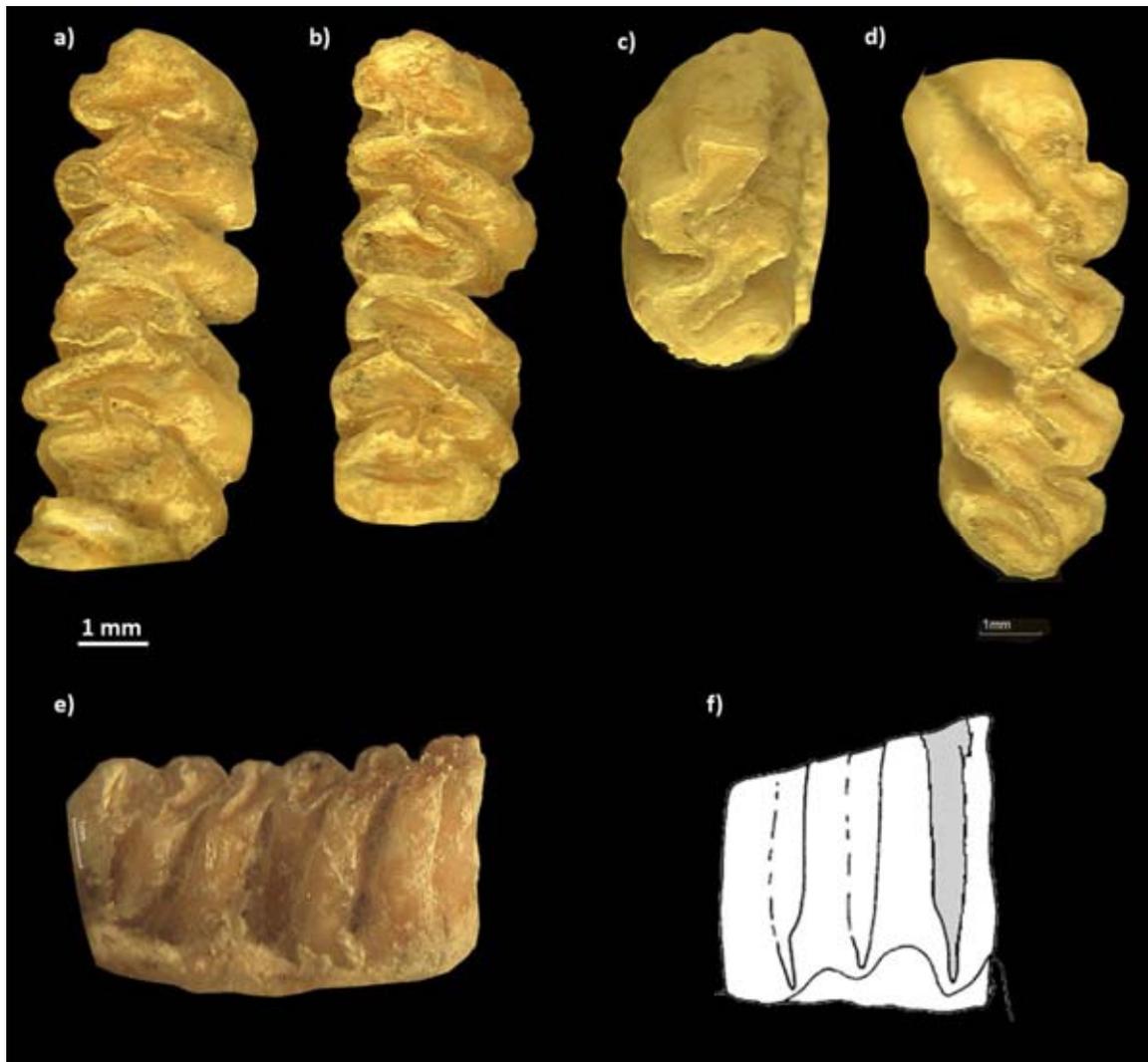


Lámina 5. Elementos fósiles de *Neotoma magnodonta*. Todos los elementos corresponden al ejemplar MPGJ-378, colectado en sedimentos del Blancano, localidad GTO 81 “La Perdida”: a y b) ramas mandibulares derecha e izquierda, con m1 y m2; c) molar superior 1 izquierdo; d) fragmento de maxila con M1 y M2; e) vista bucal de la rama mandibular derecha, y f) dibujo del molar inferior 1 en una vista lingual señalando la profundidad del surco anterolingual.

6.2.5 Discusión taxonómica de *Neotoma magnodonta*

El espécimen MPGJ 378 ha sido referido a la especie *Neotoma magnodonta* con base en sus características morfológicas y en su gran tamaño. La morfología de este espécimen es similar a especies avanzadas de *Neotoma*, tales como *Neotoma goldmani* o

Neotoma mexicana, sobre todo cuando comparamos la forma asimétrica del lofo I en el m1, producto de un desarrollo completo y profundo del surco anterolingual.

Sin embargo, las comparaciones del MPGJ 378 con especímenes recientes de *Neotoma mexicana* depositadas en el Laboratorio de Arqueozología del INAH, demostraron que el desarrollo de los lofos en *N. mexicana* son menos lobulares y más oblicuos en relación a la línea media antero-posterior con respecto al espécimen MPGJ 378. Además, los ejemplares de *N. mexicana* presentan un desarrollo alto de la línea de esmalte en la pared labial del m1.

Otra diferencia importante, es el desarrollo completo del metafléxido, con forma de “U” para el ejemplar MPGJ 378, lo cual contrasta con los ejemplares de *N. mexicana* reportados por Harris (1984) para Nuevo México, EUA, y Chihuahua, México, en donde los especímenes presentan un metafléxido muy abierto e incipiente.

Aunque, la principal diferencia con respecto a los elementos fósiles y recientes de *N. mexicana* y el fósil MPGJ 378, son las proporciones del lofo 3 con respecto al lofo 2 y el gran tamaño de los molares, considerando el Largo total anteroposterior (LT) (Fig. 36). Observando la morfología antes descrita, así como el tamaño menor del lofo III en relación con el lofo II (Álvarez, 1966), y el gran tamaño de los molares, se ha descrito este elemento como *Neotoma magnodonta*.

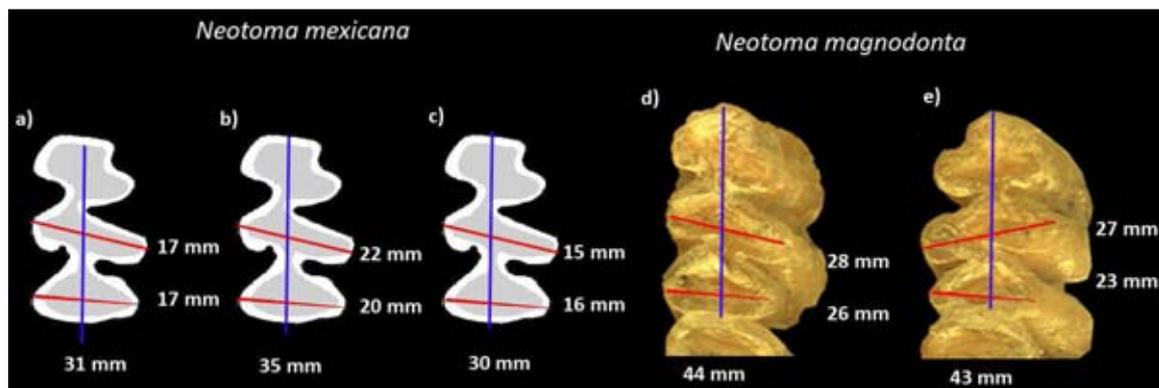


Figura 36. Comparación entre las medidas de *Neotoma mexicana* y *Neotoma magnodonta*. A) diagrama del espécimen INAH 5466, Jalisco. ; b) Ilustración del ejemplar INAH 5467, Chiapas; c) diagrama del m1 del espécimen INAH 7546, San Josecito, Nuevo León; d y e) fósiles de *N. magnodonta* de la fauna del Blancano temprano de San Miguel de Allende, Guanajuato (ver discusión sobre la edad del fósil).

Es importante señalar que el espécimen aquí referido es uno de los fósiles de *Neotoma* más grandes que se hayan colectado en Norteamérica, mayor a *N. quadruplicata*, del Blancano de las Grandes Planicies de EUA, o a *N. amplidonta* del Irvingtoniano de Dakota del Sur, EUA, incluso un poco más grande que el fósil tipo de *N. magnodonta* descrita para el Pleistoceno medio-tardío de Tequesquinahua, Estado de México (Álvarez, 1966).

El espécimen MPGJ 378 tiene un tamaño similar a *N. amplidonta*, uno de los especímenes de mayor tamaño reportados, con longitudes anteroposteriores en m1 de entre 4.3mm, y cuyas estimaciones de masa corporal son similares al roedor descrito en este estudio, de alrededor de los 520 gr.

Las estimaciones corporales realizadas al material de *N. magnodonta* considerando 4 molares, 2 superiores M1 y 2 inferiores m1, arrojan pesos de entre 520 gr a 550 gr. Lo que colocan a este roedor del Blancano temprano, como uno de los más grandes colectados en Norteamérica de la familia Cricetidae.

6.2.6 Inferencias paleoecológicas de *Neotoma magnodonta*

Neotoma magnodonta es una especie fósil poco frecuente en Norteamérica, menos de cinco ejemplares han sido descritos para el Pleistoceno de Tequesquinahua y no hay en la literatura alguna mención sobre el rol que este organismo pudo desempeñar en un ecosistema. Aun así, es posible hacer algunas inferencias entorno a su paleoecología gracias a uno de los caracteres presentes en el fósil y que resulta muy evidente, su gran tamaño. Cabe señalar que estas observaciones han sido inferidas en base a un solo organismo y que las estimaciones de peso corporal fundamentadas en un par de estructuras molariformes, como lo son el M1 y m1, pueden ser muy subjetivas sino se consideran elementos postcraneales, como se ha descrito en algunos grupos de roedores extintos (Millien y Bovy, 2010).

El tamaño en poblaciones de neotomas ha sido estudiado en algunos ecosistemas de Norteamérica, donde se ha observado un gradiente de tamaños en torno a las características del terreno, la vegetación y la capacidad de obtener recursos: siendo los

individuos más pequeños aquellos que tienden a agruparse en el interior del desierto, donde los recursos son escasos; mientras que en las costas, donde el alimento es muy abundante, los individuos son considerablemente más grandes (Smith *et al.*, 1998; Lyman y O'Brien, 2004). Es por ello, que la presencia de un individuo de *N. magnodonta* de aproximadamente medio kilo, en la fauna del Blanco temprano de la localidad GTO 81, es un claro indicador de un ecosistema estable, con abundantes recursos alimenticios para sostener a una población de este herbívoro.

6.3 Paleontología sistemática de *Neotoma sawrockensis*

Orden **RODENTIA** Bowdich, 1821

Familia **CRICETIDAE** Fisher, 1817

Subfamilia **NEOTOMINAE** Merriam, 1894.

Género **NEOTOMA** Say y Ord, 1825

Subgénero **PARANEOTOMA** Hibbard, 1967

***Neotoma sawrockensis* Hibbard, 1967**

(Lámina 6)

6.3.1 *Material referido*

En la localidad GTO 12 “La Pantera”: MPGJ 1909, M1 derecho de un adulto y MPGJ 1905 (Lámina 6 a y b), M3 derecho de un adulto (Lámina 6 c y d).

6.3.2 *Distribución y Edad*

En México esta especie ha sido descrita para las faunas del Henfiliano tardío de la cuenca de SMA en la localidad de Rancho El Ocote (Carranza-Castañeda y Walton, 1992). Ahora se reporta su ocurrencia en el Blancano temprano de la localidad GTO 12 “La Pantera”.

En Norteamérica el subgénero *Paraneotoma* se distribuye principalmente en el Plioceno del centro de los EUA (Hibbard, 1967; Dalquest, 1983) y la especie *Neotoma sawrockensis* se conoce en el Blancano de varios estados como son: Arizona, California, Florida, Kansas y Texas.

6.3.3 *Diagnosis*

Los molares son mesodontos, con una superficie oclusal plana y un gran desarrollo de esmalte entre las cúspides. Las cúspides en los molares M1 y M2 se observan asimétricas entre sí. El M1 tiene un anterocono bilobado y un cíngulum en la base del hipocono.

El M3 presenta una superficie oclusal con forma trapezoide de aristas redondeadas; las cúspides de los lofos son achatadas y redondeadas, cuando existe poco desgaste (Carranza-Castañeda y Walton, 1992).

6.3.4 Descripción

Molar superior (M1).- Como se observa en el ejemplar MPGJ 1909 (Lámina 6a y b), la superficie oclusal del molar forma un rectángulo de aristas redondeados, cuyo margen anterior está expandido anterolabialmente. Las cúspides del molar son elipsoidales y de márgenes irregulares. Las cúspides linguales que corresponden al protocono e hipocono están más desarrolladas con respecto a las cúspides labiales del paracono y metacono.

En el margen anterior del molar se desarrolla un amplio anterocono, él cual es bilobado por acción del surco anteromedial. El flexo del anterocono es muy amplio.

El protocono es lobular de menor tamaño que el hipocono, además se encuentra más constreñido en su región medial. El hipocono es un lóbulo ancho, ubicado en la región posterior lingual del molar, debajo de él se desarrolla un cíngulo.

En el margen lingual se posiciona el paracono, el cual es una elipse angosta, con los márgenes rectos y paralelos al margen posterior del molar. Esta cúspide se sitúa anterior al metacono y posterior al anterocono. El metacono está parcialmente destruido.

Las cúspides están constreñidas por el desarrollo de flexos muy amplios, siendo los linguales más abiertos con respecto a los flexos labiales, ya que estos se encuentran delimitados por un cíngulo lingual que se extiende hasta la mitad del margen posterior del molar.

Se observan tres raíces por debajo del molar, una anterior, una mediolingual y una posterior.

Molar superior (M3): En el ejemplar MPGJ1905 la superficie oclusal es un trapezoide de aristas redondeados; el molar es ligeramente más hipsodonte posteriormente, por lo que parece recargarse sobre la raíz posterior; el protocono ocupa la mayor parte de la zona anterior del molar, mientras que el hipocono y el metacono conforman la zona posterior; el brazo posterior del hipocono se une medialmente con el brazo posterior del metacono

para formar el margen posterior; se observa un cíngulo posterolingual bien definido, muy desarrollado lingualmente; se observa un lago de esmalte cerca de la unión del metacono y el hipocono, otro lago de esmalte está presente en el centro del protocono; los valles son profundos y cerrados; el valle lingual está abierto, mientras que el valle labial se encuentra cerrado por un pequeño cíngulo.

En este ejemplar se observan tres raíces cilíndricas un tanto aplanadas, las cuales son divergentes y se ubican por debajo de cada lofo.

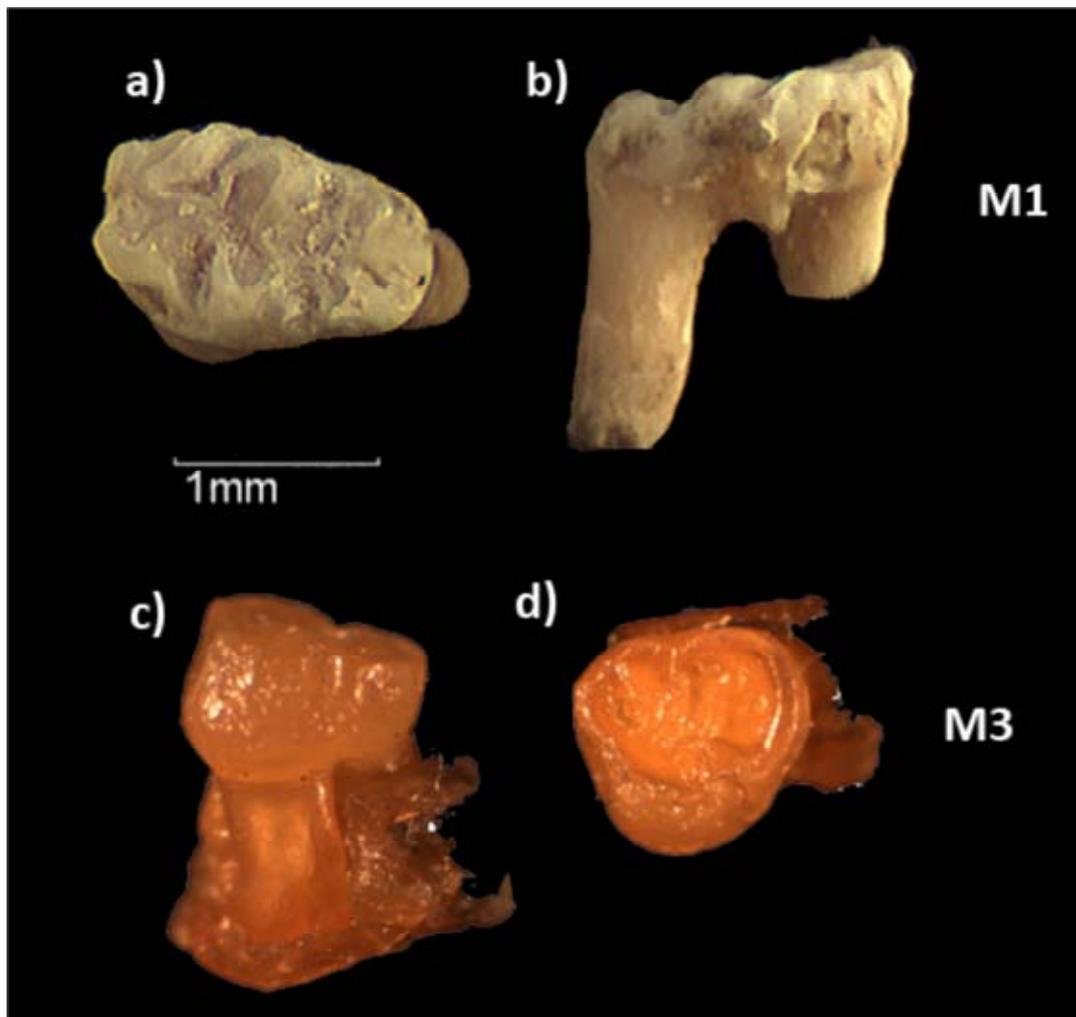


Lámina 6. Ejemplares fósiles de *Neotoma sawrockensis*. A y B) corresponden al molar uno superior derecho (MPGJ1909), vista oclusal y vista labial. C y D) son las imágenes de la vista lingual y oclusal, respectivamente, del molar superior tres derecho (MPGJ1905).

6.3.5 *Discusión de Neotoma sawrockensis en la cuenca de San Miguel de Allende*

Cuatro géneros de ratas monteras, son actualmente reconocidos: *Neotoma*, *Teonopus*, *Hodomys* y *Teonoma*), de los cuales *Neotoma* es el más diverso y se distribuye principalmente en México. El origen de *Neotoma* se sitúa temporalmente en el Henfiliano, y espacialmente en las grandes planicies de Norteamérica (Lindsay, 2008). Una de las especies con los caracteres más primitivos dentro del género parece ser *N. sawrockensis*, la cual se clasifica dentro del género *Paraneotoma* (Pajak et al., 1996). Esta especie en el centro de México (Carranza-Castañeda y Walton, 1992) posee una morfología dental adaptada para ambientes mixtos, tanto de sabana como de vegetación arbustiva, muy similar a la de los sigmodontinos anteriormente descritos.

Los fósiles MPGJ 1905 y MPGJ 1909 colectados en la cuenca de SMA durante el Blancano temprano de GTO 12 “La Pantera” son similares en morfología con aquellos colectados por Carranza-Castañeda y Walton (1992) en la localidad de Rancho el Ocote del Henfiliano tardío. Con lo cual se observa que poblaciones de este subgénero sobrevivieron al límite Henfiliano-Blancano en el centro de México, aparentemente sin modificaciones morfológicas y posiblemente conservando el mismo nicho. Se ha observado que este subgénero también sobrevive al límite Blancano tardío e Irvingtoniano en las faunas de California (Pajak et al., 1996).

Aparentemente en las faunas del Blancano temprano de la cuenca de San Miguel de Allende poblaciones nativas de roedores adaptados a la vegetación mixta convivieron con roedores migrantes de las grandes planicies de Norteamérica adaptados a los ambientes de sabana, ejemplo de ello es la presencia en faunas del Blancano temprano de *Neotoma sawrockensis*, sobreviviente del Henfiliano tardío, junto con *Neotoma magnodonta*, roedor totalmente adaptado a los ambientes de sabana (ver discusión de *N. magnodonta*). Es prudente señalar que las diferencias entre neotomas adaptadas a los ambientes mixtos y las neotomas adaptadas a los ambientes de sabana son considerables, ya que en las observaciones morfológicas realizadas en este trabajo parece existir una mayor similitud entre los elementos molariformes del subgénero *Paraneotoma* y el género *Sigmodon*, que entre *Paraneotoma* y el género *Neotoma*.

Hoy en día se desconocen las relaciones filogenéticas entre varias especies fósiles dentro del género *Neotoma*, y no se ha fijado una postura con respecto a su origen desde el punto de vista paleontológico. Por ejemplo, se conocen poblaciones de roedores fósiles de *N. sawrockensis* en México (Carranza-Castañeda y Walton, 1992) y en California y Nebraska (Voorhies, 1990; Pajak et al., 1996), las cuales parecen corresponder a la misma temporalidad, el Henfiliano tardío; sin embargo, no se sabe cuál de ellas es la población de origen y cuál ha sido la derivada.

VII. TRIBU BAIOMINY (NEOTOMINAE) “Roedores pigmeos”

Baiomyini es una tribu de roedores neotominos que se distribuyen desde el Sur de Estados Unidos hasta Panamá. Los roedores comprendidos en este grupo pertenecen a dos géneros: *Baiomys* y *Scotinomys.*, con dos especies vivientes cada uno de ellos. Estos roedores ostentan ser los más pequeños entre todas las especies de roedores que hay en Norte y Centroamérica (Packard y Álvarez, 1965).

7.1 Paleontología sistemática de *Baiomys* sp.

Orden **RODENTIA** Bowdich, 1821

Familia **CRICETIDAE** Fisher, 1817

Género ***Baiomys*** True, 1983

Baiomys sp.

(Lámina 7)

7.1.1 *Material referido*

En la localidad GTO 6 “Arrastracaballos” Blancano temprano se refiere al fósil MPGJ 2637, el cual corresponde a una mandíbula izquierda con m1 a m3 (Lámina 7).

7.1.2 *Edad y distribución*

El género *Baiomys* se conoce desde el Henfiliano tardío de México y EUA (Hibbard, 1967; Carranza-Castañeda y Walton, 1992), pero su mayor diversidad es notoria durante el Blancano de las Grandes Planicies de Norteamérica.

En México este género sólo había sido colectado en el Henfiliano tardío de SMA, por lo que el registro de MPGJ 2637, en la localidad GTO 6, corresponde a la primera ocurrencia de este género en el Blancano temprano.

7.1.3 *Diagnosis del género Baiomys*

El género *Baiomys*, incluye a especies de roedores pequeños conocidos como roedores pigmeos, los cuales pesan alrededor de los 30 g. Sus molares son braquiodontos, y como en todos los cricétidos, los molares más diagnósticos son el m1/M1 y m3/M3. El molar M1 tiene un anterocono ligeramente bilobado, además el protolofulo II no se encuentra alineado con el brazo anterior del hipocono. El molar m1 puede presentar un anterocónido simple o bilobado dependiendo de las especies, pero en todas ellas el entolofulido no está alineado con el brazo posterior del protocónido. Otra característica diagnóstica de estos roedores es la relación en tamaño del M3/m3 con respecto a los

demás molares, siendo notoriamente más pequeños los molares posteriores contra los anteriores (M1, M2 / m1, m2). En la mandíbula, el surco masetérico termina anteriormente por debajo de la raíz anterior del m1; además el foramen mental se encuentra alto y un tanto labialmente (Lindsay, 2008).

7.1.4 Descripción

El ejemplar MPGJ 2637 de la localidad GTO 6b corresponde a una mandíbula izquierda con un incisivo y los molares m1-m3 (Lámina 7).

En la mandíbula.-El surco masetérico termina por debajo de la raíz anterior del molar m1, en la región labial, antes del diastema. El foramen mental se encuentra ubicado dorso labialmente, sobre el diastema, anterior al surco masetérico pero a la misma altura.

Molar inferior 1 (m1).- Considerando el espécimen MPGJ 2637, se observa que el molar es mesodonto y con lófos no alineados (cúspides linguales situadas anteriormente a las labiales). La superficie oclusal forma un elipsoide, alargado anteroposteriormente y expandido en su región anterior-labial. El molar está conformado por cinco cúspides bien desarrolladas: anterocónido, protocónido, hipocónido, metacónido y entocónido. Además del lófido accesorio anterolófido.

El anterocónido es bilobado, pero se observa que de haber prevalecido el desgaste en la superficie oclusal, esta estructura tendería a perder el surco anteromedial y se observaría simple. El anterocónido se conecta en su mayor parte con el brazo anterior del metacónido y se encuentra delimitado por los flexos: protofléxico y metafléxico.

El protocónido tiene forma de gota, siendo el margen labial el más angosto. Se sitúa en la región media-lingual del molar, entre el protofléxico e hipofléxico, anterior al hipocónido y de tamaño similar a este. El margen medial del protocónido está delimitado por el desarrollo del hipofléxico y es casi paralelo al margen posterior del molar.

El hipocónido tiene forma de una media elipse abierta, de tamaño similar al protocónido. Esta cúspide se ubica en la región posterior-labial del molar después del protocónido; la cúspide se encuentra delimitada en su margen anterior por el desarrollo

profundo del hipoflexo con forma en “V” invertida y por su brazo posterior que se fusiona con el posterolófido en el margen posterior.

El metacónido es una elipse globular de menor tamaño que el entocónido. Se sitúa en la región lingual anteriormente entre el anterocónido y el entocónido. Su brazo anterior se conecta ampliamente con el anterocónido, delimitado muy incipientemente por el metafléxido. Esta cúspide se encuentra definida por el desarrollo profundo del mesofléxido, el cual tiene forma de “U” cuadrada.

El entocónido tiene forma globular o elipsoidal, con la parte más angosta hacia las paredes anteroposteriores. Se sitúa en la región lingual, posterior al metacónido y anterior al posterolófido. La cúspide se encuentra delimitada por el mesofléxido en el margen anterior y por un posterofléxido angosto en el margen posterior. El entolofúlido no se encuentra alineado con el brazo posterior del protocónido.

La cúspide accesoria llamada posterolófido mantiene una forma acicular, define el margen posterior del molar junto con el brazo posterior del hipocónido. Se desarrolla posteriormente al entocónido.

El molar presenta dos raíces bien desarrolladas, una situada en el margen anterior por debajo del anterocónido y una posterior por debajo del posterolófido e hipocónido. Debido a que el molar se encuentra inserto en la mandíbula no es posible determinar si existen raíces accesorias.

Molar inferior 3 (m3).- Tomando en cuenta al espécimen MPGJ 2637, se observa que el molar es mesodonto y con un tamaño menor en relación a los otros dos molares (m1 y m2). La forma oclusal del molar es trapezoide, con el margen anterior más ancho (lingual-labial) en relación al margen posterior. El molar está conformado por tres cúspides bien desarrolladas: un protocónido, un hipocónido y un metacónido.

El protocónido es la cúspide de mayor tamaño, se ubica en la región anterior labial del molar. Está delimitado en su margen posterior por un hipofléxido muy profundo con forma de “V” cerrada. Esta cúspide se fusiona con el metacónido para formar un lófido anterior de forma casi elíptica, solo abierta en el estrecho donde se oponen el hipofléxido y mesofléxido.

El hipocónido tiene forma de media luna, se localiza en la parte posterior del molar. Esta cúspide se encuentra fusionada con el entocónido formando un lófidio anterior, su margen anterior labial está delimitado por un hipoflécido ancho y profundo con forma de “V” invertida, de la misma forma en la zona anterior lingual se desarrolla un metaflécido poco profundo con forma de “U”. El molar presenta dos raíces, una situada en la porción anterior y otra en la región posterior.

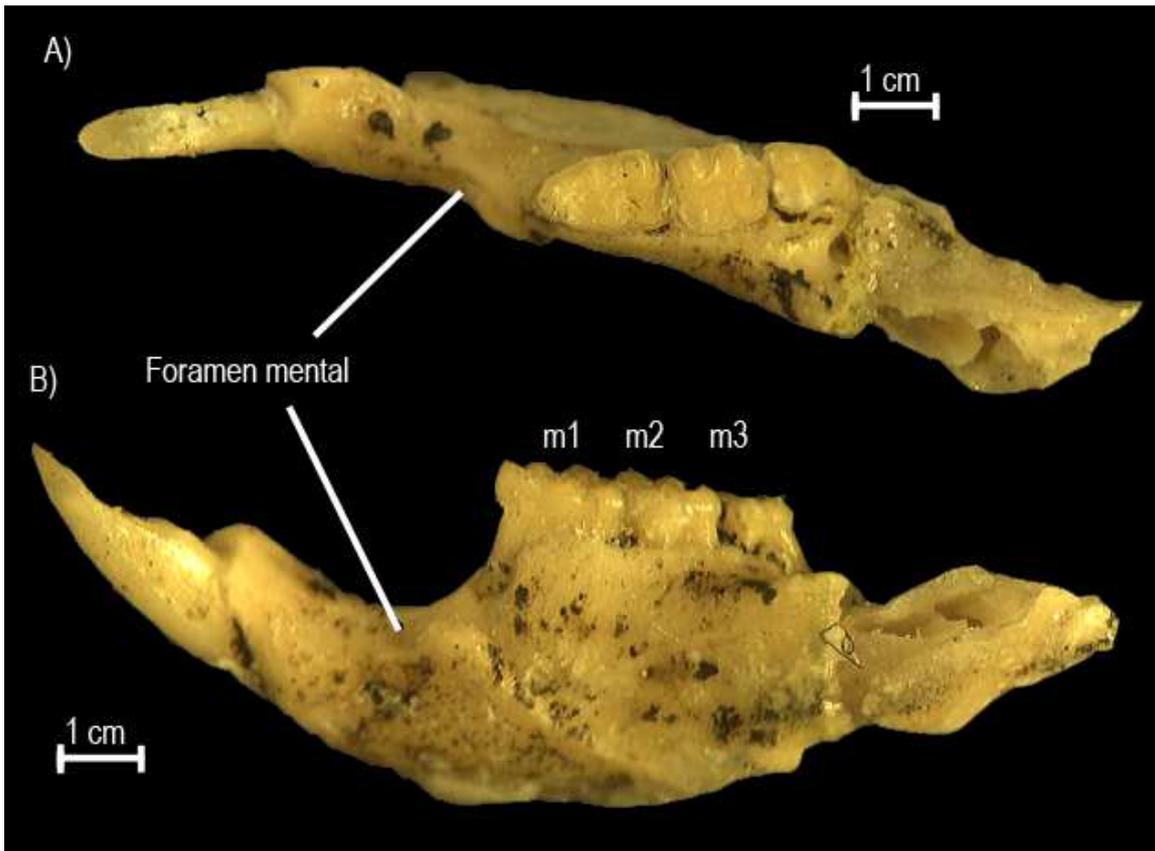


Lámina 7. Mandíbula izquierda de *Baiomys sp.*, MPGJ 2637, localidad GTO 6 “Arrastracaballos” del Blancano temprano. A) vista oclusal. B) vista labial.

7.1.5 *Discusión taxonómica de Baiomys sp.*

Las especies del género *Baiomys* a menudo son difíciles de distinguir con aquellas del género *Calomys* (Carranza-Castañeda y Walton, 1992), esto debido a que las características morfológicas diagnósticas son compartidas en ambos géneros dada su cercanía filogenética (Lindsay, 2008).

Según Baskin (1978), *Baiomys* puede distinguirse de *Calomys* porque los molares m1 de *Calomys* son más anchos (labial-lingual) y tienen un anterocónido bilobado bien definido. Por su parte Carranza-Castañeda y Walton (1992) identifican como baiómidos un par de molares superiores M1 en la fauna de Rancho El Ocote, Guanajuato (IGCU 7274 e IGCU 7271); diferenciándolos de *Calomys* por la naturaleza del anterocono bilobado; sin embargo, para estos autores, cuatro molares inferiores m1 son indistinguibles de *Calomys elachys* y *Baiomys kolbi*, dada la similitud entre la morfología de ambas especies.

El ejemplar MPGJ 2637 de GTO 6 “Arrastracaballos” presenta un anterocónido bilobado bien formado y abierto, cuyo surco anteromedial tiene forma de “U”, a diferencia de los especímenes de *Baiomys rexroadi* colectados en la fauna del Blancano de Meady County, Kansas, EUA, en donde los m1 presentan un anterocónido muy tenue casi simple (Martin (b) et al., 2002). Además el espécimen colectado en el Blancano temprano de SMA es más grande en relación a los ejemplares colectados en Kansas, siendo incluso un poco mayor con respecto a las especies más grandes de *Baiomys*: *B. kolby*, *B. musculus*, *B. rexroadi* y *B. taylori* (Figura 37).

Las medidas LT y AP son comparables con *Baiomys intermedius* descrito para el Rancholabreano del Centro de México (Pakard y Álvarez, 1965; Carranza-Castañeda y Walton, 1992; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010), pero en este último, la posición del foramen mental es muy baja labialmente, situándose por debajo de la cresta masetérica (ver Figura 172-e, Carranza-Castañeda y Walton, 1992). Esta característica difiere no solo con la posición dorso ventral del foramen mental en MPGJ 2637 de GTO 6 sino con todas las especies de *Baiomys* que se encuentran descritas en la literatura de manera formal.

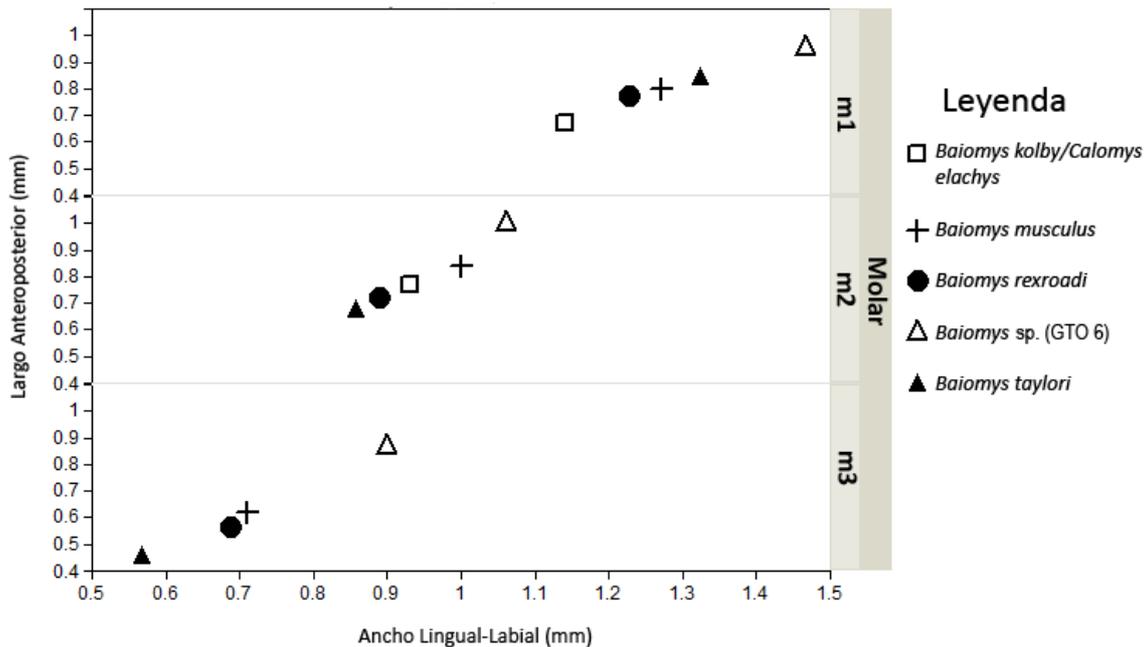


Figura 37. Gráfica de dispersión para especies de *Baiomys* considerando el Largo Anteroposterior y el Ancho Lingual-Labial de cada uno de sus molares inferiores.

El fósil MPGJ 2637 de GTO 6 “Arrastracaballos” presenta una gran afinidad en morfología con las especies *Baiomys musculus*, *B. taylori* y *B. rexroadii*, en especial con los molares m2 y m3 de *B. musculus* y *B. taylori*, sin embargo, es distinto de ellos en la proporción de tamaño del m3 con respecto al m1 y en el desarrollo del surco anteromedial del m1.

La tendencia general en el género *Baiomys* es que los molares m3 sean mucho más pequeños en relación al m1. Sin embargo, esta proporción parece ser menos contrastante en el ejemplar MPGJ 2637 del Blancano temprano de GTO 6 con respecto a dos especies de roedores baiómidos más recientes: *B. taylori* y *B. musculus*. Las cuales se distribuyen en nuestro País desde el Pleistoceno hasta la actualidad (Ceballos y Oliva, 2005; Ferrusquía-Villafranca-Villafranca *et al.*, 2010). Como se observa en la gráfica de la figura 38, en *Baiomys sp.* (MPGJ 2637) el m1 es 1.63 veces mayor que el m3, mientras que la proporción del m1 es 1.78 veces mayor que su m3 en *B. taylori* y de un m1 2.33 veces mayor que su m3 en *B. musculus*.

En conclusión el ejemplar MPGJ 2637 del Blancano temprano de GTO 6 “Arrastracaballos” que mantiene una gran similitud morfológica con *B. tailory* y *B. musculus*; pero, parece tener diferencias contrastantes en relación a la proporción del m1 con respecto al m2 y m3, siendo este molar (m3) notoriamente más grande que los reportados para las especies antes descritas. Cabe señalar que la comparación con especímenes fósiles de estas edades no fue posible, ya que existen pocos registros en México, de los cuales la gran mayoría son elementos molariformes aislados. Además de estas diferencias en las proporciones de los molares, el ejemplar MPGJ 2637 que corresponde a un individuo adulto, presenta un anterocónido claramente bilobado con un surco anteromedial en forma de “U”, lo cual parece corresponder a una característica no reportada para especies de *Baiomys* en estas temporalidades en Norteamérica, por lo que una posibilidad que requiere de muchas más evidencias fósiles, es de que este organismo sea parte de la población ancestral de *B. musculus* y *B. tailory*; pero es fundamental que el trabajo de prospección y colecta continúe en la zona con la finalidad de encontrar un mayor número de individuos que sumen más información a esta discusión.

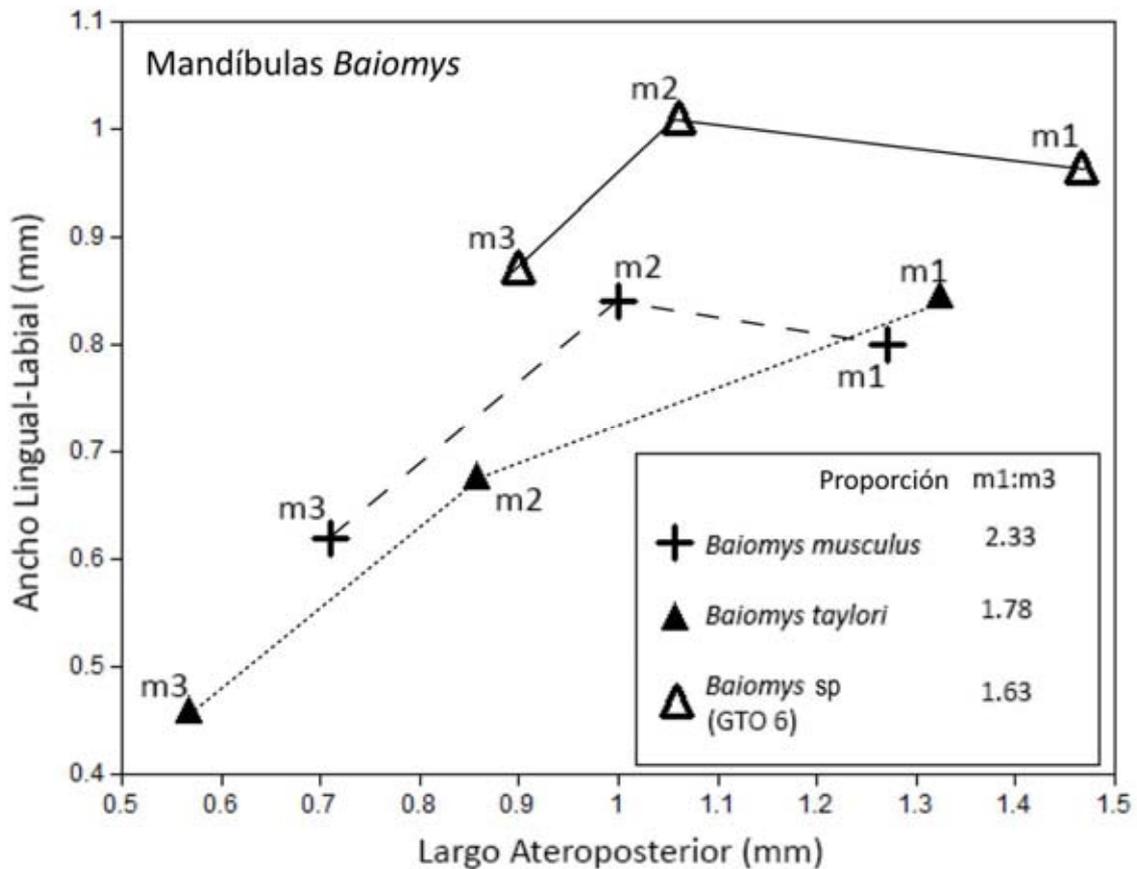


Figura 38. Gráfica de dispersión para tres mandíbulas de *Baiomys* tomando el ancho lingual-labial vs el largo anteroposterior de cada uno de sus molares. Los datos de *Baiomys musculus* pertenecen al ejemplar 6504 del Laboratorio de Arqueozoología del INAH; las medidas de *Baiomys taylori* corresponden al ejemplar 6316 del mismo laboratorio; los datos de *Baiomys sp.* pertenecen al fósil MPGJ 2637 del Laboratorio de Paleontología del Centro de Geociencias, UNAM. En el recuadro inferior derecho se muestra la proporción de tamaño del molar m1 con respecto al m3 para cada una de las especies. Las líneas punteadas y continuas señalan cuales son los molares que se encuentran dentro de la misma mandíbula.

7.1.6 Importancia paleoecológica del género *Baiomys*

Los roedores del género *Baiomys* son conocidos como roedores pigmeos. Estos son los roedores cricétinos más pequeños que hay en Norte y Centroamérica (Packard, 1960). En nuestro país las especies de *Baiomys* se distribuyen en varios tipos de hábitats: semidesérticos, templados y tropicales; tanto en zonas costeras, como en regiones

montañosas. Sin embargo, las especies *B. tailory* y *B. musculus* con las que denota mayor afinidad MPGJ 2637, presentan nichos totalmente distintos.

Por un lado *B. musculus* se distribuye en la parte centro y sur de México, en áreas donde la vegetación predominante corresponde a selvas medias y altas perenifolias, mientras que *B. tailory* habita en el centro y norte del país, en selvas bajas caducifolias, matorrales xerófilos, pastizales, bosques de pino y encino, robles y nogal (Ceballos y Oliva, 2005). Es por ello que para inferir un ecosistema coherente en donde habitaba el ejemplar aquí descrito, se tiene que referir en asociación con otras especies, específicamente aquellas colectadas en el Blanco de GTO 6, principalmente megafauna (Carranza-Castañeda, 2006), por lo que es más probable que el ambiente fuera predominantemente semidesértico, posiblemente con presencia de matorrales xerófilos, pastizales y selvas bajas caducifolias. Sin embargo estas afirmaciones carecen de mayor fundamento, además de los fósiles de mamíferos, ya que hasta el momento no se ha realizado un trabajo paliopalinológico o algún otro tipo de estudio enfocado en plantas fósiles, las cuales han podido ser observadas (muy pocas) en algunas localidades de la cuenca de SMA.

VIII. SUBFAMILIA GEOMYINAE

“Las Tuzas”

Las tuzas son roedores totalmente aptos para vivir bajo tierra, la mayor parte de su vida apenas ven la luz del sol. El rol que cumplen estos roedores en los ecosistemas aún no es totalmente comprendido, pero hoy en día se encuentran distribuidos en todo lo largo y ancho de nuestro país. Las evidencias fósiles aquí mostradas en torno a este grupo, sugieren que esta forma de vida era común en el centro de México, al menos desde hace ~5Ma durante el Hemfiliano tardío Hh3, volviéndose muy abundantes durante el Blancano e Irvingtoniano.

8.1 Paleontología sistemática de *Geomys minor*

Orden **RODENTIA** Bowdich, 1821

Familia **GEOMYIDAE** Bonaparte 1845

Género **GEOMYS** Rafinesque, 1817

cf. *Geomys minor* Gidley, 1922

(Lámina 8)

8.1.1 Material referido

Localidad GTO 75 “Arroyo de Emilio”, Henfiliano tardío: MPGJ 2638, corresponde a una maxila con ambas ramas, la derecha con I (Incisivo) a M3 y la izquierda con I a M2. La mandíbula tiene ambas ramas completas con el incisivo al m2 en cada una.

8.1.2 Diagnósis del género *Geomys*

El género *Geomys* se caracteriza por presentar molares hipselodontos, sin raíz y de crecimiento continuo. Los premolares superiores e inferiores están conformados por dos lofos, uno anterior y uno posterior, los cuales desarrollan cemento entre los pliegues reentrantes. Otra característica distintiva de este grupo es su par de incisivos superiores bisulcados, siendo el surco lingual el de menor tamaño con respecto al surco medial. La superficie oclusal de los molares M3 y m3 tienen formas triangulares irregulares. Los molares M1-m1 y M2-m2, están conformados únicamente por un solo lofo (ido) elipsoidal constreñido anteroposteriormente (Russell, 1968).

8.1.3 Diagnósis de *Geomys minor*

Esta especie se distingue de las demás especies de geómidos principalmente por que el foramen mental se desarrolla por debajo de la región anterior de la cresta masetérica, en el margen labial de la mandíbula. Esta posición del foramen es única entre las demás especies de geómidos, en las que el foramen se encuentra más anteriormente. Además, la

fosa retromolar está bien desarrollada y forma un triángulo escaleno (Russell, 1968; Martin *et al.*, 2011).

8.1.4 Distribución y edad

Geomys minor es un roedor cuyo registro en Norteamérica estaba limitado a todo el Blacano, sus fósiles han sido descritos principalmente en los estados de EUA de: Arizona, Kansas, Nuevo México y Texas.

En México, este roedor ha sido colectado solo en el Blacano de la localidad “La Concha” en la Fauna de Yepómera, Estado de Chihuahua (Lindsay y Jacobs, 1985). Por lo que el fósil MPGJ 2638 colectado en la localidad GTO 75 “Arroyo Emilio”, cuya edad NALMA corresponde al Henfiliano tardío, representa el registro más antiguo y el más austral que se conozca para Norteamérica.

8.1.5 Descripción dientes superiores

Incisivo superior (I).- Incisivo superior de crecimiento continuo, bisulcado, con surcos asimétricos entre sí. El surco medial es más profundo y bien definido, dividiendo al diente en dos partes iguales. El surco lingual es más somero y tenue y, parece ser más recto en su margen lingual.

Premolar superior cuatro (P4).- El premolar superior cuatro es de las estructuras más diagnósticas del grupo, este es hipselodonto, conformado por dos lofos, uno anterior y uno posterior; los cuales se conectan en el centro del molar de manera muy estrecha. El lofo anterior es de mayor tamaño que el lofo posterior.

El esmalte rodea prácticamente a todo el premolar, a excepción de su margen posterior, y las regiones linguales y labiales del lofo anterior y del lofo posterior.

La conexión entre los lofos anterior y posterior es muy estrecha. Los surcos reentrantes están rellenos de cemento (característica diagnóstica del género) y con forma de una “U” cuadrada.

Molares superiores uno y dos (M1 y M2).- Los molares superiores M1 y M2 son hipselodontos y columnares. La superficie oclusal es una elipse redondeada, donde la

longitud anterior-posterior es menor que el ancho labial-lingual. Las paredes anterior y posterior de cada molar presentan esmalte, siendo muy delgado o ausente en las porciones labiales y linguales. Los molares se encuentran ligeramente inclinados hacia la región anterior, formando escalones (Lámina 8 a), donde la pared posterior del M1 es más baja en relación a la pared anterior del M2.

Molar superior tres (M3).- El molar es ligeramente bicolumnar, más ancho que largo. Con una placa de esmalte continua en la región anterior, pero discontinua en la zona posterior, siendo más abundante en el lado labial con respecto al lingual. Presenta además, un tenue surco labial.

8.1.6 Descripción premolares y molares inferiores.

Premolar inferior cuatro (p4).- El premolar inferior cuatro es el molar más diagnóstico del género, corresponde a un molar hipselodonto, conformado por dos lofos, uno anterior y uno posterior, los cuales se conectan en el centro del molar de manera muy estrecha. El lofo anterior es lobular de menor tamaño que el lofo posterior, el cual es elipsoidal. La conexión entre los lofos posterior y anterior es muy estrecha.

El esmalte rodea prácticamente a todo el premolar, a excepción de pequeñas zonas en la región lingual y labial del lofo anterior y lofo posterior.

Los surcos reentrantes están rellenos de cemento (característica diagnóstica del género) y tienen una forma de “U” en la región lingual y una forma de “V” en la región labial (Lámina 8 c), a diferencia de los fósiles de *Geomys minor* descritos con anterioridad (Russell, 1968; Lindsay y Jacobs, 1985; Martin *et al.*, 2011), los cuales solo presentan el tipo “U”.

Molares inferiores uno y dos (m1 y m2).- Los molares inferiores m1 y m2 son hipselodontos y columnares, con una superficie oclusal en forma de elipse. La longitud anterior-posterior de los molares es menor que la longitud ancho labial-lingual. Solo las paredes posteriores presentan una placa de esmalte, las paredes anteriores carecen de ella. Los molares se encuentran ligeramente inclinados hacia la región anterior y la altura

de la corona de cada molar es distinta, formando escalones, donde el molar anterior m2 es más bajo en relación al m1.

Foramen mental y cresta masetérica en las mandíbulas.- El foramen mental se localiza por debajo de la cresta masetérica, a la altura de la raíz anterior del p4, en el margen labial de la mandíbula (Lámina 8 d). Esta posición es característica de especies muy primitivas dentro de *Geomys* como *Geomys minor* y *Geomys floralindae* (Martin *et al.*, 2011).

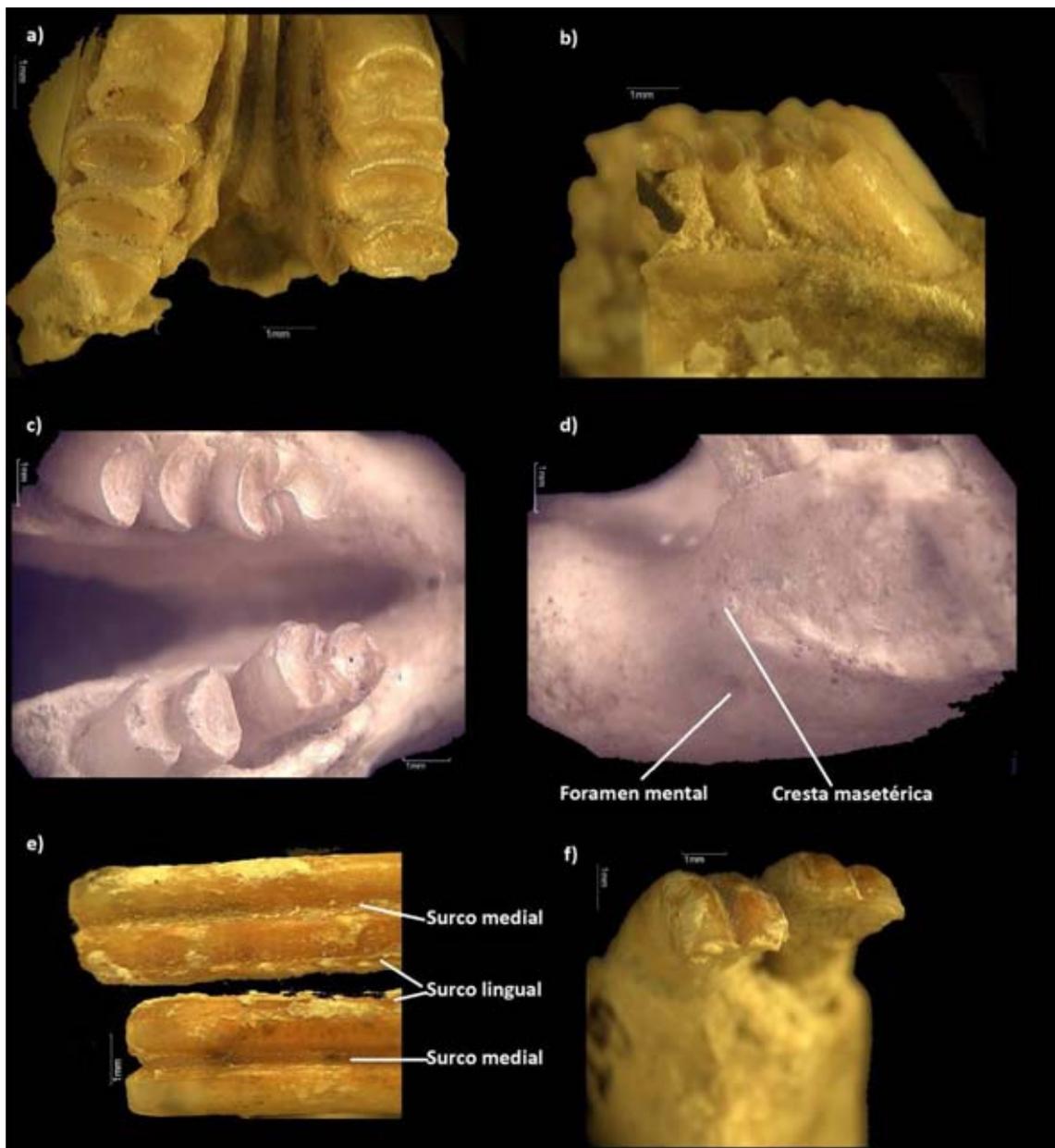


Lámina 8. Maxila y mandíbula de MPGJ 2638, cf. *Geomys minor*. A) maxila vista oclusal, b) maxila vista labial, c) mandíbula vista oclusal, d) mandíbula vista labial, e) par de incisivos superiores, vista dorsal y f) incisivos superiores vista oclusal.

8.1.7 Discusión taxonómica

El elemento fósil MPGJ 2638 presenta características morfológicas afines a los tres géneros de Geomyidae: *Geomys*, *Pliogeomys* y *Zygozemys* (Russell, 1968). Esto se debe a que posee incisivos superiores bisulcados, cuyos surcos son asimétricos y de diferente profundidad. El mayor de estos surcos es profundo y se ubica en la región medial; mientras que el sulco menor es más tenue y se desarrolla hacia la parte lingual del diente.

La posición del foramen mental en el fósil MPGJ 2638 es similar al reportado en el género *Pliogeomys*. Pero se descarta que este elemento fósil corresponda a dicho género debido a que las especies de *Pliogeomys* tienen molares inferiores hipsodontes con raíces bien desarrolladas (Russell, 1968).

El elemento fósil aquí descrito tampoco corresponde al género *Zygozemys* debido a que el molar M3 tiene una forma oclusal triangular tenuemente bicolumnar. Además el premolar P4 tiene una placa de esmalte posterior bien desarrollada. Cabe mencionar que en algunos elementos fósiles de edad ontogenética avanzada el grosor de la placa de esmalte puede verse disminuida hasta desaparecer, lo que ha conllevado a las confusiones en la identificación de especies entre los géneros *Zygozemys* y *Geomys* (Russell 1989).

El fósil MPGJ 2638 ha sido asignado al género *Geomys* en base a su tipo de incisivos bisulcados, además del desarrollo de cemento en los surcos reentrantes (Martin *et al.*, 2011), y la presencia de láminas de esmalte en la región anterior y posterior de los molares superiores M1 y M2. (Russell, 1968).

En Norteamérica han sido descritas 11 especies de *Geomys* fósiles durante el Henfiliano y Blancano (Russell, 1968; Flynn *et al.*, 2008), de las cuales solo dos han sido reportadas para México durante el Henfiliano tardío y Blancano temprano de la fauna de Yepómera y La Concha, Estado de Chihuahua. Las especies fueron identificadas como: *Geomys carranzai* y *Geomys minor* (Lindsay y Jacobs, 1985). Pero la validez de *Geomys carranzai* aún se discute debido a la mala calidad de preservación de los fósiles descritos. Hoy en día se le considera como *Geomys carranzai* y no como *Pliogeomys carranzai* (Martin *et al.*, 2011). En este trabajo de investigación se revisaron los especímenes descritos como *G. carranzai* de Yepómera, resguardados en la Colección de Paleontología

del Instituto de Geología (CPIG), esto para denotar similitudes o diferencias con el fósil MPGJ 2638 y, se determinó en base al desarrollo del surco reentrante del P4 y la forma del sulco principal en los incisivos superiores que se tratan de especies diferentes, pero que pertenecen al mismo género *Geomys*.

La determinación del fósil MPGJ 2638 a *Geomys minor* se fundamentó en la variación morfológica del P4 y p4, la forma de los surcos reentrantes y la forma del M3 y m3; sin embargo, el trabajo de comparación con los fósiles catalogados del CPIG denotó la importancia de la morfología en los molares M1 y M2, los cuales han sido referidos como elementos poco diagnósticos sin valor taxonómico (Russell, 1969; Martin *et al.*, 2011).

La determinación de *Geomys minor* también se basó en el desarrollo de la cresta masetérica, la cual presenta una forma intermedia entre una proyección heterómida y un surco geómido. Es decir, la cresta masetérica se encuentra proyectada anteriormente y es angosta, ubicándose por encima del foramen mental de manera extensa. La forma de la cresta masetérica en *G. minor* es uno de los caracteres más antiguos del género. Ya que esta forma es el resultado de una evolución entre una “proyección heterómida” a un “surco geómido” (Martin *et al.*, 2011).

8.1.8 Discusión sobre los caracteres diagnósticos en *Geomys* y *Nerterogeomys*

La forma y prolongación anterior de la cresta masetérica en los geómidos es tan evidente en grupos pliocénicos, que en un principio aquellas especies con esta característica fueron agrupadas dentro del género *Nerterogeomys*. En esta clasificación taxonómica permanecieron por igual especies de los géneros: *Zygogeomys*, *Pliogeomys* y *Geomys* (Russell, 1989, Flynn *et al.*, 2008; Martin *et al.*, 2011).

Posteriormente el género *Nerterogeomys* pasó a ser una sinonimia de *Zigogeomys*, para luego regresar a escena y convertirse en un subgénero de *Geomys*, aquel que comprende las especies más primitivas (Martin *et al.*, 2011)

En la actualidad se discute cuáles son las relaciones filogenéticas entre las especies de *Pliogeomys* y las de *Geomys*, y se piensa que las especies más primitivas de *Geomys*: *Geomys minor* y *G. floralindae*, pueden corresponder a una línea separada que evolucionó

a partir de *Pliogeomys buisi* y *P. louderbachi*. De ser así el género *Geomys* correspondería a un grupo polifilético y no monofilético. Sin embargo, la ausencia de material fósil referido a estas especies, así como la de caracteres morfológicos relevantes no ha permitido resolver este problema (Martin *et al.*, 2011).

Los caracteres morfológicos observados en el fósil MPGJ 2638 ofrecen nueva evidencia para ser contrastada en estudios filogenéticos, esto debido a que la forma de los surcos reentrantes del fósil parecen corresponder a dos líneas evolutivas de geómidos. Primeramente los surcos reentrantes linguales del p4 parecen corresponder al tipo “U”, característica diagnóstica de especies de *Geomys*, mientras que los surcos reentrantes labiales son del tipo “V”, característica observada en *Geomys* y *Pliogeomys* (Fig. 39). Esto resulta sumamente interesante ya que de incluir el fósil MPG 2638 del Henfiliano tardío (Hh3) de la cuenca de San Miguel de Allende en el estudio realizado por Martin *et al* (2011) quizás permitiría dar mayor resolución a la interacción entre *Geomys* y *Pliogeomys*, y permitiría discernir si *Geomys* es un grupo monofilético o polifilético.

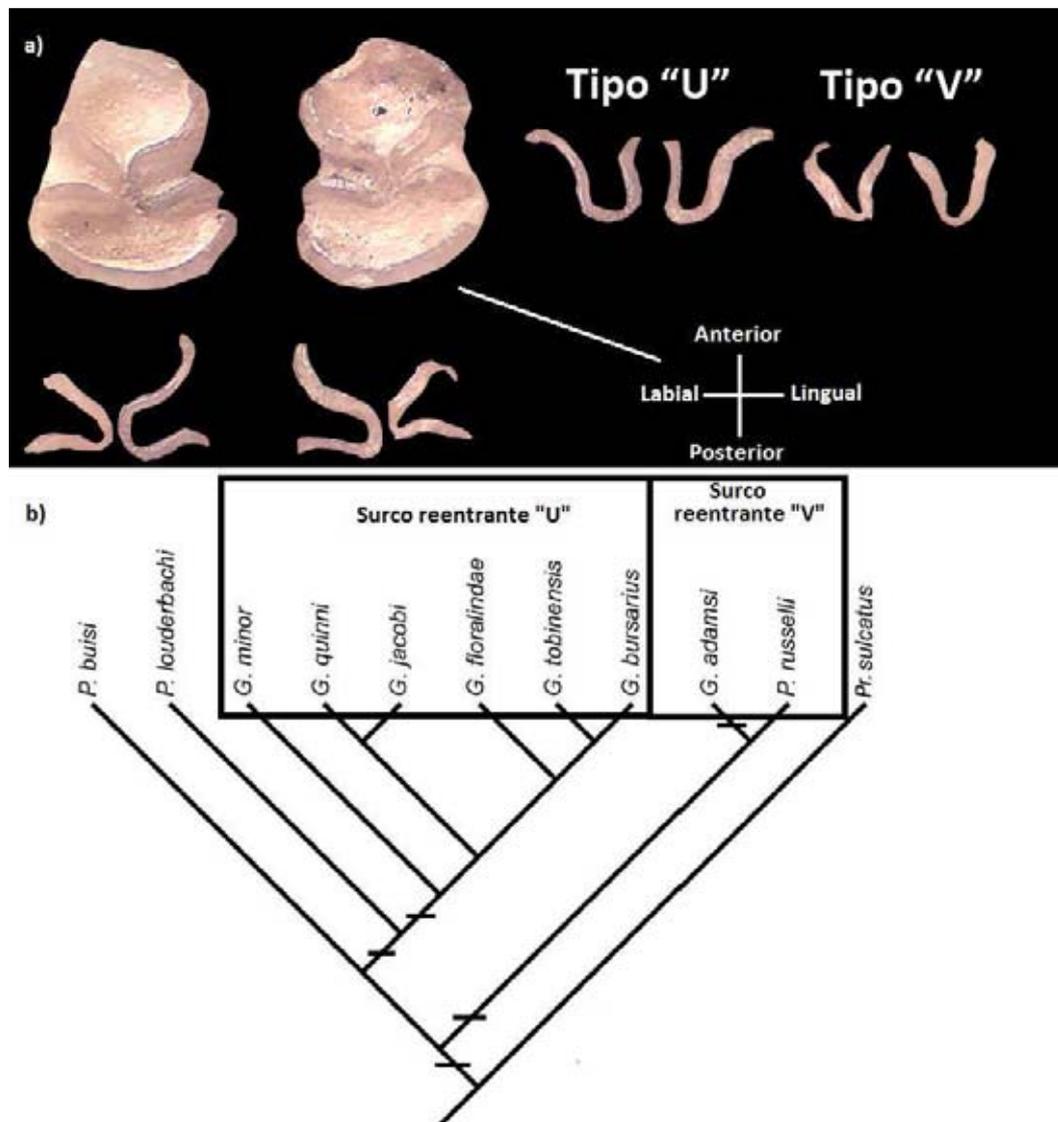


Figura 39. Tipos e importancia de surcos reentrantes en p4 de *Geomys*. A) Tipos de surcos reentrantes en MPGJ 2638 y b) Árbol filogenético de las especies de *Geomys* (Modificado de Martin *et al.*, 2011). Nótese que *Geomys* parece ser un grupo monofilético.

8.2 Paleontología sistemática de *Cratogeomys castanops*

Orden **RODENTIA** Bowdich, 1821

Familia **GEOMYIDAE** Bonaparte 1845

Género **CRATOGOMYS** Rafinesque, 1817

Cratogeomys castanops Baird, 1852

(Lámina 9)

8.2.1 *Material referido*

Maxilas (seis elementos)

En los sedimentos del Blancano temprano de la localidad GTO 81 “La Perdida”: MPGJ 2649, maxila con ambas ramas, la derecha con P4 a M3, la izquierda con I1 a M3. En la localidad GTO 78 del Irvingtoniano: MPGJ 2642, Maxila derecha con P4 a M2; MPGJ 2644, Maxila izquierda con M1 y M2; MPGJ 2645, Maxila izquierda con p4 y m1; MPGJ 3128, maxila con ambas ramas, de P4 a M3; MPGJ 2641, maxila derecha con M2 y M3

Mandíbulas (ocho elementos)

En los sedimentos del Blancano temprano de la localidad GTO 81 “La Perdida”: MPGJ 3129, mandíbula derecha con p4 a m2; MPGJ 3130, mandíbula izquierda con p4 a m1. En la localidad GTO 78 del Irvingtoniano: MPGJ 2643, mandíbula derecha con p4 a M3; MPGJ 2646, mandíbula izquierda con I1; MPGJ 2647, mandíbula izquierda con p4 a m2; MPGJ 2648, mandíbula izquierda con p4 a m2; MPGJ 1417, mandíbula con ambas ramas, la derecha con p4 a m2, y la izquierda con m1 a m3; MPGJ 2640, mandíbula con ambas ramas pero sin los molares, solo los alveolos del m1 y m2, incisivos presentes.

8.2.2 *Diagnosis*

Roedores de tamaño medio con dientes muy hipsodontos y laminares. Los incisivos son unisulcados. El P4 presenta cemento en los surcos reentrantes y no tiene la placa posterior de esmalte en el lofo posterior. Los molares M1 y M2 tampoco presentan una placa de esmalte posterior, a diferencia del m1 y m2 que si la poseen. El molar M3

presenta una forma cuadriforme (grupo *castanops*), con las placas de esmalte lingual y labial pobremente desarrolladas; además, las invaginaciones de esmalte en la placa lingual son nulas o muy incipientes.

8.2.3 Distribución y Edad

En México *Cratogeomys castanops* se conoce desde el Irvingtoniano hasta el Holoceno, fósiles de esta especie han sido reportados en las faunas del Cedazo en el estado de Aguascalientes (Mooser y Dalquest, 1975), también en la Cueva de San Josecito, Nuevo León (Jakway, 1958) y en la Cueva de Jiménez, Chihuahua (Messing, 1986). Ahora se reporta por primera vez esta especie para el Irvingtoniano de la Cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato (Fig 40).

En Estados Unidos de Norteamérica esta especie se ha reportado para el Pleistoceno tardío en el área de Fowlkes Cave en Texas (Dalquest y Stangl, 1984); y también en la Cueva de Burnet, Nuevo México.

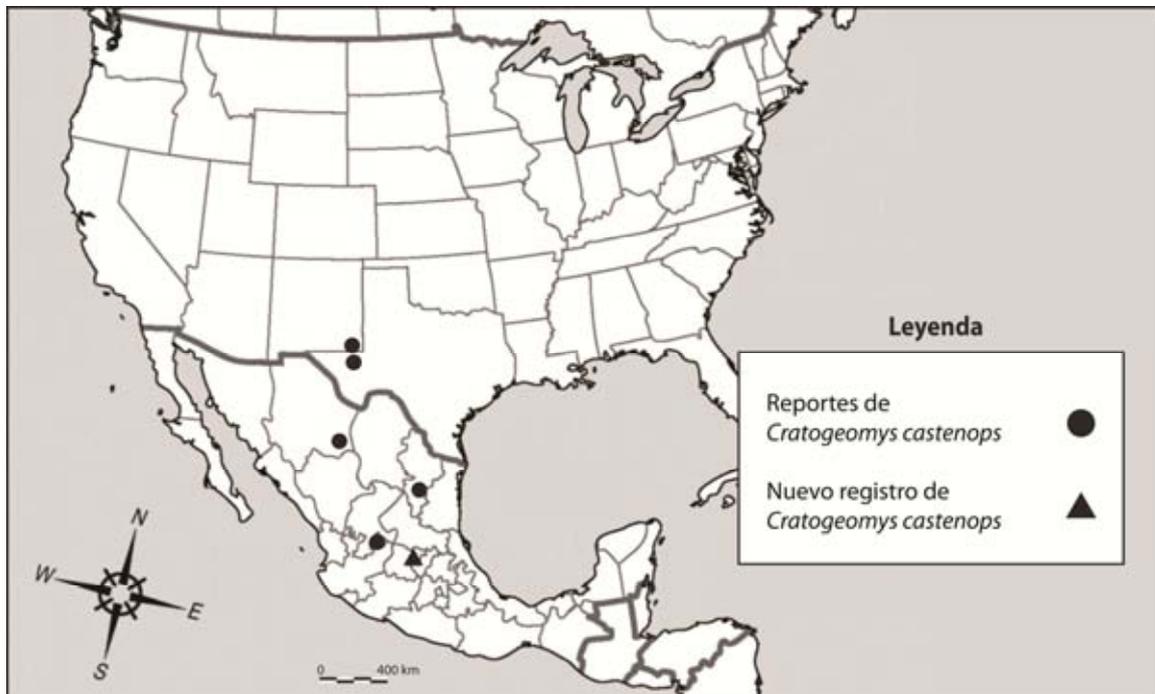


Figura 40. Registros fósiles de *Cratogeomys castanops* en Norteamérica. El registro nuevo de esta especie es en las localidades GTO 78 del Irvingtoniano y posiblemente en la localidad GTO 81 del Blancano temprano.

8.2.4 Descripción dientes superiores

Incisivo superior (I1).- Incisivo superior de crecimiento continuo, unisulcado, con el surco bien desarrollado, profundo, ubicado a la mitad del diente (Lámina 9f).

P4.- El premolar superior cuatro es hipselodonto, conformado por dos lofos: uno anterior y uno posterior, los cuales se conectan en el centro del molar de manera muy estrecha. El lofo anterior es de mayor tamaño que el lofo posterior. El esmalte rodea prácticamente a todo el premolar, a excepción de su margen posterior y las regiones linguales y labiales del lofo anterior y del lofo posterior. La conexión entre los lofos posterior y anterior es muy estrecha. Y los surcos reentrantes están rellenos de cemento y con forma de una "U" cuadrada.

M1 y M2.- Los molares superiores M1 y M2 son hipselodontos y columnares. La superficie oclusal de estos molares es una elipse redondeada, donde la longitud anterior-posterior es menor que el ancho labial-lingual. Los molares solo desarrollan una placa de esmalte en la región anterior y carecen de ella en la región posterior los márgenes labiales y los linguales, característica diagnóstica del género según Tomida (1987). Los molares se encuentran ligeramente inclinados hacia la región anterior, sin formar escalones (Lámina 8d), pero la inclinación es mayor hacia la región posterior, de tal forma que la corona del P4 es más alta que el M2.

M3.- El molar es cuadriforme, con la región posterior más angosta que la anterior. La placa de esmalte no rodea completamente al molar, solo la placa anterior está bien desarrollada, mientras que la placa posterior está ausente. Las placas de esmalte labiales y las linguales son incipientes. El surco lingual es prácticamente inexistente, o bien, no llega a ser una invaginación, lo que es una característica de *Cratogeomys castanops* (Merriam 1985).

8.2.5 Descripción premolares y molares inferiores.

Premolar inferior cuatro (p4).- Molar hipselodonto conformado por dos lofos: uno anterior y uno posterior. Los lofos del molar se conectan en el centro del molar de manera muy estrecha. El lofo anterior es triangular y de menor tamaño que el lofo posterior, el

cual es elipsoidal. La conexión entre los lofos posterior y anterior es muy estrecha. El esmalte rodea prácticamente a todo el premolar, a excepción de pequeñas zonas en la región lingual y labial del lofo anterior y lofo posterior. Los surcos reentrantes están rellenos de cemento y presentan una forma de “U”

Molar inferior uno y dos (m1 y m2).- Los molares inferiores m1 y m2 son hipselodontos y columnares. La superficie oclusal de estos molares es una elipse redondeada, donde la longitud anterior-posterior es menor que el ancho labial-lingual. Solo las paredes posteriores presentan una placa de esmalte, mientras que las paredes anteriores carecen de ella. Los molares se encuentran ligeramente inclinados hacia la región anterior y la altura de la corona de cada molar es distinta, formando escalones, donde el molar anterior m2 es más bajo en relación al m1.

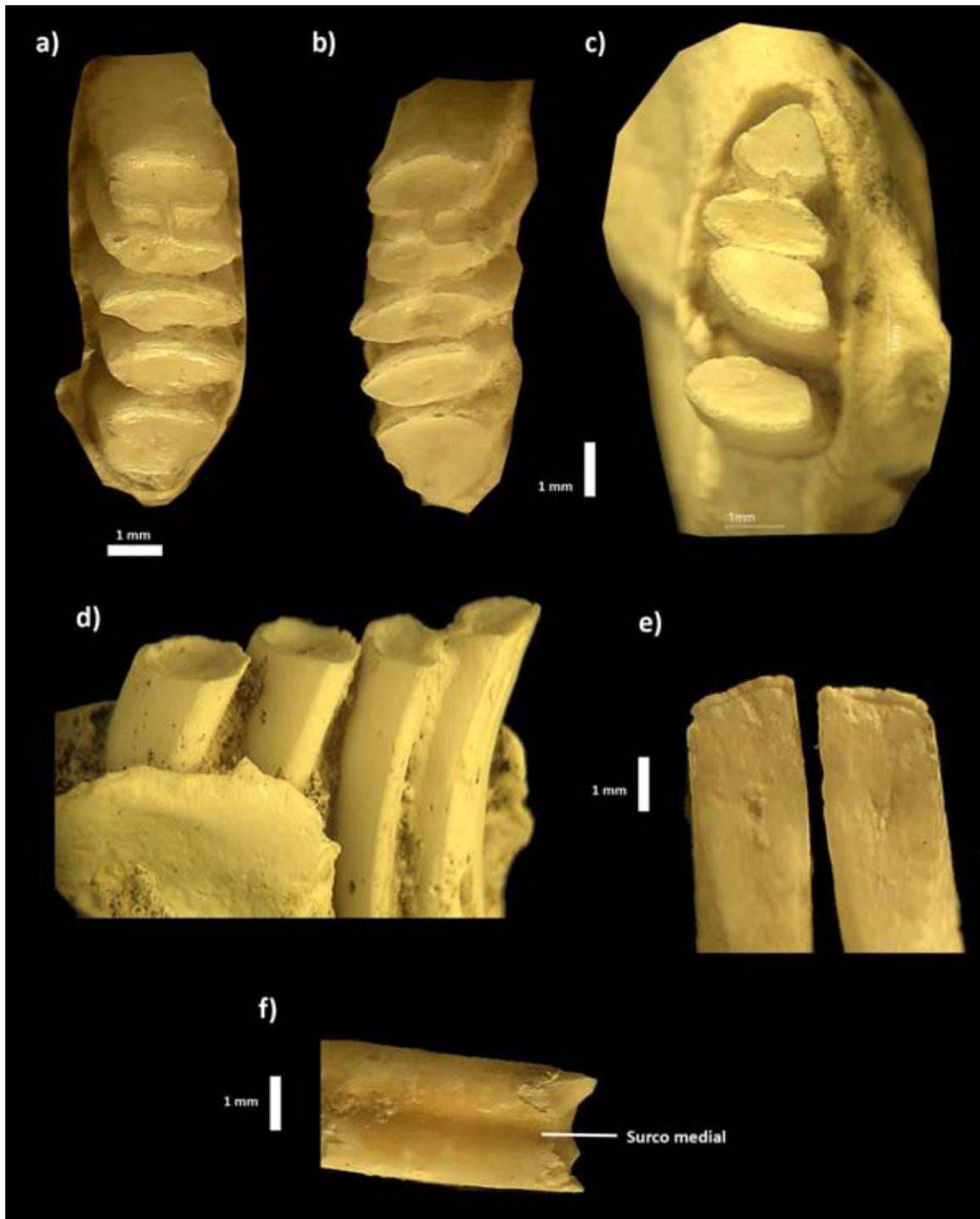


Lámina 9. Especímenes de *Cratogeomys castanops* del Irvingtoniano de la cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato. A) y B) MPGJ 2649, maxila con ambas ramas, con molares de P4 a M3; C) MPGJ 3129, mandíbula derecha con p4 a m2; D) MPGJ 2648, mandíbula derecha con p4 a m2; E) MPGJ 1417, par de incisivos inferiores, vista oclusal; F) MPGJ 3133, vista labial del incisivo unisulcado superior derecho.

8.2.6 Discusión taxonómica de *Cratogeomys castanops*

La identificación de los 14 elementos fósiles colectados en la cuenca de SMA se realizó mediante la clave dicotómica propuesta por Russell (1968) en concordancia con las descripciones realizadas por Tomida (1987). Estos autores basan la taxonomía de estos roedores en la morfología de los incisivos superiores y los elementos molariformes, en especial los premolares. Los elementos fósiles colectados en esta cuenca son muy completos, lo cual permitió la identificación e identificiación taxonómica nivel de especie.

Los fósiles reportados en este trabajo son referidos al género *Cratogeomys* esto en base al desarrollo unisulcado de sus incisivos superiores (Lámina 9 f) y por que en los P4 no hay una placa de esmalte posterior, como se puede observar en MPGJ 2648 (Fig. 41).

Además los molares M3 como en el del fósil MPGJ 2648 (Lámina 9 d) presentan formas oclusares cuadriformes, lo que es una característica diagnóstica del grupo castanops, a diferencia de las formas subtriangulares que solo se observan en el grupo gymnurus. La placa de esmalte lingual en este molar M3 se encuentra muy reducida en comparación con la placa de esmalte labial, una característica también distintiva del grupo castanops (Russell, 1968).

Los molares superiores P4 a M2 descritos en este trabajo para el Blancano temprano e Irvintoniano de SMA carecen de una placa de esmalte posterior, lo cual puede diferenciarlos de la especie *Cratogeomys sansimonensis* colectada en sedimentos del Blancano tardío en Norteamérica (Tomida, 1987). En *C. sansimonensis* a diferencia de *C. castanops* puede observarse una reminiscencia de esmalte en el margen anterior de los molares M1 y M2 de aproximadamente $\frac{1}{4}$ de longitud transversal (Tomida, 1987). Según este autor la tendencia progresiva en la evolución de las especies de *Cratogeomys* es la perdida del esmalte en el margen anterior de los molares M1 y M2, siendo los fósiles del Blancano tardío aquellos que presentan aún una pequeña lámina de esmalte a diferencia de los *Cratogeomys* del Pleistoceno. Este proceso de cambio morfológico que no se observa en los fósiles colectados en la localidad GTO 81 del Blancano temprano y Gto 78 del Irvintoniano. Ya que los fósiles de ambas localidades son indiferenciables entre si.

Es probable que los fósiles colectados en GTO 81 sean fósiles retrabajados, ya que en los mismos sedimentos han sido encontrados *in situ* molares de *Nannippus peninsulatos*, équido que se extingue en el centro de México hace 2.5 Ma, y que se encuentra ampliamente distribuido en todas las localidades típicas del Blancano temprano en la cuenca de SMA. Cabe señalar que en esta misma localidad es donde fue colectada la especie *Neotoma magnodonta* la cual presenta caracteres morfológicos de especies pleistocénicas, y que podría ser un fósil retrabajado al igual que *C. castanops*. Pero, es necesario realizar una mayor colecta de pequeños vertebrados en esta localidad para definir estas cuestiones al respecto.

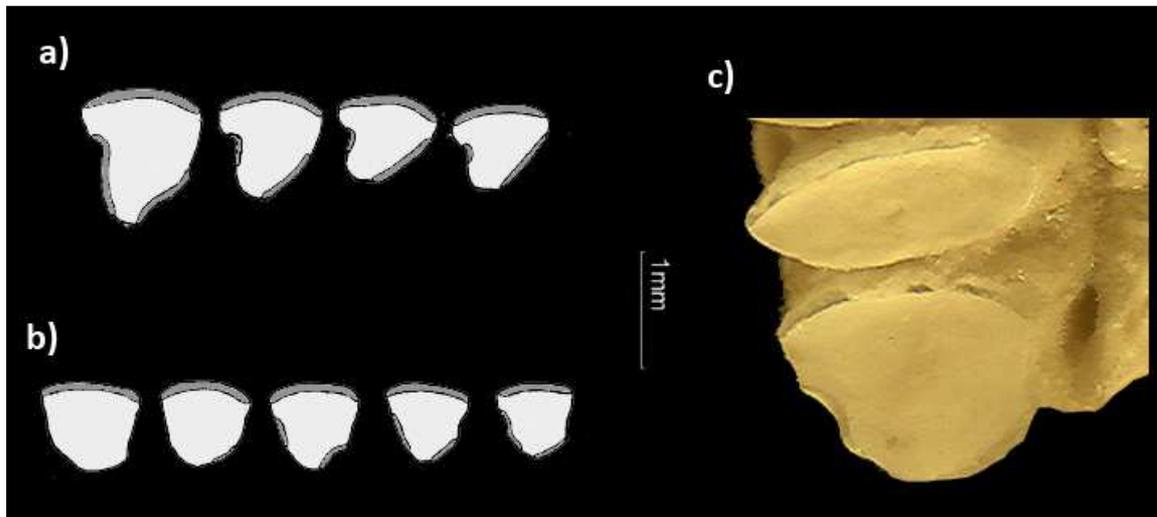


Figura 41. Comparación entre el M3 de *Cratogeomys castanops* y *Cratogeomys merriami*. A) Variación en la forma del molar M3 en *Cratogeomys merriami*, tomado de Merriam (1985); B) Variación en el molar M3 en *Cratogeomys castanops*, tomado de Merriam (1985); C) Fósil MPGJ 2649, molar M3 y M2 de *Cratogeomys castanops* de la localidad GTO 81 “La Perdida”, Blancano temprano.

IX. DISCUSIÓN GENERAL

9.1 La paleontología de roedores fósiles en México

Hoy en día en México, así como en el resto del mundo, los roedores son el grupo de mamíferos más diverso; cualquier ecosistema terrestre en nuestro territorio se ve afectado por su ocurrencia. Es probable que la evolución de nuestros paisajes fuera totalmente diferente si los roedores no hubieran aparecido en escena. Sin embargo, poco sabemos sobre su historia ya que apenas y contamos con una veintena de localidades fosilíferas con edades más antiguas al pleistoceno. Estas páginas aún enterradas de la historia de Rodentia, nos limitan al tratar de explicar los procesos de cambio que han moldeado su diversidad actual. Además, la falta de conocimiento paleontológico en torno a este grupo acota la precisión en la delimitación de fenómenos paleoecológicos, geológicos y bioestratigráficos sucedidos en nuestro territorio.

La paleontología en México se encuentra rezagada en el estudio de pequeños mamíferos fósiles cuando se le compara con el trabajo de campo y los programas de investigación desarrollados en Europa o en Estados Unidos de América; en dichas latitudes se ha demostrado, durante más de 50 años, la importancia bioestratigráfica y paleoecológica de estos organismos (Hershkovitz, 1962; Hibbard 1967; Lindsay, 1972; Martin, 1980; Tomida, 1987; Bell, 2000; Martin *et al.*, 2002; Peláez-Campomanes y Martin, 2005; Maridet *et al.*, 2007); por lo que es fundamental que los paleontólogos mexicanos centren sus esfuerzos en la prospección, colecta, estudio y caracterización de una mayor cantidad de fósiles de roedores, ello con la finalidad de entender los procesos que permitieron su diversidad.

En el Pleistoceno de México se conoce un gran número de localidades fosilíferas que contienen roedores fósiles (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2002; Arroyo-Cabrales *et al.*, 2010; Fesusquía-Villafranca *et al.*, 2010). Sin embargo, durante el Mioceno tardío-Plioceno, las localidades de pequeños vertebrados son muy escasas, solo dos han sido descritas formalmente, las cuales corresponden a la fauna de Yepómera y La Concha del Henfiliano tardío-Blancano temprano, en Chihuahua (Jacobs y Lindsay, 1984; Lindsay y Jacobs, 1985) y la fauna de Rancho El Ocote del Henfiliano tardío en Guanajuato (Carranza-Castañeda y

Walton 1992). Y ahora se describen las localidades de Tecolotlán, en Jalisco, y se complementan las áreas fosilíferas de la cuenca de SMA.

Los pocos registros fósiles de roedores durante el Terciario tardío de México se traducen en la dificultad para los paleontólogos de mamíferos de correlacionar y establecer con precisión los límites bioestratigráficos de las subdivisiones en las edades NALMA. Un ejemplo claro de este problema es el uso de las divisiones del Blancano: I, II, III, IV, V, las cuales se fundamentan en la ocurrencia de roedores arvicolininos (Bell, 2004); sin embargo, en nuestro país solo ha sido reportada la especie *Pliophenacomys wilsoni* en el Blancano temprano de la localidad de La Concha, Chihuahua (Lindsay y Jacobs, 1985). Por lo que hasta el momento no hay registro de algún individuo perteneciente a este grupo en el centro del país durante la misma edad. Debido a esto, las sub-edades del Blancano en el centro de México solo pueden ser consideradas: Blancano temprano y Blancano tardío, ello hasta que no se establezcan asociaciones faunísticas entre megafauna y pequeños mamíferos con límites bioestratigráficos coherentes.

En la cuenca de San Miguel de Allende se conoce bien el alcance bioestratigráfico durante el Blancano de algunos grupos de mamíferos como son los équidos (Carranza-Castañeda, 2006) o los artiodáctilos (Jiménez-Hidalgo y Carranza-Castañeda, 2010; Jiménez-Hidalgo y Carranza-Castañeda, 2011) , los cuales mediante la correlación magnetoestratigráfica y de edades radiométricas se ha propuesto que puedan corresponder al Blancano I y Blancano III, pero tales afirmaciones requieren de una comparación entre asociaciones faunísticas más que una comparación entre límites temporales, por lo que el establecimiento preciso de una sucesión de pequeños mamíferos permitiría sumar esfuerzos a la delimitación de estas unidades bioestratigráficas.

Cabe señalar que las subdivisiones NALMA responden a un proceso de interacción entre asociaciones faunísticas en un entorno regional; por lo que su posible comparación o correlación con otras regiones, aún dentro de Norteamérica, quizás no sea factible. Una comparación faunística, hoy en día, entre comunidades vivientes de mamíferos de dos regiones como el centro de México y las grandes planicies de Norteamérica denota

marcadas diferencias ambientales y ecológicas. Entonces ¿Qué nos lleva a pensar que estas diferencias ambientales y ecológicas no debieron de existir hace cinco, tres o un millón de años? Es decir, una correlación absoluta entre sub edades NALMA solo sería posible en un continente norteamericano totalmente homogéneo desde el punto de vista ecológico, geológico y ambiental.

Los resultados expuestos en este trabajo de investigación, así como la abundancia y riqueza de especies de roedores publicados con anterioridad para el Mioceno tardío y Plioceno de México (Lindsay y Jacobs, 1985; Carranza-Castañeda y Walton, 1992), permiten dilucidar que lo más adecuado para comenzar a subdividir el Henfiliano tardío, Blancano e Irvingtoniano, es mediante asociaciones faunísticas de roedores sigmodontinos, neotominos y geómidos; además de algunos otros pequeños mamíferos, aún no estudiados a detalle, tales como sciuridos y lagomorfos, con faunas de mamíferos de mediana y gran talla. Esto demuestra que la paleontología en México debe seguir desarrollando un criterio propio, siempre crítico ante las teorías propuestas en el extranjero y enfocado en develar las respuestas que pueden ser únicas para el centro de México dado su gran dinamismo geológico y paleobiológico.

9.2 La fauna de roedores fósiles en el graben de Tecolotlán, Jalisco.

La fauna de roedores fósiles de las localidades Jalteco 26 “Kowallis” y Jalteco 8 “La Hacienda” en el Henfiliano tardío (Hh3) de Tecolotlán, Jalisco, corresponde a una de las faunas mejor conservadas y con mayor abundancia de fósiles de pequeños mamíferos para México. Estos roedores fósiles se describen por primera vez para el Estado de Jalisco y su ocurrencia corresponde al segundo registro de roedores del Hh3 para el centro de México. Además, esta fauna de roedores del Hh3 es la más austral que se conoce para Norteamérica; con lo cual se ha podido dimensionar la gran distribución geográfica de algunas especies de roedores cricétidos, como *Sigmodon ferrusquiae* y *Calomys winklerorum*, cuyos géneros también han sido descrito en la fauna de Yepomera (Lindsay y Jacobs, 1985), más de 1000 Km al norte. Además, se ha observado que existen grandes

similitudes entre especies de roedores cricétidos de la cuenca de SMA y Tecolotlán, Jalisco.

En las localidades JALTECO 8 y JALTECO 26 del graben de Tecolotlán se ha colectado un gran número de especímenes de roedores cricétidos en excelente estado de preservación. Esta abundancia y diversidad de especies son comparables con el material fósil de Rancho El Ocote, localidad que se encuentra a 300 km de distancia hacia el Este. Sin embargo, en el graben de Tecolotlán han sido colectados elementos muy completos de *S. ferrusquiae*, cuando en la cuenca de SMA solo habían sido colectados 125 molares aislados pertenecientes a esta especie (Carranza-Castañeda y Walton, 1992); esto permitió una comparación más objetiva entre dos o más elementos molariformes de un mismo individuo y una descripción más precisa de los elementos fósiles. La especie *Sigmodon ferrusquiae* sin duda es muy abundante en ambas áreas fosilíferas del centro de México durante el Hh3 y hasta el momento no se le conoce en alguna otra edad o subedad, por lo que se propone este taxón como un índice bioestratigráfico para el Henfiliano tardío Hh3.

El material fósil de *Sigmodon* colectado en Tecolotlán apoya la idea de considerar el alcance bioestratigráfico del género desde el Henfiliano tardío hasta el reciente, a diferencia de lo que sucede en las Grandes Planicies de Norteamérica donde este género se distribuye solo desde el Blancano temprano hasta el reciente (Martin *et al.*, 2002; Peláez-Campomanes y Martin, 2005). Cabe señalar que los fósiles del género *Sigmodon* que se conocen para el Blancano temprano de Kansas son muy escasos y en mal estado de preservación, estos corresponden a siete elementos asignados a la especie *Sigmodon minor*, provenientes de tres localidades: Argonauta, Fallen Angel y Ripley B (Peláez-Campomanes y Martin, 2005). A diferencia de esto, los resultados obtenidos en las localidades JALTECO 8 y JALTECO 26, además de los roedores del estrato basal de Rancho El Ocote (Carranza-Castañeda y Walton, 1992; Carranza-Castañeda, 2006; Kowallis *et al.*, 1998), demuestran que los roedores sigmodontinos durante el Henfiliano tardío en el centro de México no sólo eran muy abundantes sino que estos ostentan los caracteres morfológicos más primitivos del género *Sigmodon* (ver *Sigmodon ferrusquiae*). Estos

resultados sugieren que el centro de México fue una importante área de diversificación para estos grupos, al menos durante el límite Henfiliano-Blancano. Hasta el momento parece muy probable que los primeros Sigmodontinos especiaron en estas latitudes antes de su migración hacia las grandes planicies de Norteamérica y hacia Sudamérica durante el GABI.

Las características primitivas de las especies de *Sigmodon* colectadas en México fueron el motivo por el cual se les clasificó en el género *Prosigmodon* (Jacobs y Lindsay, 1984), pero hoy en día *Prosigmodon* es una sinonimia de *Sigmodon* (Peláez-Campomanes y Martin, 2005). La relación filogenética que existe entre *Sigmodon oroscoi* o *Sigmodon ferrusquiae* (especies endémicas mexicanas) con respecto a *S. minor* es desconocida, ya que no se han realizado estudios sistemáticos con fósiles para este grupo debido a la escasez del material fósil descrito y a los problemas que existen en la identificación a nivel específico. El material fósil descrito aquí de *S. ferrusquiae* y *S. minor*, permitirá en un futuro la realización de estudios filogenéticos que permitan entender las relaciones filogenéticas entre las especies mexicanas y norteamericanas del género *Sigmodon*.

9.3 Fauna de roedores fósiles en la cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato

Los roedores fósiles descritos en este trabajo para el graben de San Miguel de Allende (SMA) fueron colectados en una secuencia estratigráfica continua, en donde las localidades del Henfiliano tardío, Blancano temprano e Irvingtoniano, se encuentran distribuidos en un área relativamente pequeña, de pocos kilómetros cuadrados. Además, el área cuenta con una de las secuencias bioestratigráficas de megafauna más completas de Norteamérica, en donde es posible estudiar la sucesión faunística en grupos como los équidos, camélidos o artiodáctilos, en concordancia con fechamientos radiométricos y magnetoestratigrafía (Carranza-Castañeda, 2006; Jiménez-Hidalgo y Carranza-Castañeda, 2010; Jiménez-Hidalgo y Carranza-Castañeda, 2011).

En este trabajo se describe por primera vez la fauna de roedores del Blancano temprano e Irvingtoniano para el graben de SMA, lo cual suma nueva evidencia fósil a la fauna del Henfiliano tardío de Rancho El Ocote (Carranza-Castañeda y Walton, 1992). Esto

establece las bases en la reconstrucción de la sucesión faunística y evolución de este grupo durante los últimos cinco millones de años en el centro de México. La secuencia bioestratigráfica descrita en este trabajo es la más completa que se haya realizado para Rodentia en México.

Durante el Henfiliano tardío (Hh3) del graben de SMA las especies más comunes de roedores corresponden a cricétidos de la subfamilia Sigmodontinae, siendo los más comunes aquellos individuos de *S. oroscoi* y *S. ferrusquiae* (Carranza-Castañeda y Walton, 1992); sin embargo, ninguno de estos sigmodontinos ha sido colectado en las localidades del Blanco temprano estudiadas en este trabajo, GTO 6, GTO 12, GTO 18 y GTO 81. En cambio, estas especies primitivas de *Sigmodon* son sustituidas por una especie más reciente: *Sigmodon minor*, la cual parece arribar desde las Grandes Planicies de Norteamérica durante el Blanco temprano.

Sigmodon minor es una especie muy abundante en localidades del centro de EUA en donde su registro es al menos un millón de años más antiguo que en el centro de México (Peláez-Campomanes y Martín, 2005). Pero, estas faunas en EUA han sido datadas de forma relativa, entre los 4.5 y 4 Ma, por su asociación con roedores arvicolinos; a diferencia de las faunas de SMA, donde la primera ocurrencia de esta especie se registra en el Blanco temprano, con una edad radiométrica de 3.9 ± 0.3 Ma (Kowallis *et al.*, 1998). La diferencia de edades en la ocurrencia de estos organismos entre EUA y centro de México hace suponer que los fósiles de *S. minor* colectados en la cuenca de SMA corresponden al primer arribo de roedores norteamericanos durante el Blanco temprano. Estos roedores, luego de su llegada a dicha cuenca, se establecieron consistentemente en los ecosistemas que antes ocupaban las especies más primitivas de *Sigmodon*, como *S. ferrusquiae* o *S. oroscoi*.

La sustitución de las especies de sigmodontinos entre el Henfiliano y Blanco es muy interesante, ya que entre las especies *S. ferrusquiae* y *S. minor*, no hay una diferencia significativa en la hipsodoncia de sus molares, lo que tradicionalmente es interpretado como una respuesta a la aridificación de una región. Aunque es posible observar que los molares de *S. minor* tienden a ser un poco más robustos y a desarrollar un mayor número

de raíces y raíces accesorias, lo que es considerado como un carácter de especies más recientes. En trabajos previos de Martin (1986) se ha discutido que entre las especies del género *Sigmodon* se observa un incremento en la masa corporal a través del tiempo, mediante estimaciones en fósiles considerando el molar 1 (ver Material y Métodos 4.5). De tal forma que en las principales localidades fosilíferas de roedores en EUA: California, Arizona, Nuevo México, Kansas y Florida, se ha descrito que los roedores del Blancano, Rancholabreano y reciente, tienden a ser de mayor tamaño con el tiempo (Fig. 42).

Este aumento en el tamaño de los roedores es consistente con la teoría de la aridificación y enfriamiento del continente durante el Plioceno, en la cual se observa que los principales linajes de herbívoros, entre ellos los roedores, presentaron ciertas adaptaciones al clima de estas sabanas (Webb, 1989; Woodburne, 2004). Entre estas adaptaciones se encuentra el incremento en la hipsodoncia y también la obtención de una mayor masa corporal. Un ejemplo de este proceso puede observarse al comparar la evolución de los équidos en Norteamérica durante los últimos siete millones de años (Macfadden, 1985,1994, 2005; Janis y Theodor, 2002).

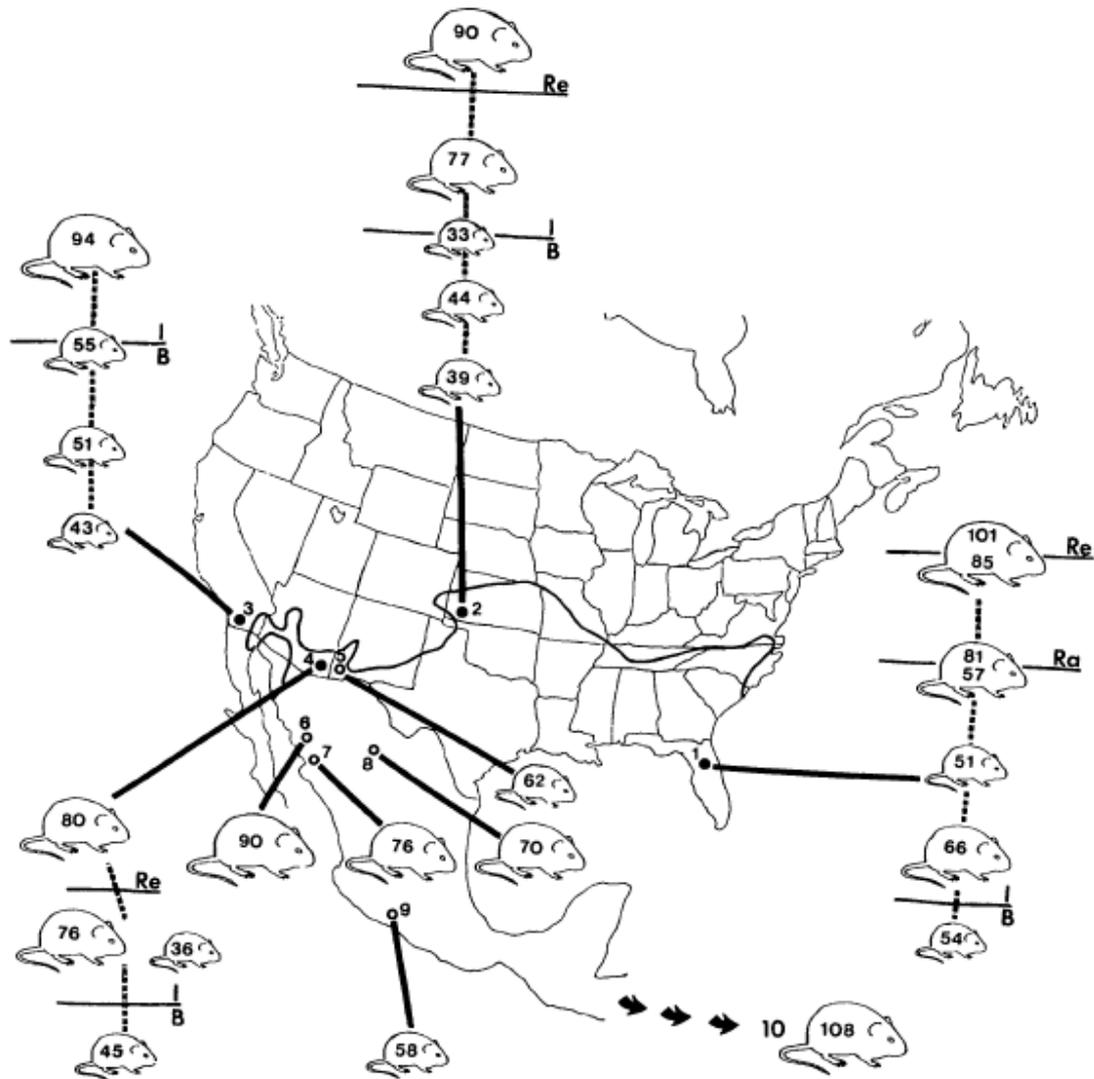


Figura 42. Cronología de remplazamiento de tamaños corporales en roedores del género *Sigmodon*. Los números dentro de las ilustraciones de roedores indican su masa corporal en gramos. La letra B hace referencia a faunas del Blancano; las letras Ra, al Rancholabreano; las letras Re, hace referencia a faunas recientes. Las líneas puntuadas simbolizan esta sucesión de faunas. Tomado de Martin (1986).

Contrario a lo postulado por Martin (1986), se observó que en las faunas de roedores del centro de México, no existe una tendencia a desarrollar individuos de mayor tamaño corporal entre las edades del Henfiliano tardío y Blancano temprano; esto al comparar 105 molares de cuatro localidades, JALTECO 8 y JALTECO 26 del Henfiliano tardío, y GTO 12 y GTO 19 del Blancano temprano. De hecho, la estimación de masa corporal muestra que los roedores de Henfiliano tardío, cuyo promedio es de 53 gr, son

más grandes que los roedores sigmodontinos del Blanco temprano de SMA, cuyo promedio es de 45gr. Aunque estadísticamente, mediante un análisis de varianzas (t de Student) con una confiabilidad de $p > 0.05$ no se observan diferencias significativas entre los tamaños de ambos grupos, pero si, una mayor disparidad de tamaños entre las poblaciones del Blanco temprano con respecto a las poblaciones del Henfiliano tardío (Fig. 43).

La disparidad de tamaños en estos roedores puede indicar que las condiciones ecológicas para el centro de México no fueron las mismas que las observadas en Norteamérica. Es muy probable que en el centro de México durante el Blanco temprano existiera una gran gama de ambientes, no solo secos y fríos, lo que promovía una elevada diversidad de tamaños entre los Sigmodontinos.

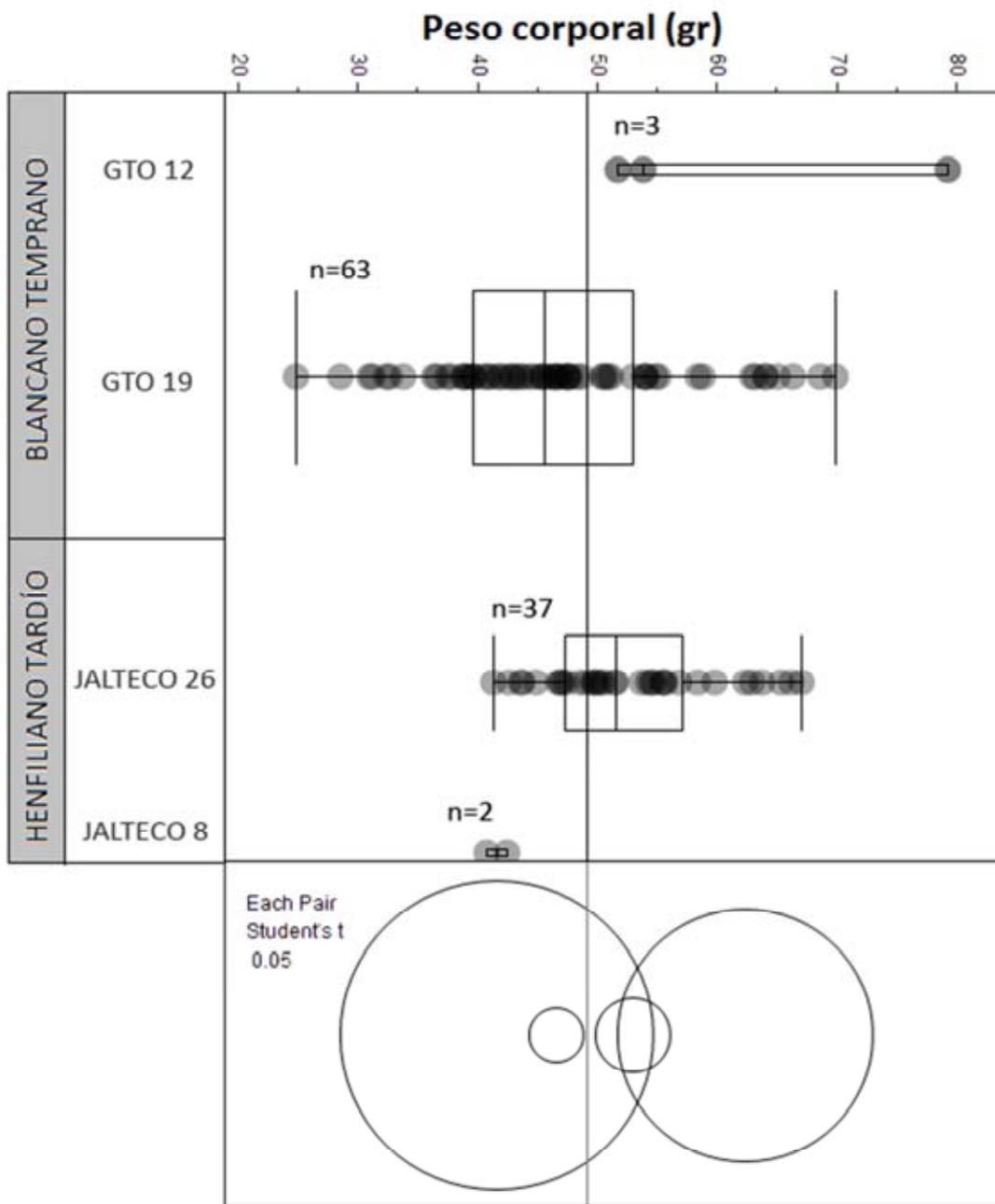


Figura 43. Gráfica de peso corporal entre roedores del género *Sigmodon* en las faunas del centro de México, desde el Henfiliano tardío de JALTECO, hasta el Blancano temprano de SMA. Los círculos grises corresponden al tamaño estimado para cada uno de los molares superiores e inferiores 1. La estimación de peso corporal se llevó a cabo siguiendo a Martin 1986. La prueba de t Student se despliega en la base de la gráfica, este análisis expresa que los grupos de roedores de JALTECO 26 y GTO 19 no presentan diferencias significativas ($p > 0.05$) con respecto al peso corporal.

Los fósiles de *Neotoma* descritos para el Blancano temprano e Irvingtoniano de la cuenca de SMA, junto con los registros del Henfiliano tardío de Rancho El Ocote (Carranza-Castañeda y Walton, 1992) permiten la reconstrucción más completa que se conozca en México de la sucesión faunística de este grupo. Anteriormente se conocía bastante bien la ocurrencia de neotomas durante el Pleistoceno tardío de México (Harris, 1984; referencias Álvarez, 1966; Álvarez y Hernández, 1994; Arroyo-Cabrales et al., 2010; Ferrusquía-Villafranca et al., 2010), pero se desconocían los ambientes y ocurrencias fósiles durante el Blancano e Irvingtoniano de estos roedores. Los datos obtenidos en esta tesis permiten dilucidar la sustitución de especies de neotomas primitivas por neotomas adaptadas a los ambientes de sabana. Las especies primitivas corresponden al subgénero *Paraneotoma* y a la tribu Baiomyinae, cuyos alcances estratigráficos han sido definidos del Henfiliano tardío al Blancano temprano; mientras que las neotomas adaptadas a la sabana: *Neotoma magnodonta* y c.f. *N. albigula*, parecen ser especies migrantes de las planicies de Norteamérica que arriban al centro de México durante el Irvingtoniano.

Las especies de Neotominae colectadas en las localidades GTO 6 y GTO 12, corresponden a las especies *Neotoma sawrockensis* (*Paraneotoma*) y *Baiomys taylori* (Baiomyinae); éstas presentan claramente los caracteres morfológicos más primitivos del grupo, como lo es la presencia de raíces en los molares y un molares más hipsodontos. Cabe señalar que estas especies sobreviven al límite Henfiliano-Blancano sin presentar cambios aparentes en su morfología, por lo que ahora su alcance bioestratigráfico es mayor al reportado anteriormente (Carranza-Castañeda y Walton, 1992).

Los datos obtenidos en este trabajo de investigación muestran que la mayoría de las especies de roedores autóctonas que sobreviven al límite Henfiliano-Blancano, en el centro de México, no presentan ningún tipo de alteración morfológica, como podría ser un ligero aumento en la hipsodoncia o un mayor engrosamiento en el esmalte de los molares. Esto se ha observado en algunos grupos de herbívoros de tallas mayores como los équidos.

Posterior a la extinción de las neotomas primitivas del Henfiliano tardío y Blancano temprano, la presencia de neotomas más modernas es representada por los únicos

registros que hay para SMA de *N. magnodonta* y *N. albigula* en las localidades GTO 7 y GTO 78, los cuales han sido referidos al Irvingtoniano. Es importante señalar que durante esta edad no existe registro de roedores sigmodontinos y las ratas Neotominae de la cuenca de SMA presentan una gran afinidad con aquellas descritas para el Pleistoceno tardío de México (Álvarez, 1969; Harris, 1984; Messing, 1986). Sin embargo, las ratas de SMA aparentemente son las más antiguas reportadas, ya que tanto *N. magnodonta* como *N. albigula*, se han referido al Blancano temprano e Irvingtoniano de la cuenca de SMA (ver discusión de *N. magnodonta*); mientras que anteriormente, la especie *N. albigula* había sido descrita para el Rancholabreano (Pleistoceno tardío) de la fauna de San Josecito, Nuevo León (Jackway, 1958) y *N. magnodonta* había sido descrita en depósitos del Pleistoceno tardío de Tequesquinahua, Estado de México (Álvarez, 1969).

En el caso de la especie *N. magnodonta* de la localidad GTO 81, este individuo es similar en sus estructuras morfológicas al holotipo descrito por Álvarez (1969); este espécimen fue colectado en sedimentos más viejos, del Blancano temprano, en donde es posible colectar también *Nannippus peninsulatus*, équido que en México se extingue en los 2.5 Ma. Aunque, la gran diferencia morfológica que existe entre *N. magnodonta* y las neotomas primitivas de las localidades GTO 6 y GTO 12 hacen suponer que este es un fósil de la localidad GTO 81 es retrabajado, como se mencionó en su descripción; además sus caracteres dentales son mucho más progresivos, como es el caso de la profundidad del surco anterolingual. La profundidad en el surco anterolingual confirma su gran similitud con los ejemplares del Pleistoceno tardío de Tequesquinahua (Álvarez, 1969). Una consideración que debe mantenerse, es que, de no haber existido algún error de colecta, el fósil de *N. magnodonta* representaría el primer registro de migración de roedores Neotominae totalmente adaptados a los ambientes de sabana provenientes de las Grandes Planicies de Norteamérica y que esta migración se dio al mismo tiempo que la de *Sigmodon minor*, durante el Blancano temprano.

Otra diferencia notable en el fósil de *Neotoma magnodonta* es su tamaño, ya que representa al roedor cricétido más grande colectado en la cuenca de San Miguel de Allende y uno de los más grandes observados en México. Las estimaciones de peso

corporal realizadas con base en el índice propuesto por Martin (1986; ver Material y Métodos) infieren su masa corporal en 450 gr., cuando el promedio de las *Neotoma sawrockensis* (neotomas primitivas) es de alrededor de los 60 a 70 gr. Esto lleva a la pregunta, en dado caso que el fósil estuviera *in situ* ¿Cuál fue el impacto ecológico en la fauna de pequeños mamíferos tras la llegada de roedores de gran tamaño y bien adaptados a los ambientes de sabana como *N. magnodonta* durante el Blancano-Irvingtoniano?

Lo que es claro es que durante el Irvingtoniano del graven de SMA las especies dominantes de neotomas *Neotoma magnodonta* y *cf. Neotoma albigula* son especies con caracteres morfológicos más progresivos y como se ha discutido anteriormente es probable que estos roedores arribaran al centro de México desde las Grandes Planicies de Norteamérica junto con los ecosistemas de sabana (Álvarez, 1969; Ferrusquía-Villafranca-Villafranca *et al.*, 2010), pero el momento de arribo se discute entre el Blancano e Irvingtoniano, ya que los datos obtenidos en este trabajo no permiten fijar una opinión al respecto. Aparentemente *N. magnodonta* se encuentra en sedimentos del Blancano temprano, mientras que *N. albigula* en sedimentos del Irvingtoniano. Pero existen dudas con respecto a la asignación de estas edades, además de que la secuencia bioestratigráfica dentro de la cuenca de SMA aún es incompleta, sobre todo en aquellas edades entre el Plioceno y Pleistoceno. Se carece (hasta el momento) de faunas del Blancano tardío y, aquellas faunas referidas al Irvingtoniano requieren una revisión de fondo (ver descripción de la localidad GTO 81 en Área de Estudio).

Si bien existen dudas para ubicar estratigráficamente a *N. magnodonta*, la certeza con *cf. N. albigula* es diferente. Esta especie se encuentra representada por cinco ejemplares colectados en depósitos del Irvingtoniano de SMA, en la localidad GTO 7. Estos registros podrían ser los más antiguos de la especie; ya que con anterioridad solo había sido descrita para el Pleistoceno tardío, en la fauna de Jiménez, Chihuahua (Dalquest *et al.*, 1969). Los datos paleontológicos aquí presentados contrastan con los estudios moleculares realizados por Braun (2000); este autor define que el origen de *N. albigula* pudo ocurrir entre los 200 y 100 mil años, es decir durante el Pleistoceno tardío, a

diferencia de los fósiles aquí presentados cuyas edades son del Pleistoceno temprano (Irvingtoniano). Como se mencionó en la discusión taxonómica de *N. albigula*, las similitudes entre este taxón y su taxón hermano *Neotoma micropus* son importantes, y hay que tener en cuenta que la diferenciación entre especies se llevó a cabo utilizando un solo índice propuesto por Dalquest *et al.* (1968). Por lo que ¿Es posible que este criterio no sea suficiente para separar ambas especies? O bien ¿Será posible que los fósiles aquí referidos como *cf. Neotoma albigula* puedan corresponder al ancestro de las especies definidas como *N. albigula* y *N. micropus*? Para ello, es necesario contar con un mayor número de especímenes, y contrastarlos fundamentalmente con especies del grupo de neotomas Floridana y Micropus.

Como se mencionó anteriormente, durante el Irvingtoniano del graben de SMA, desaparecen las especies dominantes de sigmodontinos y neotominos del Blancano temprano, y su lugar dentro de la cuenca lo ocupan especies de neotomas y geómidos totalmente adaptadas al ambiente de sabana y de ámbitos fosoriales.

La subfamilia Geomyinae es un grupo de roedores con hábitos fosoriales, es decir que más de la mitad del tiempo de su vida lo pasan bajo tierra, sin embargo se ha descrito que estos organismos son sensibles a los cambios ecológicos de la estructura vegetal de la superficie. Algunos de estos cambios pueden observarse en los roedores en la microestructura de esmalte, en la formación de sulcos en los incisivos superiores o en el aumento de hipsodoncia de lofos simples (Vieytes *et al.*, 2007; Ohazana *et al.*, 2010; Koenigswald, 2011). En este estudio se pudo ver claramente una tendencia progresiva en la hipsodoncia entre especies primitivas y más recientes en Geomyinae, además de un incremento de tamaño. Es claro que el roedor más primitivo colectado en GTO 75, *Geomys minor* del Henfiliano tardío Hh3, presentó el menor grado de hipsodoncia en relación a los roedores geómidos de la especie *Cratogeomys castanops* del Blancano temprano e Irvingtoniano, los cuales presentan un grado mayor de hipsodoncia, entre un 60% a 80% más grandes que *Geomys minor*.

Como se ha podido observar, dentro del graben de SMA se presenta la sucesión faunística de roedores del Henfiliano tardío, Blancano temprano e Irvingtoniano, más

completa que se conoce para México. En estos sedimentos es posible observar la evolución de los roedores Sigmodontinae, Neotominae y Geomyidae a través de cambios ambientales, producto de la aridificación del continente, la expansión de las sabanas y el GABI.

Es cierto que los distintos grupos de roedores aquí descritos responden de manera diferente ante los cambios geológicos, ambientales y biológicos que acontecieron durante el Mioceno, Plioceno y Pleistoceno; pero las causas por las cuales algunos grupos sobreviven más que otros se desconocen a ciencia cierta. Entender el origen de la diversidad de los roedores en México, permitirá develar los procesos de cambio ambientales y biológicos que dominaron la evolución de faunas en el centro de México; con lo cual es posible iniciar interpretaciones prácticas sobre la subdivisión bioestratigráfica de las edades NALMA en esta región, y cuál ha sido la importancia del grupo en el Gran Intercambio de Biotas entre las Américas.

NALMA

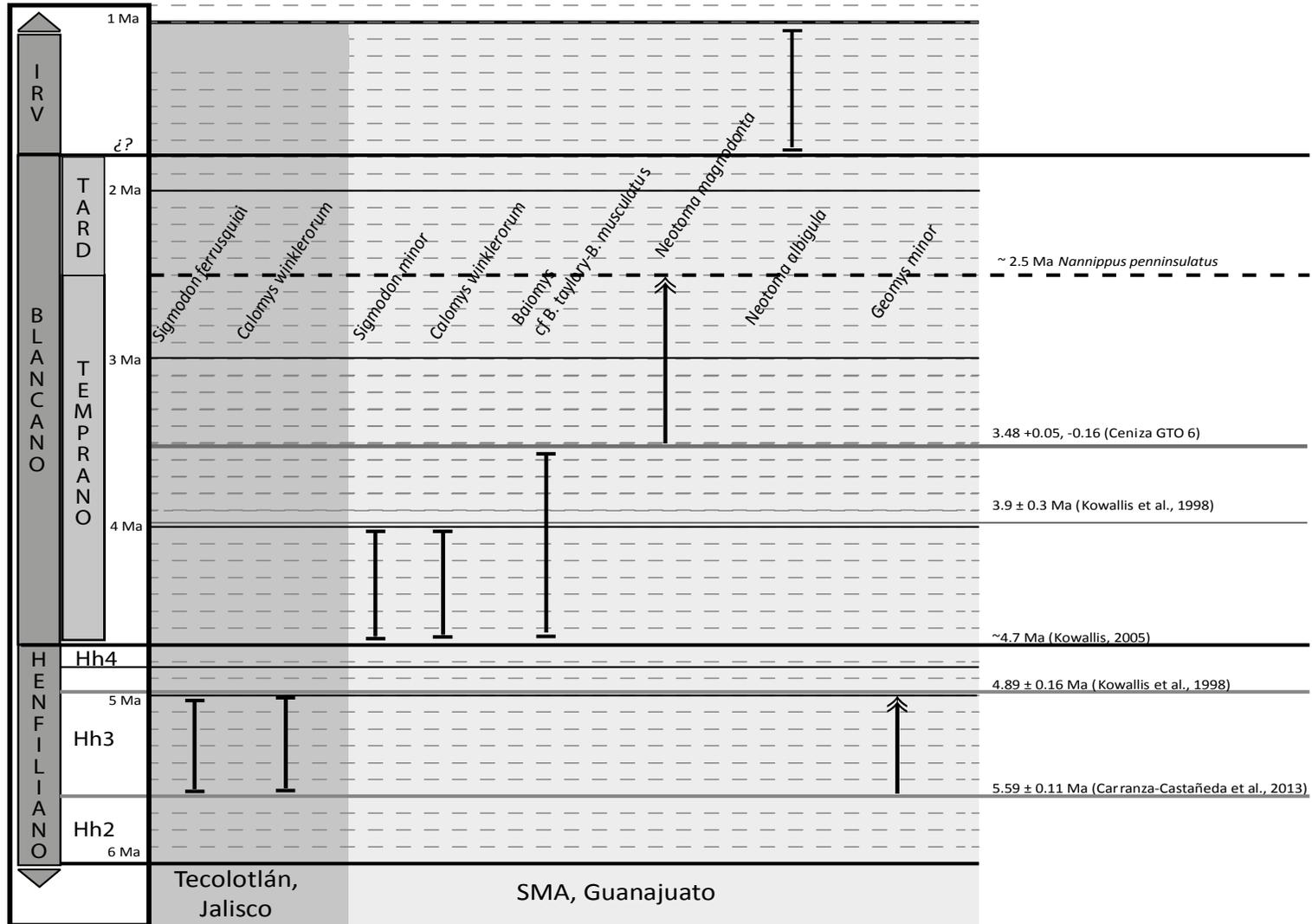


Figura 44. Sucesión faunística de las especies de roedores sigmodontinos, neotominos y geómidos en las faunas del Henfiliano tardío, Blanco temprano e Irvintgoniano del centro de México.

X. CONCLUSIONES

Este trabajo de investigación se concluye que las localidades fosilíferas de la cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato, y del graben de Tecolotlán, Jalisco, corresponden a las secuencias bioestratigráficas de roedores más completas y mejor estudiadas del país durante el Terciario tardío del centro de México.

La evolución de las subfamilias Sigmodontinae, Neotominae y Geomyinae en las áreas de Tecolotlán y SMA cuentan con una cronología precisa, sustentadas en fechamientos radiométricos en cenizas volcánicas y edades relativas NALMA establecidas por un registro abundante de mamíferos fósiles de mediana y gran talla, con lo cual es posible determinar que:

1. Durante el Henfiliano tardío (Hh3) del centro de México, las faunas nativas de roedores corresponden principalmente a: *Sigmodon ferrusquiae*, *Calomys winklerorum*, y *Neotoma sawrockensis*. De estas especies, sólo *Sigmodon ferrusquiae* se extingue en el límite Henfiliano tardío–Blancano temprano. Mientras que *Calomys winklerorum* y *Neotoma sawrockensis* sobreviven hasta el Blancano temprano sin presentar ningún cambio morfológico aparente.
2. *Sigmodon ferrusquiae* es propuesto como un fósil índice del Henfiliano tardío Hh3 para el centro de México, esto con base en la abundancia, buena preservación y amplia distribución de los elementos colectados en las localidades de Tecolotlán, Jalisco y San Miguel de Allende, Guanajuato; los cuales no han sido colectados en alguna otra edad NALMA.
3. Se propone a la especie *Sigmodon minor* como un fósil índice del Blancano temprano en el centro de México, ya que fósiles de esta especie son muy abundantes en las localidades de esta edad en la cuenca de SMA. Esta propuesta abre el interrogante sobre si *S. minor* especie en México durante el Blancano temprano y posteriormente migró hacia las grandes planicies de Norteamérica, o

bien, si los fósiles colectados en la cuenca de SMA son el primer arribo de sigmodontinos norteamericanos al centro de México.

4. Las faunas de roedores del Blancano temprano en la cuenca de SMA están definidas por las especies: *Sigmodon minor*, *Calomys winklerorum*, *Baiomys* sp., *Neotoma sawrockensis*, *Neotoma magnodonta* y *Cratogeomys castanops*. Todas estas especies a excepción de *Cratogeomys castanops* se extinguen antes del Irvingtoniano.
5. *Neotoma magnodonta* y *Cratogeomys castanops* fueron descritos para el Blancano temprano de la cuenca de SMA, lo que corresponde al registro más antiguo de estas especies en Norteamérica. Ambas especies solo se habían colectado en el Pleistoceno tardío del centro de México. Los caracteres morfológicos de los fósiles descritos en la cuenca de SMA denotan una gran aptitud por ambientes semidesérticos al igual que los roedores ya reportados en el Pleistoceno. Por lo que existe la duda si estos fósiles se encuentran retrabajados de sedimentos del Irvingtoniano de la misma cuenca.
6. La fauna de roedores del Irvingtoniano en la cuenca de SMA está representada por las especies: cf. *Neotoma albigula* y *Cratogeomys castanops*. No existiendo evidencia hasta el momento de roedores sigmodontinos.
7. Cf. *Neotoma albigula* del Irvingtoniano de SMA es el registro más antiguo de la especie en México, aunque se discute que estos fósiles puedan corresponder a un grupo más ancestral en este linaje.
8. Los resultados de este estudio muestran la importancia de los roedores en la reconstrucción de los ecosistemas donde habitaron. Se ha observado que los modelos de incremento en la hipsodoncia y la masa corporal de sigmodontinos descritos en EUA no se aplican para el centro de México durante el Henfiliano tardío-Blancano temprano. Esto debido posiblemente a que en el territorio se mantenían estables una gran cantidad de ambientes, donde prosperaba la diversidad. Sin embargo, en el rango temporal entre el Blancano temprano y el Irvingtoniano de la cuenca de SMA se observa que existe un crecimiento

considerable en la hipsodoncia de los molares y un incremento en la masa corporal de las especies de las subfamilias Neotominae y Geomyinae. Lo cual es concordante con los modelos de aridificación propuestos para el continente durante este tiempo.

Los resultados preliminares desarrollados en este trabajo, demuestran la importancia de las faunas de roedores por tratar de entender y delimitar procesos geológicos, paleoclimáticos y biológicos ocurridos en el centro de México durante los últimos 5 millones de años. Algunos de estos resultados ponen en evidencia que varias especies de roedores claves en los ecosistemas Norteamericanos y Sudamericanos parecen haberse originado o diversificado en México durante el Terciario tardío. Además el inicio en el establecimiento de una sucesión faunística de estos mamíferos ha permitido dar mayor solidez a la bioestratigrafía de las faunas de esta región central de Norteamérica, lo que ha podido remarcar similitudes y diferencias en la correlación con faunas norteamericanas cuyas edades son similares pero cuya estructura ecológica parece diferir drásticamente en algunos componentes, sobre todo en comunidades de pequeños mamíferos. Estos avances y primeros resultados sugieren la necesidad de iniciar programas de investigación enfocados en el trabajo de campo y colecta de pequeños mamíferos fósiles, ello con la finalidad de entender los procesos de variación y causas de diversidad que les permitieron a los roedores colonizar todos los ambientes terrestres en nuestro país.

XI. LITERATURA CITADA

ADAMS, A. J. 2001. Late Cenozoic Sedimentation in the San Miguel de Allende Basin, Guanajuato, Mexico. Tesis de Maestría. Department of Geology, Brigham Young University.

ALANIZ-ÁLVAREZ, S. A., NIETO-SAMANIEGO A. F., REYES-ZARAGOZA, M. A., OROZCO-ESQUIVEL, MA. T., OJEDA-GARCÍA A. C. y L. F. VASALLO. 2001. Estratigrafía y deformación extensional en la región San Miguel de Allende-Querétaro, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 18(2): 129-148.

ALANIZ-ÁLVAREZ, S. A. y A. F. NIETO-SAMANIEGO. 2005. El sistema de fallas Taxco-San Miguel de Allende y la Faja Volcánica Transmexicana, dos fronteras tectónicas del centro de México activas durante el Cenozoico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, Volumen Conmemorativo del Centenario Grandes Fronteras Tectónicas de México LVII, 1: 65-82.

ÁLVAREZ, T. 1966. Roedores fósiles del Pleistoceno de Tequesquinhua, Estado de México, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 8(3): 1-16.

ÁLVAREZ, T. 1969. Restos fósiles de mamíferos de Tlapacoya, Estado de México (Pleistoceno-Reciente) *Misc. Publ. Mus. Hist. Univ. Kansas*, 51:93-112.

ÁLVAREZ, T. y J. J. HERNÁNDEZ. 1994. Estudio de los restos de *Neotoma* (Rodentia: Cricetidae) del Pleistoceno Holoceno de Tlapacoya, Estado de México, México con descripción de dos nuevos taxa. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 7(2):1-11

ARROYO-CABRALES, J., POLACO, O.J. y E. JOHNSON. 2002. La mastofauna del Cuaternario Tardío en México. *In* MONTELLANO-BALLESTEROS y M., ARROYO-CABRALES, J. (Coords.). *Avances en los estudios paleomastozoológicos en México*. Colección Científica 443. Instituto Nacional de Antropología e Historia, 103–123.

ARROYO-CABRALES, J., JOHNSON, E. y O. J. POLACO. 2010. Quaternary Mammals and Climate Change: a view from southern North America. Resumen en congreso. *International Conference of Archaeozoology*.

BASKIN, J. A. (1978). *Bensonmys*, *Calomys*, and the origin of the Phyllotine group of neotropical Cricetines (Rodentia: Cricetidae). *Journal of Mammalogy*, 59(1): 125–135.

BELL, C. J. 2000. Biochronology of North American microtine rodents; pp. 379–406 *in* J. S. NOLLER, J. M. SOWERS, y W. R. LETTIS (eds.), *Quaternary Geochronology: Methods and Applications*. American Geophysical Union, Washington, D.C.

BELL, C. J., E. L. LUNDELIUS, JR., A. D. BARNOSKY, R. W. GRAHAM, E. H. LINDSAY, D. R. RUEZ, JR., H. A. SEMKEN, JR., S. D. WEBB, y R. J. ZAKRZEWSKI. 2004. The Blancan, Irvingtonian, and RanchoLabrean Mammal Ages, Pags. 232-314 *in* M. O. WOODBURN (ed.), *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America*. Columbia University Press, New York.

- BERGGREN, W. A., KENT, D. V., SWISHER, C. C., y M.-P. AUBRY. 1995. A revised Cenozoic geochronology and chronostratigraphy. *Geochronology Time Scales and Global Stratigraphic Correlation*, SEPM Special Publication, 54:129-212
- CARLETON, M. y G. MUSSER. 1984. Muroid rodents. Pags. 289-379 *in* WILSON, D. E. y D. REEDER. *Orders and Families of Recent Mammals of the World*. New York: John Wiley and Sons.
- CARRANZA-CASTAÑEDA, O. y A. WALTON. 1992. Cricetid rodents from the Rancho El Ocote Fauna, late Hemphillian (Pliocene), state of Guanajuato. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista*, 10(1):71-93.
- CARRANZA-CASTAÑEDA, O., y W. E. MILLER. 2002. Paleontology and stratigraphy of the Tecolotlán Basin, Jalisco, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(4): 41.
- CARRANZA-CASTAÑEDA, O., PETERSEN M. S., y W. E. MILLER. 1994. Preliminary Investigation of the Geology of the Northern San Miguel Allende Area, Northeastern Guanajuato, Mexico. *Byu Geology Studies*, 40:1-9.
- CARRANZA-CASTAÑEDA, O. 2006. Late Tertiary fossil localities in central Mexico, between 19°-23°N, *in* Carranza-Castañeda, O. and E.H. Lindsay, eds., *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange*: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología and Centro de Geociencias, *Publicación Especial*, 4: 45-60.
- CARRANZA-CASTAÑEDA, O. y D. D. GILLETTE. 2011. Origin of North American Glyptodonts: *Glyptotherium texanum* from Mexico and the United States (Pliocene Epoch). Fourth Latinamerican International Paleontological Congress, San Juan, Argentina. *Ameghiniana*, 4:152.
- CARRANZA-CASTAÑEDA C., ARANDA-GÓMEZ J., WANG X, y A. IRIONDO. 2013. The early late Hemphillian (Hh2) faunal assemblage from Juchipila Basin, State of Zacatecas, México and its biostratigraphic correlation with other Hemphillian faunas in central México. *Contributions in Science*, 521, 13-49.
- CARROLL, R. 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. Freeman and Company. EUA. 487- 495.
- CEBALLOS, G. y G. OLIVA. 2005. *Los mamíferos silvestres de México*. CONABIO. Primera edición. México, Pags. 530- 820.
- CZAPLEWSKI, N. J. 1987. Sigmodont rodents (Mammalia; Muroidea: Sigmodontinae) from the Pliocene (Early Blancan) Verde Formation, Arizona. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7:183–199.
- DALQUEST, W. W., ROTH, E. y F. JUDD. 1969. The mammal fauna of Schulze Cave, Edwards County, Texas. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History, Biology Science*, 13: 205-276.
- DALQUEST, W. W. 1983. Mammals of the Coffee Ranch Local Fauna, Hemphillian of Texas. *Texas Memorial Museum, Pearce–Sellards Series*, 38:1–41

DALQUEST, W. W. y F. B. STANGL. 1984. Late Pleistocene and recent mammals from Fowlkes Cave, southern Culberson County, Texas. Carnegie Museum of Natural History Special Publication, 8:432-455.

EDWARDS, C. W. y R. D. BRADLEY. 2001. Molecular Phylogenetics of the *Neotoma floridana* species group. *Journal of Mammalogy*, 82(3):791-798.

EDWARDS, C. W. y R. D. BRADLEY. 2002. Molecular systematics of the genus *Neotoma*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25:489-500.

ENGEL, E. R., HOGAN, K. M., TAYLOR, J. F., y S. K. DAVIS. 1998. Molecular Systematics and Paleobiogeography of the South American Sigmodontine Rodents. *Society for Molecular Biology and Evolution*, 15(1):35-49.

FELDHAMER, G. A., DRICKAMER, L. C., VESSEY, S. H., MERRITT, J. F. y C. KRAJEWSKI. 2007. *Mammalogy*. Third edition. Pags. 348-370.

FERRARI, L., OROCO-ESQUIVEL, T., MANEA, V., y M. MANEA. 2012. The Dinamic History of the Trans-Mexican Volcanic Belt and the Mexico subduction zone. *Tectonophysics*, 522-523: 122-149.

FERRUSQUÍA-VILAFRANCA, I. 1969. Rancho Gaitan Local Fauna, Early Chadroniano, Northeastern Chihuahua. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 2:99-138.

FERRUSQUÍA-VILAFRANCA I. 1989. A new rodent genus from Central Mexico and its bearing on the origin of the Caviomorpha. *in* BLACK, C. C. y M. R. DAWSON. Papers on fossil rodents. in honor of Albert Elmer Wood. Science Series, Natural History Museum of Los Angeles County. 33: 91-118.

FERRUSQUÍA-VILAFRANCA, I. 2003. Mexico's Middle Miocene mammalian assemblages: an overview. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 279:321-347.

FERRUSQUÍA-VILAFRANCA, I., ARROYO-CABRALES, J., MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, E., GAMA-CASTRO, J., RUIZ-GONZÁLES, J., POLACO, J. O. y E. JOHNSON. 2010. Pleistocene mammals of Mexico: A critical review of regional chronofaunas, climate change response and biogeographic provinciality. *Quaternary International*, 217:53-104.

FLYNN, J.J., KOWALLIS, B. J., NUÑEZ, C., CARRANZA-CASTAÑEDA, O., MILLER, W. E., SWISHER, III C. C., y E. H. LINDSAY. 2005. Geochronology of Hemphillian-Blancan aged strata, Guanajuato, Mexico, and implications for timing of the Great American Biotic Interchange. *The Journal of Geology*, 113:287-307.

FINLEY, R. B., 2004, Biology of wood rats as cave dwellers and collectors, *in* BARNOSKY, A.D., ed., Biodiversity Response to Climate Change in the middle Pleistocene - The Porcupine Cave Fauna From Colorado: University of California Press, Berkeley, 74-81.

FORTELIUS, M., ERONEN, J., LIU, L., PUSHKINA, D., TESAKOV, A., VISLOBOKOVA, I. y Z. ZHANG. 2006. Late Miocene and Pliocene large land mammals and climatic changes in Eurasia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 238: 219–227.

GENOWAYS, H. H. y E. C. BIRNEY. 1974. *Neotoma alleni*. *Mammalian Species*, American Society of Mammalogists, 41:1-4.

GIDLEY, J. W. 1922. Preliminary report on fossil vertebrates of the San Pedro Valley, Arizona, with descriptions of new species of Rodentia and Lagomorpha. *U. S. Geol. Surv. Prof. Paper*, 131(E):119-131.

GÓMEZ-TRUENA, A., OROZCO-ESQUIVEL, M. T. y L. FERARI. 2007. Igneous petrogenesis of the Trans-Mexican Volcanic Belt. *in* Alaniz-Álvarez, S.A., and Nieto-Samaniego, Á.F., eds., *Geology of México: Celebrating the Centenary of the Geological Society of México: Geological Society of America Special Paper*, 422: 129–181.

HARRIS, A. H. 1984. *Neotoma* in the Late Pleistocene of New Mexico and Chihuahua. *Special Publication Carnegie Museum of Natural History*, 8:164-178.

HERSHKOVITZ, P. 1962. Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. *Fieldiana: Zoology*, 46: 1-524.

HERNÁNDEZ, M. y P. PELÁEZ-CAMPOMANES. 2003. Ecomorphological characterization of Murinae and hypsodont “Cricetidae” (Rodentia) from the Iberian Plio-Pleistocene. *Coloquios de Paleontología*, 1:237-251.

HIBBARD, C. W. 1967. New rodents from the late Cenozoic of Kansas. *Papers, Michigan Academy of Science, Arts, and Letters*, 52:115-131.

HILLSON, S. 2005. *Teeth*. 2nd edition. *Cambridge Manuals in Archaeology*. Cambridge University Press. Pags. 373.

JACOBS, L. L. y E. H. LINDSAY. 1981. *Prosigmodon oroscoi*, a new Sigmodon rodent for the Late Tertiary of Mexico. *Journal of Paleontology*, 5(2):425-430.

JACOBS, L. F. 1984. Rodentia. *In* *Mammals: note for a short course*. Paleontological Society. Gringerich and Badgley, Pags.155- 166.

JACOBS, L., y E. H. LINDSAY. 1984. Holartic radiation of Neogene muroid rodents and the origin of South American cricetids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4:265-272.

JACKWAY, G. E. 1958. Pleistocene Lagomorpha and Rodentia from the San Josecito Cave, Nuevo León, México. *Transactions, Kansas Academy of Science*, 61 (3): 313-327.

JANIS, C. M., DAMUTH y J. M. THEODOR. 2002. The origins and evolution of the North American grassland biome: the story from the hoofed mammals. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 177: 183-198.

- JANIS, C. M., SCOTT, K. M. y L. L. JACOBS. 2005. Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates and Ungulate-like mammals. Cambridge University Press. Pag. 22.
- JENNINGS, S. A. y D. L. ELLIOTT-FISK. 1993. Packrat Midden Evidence of Late Quaternary Vegetation Change in the White Mountains, California-Nevada. *Quaternary Research*, 39(2):214–221.
- JIMÉNEZ-HIDALGO, E. y O. CARRANZA-CASTAÑEDA. 2010. Blancan Camelids from San Miguel de Allende, Guanajuato, Central Mexico. *Journal of Paleontology*, 81(1):51-65.
- JIMÉNEZ-HIDALGO, E. y O. CARRANZA-CASTAÑEDA. 2011. The Pliocene pronghorn *Hexobelomeryx fricki* (mammalia: artiodactyla) from San Miguel de Allende, Guanajuato, central México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 28(3):533-543.
- JIMÉNEZ-HIDALGO, E., KRISTER S. T., GUERRERO-ARENAS R. y J. ALVARADO. 2012. La Primera Fauna Local del Eoceno en el Trópico Norteamericano con Vertebrados Continentales. Libro de Resúmenes Unión Geofísica Mexicana, 32(1):96.
- JIMÉNEZ-HIDALGO, E., CABRERA-PÉREZ, L., MACFADDEN, B. y GUERRERO-ARENAS, R. 2013. First record of *Bison antiquus* from the Late Pleistocene of southern Mexico. *Journal of South Earth Sciences*, 42:83-90.
- JOHNSON, N. M., OPDYKE, N. D., y E. H. LINDSAY. 1975. Magnetic polarity stratigraphy of Pliocene-pleistocene terrestrial deposits and vertebrate faunas, San Pedro Valley, Arizona: *Geological Society of America Bulletin*, 86:5-12.
- KOWALLIS, B. J., SWISHER C. C., CARRANZA-CASTAÑEDA, O., MILLER W. E. y D. G. TINGEY. 1998. Preliminary radiometric dates in selected late tertiary vertebrate faunas from Mexico. *Avances en Investigación, Paleontología de Vertebrados, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Publicación Especial*. 1: 103-108.
- KOWALLIS, B. J., CARRANZA-CASTAÑEDA, O., MILLER W. E. y E. H. CHRISTIANSEN. 2010. The Age and Geology of the Tecolotlan Graben, Jalisco, Mexico. *BYU Geology Studies*, 48:37-52.
- KOENIGSWALD, W. 2011. Diversity of hypsodont teeth in mammalian dentitions – construction and classification. *Palaeontographica, Abt. A: Palaeozoology – Stratigraphy*, 294 (1–3): 63–94.
- LINDSAY, E. H., 1972. Small mammal fossils from the Barstow formation, California. *University of California publications in geological sciences*, 93:1-104.
- LINDSAY, E. H. 1984. Late Cenozoic mammals from Northwestern Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4: 208-215.
- LINDSAY, E. H., OPDYKE, N. D. y N. M. JOHNSON. 1984. Blancan-Hemphillian Land Mammal Ages and Late Cenozoic Mammal Dispersal Events. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 12: 445-488.

- LINDSAY, E. H. y L. JACOBS. 1985. Pliocene small mammals fossils from Chihuahua, México. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Paleontología Mexicana, 51-53.
- LINDSAY, E., MOU, Y., DOWNS, W., PEDERSON, J., KELLY, T. S., HENRY, C. y J. TREXLER. 2002. Recognition of the Hemphillian/Blancan boundary in Nevada. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(2): 429-442.
- LINDSAY, E.H., JACOBS, L.L. y N. D. TESSMAN. 2006. Vertebrate fossils from Yepómera, Chihuahua, Mexico, in CARRANZA-CASTAÑEDA, O. y E. H. LINDSAY (eds.), *Advances in Late Tertiary Vertebrate Paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange: México, D.F., Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología and Centro de Geociencias, Publicación Especial*, 4:19–32.
- LINDSAY, E. H. 2008. Cricetidae. In Janis, C. M., G.F. Gunnell, y M. Uhen (eds). (2008). *Evolution of Tertiary Mammals of North America. Vol. 2: Small Mammals, Edentates, and Marine Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. Pags. 795.
- LYMAN, R. L. y M. J. O'BRIEN. 2004. Within-taxon morphological diversity in late-Quaternary Neotoma as a paleoenvironmental indicator, Bonneville Basin Northwestern Utah, USA. *Quaternary Research*, 63:274-282.
- MACFADDEN, B. J. 1985. Patterns of Phylogeny and Rates of Evolution in Fossil Horses: Hipparions from the Miocene and Pliocene of North America. *Paleobiology*, 11(3): 245-257.
- MACFADDEN, B. J. 1994. *Fossil Horses: Systematics, Paleobiology, and Evolution of the Family Equidae*. Cambridge, University Press. Pags. 369.
- MACFADDEN, B. J. 2005. Fossil Horses – Evidence of Evolution. *Science*, 307(5716): 1728-1730.
- MARIDET, O., ESCARGUEL, G., COSTEUR, L., MEIN, P., HUGUENEY M. y S. LEGENDRE. 2007. Small mammal (rodents and lagomorphs) European biogeography from the Late Oligocene to the mid Pliocene. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 529-544.
- MARSHALL, L. G, BUTLER, R. F., DRAKE, R. E., CURTIS, G. H. y R. H. TEDFORD. 1979. Calibration of the Great American Interchange. *Science, new Series*, 204 (4390): 272-279.
- MARTIN, R. A. 1980. Body mass and basal metabolism of extinct mammals. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 66(A):307-314.
- MARTIN, R. A. 1986. Energy, ecology, and cotton rat evolution. *Paleobiology*, 12(4):370-382
- MARTIN (a), R. A., GOODWIN, H. T., y J. FARLOW. 2002. Late Neogene (Late Hemphillian) rodents from the Pipe Creek Sinkhole, Grant County, Indiana. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(1):137–151.

- MARTIN (b), R., HONEY, J., PELÁEZ-CAMPOMANES, P., GOODWIN, T., BASKIN, y J. ZAKRZEWSKI. 2002. Blacan Lagomorphs and rodents of the Deer Park Assemblages, Meade County, Kansas. *Journal of Paleontology*, 76(6): 1072-1090.
- MARTIN, R. A., PELÁEZ-CAMPOMANES, P., y H. JAMES. 2011. Preliminary study of rodents from the Gollifer B Assemblage of Meade County, Kansas, USA indicates an intense cold period near the end of the Pleistocene. *Palaeontologia Electronica*, 14(3):1-13.
- MCLEOD, S.A. 2006. A history of the Caltech collections from the Yepómera area, Chihuahua, Mexico, in Carranza-Castañeda, O. y Lindsay, E. H., eds. *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología and Centro de Geociencias, Publicación Especial 4: 1-18.*
- MERRIAM, C. H. 1985. Monographic revisión of the Pocket Gophers, Family Geomyidae. *North American Fauna. U. S. Department of Agriculture*, 8:1-263.
- MESSING, H. 1986. A late Pleistocene-Holocene fauna from Chihuahua, México. *The Southwestern Naturalist*, 31(3): 277-288.
- MILLER, W., E. 1980. The late Pliocene Las Tunas local fauna from Southernmost Baja California, Mexico. *Journal of Paleontology*, 54(4):762-805.
- MILLIEN, V. y H. BOVY. 2010. When teeth and bones disagree: body mass estimation of a giant extinct rodent. *Journal of Mammalogy*, 91(1):11-18.
- MINWER-BARAKAT R. 2005. Roedores e insectívoros del Turoliense superior y el Plioceno del sector central de la Cuenca de Guadix. Tesis Doctoral. Departamento de estratigrafía y paleontología, Universidad de Granada. España.
- MOOSER, O. y W. W. DALQUEST. 1975. Pleistocene mammals from Aguascalientes, central Mexico. *Journal of Mammalogy*, 56(4):781-820
- OHAZAMA *et al.*, 2010. A role for suppressed incisor cuspal morphogenesis in the evolution of mammalian heterodont dentition. *PNAS*, 107 (1): 92-97.
- PACKARD, R. L. 1960. Speciation and evolution of the pummy mice, genus *Baiomys*. University of Kansas, Publication Museum Natural History, 9:579-670.
- PACKARD, R. L., y T. ALVAREZ. 1965. Description of a new species of fossil *Baiomys* from the Pleistocene of central Mexico. *Acta Zoologica Mexicana*, 7(4):1-4.
- PACHECO, A. 2009. Roedores Cricétidos de las faunas del Henfiliano y Blacano del Centro de México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Querétaro, México.

PAJAK, A. F., SCOTT, E. y C. J. BELL. 1996. A review of the biostratigraphy of Pliocene and Pleistocene sediments in the Elsinore Fault Zone, Riverside County, California. *PaleoBios* 17(2): 28-49.

PALMA-RAMÍREZ, A., MARTÍNEZ-GARCÍA, A. L. y J. M. CASTILLO-CERÓN. 2011. Roedores Pleistocénicos de dos localidades de la región centro del Estado de Hidalgo, México *in* CALVO, J., PORFIRI, J. D., GONZÁLEZ R., BERNARDO D. S., y DOMENICA. 2011. Paleontología y dinosaurios desde América Latina. Mendoza, Ediunc, Pags. 296.

PELÁEZ-CAMPOMANES y R. MARTIN. 2005. The Pliocene and Pleistocene history of cotton rats in the Meade Basin of Southwestern Kansas. *Journal of Mammalogy*, 86(3):475-494.

POLACO, O. J. y L. M. BUTRÓN. 1997. Mamíferos pleistocénicos de la cueva La Presita, San Luis Potosí, México. *In* ARROYO J. C. y O. J. POLACO. Homenaje al profesor Ticul Álvarez. Primera edición. Instituto Nacional de Antropología e Historia, Pags. 279-296.

REEDER, S. A. y R. D. BRADLEY. 2004. Molecular systematics of Neotomine-Peromyscine rodents based on the dentin matrix protein 1 gene. *Journal of Mammalogy*, 85(6):1194-1200.

REPENNING, C.A. 1987. Biochronology of the microtine rodents of the United States, p. 236-268. *In* WOODBURN, M.O. (ed.), *Cenozoic Mammals of North America. Geochronology and Biostratigraphy*. University of California Press, Berkeley, California.

REPENNING, C. A. 1990. Of mice and ice in the late Pliocene of North America. *Arctic*, 43:314-323.

REPENNING, C. A. 1998. North American mammalian dispersal routes: rapid evolution and dispersal constrain precise biochronology. *Advances in Vertebrate Paleontology and Geochronology*, 14: 39-78

RUEZ, D. R. 2001. Early Irvingtonian (Latest Pliocene) rodents from Inglis 1C, Citrus County, Florida. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21(1):153-171.

RUSSELL, R. 1968. Evolution and Classification of the Pocket Gophers of the Subfamily Geomyinae. University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 16 (6): 473-579.

SMITH, F. A., BROWNING, H. y U. SHEPERD. 1998. The influence of climate change on the body mass of woodrats *Neotoma* in an arid region of New Mexico, USA. *Ecography*, 21: 140-148.

SPILMAN, T. J. 1976. A New Species of Fossil Ptinus from Fossil Wood Rat Nests in California and Arizona (Coleoptera, Ptinidae), with a Postscript on the Definition of a Fossil. *The Coleopterists Bulletin* 30(3):239-244.

TEDFORD, R. F., ALBRIGHT III, B. L., BARNOSKY, A. D., FERRUSQUIA-VILLAFRANCA, I., HUNT, R. M. STORER, J. E., SWISHER III, C. C., VOORHIES, M. R., WEEB, D. S., y D. P. WHISTLER. 2006. Chapter 6: Mammalian Biochronology of the Arikareean Through Hemphillian Interval (Late Oligocene Through Early Pliocene Epochs) *in* Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America. Columbia University Press. Pags. 391.

- TOMIDA. 1987. Small mammal fossils and correlation of continental deposits, Safford and Duncan basins, Arizona. National Science Museum, Pags. 1-141.
- WANG, X. y O. Carranza-Castañeda. 2008. Earliest Hog-Nosed (Mephitidae-Carnivora), from the Pliocene of Guanajuato Mexico and origin of South American Skunks. *Zoological Journal of the Linnean Society* 154: 386-407.
- WEBB, D. S. 1989. Ten Million Years of Mammal Extinctions. *In* Martin, P. S. y Klein, R. G. *Quaternary Extinctions*. The University of Arizona Press. Pags. 867.
- WELLS, P. 1976. Macrofossil analysis of wood rat (*Neotoma*) middens as a key to the quaternary vegetational history of arid America. *Quaternary Research* 6(2): 223–248.
- WILSON, R. W. 1980. The Stratigraphic sequence of North American Rodent Faunas. Paleovertebrata, Montpellier, Mém. Jubil. R. Lavocat, 273-283. *in* M. O. WOODBURNE (ed.), *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America*. Columbia University Press, New York.
- WOODBURNE, M. O. 2004. Chapter 8: Global Events and the North American Mammalian Biocronology in Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America. Columbia University Press. Pags. 391.
- WOODBURNE, M. O. 2006. *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America*. Columbia University Press. Pp 391.
- WOODBURNE, M. O. 2010. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammal Evolution*, 17:245–264.
- VAUGHAN, T. A. 1988. *Mamíferos*. Inter Americana McGraw-Hill. 3 edición. Pags. 249-282
- VIEYTES, C. E., MORGANM C. C., y D. VERZI H. 2007. Adaptive diversity of incisor enamel microstructure in South American burrowing rodents (family Ctenomyidae, Caviomorpha). *Journal of Anatomy*, 211: 296-302.
- VOORHIES, M.R. 1990. Vertebrate biostratigraphy of the Ogallala Group in Nebraska, Pags. 115-151, *In* Gustavson, T.C. *Geologic Framework and Regional Hydrology: Upper Cenozoic Blackwater Draw and Ogallala Formations, Great Plains*. University of Texas Bureau of Economic Geology.
- ZIMMERMAN, E. G. y M. E. NEJTEK. 1977. Genetics and speciation of three semispecies of *Neotoma*. *In* MACEDO, R. H. y M. MARES. 1988. *Neotoma albigula*. *Mammalian species* 310:1-7.