



# **UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS DE LA TIERRA**

**CENTRO DE GEOCIENCIAS**

## **LA FAMILIA CRICETIDAE (ORDEN RODENTIA) DEL NEÓGENO TARDÍO DE MÉXICO: BIOESTRATIGRAFÍA, FILOGENIA Y PALEOECOLOGÍA.**

**TESIS**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:**

**DOCTOR EN CIENCIAS DE LA TIERRA**

**PRESENTA:**

**ADOLFO PACHECO CASTRO**

**TUTOR: DR. OSCAR CARRANZA Y CASTAÑEDA**

**CENTRO DE GEOCIENCIAS, UNAM**

**MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR**

**Dr. Joaquín Arroyo Cabrales, Instituto Nacional de Antropología e Historia**

**Dr. Fernando Alfredo Cervantes Reza, Instituto de Biología, UNAM**

**Dra. Katia Adriana González Rodríguez, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, UAEH**

**Dr. Víctor Adrián Pérez Crespo, Instituto de Geología, UNAM**

**QUERÉTARO, OCTUBRE, 2021**



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.

Declaro conocer el Código de Ética de la Universidad Nacional Autónoma de México, plasmado en la Legislación Universitaria. Con base en las definiciones de integridad y honestidad ahí especificadas, aseguro mediante mi firma al calce que el presente trabajo es original y enteramente de mi autoría. Todas las citas de, o referencias a la obra de otros autores aparecen debida y adecuadamente señaladas, así como acreditadas mediante los recursos editoriales convencionales.

A handwritten signature in blue ink, consisting of a large, stylized initial 'D' followed by a surname that is partially obscured by a horizontal line.

*A mi familia,  
a mi abuelita Roble,  
en cuya sombra radiante crecí.*

## Agradecimientos

Cuán difícil me es redactar el incontable agradecimiento que tengo con todos los que fueron responsables en mi formación como paleontólogo. Este esfuerzo, no es del todo mío, sino producto de la confianza, el amor, la paciencia, la enseñanza, la compañía y los consejos, que maestros, guías, amigos, compañeros y familia tuvieron para conmigo.

Gracias Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por ser un oasis en medio de este desierto histórico donde aún se puede beber ciencia. Gracias Centro de Geociencias por ser ese ecosistema donde los sueños de cualquier estudiante pueden florecer. Gracias Laboratorio de Paleontología (MPGJ) por perminalizar mi voluntad y permitirme transitar con los que le sobreviven al tiempo. Goya UNAM por tus jardines, tus aulas y tus moradores, que siempre te mantengas viva. Gracias por permitirme habitarte durante tantos años. Gracias por el apoyo económico a través de la beca de posgrado CONACYT y el proyecto PAPIIT IN-100521.

Muchas gracias a mi maestro el Dr. Carranza y Castañeda, por su paciencia y pasión por los fósiles, por compartir su tiempo y su vida, no dude Doc en que seguiremos recorriendo los mismos senderos que usted trazó y buscaremos la sobra de ese mezquite en Rancho el Ocote. Muchas gracias Dr. Eduardo Jiménez por su apoyo incondicional a lo largo de todo este camino, su guía dentro del comité tutorial fue invaluable, todo mi reconocimiento para ese pequeño microambiente en Oaxaca donde hace ciencia de la grande. Muchas gracias Dr. Jorge Aranda, por su amabilidad y trato siempre humano para explicar las preguntas más sencillas en torno a la geología. Muchas gracias maestra Ilda, por compartir su dedicación en el campo y el laboratorio. Muchas gracias Dr. Joaquín Arroyo por su apoyo y enseñanzas mientras se vuela por sobre el *Basin and Range*, aún se vislumbran muchos otros parajes sedimentarios en el horizonte.

Muchas gracias a mi comité sinodal, Dra. Katia González, Dr. Víctor Pérez y Dr. Fernando Cervantes, quienes revisaron este documento y dedicaron su tiempo para mejorar la calidad del mismo. Gracias por todos sus comentarios y palabras sinceras en pro a concluir. Toda mi admiración y agradecimiento a ustedes.

Muchas gracias también a esos paleontólogos apasionados de los roedores con los que tuve la oportunidad de discutir, aprender, platicar, comer, beber o compartir un día soleado en el campo y que con admiración sigo su trabajo ala distancia: Ulyses Pardiñas, Bob Martin, Nick Czaplewski, Ascanio Ricón y Christophe Ronez.

Muchas gracias al Dr. Jesús Alvarado, la Dra. María del Carmen Perrillat y la M. en C. Violeta Romero por su valiosa ayuda en la revisión del material fósil en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM. Muchas gracias al Dr. Fernando Cervantes y a la M. en C. Yolanda Hortelano por su apoyo acertado en la revisión del material de roedores recientes en la Colección Nacional de Mastozoología, Instituto de Biología, UNAM.

Muchas gracias también a Xiaoming Wang por su guía al recorrer esos salones, pasillos y gavetas en *Natural History of Museum of Los Angeles County* (NHM) y en *Rancho La Brea*, gracias por mostrarme como enfocar,

por sus palabras sabias y por invitarme a continuar tras esos rastros fósiles. Gracias Samuel McLeod y Vanessa Rhue por su ayuda en recorrer las gavetas de la colección del *Department of Paleontology* en NHM; gracias Jim Dinnes por su ayuda en la revisión del material de roedores recientes en el *Department of Mammalogy*, NHM; gracias Giar Ann por su ayuda en la toma de fotografías en el *Department of Entomology* de NHM. Gracias también por el apoyo económico para hacer posible esta revisión a través del *NHM Student Collections Study Award*.

Muchas gracias a Catherine Badgley y a todo el grupo de *North American Rodents Landscapes, Evolution & Ecology* (NARLEE) de la coordinación *Mammal Diversification in Dynamic Landscapes, Michigan University*, por las discusiones apasionantes que tuvimos entre la topografía y las diferentes aulas de Norteamérica, siempre pensando en lo misteriosos, grandiosos e importantes que son los roedores. Gracias por compartir su conocimiento, toda mi admiración a: Joaquín Arroyo, Alireza Bahadori, Jonathan Caledo, Regan Dunn, David Fox, Eduardo Lugo, Samantha Hopkins, William Holt, Katharine Loughney, Nathan Niemi, Joshua Samuels, Tara Smiley, Maya Stokes, Jessica Theodor, Bian Wang, Brian Yanites y Nathan Upham. Gracias por el apoyo económico a través del proyecto de la *National Science Foundation 1655720*.

Muchas gracias Marco Sánchez por sembrar en mi el amor por la ciencia. Muchas gracias Juan Malda, por ser ese capitán que navega a través de cualquier tormenta, con la vista fija en ese faro multicolor en el cual la biología tiene sentido. Muchas gracias Roberto por tu amistad y por mostrarme lo cálido de los procesos geológicos. Muchas gracias Fidel por cultivar pacientemente una amistad entre el humus. Muchas gracias Oli por tu amistad y enorme tenacidad de seguir trotando en el camino. Muchas gracias Christopher por ser ese amigo con el que se puede apreciar un cielo estrellado en lo alto de la duna. Muchas gracias a todos mis estudiantes que durante esta gran travesía me han confiado su momento más importante y de los cuales he aprendido tanto. Muchas gracias a mis compañeros profesores de la Universidad Autónoma de Querétaro, mi UAQ.

Infinitas gracias a mi familia, a mi mamita y a mi papá favoritos, por todas esas noches en vela, por las mañanas de caos con sabor a jugo de naranja, por su amor y confianza en que podría seguir hacia adelante. Gracias a mis hermanitas por su admiración y cariño, gracias a los pequeños retoños, que con su felicidad nos muestran lo bello que es vivir. Gracias abue, por ser el ejemplo de un amor incondicional, por tener fe en que juntos podríamos mover las estrellas, aún las miro por ti. Gracias Gabriela Contreras por crecer lentamente conmigo en este semidesierto, por siempre estar a mi lado en los momentos difíciles o disfrutando de los fósiles y los teteches, me emociona pensar en cuántos bosques, montañas, ríos y atolones volveremos a germinar juntos.

## RESUMEN

Los roedores cricétidos son la familia de mamíferos más diversa en América y su origen es discutido con base en evidencias neontológicas y paleontológicas. En este proyecto se estudió el registro fósil de roedores cricétidos de las subfamilias Sigmodontinae y Neotominae del centro de México durante el Neógeno tardío, en el límite de las Edades de Mamíferos Terrestres de Norteamérica (NALMA) Henfiliano tardío-Blancano temprano (entre los 4.89 y los 2.6 Ma) con un enfoque bioestratigráfico, filogenético y paleoecológico. En el análisis bioestratigráfico se describe el alcance estratigráfico de las especies de roedores sigmodontinos y neotominos del Henfiliano tardío (Hh3) de las cuencas de Tecolotlán, Jalisco y, San Miguel de Allende (SMA), Guanajuato, en donde se registran los géneros *Copemys*, *Prosigmodon*, *Bensonmys* y *Neotoma* (*Paraneotoma*). Durante el Blancano temprano de SMA se registran las especies de los géneros *Prosigmodon*, *Bensonmys*, *Neotoma* (*Paraneotoma*), *Neotoma* y *Sigmodon*. El alcance estratigráfico de estas especies se correlacionó con cricétidos de Norteamérica y Sudamérica y se realizó un análisis de redes para caracterizar el intercambio dinámico entre estas regiones a través del tiempo. Los resultados de este análisis muestran que hay un intercambio dinámico entre el centro de México con dos regiones faunísticas de Norteamérica (Este y Oeste), pero no se detalla una interacción relevante con Sudamérica, aunque estos datos se discuten.

Para entender mejor la relación biogeográfica y evolutiva entre roedores sigmodontinos y neotominos de Norteamérica se realizó un análisis filogenético con datos morfológicos que incluyó 22 especies de roedores fósiles y actuales, en el cual se incluyen las especies descritas para México durante el Plioceno. El resultado del análisis demuestra que el género *Prosigmodon* no está en sinonimia con *Sigmodon* y que su diversificación ocurrió principalmente en México durante el Henfiliano Hh2-Hh3. Resultado de esta diversificación se origina la especie *Prosigmodon tecolotum* en el Hh3 de Jalisco la cual comparte caracteres morfológicos de sigmodontinos norteamericanos y sudamericanos.

Se estudió la evolución en la hipsodoncia unicúspide (*unicuspid*) en especies de roedores del centro de México y California, EUA, relacionadas con el linaje *Copemys*, Sigmodontinae y Neotominae desde el Hh1 hasta el Rancholabreano. Además, se propone un nuevo índice para medir hipsodoncia en cricétidos denominado “Hipsodoncia de Corona” (HC) el cual se contrastó con los índices de Hipsodoncia (*H*) y Fenotipo de Corona (*crp*) en *Copemys dentalis* (Henfiliano temprano, Formación Dove Spring), *Prosigmodon tecolotum* (Henfiliano tardío de la Formación San José) y *Sigmodon* cf. *S. minor* (Blancano temprano, Cuenca de SMA). Se discute la relación entre los patrones de hipsodoncia y las variables ambientales y ecológicas que posiblemente estén relacionadas. Los resultados de bioestratigrafía, sistemática filogenética e hipsodoncia muestran que los roedores sigmodontinos y neotominos del centro de México se relacionan con faunas de roedores del sureste de EUA previo al Gran Intercambio Biótico Americano, durante este intercambio dinámico de roedores existe influencia de linajes afines a las Grandes Planicies de Norteamérica y a la Provincia de Cuencas y Sierras, los cuales convergieron en el centro de México.

**Palabras claves:** cricétidos, Neógeno tardío, centro de México, bioestratigrafía, filogenia y paleoecología

# ABSTRACT

The cricetid rodents are the most diverse mammals' family in America, and their origin is disputed based on neontological and paleontological evidence. This project focuses on studying the fossil record of cricetid rodents from the Sigmodontinae and Neotominae subfamilies in central Mexico during the Late Neogene in the late Hemphillian-early Blancan (4.89-2.6 Ma), using a biostratigraphic, phylogenetic and paleoecological approach. The biostratigraphic analysis describes the faunal succession of sigmodontine and neotomine rodent species in the late Hemphillian (Hh3) of the basins of Tecolotlán, Jalisco and San Miguel de Allende (SMA), Guanajuato, where the genera *Copemys*, *Prosigmodon*, *Bensonmys*, and *Neotoma* (*Paraneotoma*) are recorded. Afterward, the species of *Prosigmodon*, *Bensonmys*, *Neotoma* (*Paraneotoma*), *Neotoma*, and *Sigmodon* occur in the early Blancan of SMA. The stratigraphic range of these species was correlated with cricetids from North and South America, and network analysis was performed to characterize the dynamic exchange between these regions over time. The preliminary results of this analysis show a dynamic exchange between central Mexico and two faunal regions of North America (East and West), but a relevant interaction with South America is not detailed. However, these data are discussed.

To better understand the biogeographic and evolutionary relationship between sigmodontine and neotomine rodents of North America, a phylogenetic analysis was carried out with morphological data that included 22 species of fossil and current rodents, which includes the species described for Mexico during the Pliocene. The analysis shows that the genus *Prosigmodon* is not in synonymy with *Sigmodon* and that its diversification occurred mainly in Mexico during Hemphillian Hh2-Hh3. As a result of this diversification, the species *Prosigmodon tecolotum* originates in the Hh3 of Jalisco, which shares morphological characters of North American and South American sigmodontines.

The evolution of unicuspid hypsodonty was studied in rodent species from central Mexico and California, USA, related to the *Copemys*, Sigmodontinae, and Neotominae lineage from Hh1 to Rancho Labreano. Besides, a new index is proposed to measure hypsodonty in cricetids called "Crown Hypsodonty" (HC), which was contrasted with the Hypsodonty (H) and Crown Phenotype (crp) indices in *Copemys dentalis* (early Hemphillian, Dove Spring Formation), *Prosigmodon tecolotum* (late Hemphillian from the San José Formation) and *Sigmodon* cf. *S. minor* (Early Blancan, SMA Basin). The relationship between hypsodonty patterns and possibly related environmental and ecological variables is discussed. The results of biostratigraphy, phylogeny, and hypsodonty models show that Sigmodontinae and Neotominae rodents from central Mexico were related to rodent faunas from the southeastern USA before the Great American Biotic Exchange. During this dynamic exchange of rodents, lineages related to the Great Plains of North America and the Province of Basin and Range converged in central Mexico.

**Key words:** cricetids, Late Neogene, central Mexico, biostratigraphy, phylogeny and paleoecology

# ÍNDICE

1	INTRODUCCIÓN.....	11
2	MARCO TEÓRICO .....	14
2.1	Paleontología de roedores en México: su diversidad y provincialismo durante el Neógeno.....	15
2.2	La familia Cricetidae en el Neógeno de Norteamérica.....	18
2.2.1	Roedores cricétidos del Henfiliano tardío en México .....	21
2.2.2	Roedores cricétidos del Blancano de México .....	27
2.3	Evolución de los ecosistemas norteamericanos durante el Neógeno: condiciones geológicas y climáticas.....	30
2.3.1	La aridificación en los ecosistemas de Norteamérica y la hipsodoncia en roedores .....	39
3	METODOLOGÍA.....	46
3.1	Trabajo de campo.....	46
3.2	Revisión de colecciones en museos .....	48
3.3	Nomenclatura anatómica .....	49
3.4	Metodología para el análisis de redes de interacción en Cricetidae de América... 52	
3.5	Análisis de Sistemática filogenética .....	53
3.6	Inferencias paleoecológicas: índices de hipsodoncia.....	56

3.6.1	Nicho ecológico: inferencias de dieta preferente. ....	59
3.6.2	Comparación entre distintos índices de hipsodoncia y el modelo de nicho ...	60
3.6.3	Modelo de nicho y ontogenia. ....	61
3.6.4	Abreviaturas.....	64
4	RESULTADOS Y DISCUSIÓN .....	65
4.1	BIOESTRATIGRAFÍA .....	66
4.1.1	Cuenca de Tecolotlán, Jalisco estratigrafía de la localidad Jalteco 26.....	66
4.1.2	Estratigrafía de la cuenca de San Miguel de Allende.....	68
4.1.3	Localidad GTO 2a “Rancho el Ocote” .....	68
4.1.4	Estratigrafía de las localidades del Blanco temprano en SMA: GTO 6, GTO 12, GTO 19 y GTO 81.....	71
4.2	Paleontología sistemática.....	76
4.2.1	Descripción del material fósil.....	81
4.2.2	Comparación de <i>Prosigmodon tecolotum</i> con las especies de <i>Prosigmodon</i> y <i>Sigmodon</i> basales.....	86
4.2.3	Variación morfológica por desgaste en <i>Prosigmodon tecolotum</i> .....	89
4.2.4	Comparación taxonómica entre <i>Prosigmodon</i> y <i>Sigmodon</i> .....	90
4.3	Discusión sobre las migraciones y corredores biológicos en Norteamérica.....	94
4.4	Análisis de redes entre las faunas de roedores del Centro de México con otras regiones de América .....	106

4.5	SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA DE LAS ESPECIES DE <i>PROSIGMODON</i>	112
4.6	El clado <i>Prosigmodon</i> y su radiación en México .....	118
4.7	LA HIPSODONCIA EN LOS SIGMODONTINOS .....	125
4.7.1	Nicho ecológico hipsodoncia y masa corporal .....	125
4.7.2	Comparación entre las tres medidas de hipsodoncia .....	131
4.7.3	La utilidad de los índices de hipsodoncia en el registro fósil de roedores ...	139
5	CONCLUSIONES .....	144
6	REFERENCIAS .....	148
7	ANEXOS .....	162

# 1 INTRODUCCIÓN

La familia Cricetidae (Orden Rodentia) es la segunda familia de mamíferos más diversa en el mundo con 726 especies (Upham *et al.*, 2019). Estos roedores migraron desde Asia hacia Norteamérica a principios del Oligoceno y durante el Mioceno-Plioceno se diversificaron en las subfamilias Arvicolinae, Neotominae y Sigmodontinae, reconociéndose en la actualidad 22 géneros (Lindsay, 2008). Los sigmodontinos son el grupo de mamíferos más importante durante el Gran Intercambio Biótico Americano (GABI), ya que en su migración hacia Sudamérica se diversificaron en 82 géneros y 400 especies (Parada *et al.*, 2013).

Esta enorme diversidad de cricétidos es fundamental en las estructuras tróficas de los ecosistemas terrestres de América; sin embargo, su historia evolutiva es poco conocida y no hay un consenso entre los enfoques paleontológicos y neontológicos. Actualmente, se discute el momento y lugar de origen de los linajes más diversos de cricétidos, su nomenclatura y su clasificación taxonómica tanto con evidencias fósiles (Reig, 1977; Baskin, 1978; Tomida, 1987; Peláez-Campomanes & Martin, 2005; Lindsay, 2008; Rincón *et al.*, 2016; Barbière *et al.*, 2019; Martin *et al.*, 2020) como con evidencias morfológicas y moleculares de especies vivientes (Peppers *et al.*, 2002; Stepan, 1995; Weksler, 2006; Parada *et al.*, 2013; Burgin *et al.*, 2018; Upham *et al.*, 2019).

En el centro de la discusión sobre el origen y evolución de los roedores cricétidos americanos, se encuentran los registros fósiles de Sigmodontinae y Neotominae del Henfiliano y Blancano de México. Este material fósil es muy completo y ha sido colectado en secuencias sedimentarias de las faunas de Yepómera, La Concha en Chihuahua y en la

fauna de San Miguel de Allende con un buen control estratigráfico basado en la ocurrencia fósil de megafauna y en edades radiométricas, tanto de  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  como de  $\text{U}^{235}/\text{Pb}^{207}$  (Carranza-Castañeda, 2006; Carranza-Castañeda, 2019; Gillette *et al.*, 2016; Kowallis *et al.*, 2017). Además, nuestro país es una de las regiones con mayor diversidad de cricétidos en Norteamérica durante el Mioceno-Plioceno, donde se han descrito formalmente 11 especies: *Baiomys kolbi*, *Bensonmys elachys*, *B. baskini*, *B. winklerorum*, *Neotoma (Paraneotoma) sawrockensis*, *Pliophenacomys wilsoni*, *Prosigmodon chihuahuensis*, *P. oroscoi*, *P. ferrusquiai*, *P. tecolotum* y *Postcopemys chapalensis* (Lindsay & Jacobs, 1985; Carranza-Castañeda & Walton, 1992; Rincón *et al.*, 2016; Pacheco-Castro *et al.*, 2019).

Algunas especies de *Prosigmodon* y *Neotoma* parecen tener una primer ocurrencia en México y otras aparentemente migraron desde localidades en Estados Unidos de América (EUA), con lo cual se ha discutido la existencia de un intercambio dinámico de roedores entre distintas regiones de Norteamérica (Lindsay & Jacobs, 1985; Carranza-Castañeda y Walton, 1992; Pacheco-Castro *et al.*, 2019). Aunado a esto, las especies de *Prosigmodon*, *Sigmodon* y *Neotoma* son especies importantes para entender el origen del grupo a través de diferentes hipótesis: 1) linaje *Copemys-Prosigmodon-Sigmodon* (Jacobs and Lindsay, 1981; Lindsay & Jacobs, 1985; Lindsay, 2008) y 2) los linajes *Copemys-Baiomys-Neotominae* y *Copemys-Honeymys-Prosigmodon-Sigmodon* (Martin *et al.*, 2020).

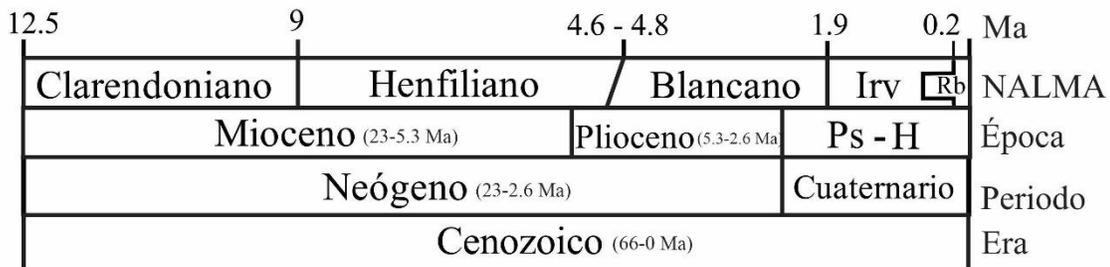
Debido a esto, en el presente trabajo se describe la sucesión faunística de especies de sigmodontinos y neotominos en las cuencas de Tecolotlán, Jalisco y San Miguel de Allende, Guanajuato durante el Plioceno-Pleistoceno temprano, con un enfoque bioestratigráfico, filogenético y paleoecológico. Esto con el objetivo de conocer el origen de estos roedores en México y su relación con roedores de toda América.

Desde el enfoque bioestratigráfico se realiza una correlación entre taxones afines a sigmodontinos y neotominos con una distribución en el centro de México y las principales localidades de Estados Unidos de América (EUA), esto para determinar los alcances estratigráficos, los centros de origen y la afinidad entre regiones faunísticas. Además, a través de un modelo de redes se analiza la interacción entre faunas de cricétidos de México con otras regiones faunísticas de Norte y Sudamérica y, se discuten los posibles corredores faunísticos entre estas regiones y su importancia en el origen y desarrollo de la diversidad de sigmodontinos sudamericanos. Con base en el modelo de sistemática filogenética de sigmodontinos y neotominos, enfocado en las especies fósiles mexicanas, se busca entender la relación entre las especies de *Prosigmodon* y *Sigmodon*, además de determinar si estos son grupos monofiléticos y la validez sistemática de sus especies. Por último, se propone un modelo ecológico de nicho con variables de hipsodoncia y masa corporal para roedores sigmodontinos y neotominos desde el límite Clarendoniano-Henfiliano de EUA hasta el Rancholabreano del centro de México con el objetivo de describir los patrones evolutivos en sus molares, los cuales pudieron ser influenciados por los cambios ecológicos y climáticos de finales del Cenozoico.

## 2 MARCO TEÓRICO

Esta sección es una revisión sobre el conocimiento actual de los roedores del Neógeno (23-2.58 millones de años [Ma]) en México. Aquí se presentan los principales descubrimientos e hipótesis referentes a la evolución de este grupo a través del tiempo y su contexto geológico, biológico y climático en el cuál vivieron. La sección está dividida en dos capítulos: 1) Paleontología de roedores en México; 2) Evolución de los ecosistemas norteamericanos durante el Neógeno.

En el primer capítulo se describen los registros de roedores cricétidos fósiles en México y su importancia en las faunas de toda América. Esta revisión se enfoca en la estratigrafía y biocronología de especies de sigmodontinos y neotominos durante el Neógeno, detallando su ocurrencia a finales de este periodo, durante las Edades de Mamíferos Terrestres de Norteamérica (NALMA por sus siglas en inglés) según Woodburne (2004) del Henfiliano (entre los 9 y los 4.6-4.8 Ma) y Blancano temprano (entre los 4.8-4.6 y los 1.9 Ma) de México (Fig.1).



**Figura 1.** Tabla cronoestratigráfica del Neógeno tardío y Cuaternario. Se muestran las subdivisiones temporales por época y Edades de Mamíferos Terrestres de Norteamérica (NALMA), modificado de Woodburne (2004). Abreviaciones: Irv, Irvingtoniano; Ma, millones de años; Ps-H, Pleistoceno-Holoceno; Rb, Rancholabreano. Los límites temporales de las épocas y periodos son tomados de la *International Chronostratigraphic Chart*.

En el segundo capítulo se realiza una revisión sobre los principales acontecimientos geológicos, climáticos y biológicos que moldearon la estructura en los ecosistemas desde el Mioceno hasta el Pleistoceno en Norteamérica (NA). Aquí se describen los procesos geológicos y sus cambios climáticos que configuraron los paisajes en México, tales como la formación de la Faja Volcánica Transmexicana (FVT) y la provincia de Cuencas y Sierras (*Basin and Range Province*). Se abordan los cambios ecológicos resultantes por el Gran Intercambio Biótico Americano (GABI) y la aridificación gradual del hemisferio Norte, con énfasis en las adaptaciones en hipsodoncia de los grandes herbívoros y los roedores.

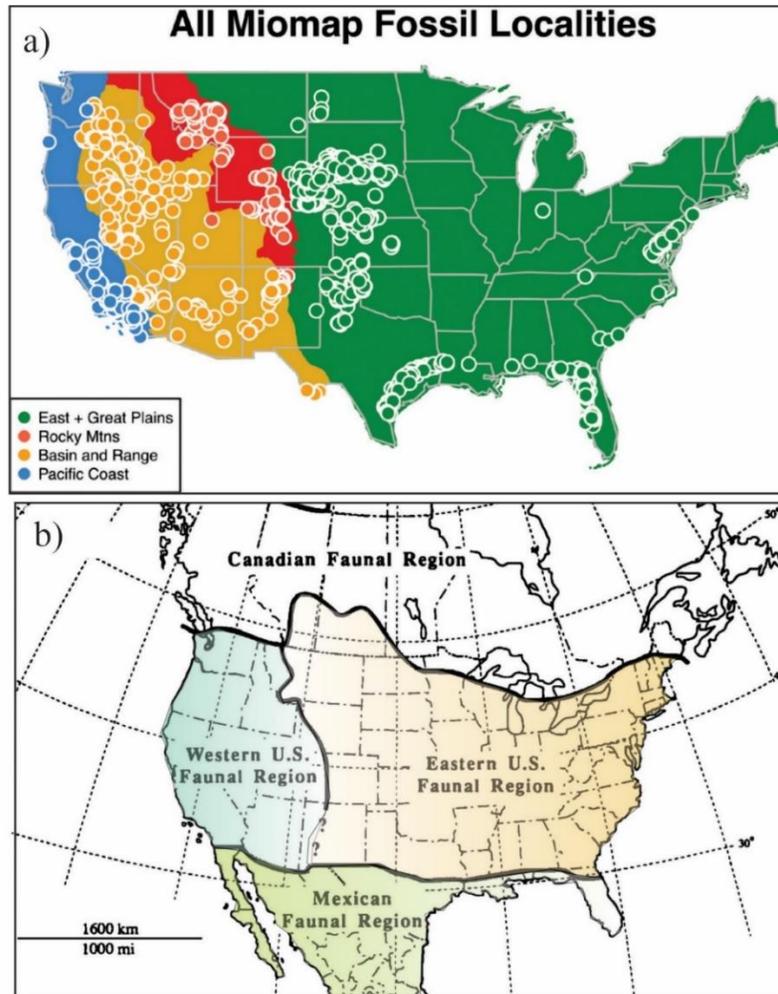
## **2.1 Paleontología de roedores en México: su diversidad y provincialismo durante el Neógeno**

En el Neógeno de México, se originaron y diversificaron varios grupos de mamíferos, tanto de megafauna como de pequeños mamíferos, los cuales son relevantes para reconstruir la historia evolutiva de los ecosistemas en Norteamérica y Sudamérica. Entre los grupos más importantes se encuentran équidos, antilocápridos, proboscídeos, cánidos, félicos, mustélidos, entre otros (Ferrusquía-Villafranca, 2003; Carranza-Castañeda, 2006; Jiménez-Hidalgo & Carranza-Castañeda, 2010; Wang *et al.*, 2014; Carranza-Castañeda, 2019). La mayor cantidad de información que se tiene sobre la evolución de las faunas en México proviene del registro de mamíferos con talla mediana-grande, pero en el registro de pequeños mamíferos, como los roedores, es posible reconstruir con mayor detalle la estructura de los ecosistemas.

Las principales familias del Orden Rodentia que se diversificaron en Norteamérica (NA) fueron: Aplodontiidae, Arvicolidae (nivel taxonómico según un enfoque

paleontológico), Castoridae, Geomyidae, Heteromyidae, Sciuridae y Cricetidae (Lindsay, 2008; Paleobiodb.org). Estos grupos tienen una distribución asimétrica en el continente según la provincia geológica en la cual se encuentren. La mayor diferencia existe entre las faunas del Este y del Oeste de NA (Lounghney & Smiley, 2019): en el Este se establece la provincia geológica de las Grandes Planicies (*Great Plains Province*), mientras que en el Oeste se conjuntan las provincias Montañas Rocallosas (*Rocky Mountains Province*), Cuencas y Sierras (*Basin and Range Province*) y Costa del Pacífico (*Pacific Coast Province*), ver en figura 2a.

Tradicionalmente se consideraba a nuestro país una región faunística independiente de Norteamérica, sobre todo en propuestas erigidas con base en la ocurrencia de roedores fósiles. Aparentemente, en México se destaca la ausencia de especies de las familias Arvicolidae (solo una especie), Castoridae y Aplodontiidae, las cuales son muy comunes en latitudes más boreales e históricamente han sido utilizadas para subdividir regionalmente a Norteamérica y establecer límites cronoestratigráficos del Neógeno tardío (Bell, 2000; Bell *et al.*, 2004; Fig. 2b).



**Figura 2.** Provincias geológicas en EUA y regiones faunísticas con base en la ocurrencia de microtinos (Arvicolinae) en Norteamérica. A) Provincias geológicas de EUA y sus principales localidades fosilíferas de mamíferos (Neógeno), tomado de Loughney & Smiley (2019). B) Regiones faunísticas de Norteamérica con fósiles índice de arvicolinos, tomado de Bell (2000).

A diferencia de otras regiones de Norteamérica, en México hay una importante cantidad de registros de las familias Cricetidae y Sciuridae que se distribuyen desde el noroeste hasta el centro y sur del país (Paleobiodb.org). En menor medida se tienen registros de las familias Heteromyidae y Geomyidae en las faunas de Yepómera, Chihuahua (Lindsay & Jacobs, 1985) y Castoridae en la fauna del Golfo de Santa Clara, Sonora (Lindsay, 1984). Si bien esta diversidad de roedores es importante para entender la evolución de los ecosistemas norteamericanos, en los siguientes subcapítulos solo se abordará la diversidad e historia evolutiva de los cricétidos.

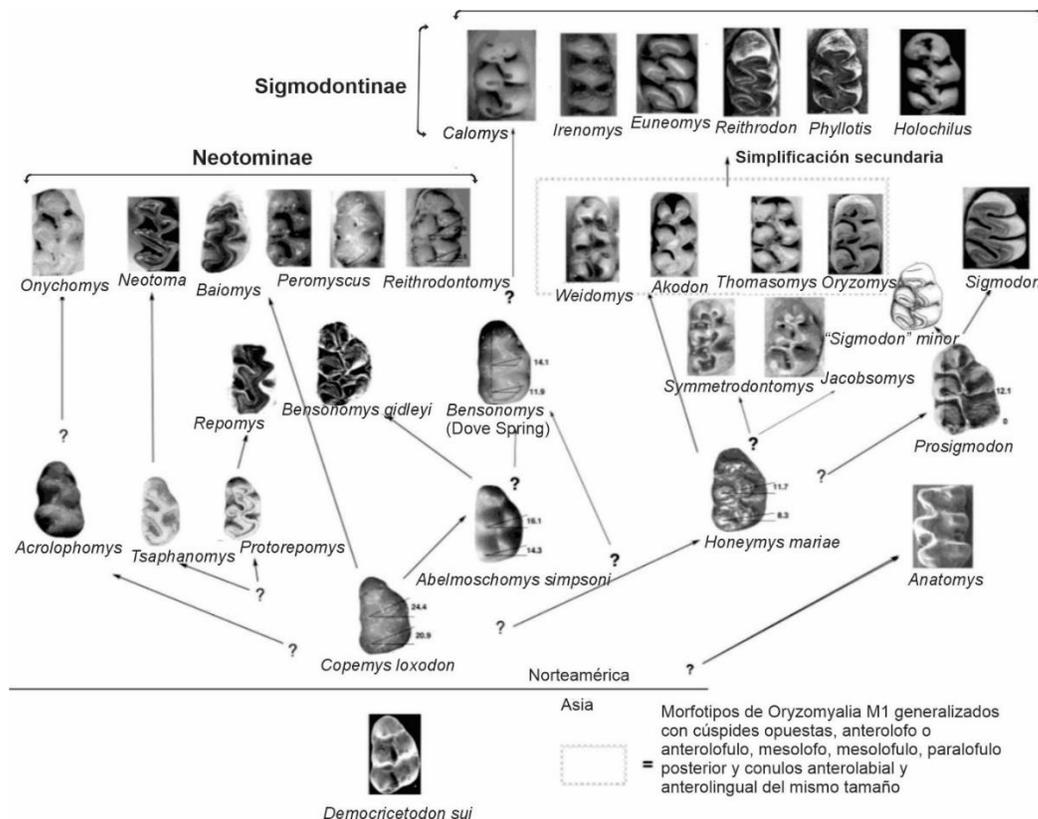
## 2.2 La familia Cricetidae en el Neógeno de Norteamérica

La familia Cricetidae es la segunda familia más diversa de mamíferos en el mundo y su diversidad se encuentra principalmente en América. Esta familia evolucionó de roedores múridos que llegaron de Asia durante el Oligoceno (Chadroniano, 38 a 34 Ma) y rápidamente se diversificó en los géneros *Eumys*, *Eoeumys*, *Scottimus*, *Leidymys* y *Paciculus* (Lindsay, 2008).

Durante el Neógeno medio en el Mioceno (23.5.3 Ma) en un segundo pulso de radiación se originan y diversifican las tribus: Galushamyini, Democricetodontini, Sigmodontini y Neotomini (Korth, 1994; Lindsay, 2008; Martin *et al.*, 2020). De estas tribus (o subfamilias, consideradas así en la sistemática de roedores actuales), los roedores sigmodontinos y neotominos se convirtieron en los linajes más diversos del continente e incrementaron su riqueza y abundancia hacia finales del Mioceno (Lindsay, 2008; Paleobiodb.org). Recientemente, Martin *et al* (2020) han discutido si en la evolución de migrantes asiáticos como *Democricetodon sui* se pudo originar el género *Copemys*, el cual estaría relacionado directamente con los neotominos y sigmodontinos norteamericanos del Mioceno-Plioceno de Norteamérica. En esta hipótesis previamente mencionada, los sigmodontinos sudamericanos se consideran un grupo que pudo originarse a través de dos posibles linajes: el linaje de *Copemys-Bensonmys-Calomys* y, el linaje de *Copmeys-Honeymys-Oryzomyalia* (Martin *et al.*, 2020).

Como puede observarse, la discusión sobre el origen de los sigmodontinos norteamericanos y, sobre todo, sudamericanos, se encuentra en pleno auge. Esto se debe a que en el límite del Mioceno-Plioceno, durante las Edades de Mamíferos Terrestres de

Norteamérica (NALMA) del Henfiliano (9-4.7 Ma) y Blancano (4.7-1.8 Ma) se desarrolla la mayor diversidad de cricétidos en Norteamérica, con al menos 21 géneros (Lindsay, 2008). En esta diversidad, particularmente alta, entre el límite Henfiliano-Blancano, es decir, entre el Henfiliano tardío (Hh3; 5.59-5 Ma), lo más tardío del Henfiliano tardío (Hh4; 5-4.7 Ma) y el Blancano temprano (4.7-1.89 Ma), es cuando se originan y diversifican las subfamilias Sigmodontinae y Neotominae. En la subfamilia Sigmodontinae se diversifican los géneros *Jacobsomys*, *Prosigmodon*, *Symmetrodontomys* y *Sigmodon*. Mientras que en Neotominae se desarrollan los géneros *Acrolophomys*, *Abelmoschomys*, *Antecalomys*, *Bensonomys*, *Baiomys*, *Neotoma*, *Tsaphanomys*, *Peromyscus* y *Reithrodontomys* (Korth, 1994; Lindsay, 2008; Martin *et al.*, 2020; Fig. 3).

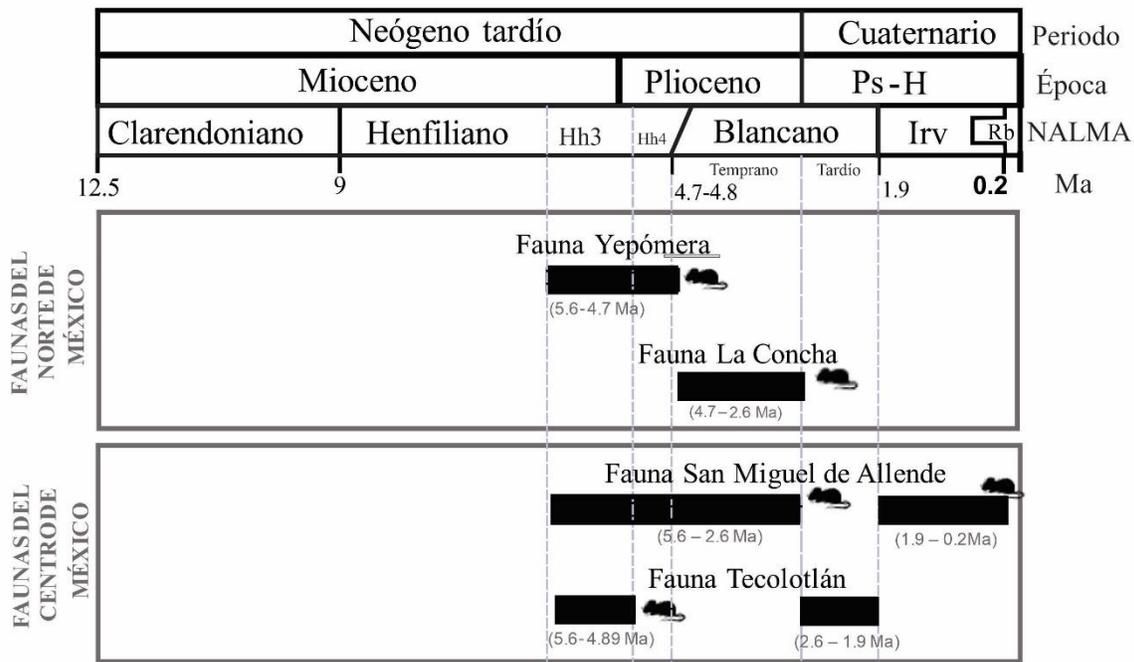


**Figura 3.** Escenario evolutivo de los sigmodontinos y neotominos fósiles según Martin *et al.* (2020). La mayoría de los ejemplares corresponden a molares superiores M1, con excepción del m1 de *Acrolophomys*. Las flechas corresponden a posibles relaciones entre los taxones con base en una comparación morfológica. La figura fue traducida al español y se compactó el orden de los elementos para una mejor visualización.

A esta diversidad de roedores cricétidos se integran los registros de México procedentes de las áreas mejor estudiadas del país en bioestratigrafía de mamíferos del Mioceno tardío-Plioceno: fauna de Yepómera y fauna de la Concha en Chihuahua (Lindsay & Jacobs, 1985) y la fauna de la cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato (Carranza-Castañeda & Walton, 1992; Carranza-Castañeda, 2006), ambas faunas del Henfiliano tardío-Blancano y correlacionables entre sí con base en los alcances estratigráficos de la mayoría de las especies de roedores (Tabla 1; Fig. 4). En este trabajo se añaden nuevos registros roedores fósiles de la fauna de Tecolotlán, Jalisco del Henfiliano tardío y se correlacionan bioestratigraficamente con los registros previamente mencionados de sigmodontinos y neotominos (Pacheco-Castro *et al.*, 2019).

En las secuencias sedimentarias de Chihuahua (Yepómera y La Concha) y Guanajuato (cuenca de San Miguel de Allende) se han colectado y descrito la ocurrencia de miles de fósiles de mamíferos del Plioceno-Pleistoceno en estratos que han sido datados con fechamientos radiométricos y asociaciones faunísticas. Con base en esta sucesión faunística y la correlación bioestratigráfica y filogenética de las especies reportadas en México y otras especies en toda América, se han establecido diferentes propuestas evolutivas con respecto al origen de las faunas en México y su relación con faunas de EUA y Sudamérica (Lindsay y Jacobs, 1985; Carranza-Castañeda, 2006; Wang *et al.*, 2012; Carranza-Castañeda *et al.*, 2013; Carranza-Castañeda, 2019). De tal forma, que ahora es posible ahondar con mayor detalle en los registros de roedores fósiles con un enfoque bioestratigráfico, filogenético y paleoecológico, considerando para ello los trabajos previos de Lindsay y Jacobs (1985) en Chihuahua y los trabajos de Carranza-Castañeda & Walton (1992) en Guanajuato (Fig. 4).

La correlación bioestratigráfica entre las especies de roedores previamente reportadas se menciona en los siguientes subcapítulos con énfasis en edades NALMA del Henfiliano tardío Hh3 y H4 (5.6 ~4.8 Ma) y Blancano temprano (4.8-4.6 a 2.6 Ma).



**Figura 4.** Alcances estratigráficos de las faunas de mamíferos en las principales cuencas sedimentarias descritas en este trabajo. Abreviaciones: Irv, Irvingtoniano; Ma, millones de años; NALMA, Edades de Mamíferos Terrestres de Norteamérica; Ps-H, Pleistoceno-Holoceno; Rb, Rancholabreano. El símbolo de un roedor señala las secuencias en las que se conoce el registro de roedores.

### 2.2.1 Roedores cricétidos del Henfiliano tardío en México

El primer trabajo enfocado en faunas de roedores del Plioceno en México se realizó en la década de los 70 en el noroeste del estado de Chihuahua, en el área de Yepómera, la cual había sido ampliamente estudiada por Chester Stock del *California Institute of Technology*. En esta área, los trabajos de prospección del *University of Arizona Laboratory of Paleontology* se enfocaron en los estratos de pequeños vertebrados más ricos en donde fueron colectados 4.5 toneladas de sedimento para su tamizaje. Esto resultó en la colecta de miles

de fósiles de vertebrados asignados a las edades NALMA del Henfiliano tardío (fauna de Yepómera) y Blancano temprano (Fauna de la Concha; Lindsay & Jacobs, 1985). Estas faunas del área de Yepómera y La Concha fueron la primera referencia para entender el origen y los alcances estratigráficos de mamíferos en México y su registro fósil continúa siendo fundamental para establecer hipótesis bioestratigráficas de faunas norteamericanas (Carranza-Castañeda, 2006; Carranza-Castañeda, 2019).

Los fósiles más antiguos en el área de Yepómera corresponden al Henfiliano tardío, entre los que destacan: *Agriotherium*, *Pseudaelurus*, *Machairodus*, *Astrohippus*, *Dinohippus*, *Neohipparion* y *Teleoceras* (Lindsay, 1984). Todos ellos taxones de megafauna que pueden correlacionarse en estratos de la misma edad en el centro de México. Por otro lado, los fósiles de pequeños vertebrados son referidos a los órdenes: Chiroptera, Lagomorpha, Eulipotyphla (anteriormente Insectivora) y Rodentia (Lindsay & Jacobs, 1985). Los roedores corresponden a cuatro familias: Sciuridae, Heteromyidae, Geomyidae y Cricetidae, las cuales también tienen ocurrencia en el centro de México, con excepción de los heterómidos. De entre estas familias, la correlación bioestratigráfica más relevante se ha realizado con los cricétidos, particularmente con las especies de sigmodontinos y neotominos: *Baiomys*, *Bensonmys*, *Copemys* y *Prosigmodon* (Tabla 1; Fig. 5).

La correlación bioestratigráfica y comparación morfológica entre estas especies de Yepómera y las especies de las Grandes Planicies de Norteamérica muestra que las especies de la fauna de Yepómera tienen características más basales que sus contrapartes en los Estados Unidos de América (EUA). Además, se ha discutido la posibilidad de que el linaje *Copemys-Prosigmodon-Sigmodon* esté relacionado con el origen de los Sigmodontinos norteamericanos (Jacobs & Lindsay, 1981; Lindsay & Jacobs, 1985) y, el linaje *Copemys-*

*Calomys (Bensonmys)*-Akodontini-Phyllotini-Oryzomyini pudiera estar relacionado con la explosión de diversidad de los roedores sigmodontinos sudamericanos (Baskin, 1978; Jacobs & Lindsay, 1984).

**Tabla 1.** Especies de roedores fósiles del Neógeno tardío de México en Faunas del Henfiliano tardío, Blancano temprano e Irvingtoniano. Abreviaciones: B, Blancano temprano; CS, Provincia de Cuencas y Sierras; FVTM, Faja Volcánica Transmexicana; GS, Golfo de Santa Clara, Sonora; H, Henfiliano tardío; I, Irvingtoniano; SMA, San Miguel de Allende. Debido a su importancia para este trabajo se separa la localidad de Rancho el Ocote de las otras localidades en la Cuenca de San Miguel de Allende. Se incluye (\*) *Postcopemys chapalensis* descrita en el Blancano de la Laguna de Chapala, Jalisco (Rincón *et al.*, 2016).

<i>Especies de Roedores</i>	Chihuahua	Guanajuato	Jalisco	GS
	(CS)	(FVTM)	(FVTM)	
	<i>Yepómera</i>	<i>Cuenca de SMA</i>	<i>Cuenca de Tecolotlán</i>	
<b>Castoridae</b>				
<i>Castor californicus</i>				B
<b>Cricetidae</b>				
<b>Arvicolinae</b>				
<i>Pliophenacomys wilsoni</i>	B			
<b>Neotominae</b>				
<i>Baiomys kolbi</i>	H/B	H		
<i>Bensonmys elachys</i>	H/B	H		
<i>Bensonmys baskini</i>	H/B	H		
<i>Bensonmys winklerorum</i>		H	H	
<i>Hodomys</i> sp.				B
<i>Neotoma albigula</i>		B		
<i>Neotoma cf. N. magnodonta</i>		B		
<i>Neotoma sawrockensis</i>		H/B		
<i>Neotoma</i> sp.				B
<b>Sigmodontinae</b>				
<i>Copemys valensis</i>	H		H	
<i>Postcopemys chapalensis</i> *				
<i>Prosigmodon chihuahuensis</i>	H	H		
<i>Prosigmodon oroscoi</i>	H/B	H		
<i>Prosigmodon ferrusquiai</i>		H		
<i>Prosigmodon tecolotum</i>			H	
<i>Sigmodon curtisi</i>				B

---

<i>Sigmodon</i> cf. <i>S. minor</i>		B
<b>Geomyidae</b>		
<i>Geomys minor</i>		H
<i>Nerterogeomys minor</i>	B	
<i>Pliogeomys carranzai</i>	H	
<b>Heteromyidae</b>		
<i>Prodipodomys idahoensis</i>	H/B	
<b>Sciuridae</b>		
<i>Paenemarmota barbouri</i>	H	H
<i>Parapaenemarmota pattersoni</i>	H	
<i>Spermophilus matachicensis</i>	H	

---

Sumando a estas hipótesis evolutivas en relación al origen de los sigmodontinos y neotominos en Norteamérica, las faunas de Yepómera han sido correlacionables con faunas del centro de México. En particular con secuencias sedimentarias del área de “Rancho el Ocote” en la cuenca de SMA. En esta área afloran las secuencias sedimentarias más completas del del Henfiliano tardío-Blancano temprano en México, las cuales fueron depositadas en ambientes lacustres con gran aporte de líticos volcánicos que han permitido una datación radiométrica única en México y una de las más importantes en América.

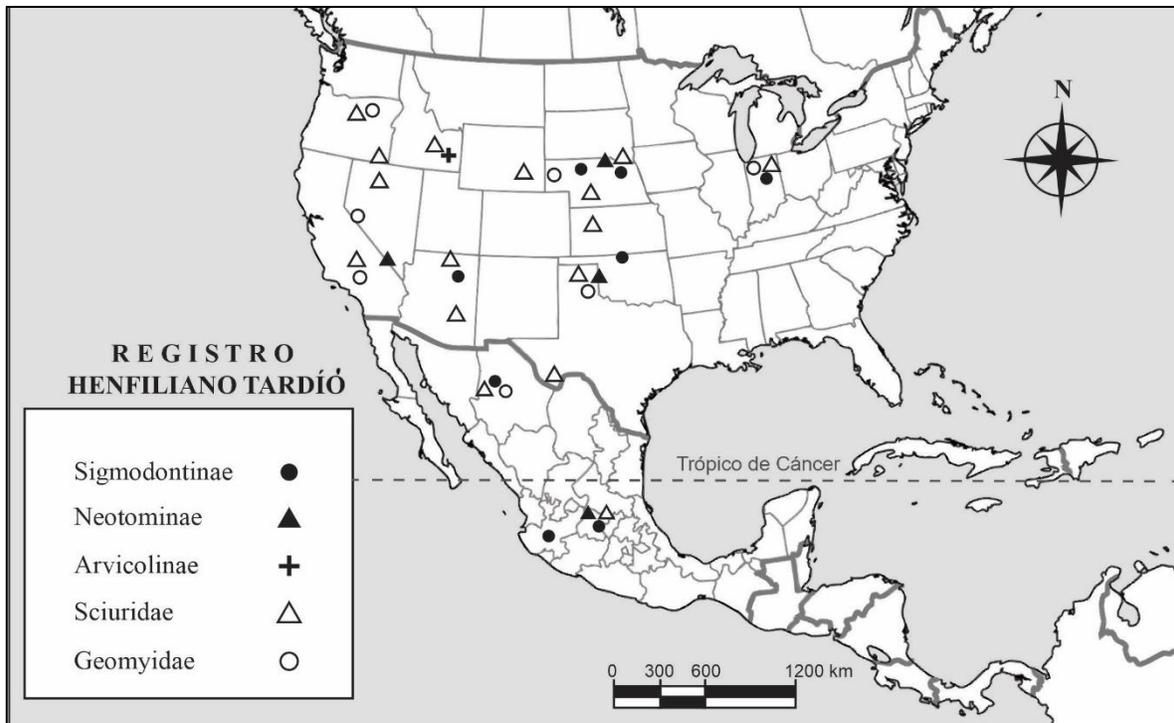
En esta área, en particular en las localidades GTO 2a , GTO 2b y GTO 2c Carranza-Castañeda (1989, 2006) determinó mediante un análisis tafonómico, que la sección del Henfiliano está dividida en dos niveles estratigráficos: el Estrato Rhino del Henfiliano tardío (Hh3), definido por la presencia de *Teleoceras*, *Borophagus*, *Agriotherium*, *Machairodus* y *Megalonyx*, y la abundancia de *Neohipparion* y *Nannippus aztecus*, y el Estrato Blanco que corresponde a lo más tardío del Henfiliano tardío (Hh4) y en el cual se observan *Astrohippus stockii*, *Dinohippus mexicanus*, (*?*)*Rhynchotherium*, *Hexobelomeryx* y *Paramylodon garbanii*.

En los sedimentos del Hh3-Hh4 de GTO 2a y GTO 2b “Rancho el Ocote” se han descrito roedores pertenecientes a las subfamilias Sigmodontinae y Neotominae: *Prosigmodon ferrusquiai*, *Prosigmodon chihuahuensis*, *Prosigmodon oroscoi*, *Bensonomys elachys*, *Baiomys kolbi* y *Neotoma sawrockensis* (Tabla 1; Fig. 5). Esta diversidad de roedores es interpretada como un periodo de radiación en los cricétidos sigmodontinos, principalmente del género *Prosigmodon*, justo antes del inicio del GABI (Carranza-Castañeda & Walton, 1992; Pacheco-Castro *et al.*, 2019). Aunque, Peláez-Campomanes y Martin (2005) discuten la posibilidad de que esta fauna corresponda al Blancano temprano y no al Henfiliano, esto con base en la sinonimia que han propuesto entre las especies de *Prosigmodon* y *Sigmodon* del Plioceno-Pleistoceno de Kansas, EUA. Por lo que en este trabajo se define a detalle los límites bioestratigráficos, morfológicos y sistemáticos entre las especies de *Sigmodon* y *Prosigmodon*.

Aunado a esto, en este proyecto de investigación se erige la especie *Prosigmodon tecolotum* de la cuenca de Tecolotlán, Jalisco, con la descripción del material dentario más completo que se conozca para este género (Pacheco-Castro *et al.*, 2019). Con base en este registro y los fósiles tipo de *Sigmodon* y *Prosigmodon* de Norteamérica se ha estudiado la afinidad filogenética con el linaje de los sigmodontinos norteamericanos *Copemys-Prosigmodon-Sigmodon* y descrito los caracteres diagnósticos dentales (presencia del mesolofa en M1/M2) que pudieran estar relacionados con especies basales de sigmodontinos sudamericanos.

Aunque en la actualidad los sigmodontinos y neotominos son grupos monofiléticos que se distinguen claramente con caracteres morfológicos (fósiles y especies actuales) y moleculares (solo especies actuales), en el registro fósil esto es complicado debido a que las

propuestas sistemáticas están fundamentadas principalmente en sus molares (elementos diagnósticos que comúnmente se preservan). Por lo que no es sencilla la asignación taxonómica de los fósiles más antiguos y las hipótesis evolutivas a menudo cambian radicalmente. Por ejemplo, Martin *et al.* (2020) sugieren que *Copemys* es un neotomino y no un sigmodontino, como tradicionalmente se considera. Además, se propone que este género estaría relacionado con cuatro líneas evolutivas: 1) linaje directo con los géneros *Baiomys*, *Peromyscus* y *Reithrodontomys*; 2) linaje directo con *Albemoschomys*, que estaría relacionado con *Bensonmys* y éste con *Calomys* de Sudamérica; 3) relación indirecta con los géneros *Tsaphanomys* y *Protorepomys*, supuestos ancestros de las especies hipsodontas de *Neotoma* y *Repomys*; 4) relación indirecta con *Honeymys*, que a su vez estaría relacionado con *Prosigmodon* y *Sigmodon*, siendo estos dos géneros una rama paralela de los Sigmodontinos sudamericanos actuales (Fig. 3). Debido a esto, en este trabajo se propone un modelo filogenético para distinguir a roedores sigmodontinos y neotominos fósiles con base en caracteres morfológicos dentales (véase Resultados y Discusión de Filogenia).



**Figura 5.** Registros de las principales faunas de roedores en Norteamérica durante el Henfiliano tardío en Norteamérica. Las localidades en México corresponden a Yepómera, Chihuahua (Jacobs & Lindsay, 1981; Lindsay & Jacobs, 1985), cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato (Carranza-Castañeda & Walton, 1992; Carranza-Castañeda, 2006) y cuenca de Tecolotlán, Jalisco (Pacheco-Castro *et al.*, 2019). Las localidades en Norteamérica son tomadas de *Paleobiology Database* (paleobiodb.org), el mapa se construyó con QGIS ver. 3.10.

### 2.2.2 *Roedores cricétidos del Blancano de México*

La edad del Blancano corresponde principalmente al Plioceno y su alcance temporal tiende a ser variable en Norteamérica, se ha estimado que el límite más antiguo 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 más reciente se ubica entre los 1.8 y 1.3 Ma por la presencia *Mammuthus* (Bell *et al.*, 2004).

En México es posible distinguir el límite entre el Henfiliano y Blancano utilizando el alcance bioestratigráfico de especies de équidos y la ocurrencia de inmigrantes sudamericanos, en conjunto con dataciones radiométricas y registros magnetoestratigráficos.

De tal manera que este límite se propone entre los 4.97 y 4.85 Ma para el norte del país (Lindsay *et al.*, 1984; Lindsay *et al.*, 2006) y de 4.7 a 4.8 Ma para las faunas del centro de México (Flynn *et al.*, 2005; Kowallis *et al.*, 2017). El límite más tardío es de 1.8 Ma, con una división a los 2.5-2.6 Ma entre el Blancano temprano y el Blancano tardío (Bell *et al.*, 2004).

Los roedores mejor conocidos para el Blancano de México corresponden a las especies reportadas en las faunas de La Concha, Chihuahua, (Lindsay & Jacobs, 1985) y diversas localidades en diferentes áreas de la cuenca de SMA (Carranza-Castañeda, 2006; Pacheco-Castro, 2015), los cuales se estudian en este trabajo y se correlacionan bioestratigráficamente. Estos roedores del Blancano temprano corresponden a las familias Cricetidae, Heteromyidae, Geomyidae y Sciuridae (Tabla 1).

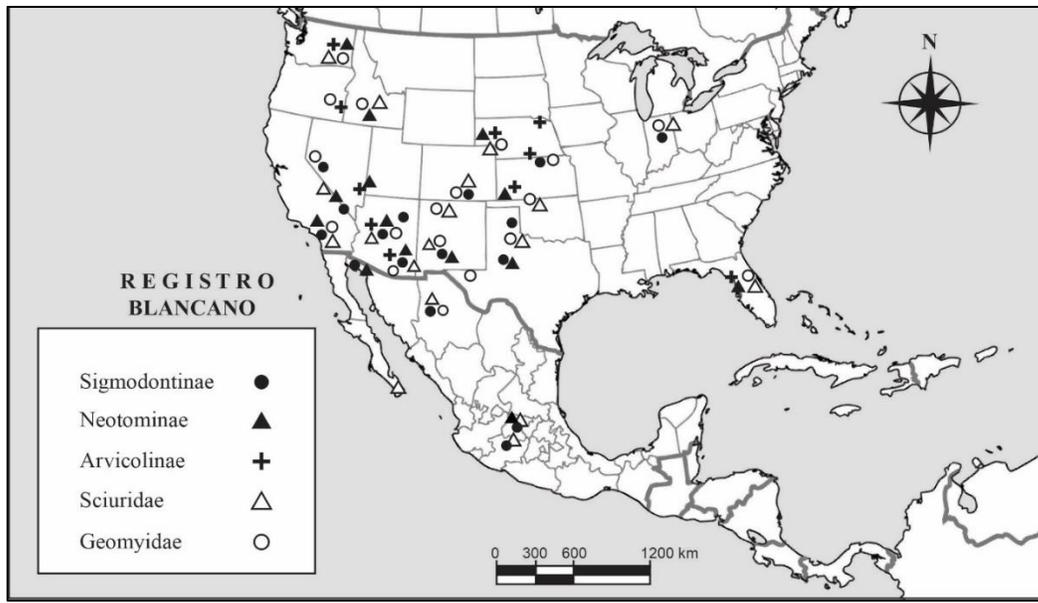
En La Concha, Yepómera, Chihuahua se registran las especies de cricétidos: *Baiomys kolbi*, *Bensonmys elachys*, *Bensonmys baskini* y *Prosigmodon oroscoi*. Cabe mencionar que inicialmente *Bensonmys* fue propuesto como un subgénero de *Calomys*, en donde se incluyen especies de roedores enteramente sudamericanos y se le relacionó con el origen de los sigmodontinos sudamericanos (Baskin, 1978), pero actualmente se considera a *Bensonmys* como un género de neotominos enteramente norteamericano y se discute si está relacionado con *Calomys* (Martin, 2020).

En la fauna de La Concha se tiene el único registro de la subfamilia Arvicolinae del Plioceno para México, con la especie *Pliophenacomys wilsoni* (Lindsay & Jacobs, 1985). Con solo el registro de esta especie de arvicolinos se propuso considerar a todo México como una región faunística diferente de Norteamérica (Bell, 2000), lo cual se discute en este trabajo. Además de este arvicolino, Lindsay & Jacobs (1985) reportaron las especies

endémicas de Geomyidae: *Pliogeomys carranzai* y *Nerterogeomys minor* y, de Heteromyidae: *Prodipodomys* sp. (Tabla 1; Fig. 6).

En la cuenca de SMA, en las localidades GTO 12 y GTO 19 las especies de cricétidos descritas para el Blancano temprano son similares a las especies del Henfiliano tardío de GTO 2 “Rancho el Ocote”, con la excepción de que no se observa el género *Prosigmodon* y en su lugar es común encontrar especies con mayor hipsodoncia (Fig. 6): *Sigmodon* cf. *S. minor*, *Neotoma sawrockensis*, *Neotoma. albigula* y *N. goldmani* (Carranza-Castañeda & Walton, 1992; Pacheco-Castro, 2015). En este trabajo se realiza una correlación detallada de los alcances estratigráficos de estas especies en la cuenca de SMA en las áreas de Los Galvanes (GTO 12 “La Pantera”), área de Rancho Viejo (GTO 6 y GTO 19) y área de Coecillos (GTO 81 “La Perdida”).

La composición faunística de especies de roedores del Blancano del centro de México es diferente a la observada en EUA. Esto con base en la ausencia de especies de arvicolininos propuesta por Bell (2000) con las cuales se realiza la subdivisión del Blancano (I, II, III, IV, V) y se establecen las regiones faunísticas de Norteamérica por microtininos (Fig. 2b). Sin embargo, existen trabajos en México que realizan esta subdivisión del Blancano y no utilizan especies de roedores sino los alcances de especies de artiodáctilos (Jiménez-Hidalgo & Carranza-Castañeda, 2010), aunque estrictamente, esta subdivisión fue propuesta con base en los alcances estratigráficos de arvicolininos, algo que de momento no es posible en el centro de México. Por este motivo, en este trabajo no se utiliza la subdivisión del Blancano (I, II, III, IV y V). En cambio, se reconoce solo al Blancano temprano (4.8-2.6 Ma) y Blancano tardío (2.6-1.8 Ma) y, se hacen notar las diferencias en los alcances estratigráficos de especies de sigmodontinos y neotominos entre localidades de esta edad.



**Figura 6.** Registros de las principales faunas de roedores en Norteamérica durante el Blancano temprano. Las localidades en México corresponden a Yepómera, Chihuahua (Jacobs & Lindsay 1985), cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato y cuenca de Tecolotlán, Jalisco (Carranza-Castañeda & Walton, 1992; Carranza-Castañeda, 2006; Pacheco-Castro, 2015). Las localidades en Norteamérica han sido tomadas de *Paleobiology Database* (paleobiodb.org), el mapa se construyó con QGIS ver. 3.10.

### 2.3 Evolución de los ecosistemas norteamericanos durante el Neógeno: condiciones geológicas y climáticas

En este capítulo del marco teórico se abordan los principales procesos geológicos, climáticos y biológicos que influyeron en la evolución de los ecosistemas terrestres en Norteamérica durante el periodo del Neógeno (23-2.6 Ma). La finalidad de esta revisión es entender la estructura de los ecosistemas en los cuales evolucionaron los roedores cricétidos y la temporalidad de los eventos geológicos y biológicos que influenciaron su evolución; como la formación de provincias morfoestructónicas o intercambios de biotas entre continentes. Esto ayudará a entender las condiciones ecológicas en las cuales suceden los procesos de diversificación, adaptación y extinción de las especies de roedores que se estudian en este trabajo.

El Neógeno es uno de los periodos geológicos más estudiados en México, ya que durante este tiempo se desarrollan las principales provincias morfotectónicas que conforman el centro y noroeste del país. Estas son: La Faja Volcánica Transmexicana (FVT) y la Provincia de Cuencas y Sierras (CS) (Gómez-Tuena *et al.*, 2005; Ferrari *et al.*, 2012; Aranda-Gómez *et al.*, 2018).

La Faja Volcánica Transmexicana (FVT) es un arco volcánico con más de 8000 estructuras volcánicas que se establece desde el Golfo de México hasta el océano Pacífico entre las latitudes 21.5° y 19° (Ferrari *et al.*, 2012 ; Fig. 7). La evolución de este arco volcánico inició durante el Neógeno temprano y continua hasta nuestros días, en él se reconocen cuatro eventos volcánicos derivados de una deformación extensional, lo que resultó en el desarrollo de cuencas y extensos sistemas hídricos como ríos y lagos (Adams, 2001; Alaniz-Álvarez & Nieto-Samaniego, 2005; Ferrari *et al.*, 2012). Estas condiciones sustentaron ecosistemas ricos en diversidad de flora y fauna y propiciaron ambientes sedimentarios fluvio-lacustres que permitieron la fosilización de la fauna (Adams, 2001; Carranza-Castañeda, 2006).

Hasta el momento se desconoce el impacto directo o los mecanismos ecológicos que derivaron en una alta diversidad de mamíferos en la FVT. Pero es probable que la topografía volcánica y su gradiente altitudinal de 1000 hasta 3500 msnm son factores importantes para el desarrollo de comunidades faunísticas. Incluso es probable que la topografía y las fluctuaciones climáticas por los periodos glaciares e interglaciares produjeran un efecto isla (*island effect*) como se ha descrito en bosques del centro de México, en donde las poblaciones de distintas especies se aíslan entre sí y desarrollan una especiación alopátrica y parapátrica, incrementándose considerablemente su diversidad (Mastretta-Yanes *et al.*, 2015).

Trabajos previos proponen a esta región como el centro de origen y de diversificación de varios grupos de mamíferos, tales como équidos, camélidos, artiodáctilos, mefitidos (Carranza-Castañeda, 2006; Wang & Carranza-Castañeda, 2008; Jiménez-Hidalgo & Carranza-Castañeda, 2010; Carranza-Castañeda *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2014), también roedores sigmodontinos (Pacheco-Castro *et al.*, 2019). Esta riqueza de especies probablemente esté relacionada con la diversidad de ambientes en un gradiente altitudinal de las provincias geológicas y, en este trabajo se discute su importancia como corredores biológicos.

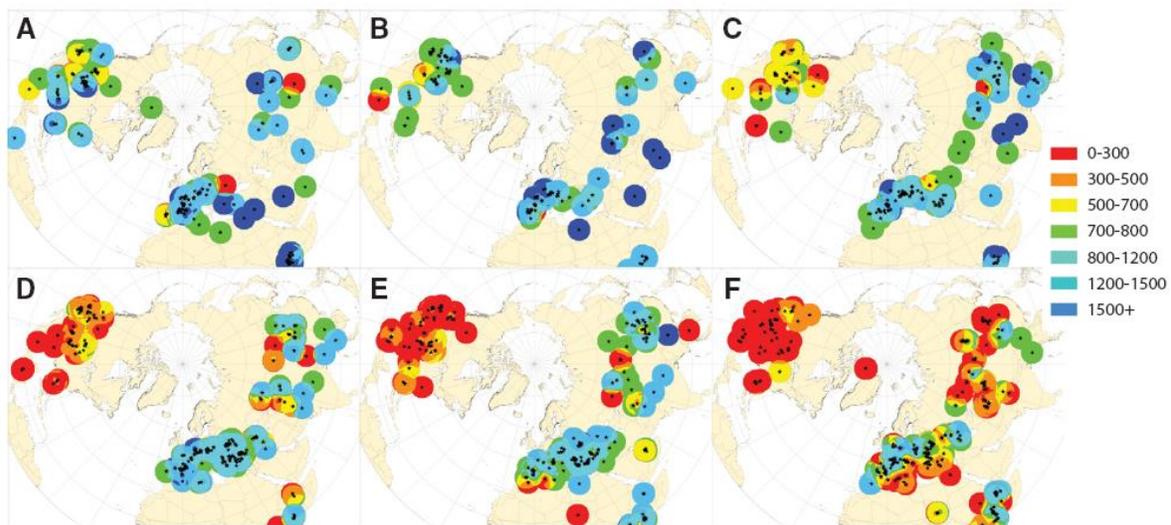
El centro de México se considera una zona de integración y refugio de especies. Por su ubicación geográfica las condiciones climáticas en estas latitudes probablemente fueron más estables que en EUA, lo que permitió que algunas especies de antilocápridos (*Cosoryx* y *Plioceros*) que se creían extintas a finales del Clarendoniano (9 Ma), sobrevivieran hasta lo más tardío del Henfiliano temprano Hh2 (7 Ma) en México (Carranza-Castañeda *et al.*, 2013).



**Figura 7.** Principales provincias magmáticas en México. AH: *Anegada high*; LTVF: Campo Volcánico de los Tuxtlas; TMVB; Faja Volcánica Transmexicana. Tomado de Ferrari *et al.* (2012).

Inferir la heterogeneidad en las condiciones climáticas de Norteamérica durante el Neógeno no es sencillo, recientemente se utilizan modelos de hipsodoncia y análisis isotópicos en esmalte de molares para reconstruir diferencias climáticas regionales y a través del tiempo. Por ejemplo, los modelos de hipsodoncia proponen que Norteamérica tuvo precipitaciones cercanas a los 1000 mm/año entre el Mioceno temprano-Mioceno medio (Fig. 8A-B) y durante el Mioceno medio (7.6 Ma) comenzó rápidamente a aridificarse, reduciéndose las precipitaciones a unos 500 mm/año (Fig. 8 C). Finalmente, para el Mioceno tardío-Plioceno los modelos de precipitación proponen climas más secos, entre 0 y 300

mm/año (Fig. 8 D-F). Esta desertificación fue más intensa en Norteamérica que en Eurasia por la formación de la Corriente Marina del Golfo y los cambios en las corrientes atmosféricas del Atlántico Norte que se generaron por el establecimiento del Puente Terrestre Panameño (PTP) (Eronen *et al.*, 2012). Esto derivó también en que para finales del Plioceno fueran constantes las glaciaciones y los descensos en el nivel del mar (Woodburne, 2010).



**Figura 8.** Estimación de la precipitación en mm/año durante el Neógeno en el hemisferio norte del planeta. A) Mioceno temprano (23 a 17.5 Ma). B) Lo más temprano del Mioceno Medio (17.5 a 14.8 Ma). C) Lo más tardío del Mioceno Medio (7.6 a 4.9 Ma). D) Lo más temprano del Mioceno tardío (12.1 a 7.6 Ma). E) Lo más tardío del Mioceno tardío (7.6 a 4.9 Ma). F) Plioceno (4.9 a 1.9 Ma). Tomado de Eronen *et al.* (2012).

Se estima que durante los periodos glaciares de finales del Neógeno el incremento en los casquetes polares contribuyó a que el nivel del mar descendiera hasta 140 m con respecto a su nivel actual. Posteriormente, en los periodos interglaciares el nivel del mar se incrementó en un máximo de 40 metros por encima de su nivel actual (Fig. 9A). Estas transgresiones y regresiones marinas influyeron en la intermitencia del PTP, el cual se configuró como un

paso de flora y fauna entre Norteamérica y Sudamérica, iniciando el Gran Intercambio Biótico Americano (GABI) (Woodburne, 2010).

En conjunto este cambio climático (glaciaciones y periodos interglaciares), las transgresiones marinas y la actividad tectónica en el Caribe que formó el PTP permitieron el inicio del GABI durante el Plioceno. De tal forma que se mezclan y enriquecen los ecosistemas norteamericanos y sudamericanos, separados por ~180 Ma luego de la ruptura de Pangea. Por una parte, los ecosistemas sudamericanos evolucionaron influenciados por la fauna y flora gondwánica (África, Antártida, Australia e India), mientras que los ecosistemas norteamericanos tuvieron una mayor influencia paleártica, principalmente de Asia (Pelegrin *et al.*, 2018; Woodburne, 2010).

La edad de inicio del GABI está en discusión, ya que en México se registran etapas denominadas Pre-GABI (Mioceno tardío-Plioceno, entre los 9-5 Ma), esto con base en el registro de las familias Megalonychidae (*Pliometanastes*, y *Zacatzontli*), Mylodontidae (*Paramylodon*), Glyptodontidae (*Glyptotherium*) y Caviidae (*Nechoerus*), la mayoría de estas con presencia en el centro de México (Carranza-Castañeda, 2006; Woodburne, 2010; Carranza-Castañeda, 2016; McDonald & Carranza-Castañeda, 2017).

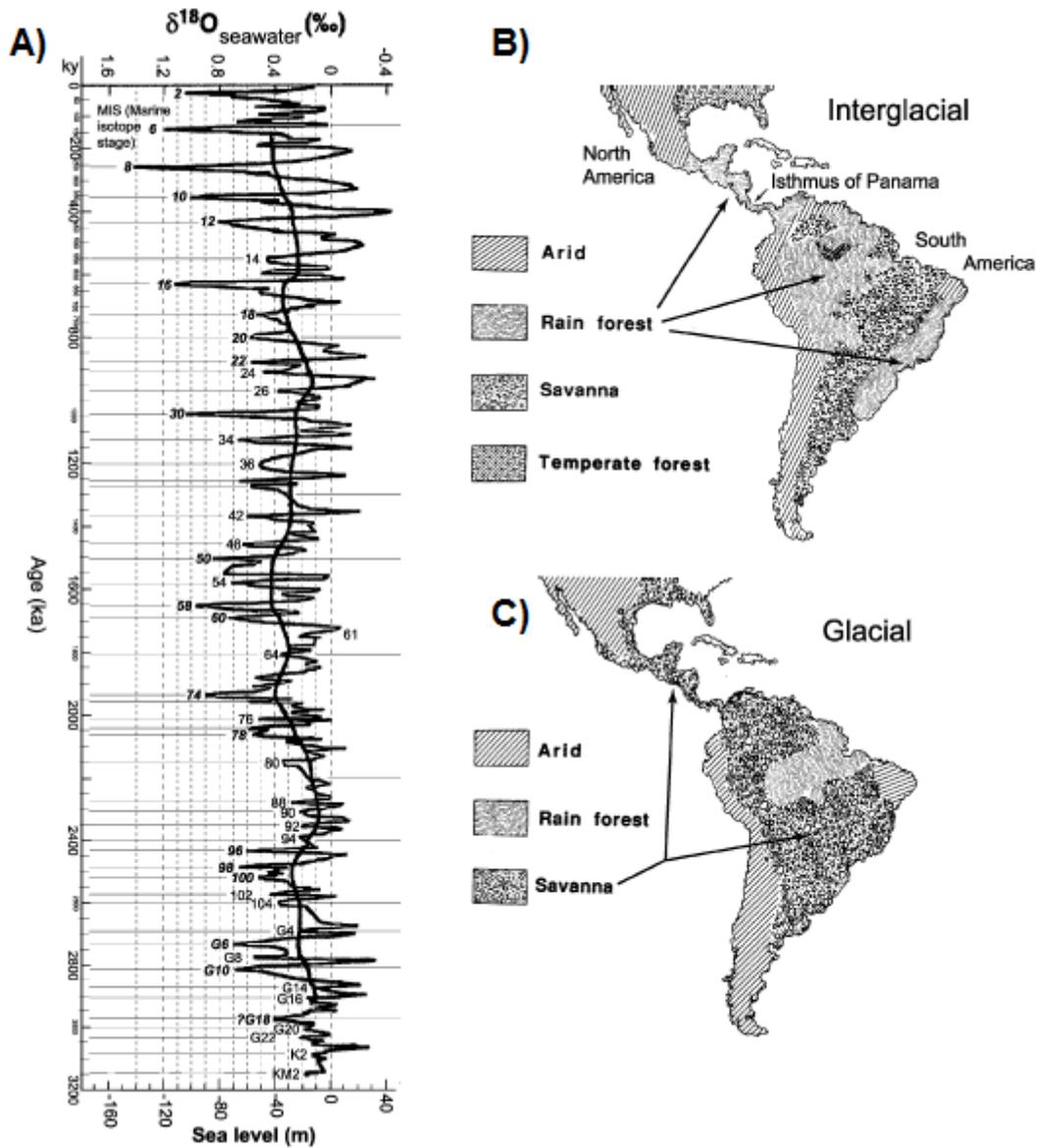
Trabajos recientes con evidencias no paleontológicas sugieren que el PTP se cerró antes de lo observado en México. Entre los 13 a los 15 Ma con base en circones detríticos recolectados en sedimentos del Caribe (Montes *et al.*, 2015) y cercano a los 20 Ma con base en modelos moleculares que registran tasas elevadas de mutación en mamíferos, aves, reptiles, peces, artrópodos y plantas de toda América (Bacon *et al.*, 2015).

Fuera de la discusión sobre el inicio del GABI, este fue el evento biológico más importante en América durante el Neógeno y la dinámica de migración entre grupos de mamíferos norteamericanos y sudamericanos aparentemente fue controlada por periodos glaciares e interglaciares. En los periodos glaciares, los ecosistemas norteamericanos de tipo sabana, dominados por gramíneas o vegetación abierta, incrementaron su distribución geográfica en todo el hemisferio norte y migraron hacia latitudes más ecuatoriales. Este enfriamiento global disminuyó el nivel del mar, por el incremento de hielo en los casquetes polares, lo que fomentó la formación de corredores terrestres: como el Puente Terrestre Panameño (PTP). La formación del PTP permitió que los ecosistemas norteamericanos de vegetación abierta cruzaran hasta Sudamérica durante el inicio de las glaciaciones. Posteriormente en el inicio de los periodos interglaciares, los ecosistemas tipo sabana se retraían a latitudes más boreales (tanto en Norteamérica como en Sudamérica) y los ecosistemas de vegetación tropical se extendían, lo que permitió que ecosistemas sudamericanos cruzaran hacia Norteamérica (Woodburne, 2010; Pelegrin *et al.*, 2018; Fig. 9 B-C).

Es durante el GABI que un grupo de roedores cricétidos norteamericanos cruza hacia Sudamérica y se diversifican en 400 especies y 80 géneros, lo cual constituye la diversificación más grande de la cual se tenga registro en mamíferos (Woodburne, 2010; Pelegrin *et al.*, 2018). Sin embargo, mucho se ha discutido sobre cual fue ese primer grupo ancestral norteamericano que dio origen a la diversidad de sigmodontinos en Sudamérica (Pardiñas *et al.*, 2002). Según evidencias moleculares con especies actuales, la población ancestral pudo tener un origen hace ~12 Ma en Centro América y luego se diversificó entre 9.4 Ma y los 6.9 Ma, en Sudamérica en las tribus de Oryzomyalia: Akodontini, Abrotrichini,

Phyllotini y Oryzomyini, quedando aisladas las especies norteamericanas de *Sigmodon* en la tribu Sigmodontini (Parada *et al.*, 2013).

Desafortunadamente, los fósiles de cricétidos en Sudamérica durante el Mioceno son escasos y controversiales. El registro más antiguo es un sigmodontino no identificado de la Formación Cerro Azul en la localidad de Caleufú, Argentina, cuya edad estimada es de 5.7 Ma (Verzi & Montalvo, 2008); sin embargo, no existe consenso referente a la edad con base en la estratigrafía de la formación y la asociación faunística, que parecerían ser pliocénicas (Prevosti & Pardiñas, 2009). De tal forma que el registro más antiguo corresponde a *Kraglievichimys formosus* (inicialmente *Auliscomys formosus*) de la Formación Monte Hermoso, Argentina, con una edad inferida entre los 4-3.3 Ma, sin que exista una edad radiométrica o magnetoestratigráfica precisa (Barbière *et al.*, 2019). Durante este tiempo los registros fósiles de sigmodontinos son muy abundantes en Norteamérica (Lindsay, 2008), aunque algunos autores discuten que se tratan de neotominos y no de sigmodontinos.



**Figura 9.** Cronología de los cambios en el nivel del mar durante el Neógeno tardío y la posible distribución de ecosistemas durante los periodos glaciares e interglaciares. A) Cronología del nivel del mar en los últimos 3.2 Ma, la oscilación en el nivel del mar se muestra en la parte inferior mientras que la relación isotópica de  $\delta^{18}\text{O}$  se muestra en la parte superior de la gráfica. B) y C) Modelos de distribución de los principales tipos de ecosistemas durante los periodos interglaciares y glaciares de finales del Neógeno. Tomado de Woodburne (2010).

### **2.3.1 La aridificación en los ecosistemas de Norteamérica y la hipsodoncia en roedores**

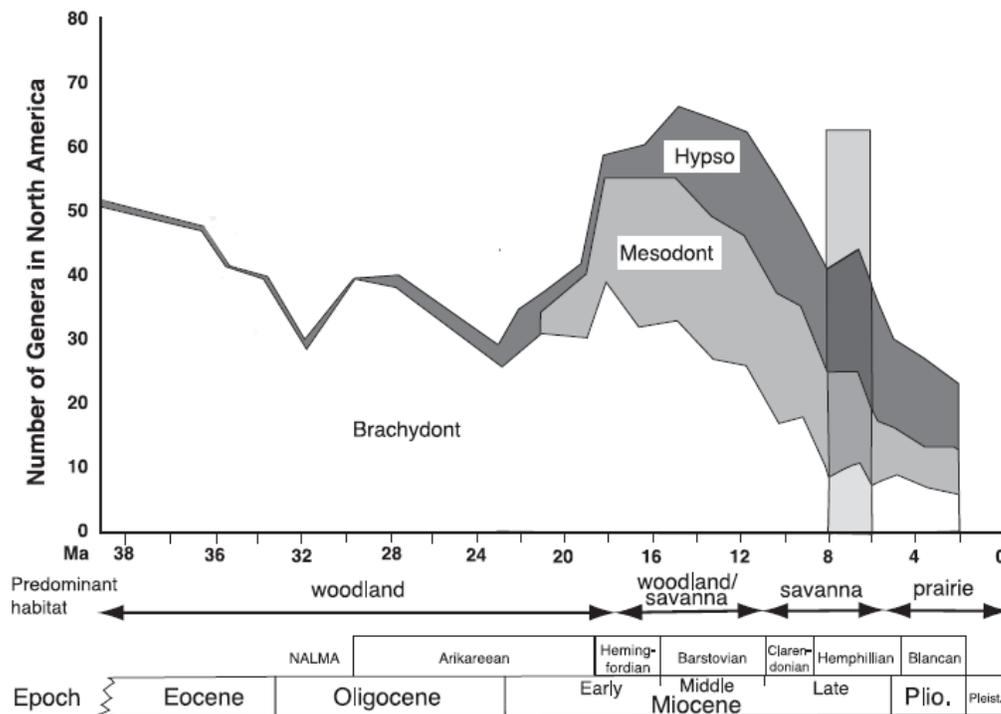
El Neógeno es uno de los periodos geológicos con mayores cambios climáticos en la historia ya que en los últimos 23 Ma se han registrado incrementos en la temperatura por óptimos climáticos durante el Mioceno y, múltiples glaciaciones durante el Plioceno-Pleistoceno (Janis *et al.*, 2002; Woodburne, 2010; Eronen *et al.*, 2012). Estas fluctuaciones climáticas moldearon los ecosistemas norteamericanos y las faunas de mamíferos terrestres evolucionaron en concordancia con estos eventos. El principal cambio ecológico ocurrió después del óptimo climático del Eoceno cuando los ecosistemas tropicales, boscosos y de vegetación cerrada evolucionaron para el Mioceno-Plioceno en paisajes abiertos dominados por sabanas y praderas (Fig. 10; Janis *et al.*, 2002).

El caso más reconocido de adaptación ecológica a estos cambios climáticos involucra la relación entre las gramíneas y los herbívoros. A finales del Cenozoico el planeta comenzó a enfriarse y los paisajes abiertos tipo sabanas y praderas dominadas por los pastos se expandieron por todo Norteamérica, principalmente la región este en las Grandes Planicies (GP), ver Fig. 10. La base de toda cadena trófica es la vegetación y la comunidad de herbívoros experimentó cambios en su composición faunística y morfología, lo que derivó en una nueva estructura de los ecosistemas dominada por megafauna (Janis *et al.*, 2002).

El cambio en la vegetación dominante fue de plantas con metabolismo C3 (arbustos y árboles) a plantas con metabolismo C4 (pastos). Esto debido a que las gramíneas se adaptan mejor a los ambientes áridos y secos, desarrollando estructuras de resistencia llamados tricomas (entre otros caracteres), los cuales protegen a la planta de la radiación solar, la pérdida de agua y le generan una mayor abrasión mecánica cuando son consumidas. La

protección abrasiva por parte de los tricomas se debe a que se conforman por cristales con alto grado de dureza, lo que convierte a las gramíneas en un alimento muy duro (Janis *et al.*, 2002).

Uno de los ejemplos clásicos de adaptación en ambientes semiáridos de Norteamérica es dado por la evolución de los équidos. Se ha propuesto que esta familia de mamíferos comenzó a desarrollar una mayor hipsodoncia en sus molares y premolares para contrarrestar lo abrasivo de los pastos; además desarrollaron unas patas más largas para tener un desplazamiento más eficiente en ambientes más abiertos (Janis *et al.*, 2002). Adaptaciones como éstas se observan en otros grupos de ungulados como camélidos y antilocápridos y, son consideradas una evidencia de la invasión de los pastos en Norteamérica.



**Figura 10.** Evolución en la hipsodoncia de ungulados norteamericanos desde el Eoceno hasta el reciente. Los tipos de hipsodoncia son: braquiodonto (*brachydon*), mesodonto (*mesodont*) e hipsodonto (*hypsodont*). El tipo de hábitat predominante es: bosque (*woodland*), sabana (*savanna*), pradera (*prairie*). También se muestra la relación de este desarrollo molariforme con el tipo de vegetación dominante durante ese tiempo. Tomado de Janis *et al.* (2002).

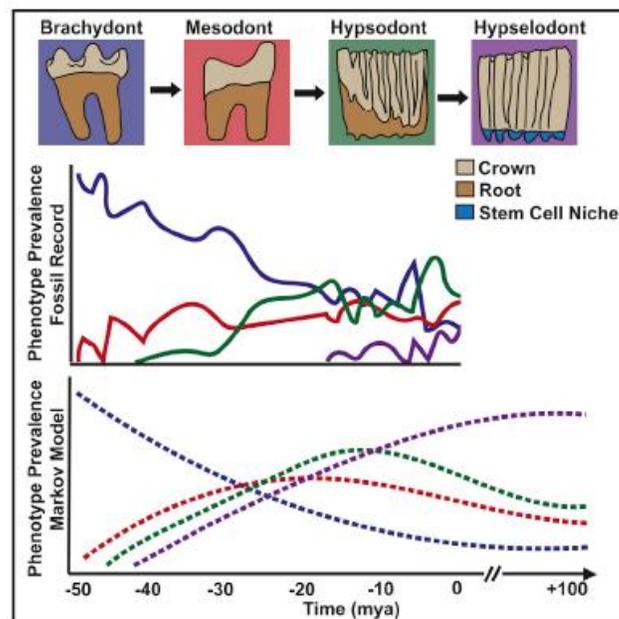
La adaptación de la comunidad de herbívoros en estos ecosistemas abiertos resultó en convergencias evolutivas entre distintos linajes. Por ejemplo, durante el Neógeno tardío es posible encontrar rinocerontes (*Teleoceras fossiger*) similares a hipopótamos o camélidos (*Megatylopus*) similares a jirafas (Carranza-Castañeda, 2006; Morales-García *et al.*, 2020).

El desarrollo y evolución de las comunidades de mamíferos en biomas dominados por pastos, propició un recambio en las especies dominantes, de los comedores mixtos especialistas en plantas dicotiledóneas (C3) a los herbívoros especialistas en comer pastos (C4). Un ejemplo muy citado según Janis (2002) es la sucesión faunística de los équidos en las Grandes Planicies de Norteamérica, en donde los équidos ramoneadores del Oligoceno *Meshippus* y *Miohippus* (con molares braquiodontos) son desplazados en el Mioceno temprano por especies del género *Parahippus*, los cuales tienen molares ligeramente más hipsodontos (*proto-grazers*). Posteriormente, durante el Mioceno medio, équidos del género *Merychippus*, con dientes más hipsodontos, son más abundantes cuando los ecosistemas abiertos dominados por pastos son el paisaje dominante. En México sucedieron procesos similares, ya que se ha observado que los équidos del género *Calippus* del Mioceno tardío tienen molares menos hipsodontos y más curvados con respecto a los équidos de finales del Plioceno como *Dinohippus* o *Equus* (Carranza-Castañeda, 2006; Carranza-Castañeda *et al.*, 2013).

Los cambios en las faunas de herbívoros incluyendo a los roedores ocurrieron en todos los niveles tróficos. Se sabe que los grupos de roedores con molares braquiodontos dominaron la primera mitad del Cenozoico y, a partir del Mioceno temprano (~23 Ma) comenzaron a desarrollar molares mesodontos e hipsodontos. Durante la desertificación de Norteamérica y la invasión de los pastos en el Plioceno, la tendencia morfológica en la

hipsodoncia de los roedores fue desarrollar el tipo hipsodonte e hipselodonte, en donde los molares pierden totalmente la raíz y hay un gran incremento de la corona (Tapaltsyán *et al.*, 2015; Figs. 11 y 12). Uno de los grupos más diversos de roedores en desarrollar esta estrategia evolutiva corresponde a la familia Cricetidae o roedores del Nuevo Mundo, la cual comenzó a distribuirse ampliamente en Norteamérica a finales del Neógeno.

Un modelo de evolución fenotípica en molares de roedores denominado “Markov” por Tapaltsyán *et al.* (2015), estima que la gran mayoría de los grupos de roedores hipsodontos en Norteamérica evolucionaron de grupos endémicos, a excepción de dos casos: *Microtus*, roedor inmigrante asiático (2.6 Ma) y los roedores sudamericanos *Nechoerus* e *Hydrochoerus* (2.2 Ma y 5.4 Ma respectivamente). Un ejemplo claro de esta evolución adaptativa en roedores norteamericanos se observa con los arvicolininos, los cuales se diversifican en los ecosistemas abiertos y boreales del Neógeno, incrementando su hipsodoncia y aumentando el número de prismas en sus molares (Martin *et al.*, 2009).



**Figura 11.** Tendencia fenotípica en el tipo de molares de roedores en los últimos 50 Ma en Norteamérica. Tomado de Tapaltsyán *et al.* (2015).

En el centro de México en la cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato se han reportado cambios en la sucesión faunística de roedores entre el Plioceno temprano y el Plioceno tardío, siendo sustituidas las especies ramoneadoras del Blancano temprano por especies adaptadas a las sabanas durante el Irvingtoniano. Las especies características del Blancano temprano en esta zona corresponden al género *Sigmodon* cuyos molares son mesodontos, mientras que las especies del Irvingtoniano corresponden a formas hipsodontas del género *Neotoma* o *Cratogeomys* (Pacheco-Castro, 2015). Algunos autores incluso han propuesto que en el centro y sur de Norteamérica existió una fuerte competencia entre grupos de roedores nativos ramoneadores o granívoros como los sigmodontinos, contra roedores de pastoreo adaptados a los ambientes de sabana provenientes de regiones más boreales, como el caso de los integrantes de la subfamilia Neotominae (Engel *et al.*, 1998).



**Figura 12.** Diferentes tipos de hipsodoncia según Koenigswald (2016). En la imagen se puede observar un molar braquiodonto (G) y el incremento en la hipsodoncia de los molares (H) e (I), para mostrar el grado más extremo de hipsodoncia con un euhypsodonto. Tomado de Koenigswald (2016).

A finales del Neógeno los roedores más comunes en Norteamérica son aquellos que presentan mayor hipsodoncia, siendo más comunes las especies con molares mesodontos-hipselodontos que aquellas con molares braquiodontos (Tapaltsyan *et al.*, 2015). Esta sucesión de roedores con mayor hipsodoncia es más clara a nivel de familia, ya que algunos

linajes como en el caso de los sigmodontinos tienen un desarrollo hipsodonte menos contrastante a través del tiempo, como se discute ampliamente en este trabajo.

Un ejemplo es la sucesión de sigmodontinos en Kansas, desde el Blancano temprano hasta el Rancholabreano (~5 Ma a 10 mil años), en donde no existe un incremento exagerado en la corona de los molares de las especies más antiguas con respecto a las más recientes y donde todos se clasifican como mesodontos. En cambio, existe un incremento en el número de raíces y raíces accesorias y una simplificación en las cúspides, y se han propuesto cuatro eventos evolutivos en *Sigmodon*: 1) aparición de las primeras especies de tamaño medio con patrones oclusales simples en sus molares; 2) especies con tres raíces en el molar m1; 3) extinción del linaje *Sigmodon minor*; 4) ocurrencia de especies con cuatro raíces en el molar m1 (Peláez-Campomanes & Martín, 2005). Pero ¿hasta qué punto estos eventos evolutivos pueden estar relacionados directamente con cambios morfológicos distintos a la hipsodoncia, posiblemente influenciados por procesos adaptativos o de regulación génica en entornos climáticos intensos de finales del Neógeno en Norteamérica?

Sin duda, la adaptación de los herbívoros a estos entornos abiertos corresponde a un proceso mucho más complejo que aquel explicado enteramente por la hipsodoncia y, en ocasiones molares con mayor desarrollo de corona no necesariamente son indicadores de ambientes dominados por pastizales. En otras palabras, citando a Darwin, no hay una relación necesaria entre la estructura y la función. Esto puede observarse en équidos, ya que se sabe que algunas especies del género *Merychippus* con molares braquiodontos se alimentaban preferencialmente de pastos, con base en análisis de microdesgaste de esmalte y sus relaciones isotópicas de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  (Janis *et al.*, 2002). Incluso las dietas de algunos équidos como *Nannippus*, *Neohipparion*, *Astrohippus* y *Dinohippus* con molares hipsodontos varían

en su alimentación según su distribución geográfica ya que estas especies en el centro de México preferían una alimentación rica en plantas C4 mientras que en el norte prevalecía su alimentación por plantas C3 (MacFadden, 2008). Sin embargo, trabajos recientes proponen que *Dinohippus mexicanus* pudo tener una alimentación más heterogénea en el centro de México, ya que en la cuenca de SMA, Guanajuato se alimentaba preferentemente de plantas C4 mientras que en la cuenca de Tecolotlán, Jalisco su alimentación era mixta (C3/C4) (Pérez-Crespo *et al.*, 2017).

En roedores sigmodontinos sudamericanos se ha observado que la hipsodoncia depende principalmente de la disposición de partículas abrasivas ricas en sílice sobre la vegetación, siendo determinante la actividad volcánica y procesos erosivos (glaciares y tormentas de arena), más que la presencia de pastos (Madden, 2015). Esta idea de que la actividad volcánica puede influir la evolución de los roedores hacia una mayor hipsodoncia se discute brevemente en el capítulo de hipsodoncia de este trabajo. Pero estos ejemplos ayudan a entender que la hipsodoncia debe estudiarse integralmente a través de varios métodos, por ejemplo, los análisis de relaciones isotópicas ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ ) o el tipo de microdesgaste de esmalte.

# 3 METODOLOGÍA

En esta sección se describen las técnicas y métodos empleados en el estudio de roedores con base en los tres enfoques que se abordan para entender el origen de los roedores sigmodontinos y neotominos en México: bioestratigrafía, sistemática filogenética y paleoecología. La metodología utilizada en el desarrollo de las observaciones y propuestas bioestratigráficas consiste en: trabajo de campo; revisión de colecciones en museos; nomenclatura anatómica y metodología para el análisis de redes de interacción en Cricetidae de América.

También se describe la metodología utilizada en el análisis de sistemática filogenética, los taxones estudiados y sus caracteres dentales. Se concluye este apartado con la metodología utilizada y desarrollada para realizar el análisis de la hipsodoncia en los roedores cricétidos: índices de hipsodoncia; nicho ecológico, inferencias de dieta preferente; comparación entre distintos índices de hipsodoncia y el modelo de nicho; modelo de nicho y ontogenia.

## 3.1 Trabajo de campo

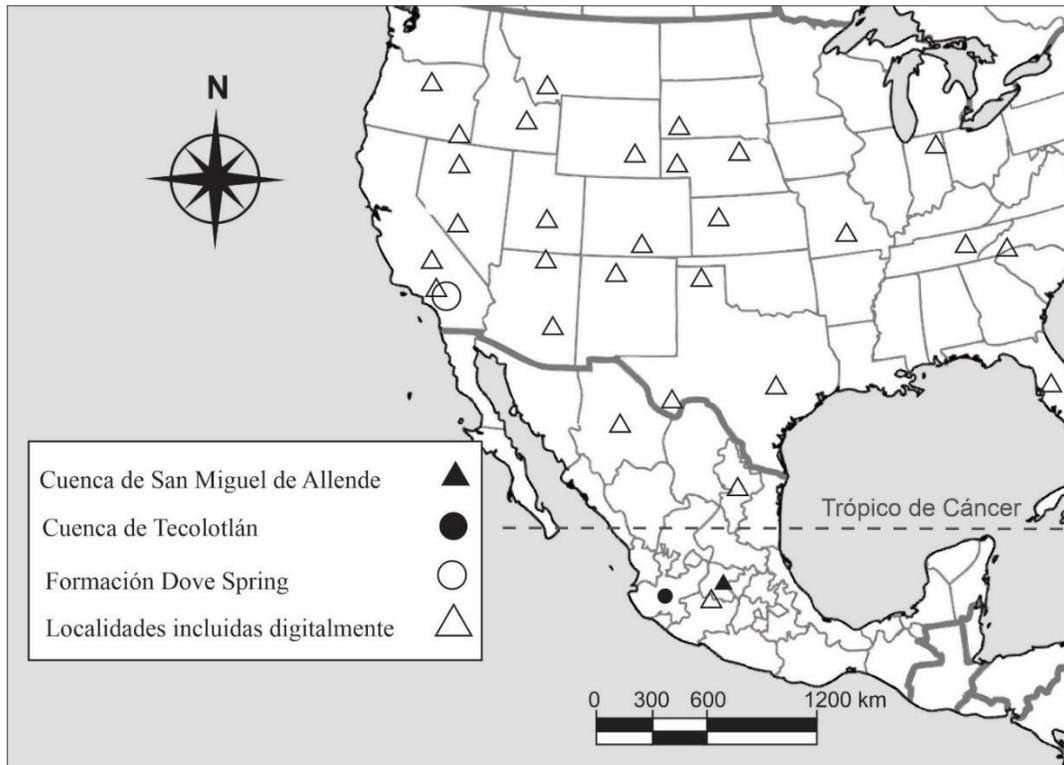
La prospección y colecta de los fósiles de roedores se llevó a cabo mediante las técnicas de tamizado en agua (*screen washing*) en diez localidades fosilíferas que se encuentran en las cuencas de Tecolotlán, Jalisco y San Miguel de Allende, Guanajuato (Fig.13). Estas localidades fueron descubiertas por Harley J. Garbani y Oscar Carranza y Castañeda en 1980s en el curso del proyecto “Mamíferos de las cuencas sedimentarias del Plioceno del centro de México”, UNAM. Posteriormente el trabajo continuó en el proyecto “Fósiles de la Sierra

Madre” y diversos proyectos sobre bioestratigrafía y migraciones de faunas por parte de la UNAM.

En estos afloramientos se buscaron fragmentos o elementos completos de pequeños vertebrados. Una vez ubicado el estrato del cual proceden estos fósiles, se extrajo la matriz de sedimentos en los cuales están incluidos los fósiles, cuidando siempre de no coleccionar material retrabajado. Posteriormente se realizó un tamizado en agua y después un triado del sedimento grueso.

El triado o separación de los restos fósiles de las gravas y arenas gruesas se realizó en el Laboratorio de Paleontología del Centro de Geociencias, UNAM. Éste 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.

Tanto el material diagnóstico como el material asociado fue catalogado en la colección del Laboratorio de Paleontología del Centro de Geociencias, UNAM, campus Juriquilla (MPGJ). Además, los principales especímenes fueron fotografiados con una cámara Cannon de 14 megapíxeles acoplada a un microscopio estereoscópico Leica.



**Figura 13.** Localidades fosilíferas incluidas en este trabajo de investigación. El trabajo de colecta en campo se realizó en las cuencas de San Miguel de Allende, Guanajuato y Tecolotlán, Jalisco. El material fósil de la Formación Dove Spring fue revisado físicamente en la colección de paleontología del *Natural History Museum of Los Angeles County* (LACM). Se incluye la ubicación de las principales localidades que fueron revisadas digitalmente.

### 3.2 Revisión de colecciones en museos

La revisión de material de museo incluyó tanto especímenes fósiles como material esquelético de especies vivientes, enfocándose principalmente en los elementos molariformes. Los especímenes de museo fueron utilizados en los análisis bioestratigráficos, comparaciones morfológicas, taxonómicas, modelos de redes y los análisis de hipsodoncia. El material revisado se encuentra en las siguientes instituciones: Colección del Laboratorio de Paleontología del Centro de Geociencias (MPGJ), Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM (Anexo I, Tabla bioestratigrafía 1); Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología (IGM), UNAM (Anexo I, Tabla bioestratigrafía 1); Colección

---

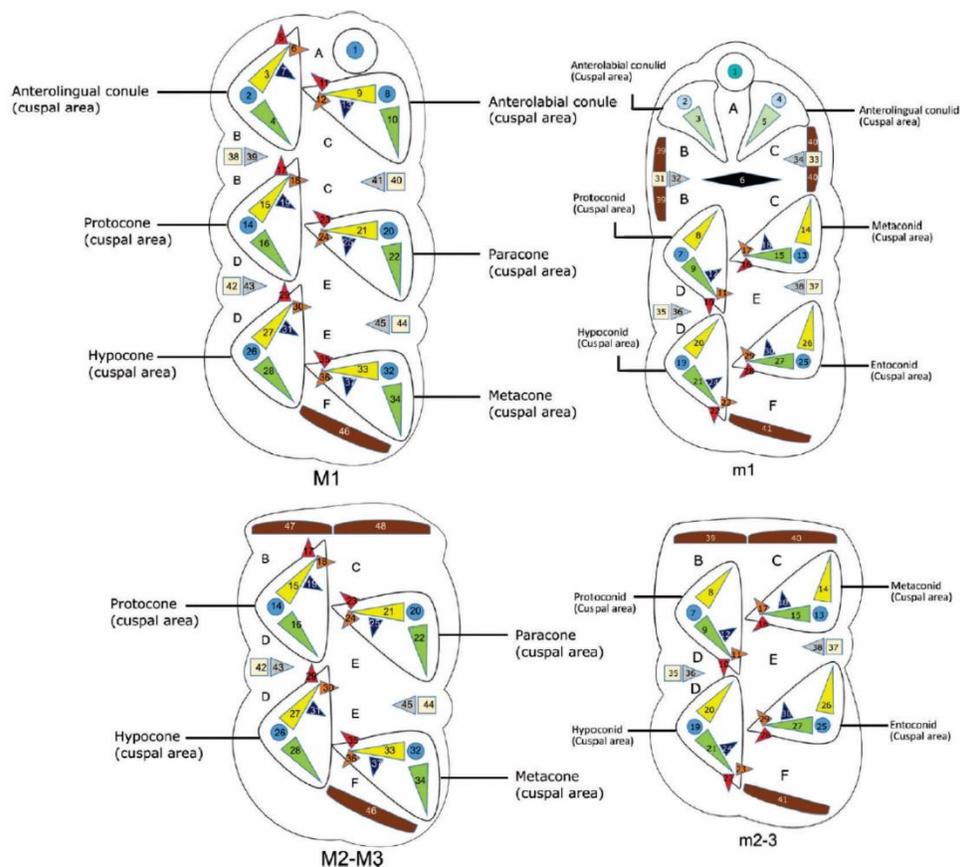
Nacional de Mamíferos de México (CNMA), UNAM (Anexo I, Tabla bioestratigrafía 2); *Departments of Vertebrate Paleontology y Mammalogy, Natural History Museum of Los Angeles County, California, EUA* (LACM) em Anexo I (Tabla bioestratigrafía 3);

Durante la estancia de investigación en el LACM se revisó el material de las especies fósiles de los grupos Democricetodontini, Sigmodontini y Neotomini, principalmente relacionados con el linaje *Copemys-Bensonmys-Prosigmodon-Sigmodon* según Lindsay (2008). Además, se incluyó la revisión y análisis de los especímenes tipo de *Antecalomys coxae*, *Lindsaymys takeuchii* y *Sigmodon lindsayi*. En total se revisaron 362 especímenes fósiles (Tabla bioestratigráfica 3). Los mejores especímenes fueron fotografiados en el *Entomology Department* del LACM con un microscopio estereoscópico de alta resolución digital y motor de rastreo micrométrico Keyence VHX-5000.

### 3.3 Nomenclatura anatómica

Se utilizó la terminología dental de Peláez-Campomanes y Martin (2005) que incluye la morfología de M2 / m2 y M3 / m3; su terminología sigue a Tomida (1987) y Reig (1977). Con la diferencia de que considera al anterocono (ido) como una cúspide mayor y no un procingulum. Además, se incluye el término "mure" de Reig (1977), inicialmente propuesto de forma amplia en la nomenclatura de cricétidos por Wood y Wilson (1936), pero que actualmente es poco utilizado. El muro que se utiliza en esta descripción distingue el cierre entre los flexos labiales y linguales, considerándose un muro anterior y otro posterior y, el cierre lateral entre el paraflexo y mesoflexo, denominado como muro central. Las estructuras anatómicas se muestran en la primera lámina de *Prosigmodon tecolotum*.

También se utilizó la nomenclatura propuesta por Barbière *et al.* (2019) desarrollada para roedores sigmodontinos. Esta propuesta considera que la distribución y forma de las estructuras oclusales son dependientes de un proceso de evolución y desarrollo en los molares, en donde las cúspides son segmentos modulares en repetición y rotación para mantener la estructura del molar, esto es lo que se denomina como Iteración del Área de las Cúspides con un Efecto de Espejo y de Rotación “*Iteration of Cuspal Area with Mirror Effect and Rotation*” (ICAMER por sus siglas en inglés). Esta descripción ICAMER se añade a la descripción clásica de la nomenclatura Reig (Fig. 14).



Código	Estructura	Código	Estructura	Código	Estructura	Código	Estructura
1	Estilo anteromedial	25	Para-endolofulo	1	Estilido anteromedial	22	Hipo-posterolofúlido
2	Cima del cónulo anterolingual	26	Cima del hipocono	2	Cima del conúlido anterolabial	23	Hipo-mesolofúlido
3	Brazo anterior del cónulo anterolingual	27	Brazo anterior del hipocono	3	Brazo del conúlido anterolabial	24	Hipo-endolofúlido
4	Brazo posterior del cónulo anterolingual	28	Brazo posterior del hipocono	4	Cima del conúlido anterolingual	25	Cima del entoconídeo
5	Anterolofulo lingual	29	Hipo-antierolofulo	5	Brazo del conúlido anterolingual	26	Brazo anterior del entoconídeo
6	Mesolofulo lingual	30	Hipo-mesolofulo	6	Muro anterior	27	Brazo posterior del entoconídeo
7	Endolofulo lingual	31	Hipo-endolofulo	7	Cima del protocónido	28	Ento-posterolofúlido
8	Cima del cónulo anterolabial	32	Cima del metacono	8	Brazo anterior del protocónido	29	Ento-mesolofúlido
9	Brazo anterior del cónulo anterolabial	33	Brazo anterior del metacono	9	Brazo posterior del protocónido	30	Ento-endolofúlido
10	Brazo posterior del cónulo anterolabial	34	Brazo posterior del metacono	10	Proto-posterolofúlido	31	Protostilido
11	Anterolofulo labial	35	Meta-antierolofulo	11	Proto-mesolofúlido	32	Proyección del protostilido
12	Mesolofulo labial	36	Meta-mesolofulo	12	Proto-endolofúlido	33	Metastilido
13	Endolofulo labial	37	Meta-endolofulo	13	Cima del metacónido	34	Proyección del metastilido
14	Cima del protocono	38	Protostilido	14	Brazo anterior metacónido	35	Ectostilido
15	Brazo anterior del protocono	39	Proyección del protostilido	15	Brazo posterior del metacónido	36	Proyección del ectostilido
16	Brazo posterior del protocono	40	Parastilido	16	Meta-posterolofúlido	37	Mesostilido
17	Proto-antierolofulo	41	Proyección del parastilido	17	Meta-mesolofúlido	38	Proyección del mesostilido
18	Proto-mesolofulo	42	Enterostilido	18	Meta-endolofúlido	39	Cingulo anterolabial
19	Proto-endolofulo	43	Proyección del enterostilido	19	Cima del hipocónido	40	Cingulo anterolingual
20	Cima del paracono	44	Mesostilido	20	Brazo anterior del hipocónido	41	Cingulo posterior
21	Brazo anterior del paracono	45	Proyección del mesostilido	21	Brazo posterior del hipocónido		
22	Brazo posterior del paracono	46	Cingulo posterior				
23	Para-antierolofulo	47	Cingulo anterolabial				
24	Para-mesolofulo	48	Cingulo anterolingual				
A	Flexo anteromedial	D	Hipoflexo	A	Fléxido anteromedial	D	Hipofléxido
B	Protoflexo	E	Metaflexo	B	Protofléxido	E	Ectofléxido
C	Paraflexo	F	Posteroflexo	C	Metafléxido	F	Posterofléxido

**Figura 14.** Terminología ICAMER desarrollada por Barbière *et al.* (2019) para estudiar la morfología e las cúspides en los molares en sigmodontinos. Se modificó para que en una imagen estén molares superiores e inferiores y se tradujeron las estructuras al español.

### 3.4 Metodología para el análisis de redes de interacción en Cricetidae de América

Con el fin de visualizar la red de interacciones de Cricetidae durante el GABI, se realizó un diagrama de Agrupamiento Jerárquico de Bordes (*Hierarchical Edge Bundling*) siguiendo la propuesta de Holten (2006). Este tipo de técnicas de visualización genera una red que muestra la relación de adyacencia entre las entidades organizadas en una jerarquía dentro de la comunidad. Para generar esta gráfica se utilizó la ocurrencia de los géneros de Cricetidae presentes en Norteamérica y Sudamérica desde finales del Mioceno (6 Ma) hasta el Pleistoceno.

Los datos de registro fósil se obtuvieron de *Paleobiology Database* (Paleobiobd.org), haciendo distinción entre los géneros presentes en Norteamérica (México y, este y oeste de EUA) y toda Sudamérica. Los géneros y sus relaciones fueron ingresados al software *Wolfram Mathematica*, mismo donde se realizó la gráfica de Agrupamiento Jerárquico de Bordes. El código utilizado pertenece a la sub-opción "EdgeLayout"->"HierarchicalEdgeBundling" de GraphLayout. Se realizaron tres gráficos dependientes del tiempo geológico y con un mayor énfasis en las edades de mamíferos terrestres del Mioceno-Plioceno, momento en el que se registra el GABI: Henfiliano tardío/Montehermosense, Blancano/Chapadmalalense-Marplatense y Pleistoceno. El Pleistoceno no se fue dividido en sus edades de mamíferos terrestres.

### 3.5 Análisis de Sistemática filogenética

Se realizó un análisis filogenético para entender la diversificación de las especies de roedores sigmodontinos y neotominos del Neógeno tardío de Norteamérica, con especial atención en las especies mexicanas del Plioceno. En este análisis se incluyeron 18 especies de las subfamilias Sigmodontinae y Neotominae. Se midieron 38 caracteres osteodentales discretos (cualitativos), de los cuales se utilizaron algunos de los propuestos por Stepan (1995), Weksler (2006) y Rincón *et al.* (2016). También se construyeron cinco índices biométricos, los cuales se analizaron como caracteres cuantitativos (Anexo II Tablas filogenia 1 y 2).

El análisis filogenético se realizó con el programa TNT ver. 1.5, con un análisis de máxima parsimonia utilizando el algoritmo de enumeración implícita (Goloboff *et al.*, 2008). Para medir el soporte del cladograma se utilizó el índice de consistencia (IC) y el índice de retención (RI) siguiendo a Farris (1989). Estos índices permiten medir la homoplasia entre los grupos y estimar si el arreglo del árbol se soporta en caracteres plesiomórficos.

Las especies incluidas en el análisis filogenético son las siguientes, según su ocurrencia en el registro fósil: *Prosigmodon tecolotum*, *P. oroscoi*, *P. chihuahuensis* y *P. ferrusquiai* (Henfiliano tardío [Hh3] hasta el Blancano temprano de México); *P. holocuspis*, *Sigmodon curtisi*, *S. minor / medius* (Blancano de EUA); *S. hispidus* (Rancholabreano de California, EUA); *Baiomys musculus*, *B. taylori*, *Peromyscus mexicanus*, *P. maniculatus*, *S. alleni*, *S. arizonae*, *S. leucotis*, *S. fulviventis*, *S. mascotensis*, *Neotoma albigula*, *N. cinerea*, *Reithrodontomys chrysopsis* y *R. megalotis* (material osteológico reciente de EUA y México), ver Tabla 2.

El grupo externo utilizado en el análisis fue la especie *Copemys dentalis* de la formación Dove Spring, Clarendoniano de California, EUA, debido a que Lindsay (2008) la describió con los caracteres más plesiomórficos de Cricetinae (subfamilia que incluye las tribus Democricetodontini, Megacricetodontini, Sigmodontini y Neotomini). Además, *C. dentalis* tiene el registro osteodental más completo conocido para cualquier especie del género *Copemys* y, en la fauna de Dove Spring se tiene un control detallado de los alcances estratigráficos, con edades radiométricas y relativas en el límite Clarendoniano-Henfiliano (Whistler *et al.*, 2009).

Debido a que en el análisis se incluyeron especies fósiles y especies recientes, los alcances estratigráficos de las especies fósiles fueron incluidos en la tipología final del cladograma. En la calibración de las principales ramas del árbol filogenético se utilizaron los siguientes registros de las primeras ocurrencias fósiles: primer registro de *Prosigmodon* sp. en la fauna de Dove Spring datado para el Henfiliano temprano Hh1 (Whistler *et al.*, 2009); y el primer registro de *Peromyscus* en las grandes planicies de NA según Lindsay (2008).

**Tabla 2.** Especímenes utilizados en el análisis filogenético. Abreviaciones: CNMA, Colección Nacional de Mamíferos de México, UNAM; IGM, Colección de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM; LACAM, Colección de Paleontología y Mastozoología del *Natural History Museum of Los Angeles County*. En LACM, el número de catálogo corresponde a localidad/muestra (colección de *Paleontology Department*), el número solo, corresponde al número de muestra de la colección de mamíferos (*Mammalogy Department*). (†) Especies fósiles. (\*) Especímenes revisados en la literatura.

Especie	Número de catálogo	Referencia	Edad
<i>Copemys dentalis</i> †	LACM 5720/150716, LACM 4698/125662	Whistler <i>et al.</i> (2009)	Clarendoniano
<i>Baiomys musculus musculus</i>	LACM 059364	Este trabajo	Reciente
<i>Baiomys taylori paulus</i>	LACM 035277	Este trabajo	Reciente

<i>Neotoma cinerea</i>	LACM 070416	Este trabajo	Reciente
<i>Neotoma albigula</i>	LACM 044329	Este trabajo	Reciente
<i>Peromyscus maniculatus</i>	LACM 006854	Este trabajo	Reciente
<i>Peromyscus mexicanus</i>	LACM 014265	Este trabajo	Reciente
<i>Prosigmodon tecolotum</i> †	Holotipo MGGJ 3368,	Este trabajo (Pacheco-Castro <i>et al.</i> 2019)	Henfiliano tardío
	Paratipo MPGJ 3340,		
	Paratipo MPGJ 3342,		
<i>Prosigmodon oroscoi</i> †	Paratipo MPGJ 3336	Lindsay & Jacobs (1985); Carranza-Castañeda y Walton, (1992)	Henfiliano tardío
	Holotipo IGM 5708,		
	Paratipo IGM 5709,		
<i>Prosigmodon ferrusquiae</i> †	Paratipo IGM 5806	Carranza-Castañeda y Walton (1992)	Henfiliano tardío
	Holotipo IGM 8245,		
	Paratipo IGM 8227,		
<i>Prosigmodon chihuahuensis</i> †	Paratipo IGM 8293,	Lindsay and Jacobs (1985)	Henfiliano tardío
	Paratipo IGM 8328		
	Holotipo IGM 5808,		
<i>Prosigmodon holocuspis</i> *†	Paratipo IGM 5818,	Czaplewski (1987)	Blancano temprano
	Paratipo IGM 5809,		
	Paratipo IGM 5810		
<i>Prosigmodon holocuspis</i> *†	Holotipo V4830,	Czaplewski (1987)	Blancano temprano
	Paratipo V4831,		
	Paratipo V4834; FHSM 15457, FHSM 15479.		

<i>Reithrodontomys chrysopsis</i>	CNMA 1436	Este trabajo	Reciente
<i>Reithrodontomys megalotis alticolus</i>	CNMA 33752	Este trabajo	Reciente
<i>Sigmodon curtisi</i> *†	Holotipo USNM 10510, FHSM 14055, FHSM 14117	Gidley (1922); Martin (2003)	Blancano
<i>Sigmodon fulviventer</i>	CNMA 2797	Este trabajo	Reciente
<i>Sigmodon alleni</i>	CNMA 14517	Este trabajo	Reciente
<i>Sigmodon arizonae</i>	CNMA 11018	Este trabajo	Reciente
<i>Sigmodon leucotis</i>	CNMA 1439	Este trabajo	Reciente
<i>Sigmodon mascotensis</i>	CNMA 13770	Este trabajo	Reciente
<i>Sigmodon hispidus</i> †	LACM 192/2995, LACM 192/2993	Este trabajo	Rancholabreano

### 3.6 Inferencias paleoecológicas: índices de hipsodoncia

La hipsodoncia en los molares fue medida con base en tres índices: 1) índice de hipsodoncia (*H*) según Janis (1988) y Lazzari *et al.* (2008); 2) índice de fenotipo de corona (*crp*) según Tapaltsyán *et al.* (2015); e índice de hipsodoncia en corona (HC), el cual corresponde a una nueva propuesta que se desarrolla en este trabajo y que utiliza los

---

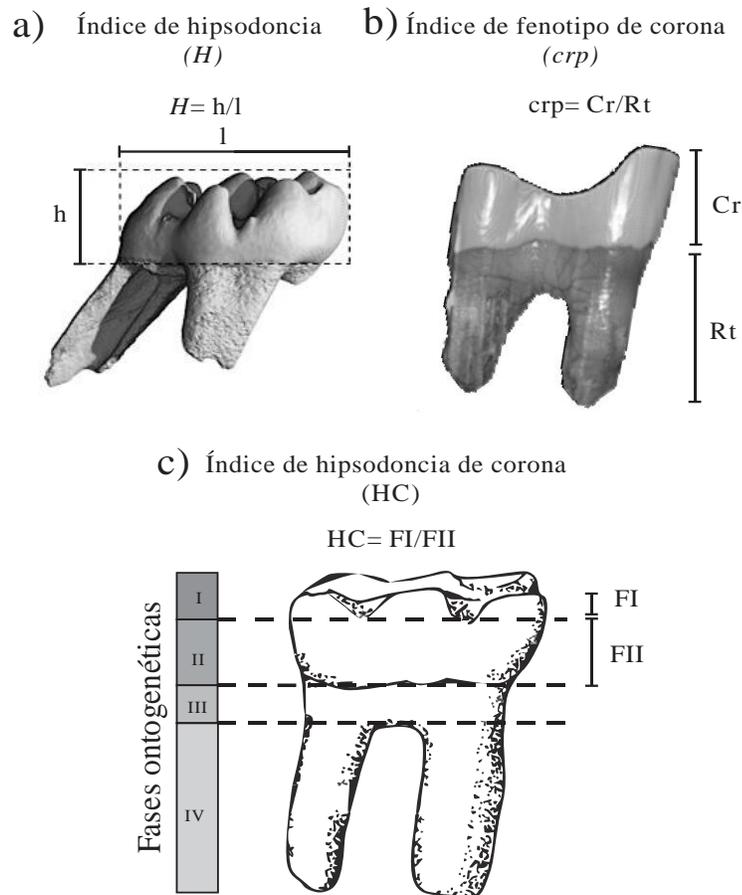
principios de hipsodoncia por fases ontogenéticas de Koenigswald (2016). Estos índices se describen a continuación:

El índice de hipsodoncia ( $H$ ) corresponde a la relación entre la altura máxima de la corona ( $h$ ) y la longitud anteroposterior de la corona ( $L$ ), la fórmula es:  $H=h/L$ . Este índice fue desarrollado por Janis (1988) para medir la hipsodoncia en ungulados y actualmente es el índice más utilizado para medir hipsodoncia en herbívoros, incluidos roedores (Lazzari *et al.*, 2008; Fig. 15a). Este índice se desarrolló para molares m3 de ungulados, aunque en roedores se utiliza el m1 sin que se encuentre justificación en la literatura.

El índice de fenotipo de corona ( $crp$ ) corresponde a la relación entre la altura máxima de la corona ( $Cr$ ) y la altura máxima de la raíz ( $Rt$ ), la fórmula es:  $crp=Cr/Rt$ . Este índice fue propuesto para estudiar la hipsodoncia histórica de los últimos 50 millones de años en todos los grupos de roedores (Tapaltsyan *et al.*, 2015). El valor “Cr” en este índice es el mismo que “h” en el índice “H” de Janis (1998; Fig. 15b).

El índice de hipsodoncia de corona (HC), que se propone en este trabajo, corresponde a una relación entre dos fases ontogenéticas en los molares definidas por Koenigswald (2016). En donde la fase ontogenética tipo I, corresponde a la altura máxima de las cúspides (FI) y la fase ontogenética tipo II, corresponde a la altura máxima de la pared lateral “sidewall” (FII). Debido a que la altura de la pared lateral, en molares superiores e inferiores, es distinta entre el margen labial y el margen lingual, se ha tomado la distancia de la siguiente forma: en el M1-M3 se tomó la altura máxima de la pared lateral del margen lingual, desde la base del protocono e hipocono hasta el contacto con la superficie de dentina (fase ontogenética III [FIII]); en m1-m3 esta medida se tomó en el margen labial considerándose

la distancia entre la base del protocónido e hipocónido hasta la base de contacto con la superficie de dentina (FIII). La fórmula es  $HC=FI/FII$  (Fig. 15c).



**Figura 15.** Diferentes tipos de índices para medir la hipsodancia en molares. A) Índice de hipsodancia en un posible molar superior M1 (Janis, 1988); b) Índice de fenotipo de corona en un posible molar inferior m1 (Tapaltsyan, 2015); c) Índice de hipsodancia de corona, propuesto en este trabajo. La imagen c) corresponde a un m1 y fue modificada de Koenigswald (2016).

En algunos ejemplares muy completos, donde el molar sigue incrustado en la maxila o la mandíbula, la profundidad de la raíz fue inferida con base en la profundidad de la región alveolar en vista lateral y se identificó a estas medidas con un asterisco (Anexo 3, Tabla Hipsodancia 1). Para los molares inferiores se considera la unión entre la base de la región alveolar del molar y la región alveolar del incisivo, siendo que en algunos ejemplares es

posible observar el desarrollo de la raíz en una mandíbula semi completa (holotipo MPGJ 3638 y paratipo MPGJ 3340; Fig. 16). Para los molares superiores no es posible realizar esta inferencia ya que la raíz se puede extender dentro del plano de la superficie del hueso maxilar. La profundidad en las raíces de los molares mesodontos de los múridos y los cricétidos se ha estudiado antes con estudios de rayos x realizados en especies actuales (Böhmer, 2019).



**Figura 16.** Vista labial y lingual de elementos mandibulares de *Sigmodon* cf. *S. minor* que muestran la profundidad de las raíces. A) MPGJ 2685, mandíbula izquierda con m1-m2; b) MPGJ 2687 mandíbula izquierda con m1.

### 3.6.1 Nicho ecológico: inferencias de dieta preferente.

Se determinó el espacio que ocupan los roedores cricétidos en un modelo de nicho ecológico a través de las variables de hipsodoncia y masa corporal. Estas variables han sido utilizadas para establecer modelos de dieta preferente en ungulados actuales y fósiles (Damuth and Janis, 2011; Kaiser *et al.*, 2013), pero no han sido utilizadas en roedores. El espacio que ocupan los roedores fósiles se contrastó con los datos que utilizó Janis (1988) para 127 especies de ungulados actuales.

La estimación de masa corporal en roedores cricétidos se calculó según Martin (1986), quien utilizó la siguiente fórmula para estimar este valor en especies de *Sigmodon* extintas.  $W=4.05L^{3.33}$ , en donde W es la masa en gramos y L es la longitud anteroposterior del primer

molar inferior (m1). Debido a su relación taxonómica esta fórmula se utiliza aquí tanto para especies de sigmodontinos como de neotominos. En este trabajo, además de utilizar el molar inferior m1 se utiliza también el molar superior, esto debido a que no se observan diferencias significativas entre las longitudes de un elemento con respecto al otro (en Anexos).

La finalidad de utilizar estas variables es inferir la preferencia alimentaria de los roedores cricétidos y su posición ecológica entre los herbívoros. En total se estimó el promedio de hipsodoncia y masa corporal de 15 especies de roedores cricétidos fósiles, tanto de EUA como de México, de faunas del Henfiliano temprano hasta el Rancholabreano: *Acrolophomys rhodopetros*, *Antecalomys coxae*, *Bensonmys* indet., *Copemys* cf. *C. longidens*, *C. dentalis*, *Lindsaymys takeuchii*, *Paronychomys* sp., *Peromyscus boylii*, *P. maniculatus*, *Reithrodontomys humulis*, *Postcopemys valensis*, *Prosigmodon tecolotum*, *Sigmodon* cf. *S. minor*, *Neotoma albigula*, y *Neotoma* cf. *N. goldmani* (Tabla hipsodoncia 1 en Anexos).

### **3.6.2 Comparación entre distintos índices de hipsodoncia y el modelo de nicho**

Se compararon los tres índices de hipsodoncia anteriormente descritos: *H*, *crp* y *HF*, en un modelo de nicho ecológico establecido para dietas preferenciales según la metodología usada con herbívoros ungulados (Janis, 1988), en roedores cricétidos del Clarendoniano-Henfiliano temprano de California, EUA, el Henfiliano temprano-Blancano tardío del centro de México, Rancholabreano de México y Rancholabreano de EUA. Esto para inferir posibles cambios ecológicos en este linaje de roedores a través del tiempo.

Utilizando los índices de hipsodoncia *H*, *crp* y *HC* se analizaron 292 molares de especies de sigmodontinos, cercanos al linaje *Copemys*: *Copemys dentalis* del Henfiliano temprano (28 especímenes, 38 molares), *Copemys* cf. *C. longidens* del Henfiliano temprano

(18 especímenes, 21 molares), *C. ruselli* del Henfiliano temprano (seis especímenes, ocho molares), *Copemys* sp. del Henfiliano temprano (10 especímenes, 10 molares); *Prosigmodon ticolotum* del Henfiliano tardío (78 especímenes, 88 molares); *Sigmodon* cf. *S. minor* del Blancano temprano (79 especímenes, 123 molares) (Tabla hipsodoncia 1). Esto para determinar cuál de los índices es mejor para medir una mayor cantidad de material molariforme fósil.

Para determinar la sensibilidad de cada uno de los tres índices de hipsodoncia se realizó una prueba de ANOVA, esto permitió determinar si existen diferencias o similitudes entre los tres índices de hipsodoncia, considerando todos los molares M1-M3, superiores e inferiores. No se encontró en la literatura si existe algún trabajo similar que analice el grado de hipsodoncia en todos los molares.

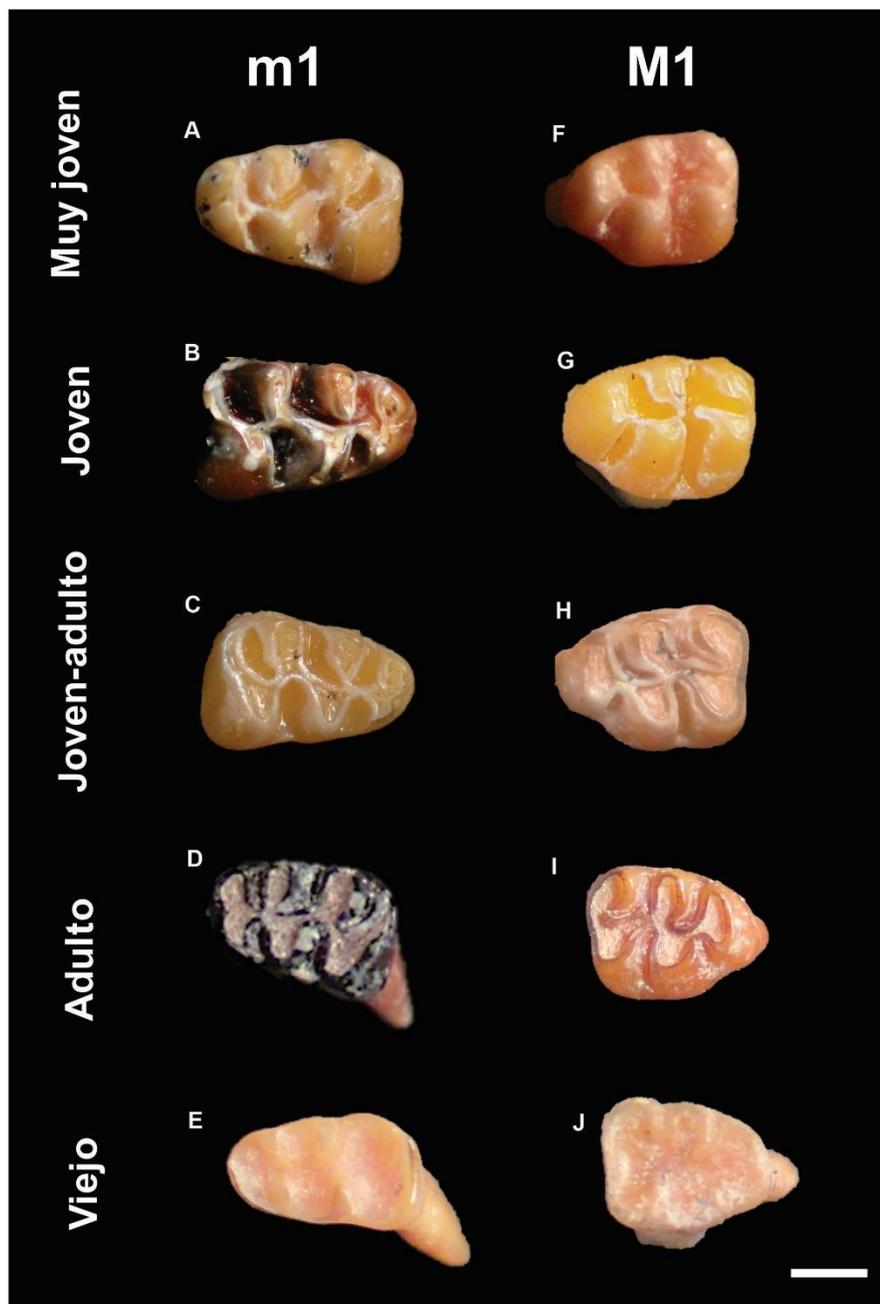
### **3.6.3 Modelo de nicho y ontogenia.**

Se graficaron los tres modelos de hipsodoncia con base a su estado de desgaste, producto del uso del molar durante la vida del roedor. Esto para determinar cuál de los modelos es más útil y sensible entre distintos molares y diferentes grados de desgaste.

El estado de desgaste de los molares considera los siguientes parámetros (Fig. 17):

- *Muy joven, no emergente*: corresponde a los molares que no presentan algún tipo de desgaste, con las cúspides perfectamente definidas; en la mayoría de los casos no presentan raíces, aparentando que solo fue fosilizado el esmalte, no así el cemento y la dentina. Esto molares no emergieron de la maxila o mandíbula ya que el roedor murió muy joven, probablemente neonatos.

- *Joven*: Molares con un grado de desgaste mínimo en la superficie oclusal, la morfología de las cúspides mayores y las cúspides accesorias es perfectamente visible. Las conexiones entre las cúspides a través de los brazos son visibles.
- *Joven-Adulto*: Molares con un grado de desgaste mínimo en la superficie oclusal, la morfología de las cúspides mayores es muy clara, pero la morfología de las cúspides accesorias se ve modificada, éstas son las primeras en sufrir desgaste. Siguiendo a Barbière *et al.* (2019) implicaría el desgaste del nivel de la cúspide (*cuspal level*) en la corona, sin llegar a afectar la profundidad del valle en los flexos (idos).
- *Adulto*: Molares con un grado de desgaste importante en la superficie oclusal, la morfología de las cúspides mayores es afectada. Se forma un lago de dentina completo (conectado desde la región anterior hasta la región posterior) en la superficie oclusal del molar. El desgaste puede afectar la profundidad de los flexos, en los molares superiores los flexos linguales, mientras que en los molares inferiores los flexos labiales.
- *Viejo*: El desgaste afecta totalmente la morfología primaria del molar, solo prevalece el contorno de la base de la corona, pero no es posible distinguir la profundidad de los flexos. Se pierde esmalte en diferentes regiones (o en todo el contorno) del molar, principalmente en la región labial de los molares superiores y en la región lingual en los molares inferiores.



**Figura 17.** Estados de desgaste en molares superiores e inferiores M1/m1 de *Prosigmodon tecolotum*. Molares inferiores m1: a) MPGJ 3643, molar derecho; b) MPGJ 3348, molar izquierdo; d) MPGJ 1836, molar izquierdo; e) MPGJ 1845, molar izquierdo. Molares superiores M1: f) MPGJ 1850, molar izquierdo; g) MPGJ 3618, molar izquierdo; h) MPGJ 1835, molar izquierdo; i) MPGJ 1855, molar derecho; j) MPGJ 1840, molar derecho.

### 3.6.4 Abreviaturas

Estas son las abreviaturas utilizadas en el presente trabajo, se ha dado prioridad a aquellas que se refieren en el texto como eventos, procesos, métodos o edades. No se incluyen las abreviaturas institucionales ni las abreviaturas nomenclaturales, debido a que estas ya se encuentran en un subcapítulo anterior de Métodos.

Abreviatura	
ANOVA	Análisis de varianza
cf.	Conferido
crp.	Índice de fenotipo de corona
EUA.	Estados Unidos de América
FI.	Fase ontogenética tipo I
FII.	Fase ontogenética tipo II
FIII.	Fase ontogenética tipo III
FVT.	Faja Volcánica Transmexicana
GABI	Gran Intercambio Biótico Americano
GP.	Grandes Planicies de Norteamérica
GTO.	Cuenca fosilífera en Guanajuato.
H	Índice de hipsodoncia
Ho.	Holoceno
HC.	Índice de hipsodoncia de corona
Hh2	Henfiliano temprano
Hh3	Henfiliano tardío
Hh4	Lo más tardío del Henfiliano tardío
IC.	Índice de consistencia
IR.	Índice de retención
Irv.	Irvingtoniano
Jal-Teco	Cuenca fosilífera en Jalisco, Tocolotlán.
M	Molares superiores
m	Molares inferiores
Ma	Millones de años
Msm.	Metros sobre el nivel del mar
NA	Norteamérica
NALMA	Edad de Mamíferos Terrestres de Norteamérica
Ps.	Pleistoceno
PTP.	Puente Terrestre Panameño
Rb.	Rancholabreano
SALMA	Edad de Mamíferos Terrestres de Sudamérica
SMA	San Miguel de Allende
Sp.	Especie

## **4 RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

## 4.1 BIOESTRATIGRAFÍA

### 4.1.1 Cuenca de Tecolotlán, Jalisco estratigrafía de la localidad Jalteco 26

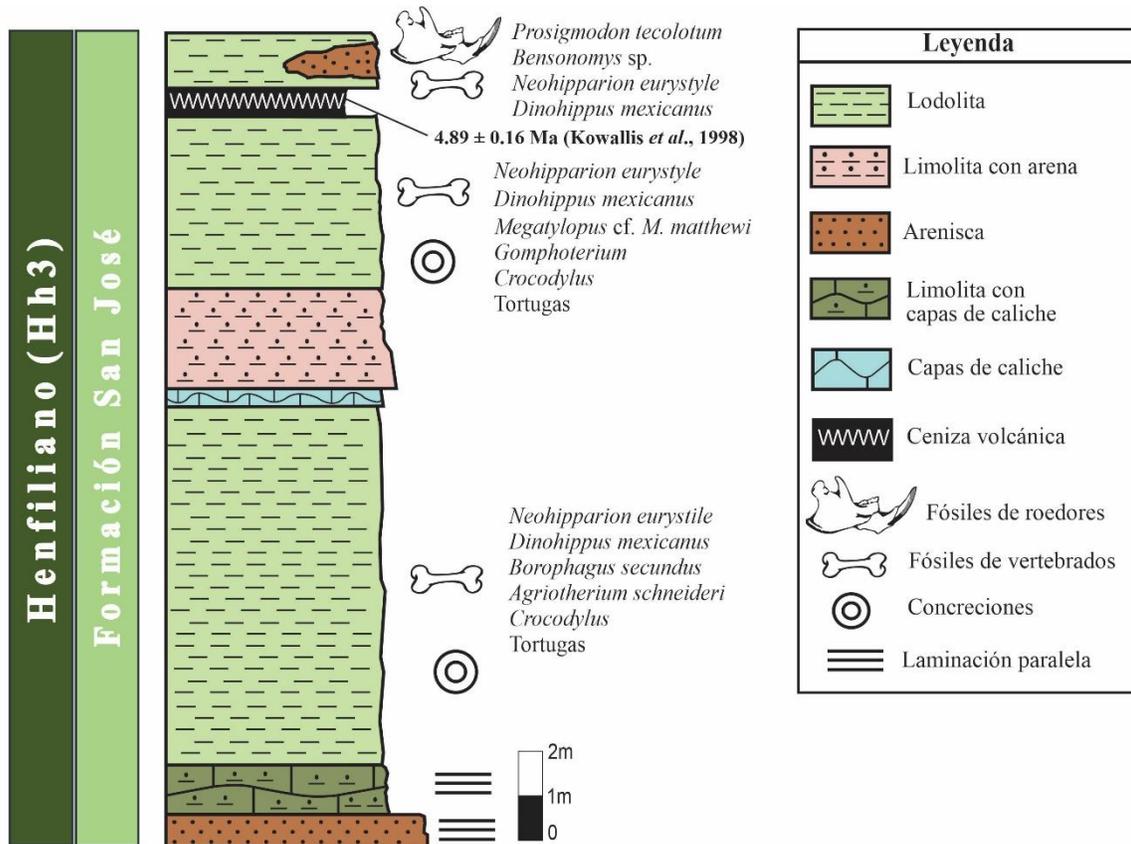
La secuencia estratigráfica en la localidad Jal-Teco 26 “Kowallis” se encuentra en la cuenca de Tecolotlán, Jalisco en los estratos del Mioceno-Plioceno conformados por los sedimentos más jóvenes de la Formación San José (Kowallis *et al.*, 2017). La columna está compuesta por una intercalación de lodolitas y limolitas de origen fluvio-lacustre con algunos estratos de arenisca y capas de caliche. Los sedimentos tienen una coloración que se alterna cíclicamente de un color verde claro a un marrón rojizo.

En la base de la secuencia aflora una arenisca cementada con arenas bien clasificadas y de tamaño grueso, estas tienen una estratificación paralela: lo cual se interpreta como sedimentación en un régimen hidrodinámico alto, probablemente la base de un río. La parte media y alta de la secuencia corresponde a estratos masivos poco consolidados de lodolitas y limolitas con arenas, que en ocasiones están interrumpidos por capas de caliche y paquetes delgados de arcillas. Estos sedimentos se interpretan como un ambiente de planicie de inundación, con periodos de exposición a la intemperie y donde probablemente existió pedogénesis.

En los sedimentos de casi toda la secuencia se ha colectado abundante material de vertebrados del Henfiliano tardío (Hh3), en especial los équidos *Neohipparion eurystyle* y *Dinohippus mexicanus*; el rinoceronte *Teleoceras fossiger*; el camélido *Megatylopus* cf. *M. matthewi*; los proboscídeos del género *Gomphoterium*; los carnívoros, *Borophagus secundus* y *Agriotherium schneideri*; abundante material de *Crocodylus* y tortugas (Carranza-Castañeda, 2006; Kowallis *et al.*, 2017); además, de una gran cantidad de fósiles de pequeños

vertebrados, de los cuales se estudia el material molariforme de cricétidos en este trabajo (Fig. 18).

En la parte superior de la secuencia se encuentra una ceniza volcánica de caída de color gris claro, poco soldada y deleznable. Esta ceniza tiene una edad de  $4.89 \pm 0.16$  Ma por  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  (Kowallis *et al.*, 1998). La ceniza subyace a una lodolita con lentes de arenas gruesas que tiene una estratificación cruzada. En la base de estos lentes el tamaño de la arena se incrementa y se observa una mayor concentración de material fósil, la mayoría fragmentos. El material de vertebrados es rico en ictiofauna, anfibios, reptiles, aves y mamíferos.



**Figura 18.** Columna estratigráfica de la localidad Jal-Teco 26 “Kowallis”, en el graben de Tecolotlán, Jalisco.

#### **4.1.2 Estratigrafía de la cuenca de San Miguel de Allende**

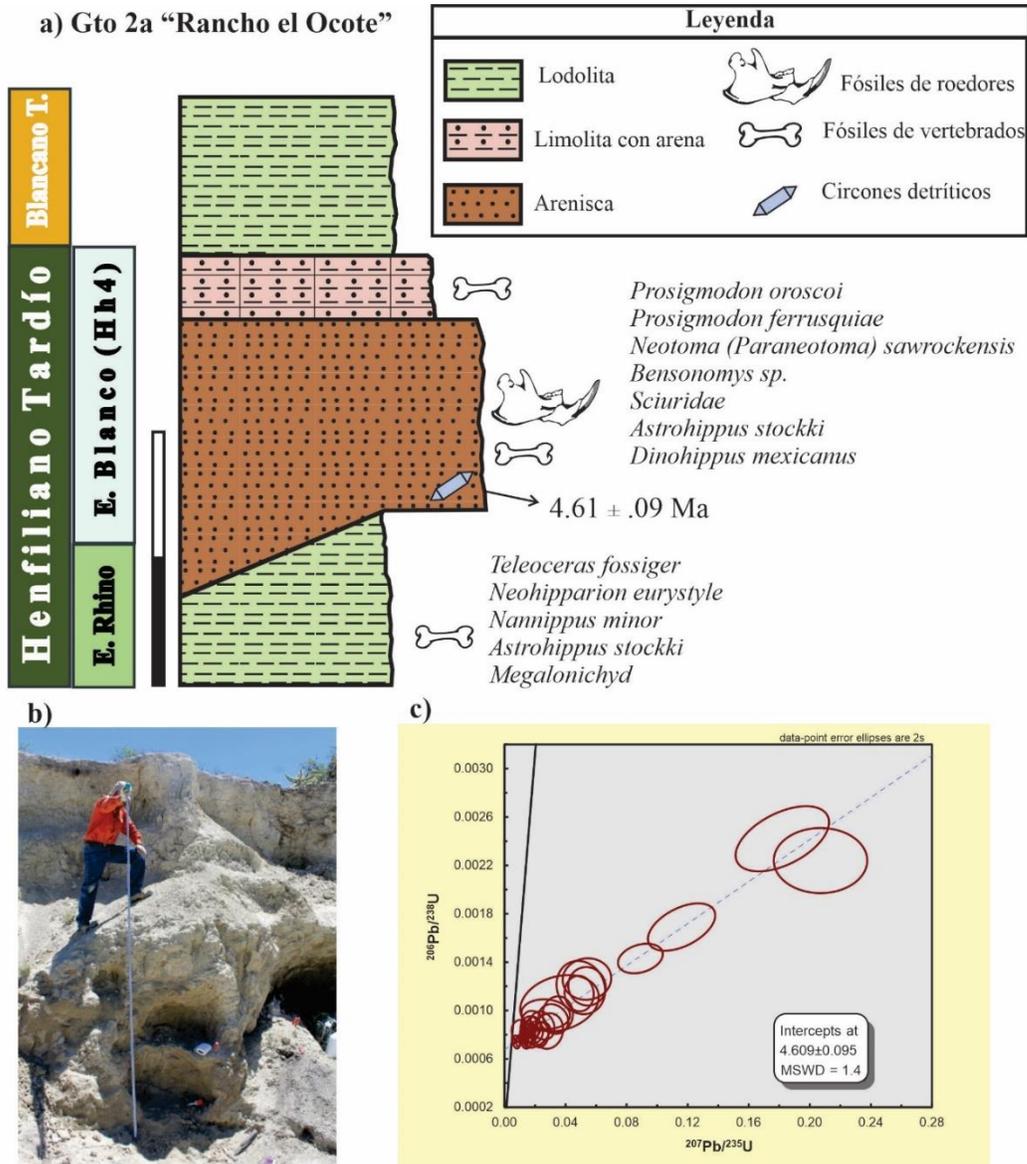
La cuenca de San Miguel Allende se localiza en el Estado de Guanajuato, en el margen norte de la Faja Volcánica Transmexicana (FVTM), es un semi-graben delimitado al este por la Falla San Miguel Allende y los Cerros de Rancho Viejo (ignimbritas del Oligoceno-Mioceno) y varias pequeñas fallas del Sistema de Fallas Taxco San Miguel de Allende con orientación Norte-Sur (Alaniz-Álvarez & Nieto-Samaniego, 2005). La secuencia sedimentaria está conformada por sedimentos fluviales, lacustres, paleosuelos y volcánicos (principalmente ceniza de caída) en los cuales aflora una importante concentración de fósiles de vertebrados del Henfiliano tardío, Blancano temprano e Irvingtoniano (Carranza-Castañeda, 2006). A continuación, se describen las localidades donde han sido colectados roedores fósiles y que se incluyen en la correlación bioestratigráfica.

#### **4.1.3 Localidad GTO 2a “Rancho el Ocote”**

La estratigrafía de la localidad GTO 2a corresponde a una secuencia de sedimentos arcillo-limosos y areniscas, cuyo contenido fósil difiere entre cada uno de los estratos (Fig. 19 a y b). Estos son denominados como Estrato Rhino y Estrato Blanco. En la parte inferior de la secuencia aflora el Estrato Rhino caracterizado por ser muy arcilloso de color verde y con un grado mayor de consolidación con respecto a los estratos superiores. En este estrato se presentan fósiles de raíces o rizolitos además de que es el único estrato donde han sido colectados rinocerontes identificados como *Teleoceras fossiger* (Carranza-Castañeda & Walton, 1992).

Sobre el Estrato Rhino se deposita en un contacto erosional el Estrato Blanco, el cual es una arenisca de grano medio soportado en clastos subangulares y con clasificación gradada. El contacto erosional entre ambos estratos se interpreta como la acción de

paleocanales locales o cortes de bajo relieve (*Downcutting relief*) por encima del Estrato Rhino. Además, en la parte baja del estrato de arenisca es posible encontrar lentes con intraclastos de arcilla correspondiente al Estrato Rhino, lo que supone que este estrato fue removido.



**Figura 19.** Columna estratigráfica de GTO 2a, nivel Blanco donde se realizó el trabajo de campo y fechamiento radiométrico. A) Columna estratigráfica de la localidad. B) Fotografía del corte en el arroyo donde se colectaron los fósiles y los circones detríticos. C) Resultado gráfico del fechamiento radiométrico por Pb/U. Abreviaturas: E= estrato; T= temprano.

En la base de este estrato de arena han sido colectados los fósiles de roedores sigmodontinos y neotominos incluidos en este trabajo. Este estrato tiene una gradación normal en el tamaño de sus partículas, tanto hacia la parte alta como lateralmente, de tal forma que puede observarse como una lodolita en su continuidad lateral. Esto debido a que probablemente es un paleocanal con barras de arena en su base, las cuales son muy ricas en fósiles transportados.

Los fósiles de roedores fueron colectados y asignados por Carranza-Castañeda & Walton (2002) al Henfiliano tardío (Hh3). Sin embargo, en este trabajo se complementa esta observación con nuevos especímenes de *Prosigmodon ferrusquiae* y *Neotoma (Paraneotoma sawrockensis)*, junto con edades máximas de depósito con circones que se describen posteriormente, con lo cual se correlaciona la posición estratigráfica de estos depósitos en relación a otras secuencias sedimentarias dentro de la cuenca de SMA (Fig. 20) a lo más tardío del Henfiliano tardío (Hh4). Esta posición estratigráfica es coherente con aquella propuesta por Carranza-Castañeda (2019) para designar a los estratos Blanco de las localidades GTO 2a, GTO f y GTO d, con base en los registros y diferencias morfométricas en mandíbulas de *Dinohippus mexicanus*, así como la asociación faunística con *Stegomastodon*, *Megatylopus*, *Hexobelomeryx* y el inmigrante *Paramylodon garbani*.

Debido a estas observaciones se discute la propuesta de Peláez-Campomanes y Martin (2005), quienes proponen que las faunas de estas localidades podrían ser del Blancano temprano, sin embargo, esta propuesta no se sustenta con el registro de megafauna o roedores, ya que todas estas especies son típicas de sedimentos del Henfiliano (Hh3 y Hh4) y se distinguen de los fósiles índice que se encuentran en sedimentos del Blancano dentro de la cuenca (como se verá a continuación). Ciertamente, los límites temporales entre el Henfiliano

y Blanco son muy cercanos, tanto así que la edad radiométrica establecida en este trabajo con 140 circones detríticos para estimar su edad máxima de depósito, la cual es de  $4.609 \pm 0.095$  con base en  $^{207}\text{Pb}/^{235}\text{U}$ . (Fig. 19c) no permite distinguir con claridad este límite. El cuál ha sido establecido en 4.8 Ma con fechamientos radiométricos en depósitos de ceniza en la misma área (Carranza-Castañeda, 2006).

#### **4.1.4 Estratigrafía de las localidades del Blanco temprano en SMA: GTO 6, GTO 12, GTO 19 y GTO 81**

En la localidad GTO 12 “La Pantera” afloran sedimentos limo-arcillosos con arenas finas de color marrón claro, que tienden a ser cortados por paleocanales de arenas gruesas con estratificación cruzada e interrumpidos por una ceniza volcánica de caída (Fig. 20). La ceniza volcánica es de un color claro a grisáceo y tiene una textura deleznable. Este estrato de ceniza fue fechado por Kowallis *et al.* (1998) mediante  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ , obteniendo una edad de  $3.9 \pm 0.3$  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 *Hypolagus vetus*, los équidos *Nannippus peninsulatus* y *Equus simplicidens*, estos últimos fósiles guía del Blanco temprano, además de abundante material de reptiles y anfibios fósiles (Fig. 20). En la parte alta de la secuencia se deposita un estrato masivo arcilloso

cortado por ceniza volcánica de caída de color blanco y cuya edad es de  $3.3 \pm 0.3$  Ma;  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  (Adams, 2001).

La localidad GTO 81 “La Perdida” conforma el grupo de localidades en el área de Coecillos. Esta área comprende varias de las localidades más importantes de vertebrados fósiles del centro de la cuenca de SMA (GTO 30 “Coecillos” GTO 75 “Arroyo Emilio y GTO 78 “Arroyo Glyptodon”) las cuales pueden ordenarse en una secuencia desde el Henfiliano tardío hasta el Irvingtoniano (con un hiato que representa la ausencia del Blancano tardío (Carranza-Castañeda, 2006; Carranza-Castañeda *et al.*, 2013).

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. 20).

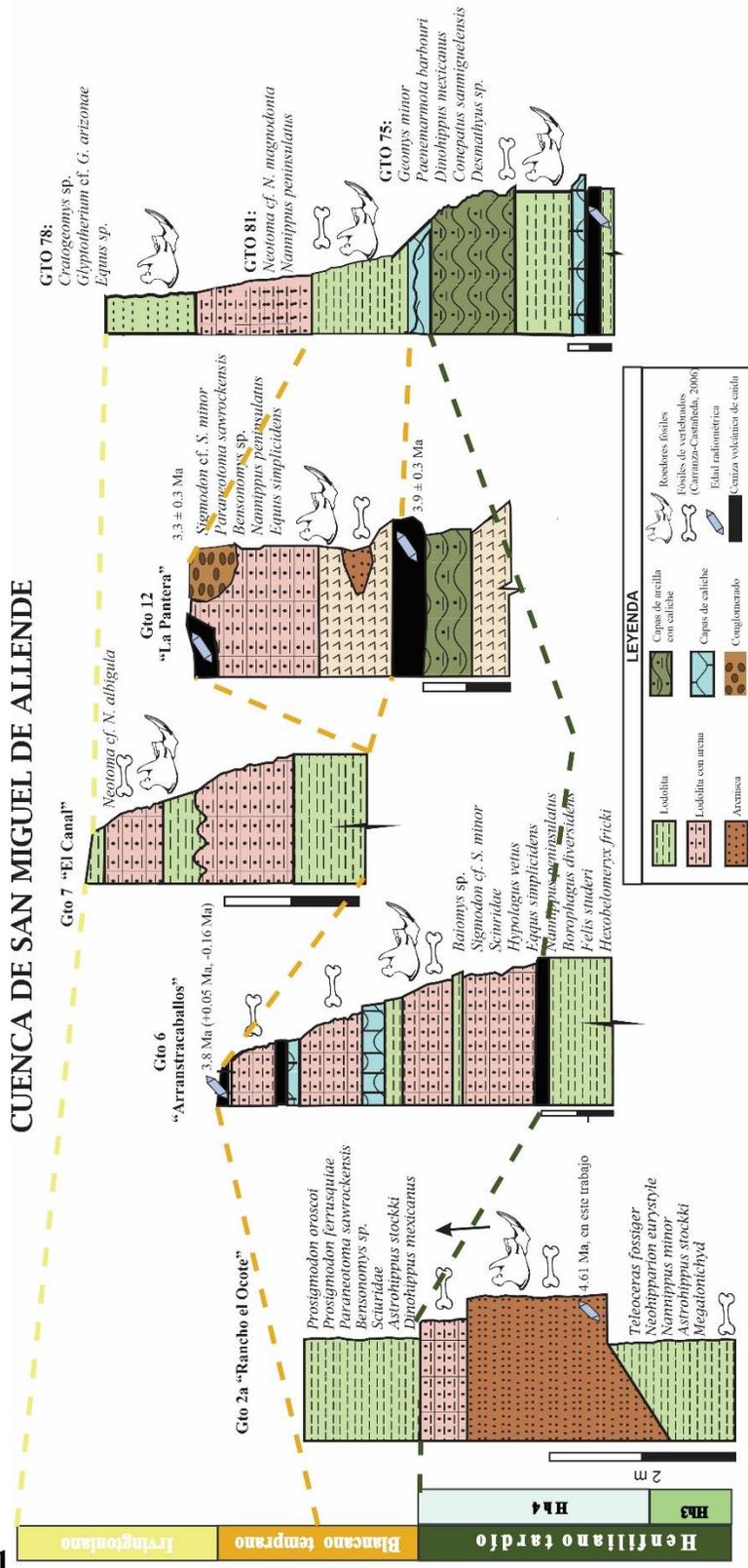
Los fósiles índices colectados en esta localidad corresponden al Blancano temprano (4.8-2.5 a 2.7 Ma), específicamente por la ocurrencia del équido *Nannippus penninsulatus*, el cual permite identificar sedimentos de esta edad en diferentes áreas dentro de la misma cuenca de SMA (Carranza-Castañeda, 2006). Además, han sido colectados elementos molariformes e incisivos de *Geomys* cf. *G. minor* que pueden correlacionarse estratigráficamente geómidos de la misma especie en la fauna de La Concha, Chihuahua y cuya edad es Blancano temprano. Pero, de forma peculiar en esta localidad se registra a *Neotoma* cf. *N. magnodonta*, la cual corresponde a una especie con molares particularmente hipsodontes, propios de neotominos más recientes.

Estas correlaciones estratigráficas proponen que la localidad GTO 81 “La Perdida” se depositó en un intervalo de tiempo intermedio entre el depósito de la localidad GTO 75 “Arroyo Emilio” del Henfiliano tardío Hh3 y la localidad GTO 78 del Rancholabreano. Aunque por la deposición diferencial que pudo existir en esta área de Coecillos por particularidades topográficas y de erosión no es posible observar (o al menos no se observó en este trabajo) el contacto secuencial entre los sedimentos de GTO 81 con los sedimentos de las localidades aledañas. Pero que en este análisis bioestratigráfico se ordenan estas tres localidades dentro de la misma secuencia estratigráfica para una mejor correlación temporal de las especies de roedores que contienen.

La localidad GTO 6 “Arrastracaballos” tiene la mayor diversidad de fauna de mamíferos del Blancano temprano que se conoce para el Centro de México y de las más importantes en Norteamérica (Carranza-Castañeda, 2006). En esta localidad la secuencia estratigráfica corresponde a estratos arcillosos con arenas finas y estratos de caliche, en la parte superior. En la base hay limos con aparente oxidación, los cuales están cubiertos por una ceniza volcánica. Por encima de estos estratos se depositan sedimentos finos arcillosos, muy ricos en contenido fósil, los cuales pueden presentar arenas finas y son de color amarillo verdoso. 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 microvertebrados fósiles, entre los que destacan el material de cricétidos, esciúridos y otros pequeños vertebrados como aves, serpientes y anfibios.

En la parte media y alta de la secuencia las arcillas con arenas finas están intercaladas con estratos de caliche bien cementado. Esta sección se interpreta como eventos más

prolongados de aridez y desecación dentro de la cuenca, ya que registros similares pueden observarse en secciones más recientes de localidades en la misma área de Rancho Viejo o en áreas aledañas como el área de los Galvanes y el área de Coecillos y que ya había sido reportada por Adams (2001). Seguido de estos estratos de arcillas y capas de caliche se deposita una ceniza volcánica de caída poco consolidada y de color azul grisáceo que ha sido fechada y tiene una edad de  $3.48 \pm 0.05$ ,  $-0.16$  Ma (Pacheco-Castro, 2015). En asociación con los fósiles de roedores han sido reportados *Conepatus* sp., *Hypolagus mexicanus*, *Felis* cf. *F. studeri* (= *Miracinonyx*) y *Nannippus peninsulatus* del Blancano temprano (Carranza-Castañeda, 2006). Los roedores colectados en esta localidad son elementos molariformes de *Sigmodon* cf. *S. minor*, los cuales son correlacionables en este trabajo con registros de las localidades GTO 12 “La Pantera” y GTO 19 “Pecos” (Fig. 20).



**Figura 20.** Correlación estratigráfica de las principales localidades en la cuenca de SMA con presencia de roedores compuesta de Carranza-Castañeda (2006) y con trabajo propio de campo.

## 4.2 Paleontología sistemática

Orden **Rodentia** Bowdich, 1821

Familia **Cricetidae** Fisher, 1817

Subfamilia **Sigmodontinae** Wagner, 1843

Género ***Prosigmodon*** Jacobs y Lindsay, 1981

*Prosigmodon tecolotum* Pacheco-Castro *et al.* 2019

Lámina 1 y 2

**Holotipo.-** MPGJ 3638, hemimandíbula derecha de un adulto joven con la serie dental completa, i1, m1-m3, localidad Jalteco 26, Formación San José (Lámina 1a, c).

**Paratipos.-** MPGJ 3342, hemimaxila derecha de un joven-adulto con M1-M2; (Lámina 1b, Lámina 2a-b) MPGJ 3336, hemimaxila izquierda con M2-M3 de un joven-adulto (Lámina 2c-d); MPGJ 3340, hemimandíbula izquierda con m1-m3 (Lámina 2i-j); MPGJ 3341, hemimandíbula izquierda con m1-m3 (Lámina 2k-l).

**Etimología.-** El roedor *Prosigmodon* del tecolote (*tecolotl* en náhuatl), en referencia al lugar denominado Tecolotlán (*tlan*= lugar) o lugar de tecolotes, en el Estado de Jalisco.

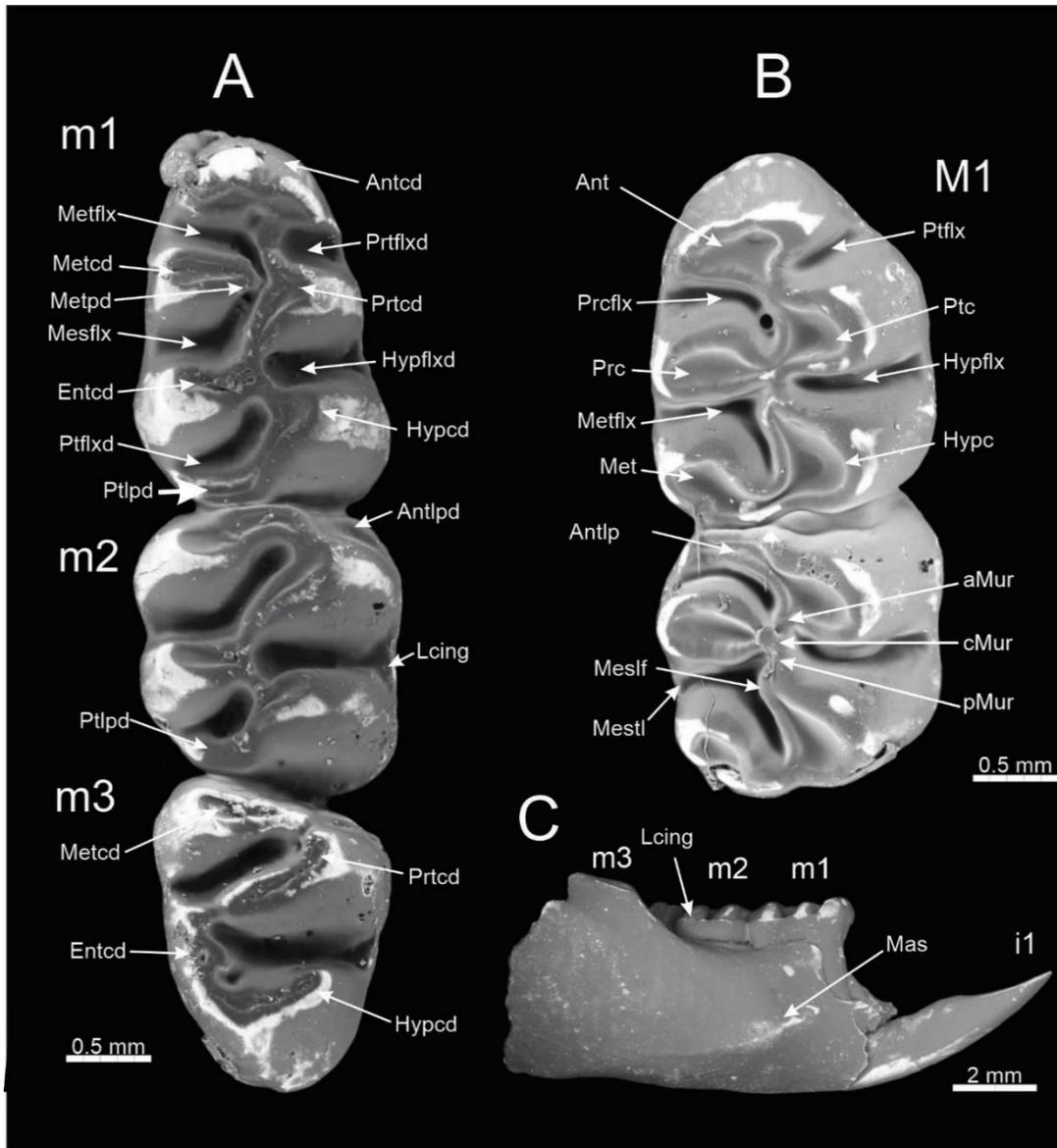
**Material referido de maxilas y molares superiores.** - En la localidad Jalteco 26 “Kowallis”: MPGJ 3334, fragmento de maxila izquierda (M1-M2) de un adulto; MPGJ 3335, fragmento de maxila izquierda (M1) de un adulto; MPGJ 3344, fragmento de maxila izquierda (M1) de un adulto; MPGJ 3345, fragmento de maxila izquierda (M2) de un joven. Molares aislados, MPGJ 1859, M1 superior derecho de un organismo muy joven; MPGJ 1862, M2 superior izquierdo de un organismo muy joven; MPGJ 1868, M2 superior izquierdo de un joven;

MPGJ 1870, M2 superior izquierdo de un adulto; MPGJ 1878, M3 superior derecho de un organismo muy joven; MPGJ 1884, M2 superior derecho de un joven; MPGJ 3337, M2 superior izquierdo de un joven-adulto; MPGJ 3338, M2 superior izquierdo de un adulto; MPGJ 3346, M1 superior derecho de un joven; MPGJ 3347, M1 superior izquierdo de un joven-adulto; MPGJ 3618, M1 superior izquierdo de un joven; MPGJ 3621, M1 superior izquierdo de un adulto; MPGJ 3623, M1 superior izquierdo de un adulto; MPGJ 3624, M1 superior derecho de un joven-adulto; MPGJ 3629, M3 superior derecho de un organismo muy joven; MPGJ 3631, M2 superior derecho de un joven-adulto; MPGJ 3634, M2 superior derecho de un joven-adulto; MPGJ 3635, M2 superior izquierdo de un joven-adulto; MPGJ 3636, M2 superior izquierdo de un viejo; MPGJ 3637, M2 superior derecho de un joven-adulto; MPGJ 1829, M2 superior izquierdo de un joven-adulto; MPGJ 1830, M2 superior derecho de un joven; MPGJ 1833, M2 superior derecho de un organismo muy joven; MPGJ 1834, M2 superior izquierdo de un adulto; MPGJ 1835, M1 superior izquierdo de un joven-adulto; MPGJ 1838, M1 superior izquierdo de un joven; MPGJ 1840, M1 superior derecho de un viejo; MPGJ 1850, M1 superior izquierdo de un organismo muy joven; MPGJ 1851, M1 superior derecho de un joven-adulto; MPGJ 1853, M1 superior izquierdo de un joven; MPGJ 1855, M1 superior derecho de un adulto; MPGJ 1856, M1 superior derecho de un joven y MPGJ 1857, M1 superior derecho de un joven.

***Material referido de mandíbulas y molares inferiores.*** - En la localidad Jalteco 26 “Kowallis”: MPGJ 3343, mandíbula derecha (m2-m3) de un adulto. Molares aislados, MPGJ 1860, m2 inferior izquierdo de un organismo muy joven; MPGJ 1861, m2 inferior izquierdo de un joven-adulto; MPGJ 1869, m2 inferior de un joven; MPGJ 1874, m2 inferior derecho de un joven-adulto; MPGJ 1887, m2 inferior derecho de un adulto; MPGJ 3349, m1 inferior

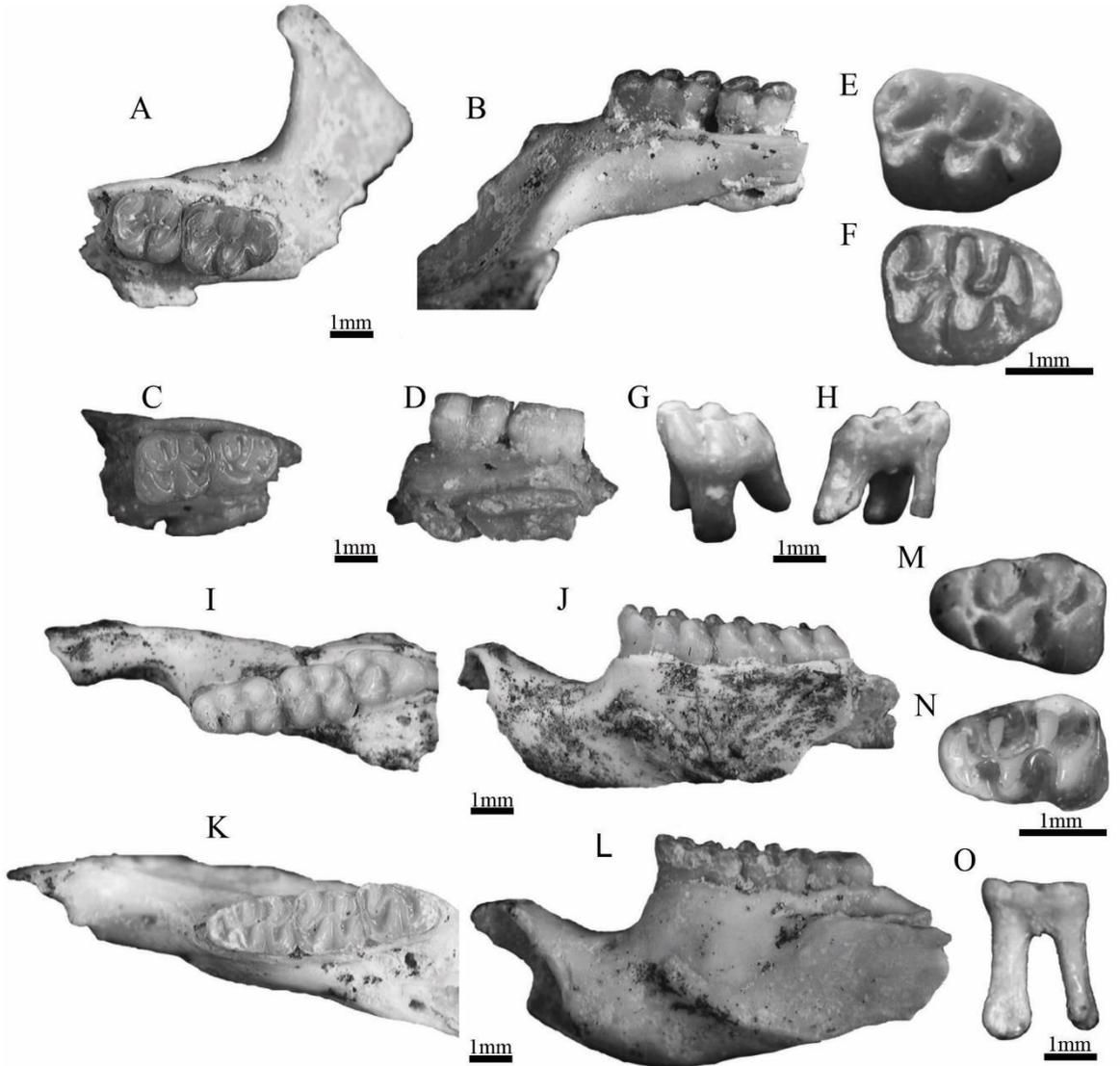
derecho de un viejo; MPGJ 3350, m1 inferior derecho de un joven-adulto; MPGJ 3352, m1 inferior izquierdo de un joven; MPGJ 3643, m1 izquierdo de un joven; MPGJ 3644, m1 izquierdo de un joven-adulto; MPGJ 3646, m1 izquierdo de un adulto; MPGJ 3648, m1 derecho de un adulto; MPGJ 3649, m1 derecho de un adulto; MPGJ 3650, m1 derecho de un joven; MPGJ 3651, m1 izquierdo de un viejo; MPGJ 3653, m2 inferior derecho de un joven; MPGJ 3654, m2 inferior izquierdo de un joven-adulto; MPGJ 3656, m2 inferior izquierdo de un joven-adulto; MPGJ 3657, m2 inferior derecho de un adulto; MPGJ 3660, m3 superior izquierdo de un adulto; MPGJ 3662, m3 superior derecho de un adulto; MPGJ 3663, m3 inferior izquierdo de un joven-adulto; MPGJ 3664, m3 inferior derecho de un joven-adulto; MPGJ 1832, m1 inferior izquierdo de un organismo muy joven; MPGJ 1836, m1 inferior izquierdo de un adulto; MPGJ 1837, m1 inferior derecho de un adulto; MPGJ 1839, m2 inferior derecho de un joven; MPGJ 1841, m2 inferior derecho de un joven-adulto; MPGJ 1843, m1 inferior izquierdo de un adulto; MPGJ 1845, m1 inferior izquierdo de un viejo y MPGJ 1847, m1 inferior derecho de un joven.

**Diagnosis.-** Especies de *Prosigmodon* con un mesolofa presente y poco desarrollado en M1 y M2; metacónido aislado del protocónido en m1 de individuos jóvenes y en individuos adultos éste se encuentra débilmente conectado al protocónido por un metalófido incipiente; la relación entre la longitud anteroposterior del M1 y la anchura del anterocono es cercana a 2.351, a diferencia de las demás especies de *Prosigmodon* cuyo valor es de 2.157-2.186 (ver el análisis filogenético en esta sección de Resultados).



**Lámina 1.** Maxila y mandíbula de *Prosigmodon tecolotum*. A) holotipo MPGJ 3638, mandíbula derecha con i1-m3, vista oclusal; b) paratipo MPGJ 3334, maxila izquierda con M1-M2; c) vista labial del holotipo MPGJ 3638. Abreviaciones de los elementos inferiores (m1, m2 y m3) según la terminología de Peláez-Campomanes & Martín (2005): Antcd, anteroconido; Antltpd, anterolofido; Entcd, entocónido; Hypflxd, hipofléxido; Hypcd, hipocónido; Lcing, cíngulum labial; Mas, surco masetérico; Mesflx, mesofléxido; Metcd, metacónido; Metpd, metalofido; Metflx, metafléxido; Prtcd, protocónido; Ptfld, posterofléxido; Ptlpd, posterolofido; Prtflxd, protofléxido. Abreviaciones de los molares superiores (M1-M3): Ant, anterocono; Prflx, paraflexo; Prc, paracono; Mesflx, mesoflexo; Met, metacono; Ptfld, protoflexo; Ptc, protocono; Hypflx, hipoflexo; Hypc, hipocono; Antlp, anterolofio; Meslf, mesolofio; Mestl, mesostilo; cMur, muro central.

**Distribución y edad.** - Solo se conoce en el Henfiliano tardío Hh3 de la Formación San José, cuenca de Tecolotlán, Estado de Jalisco. La edad radiométrica es de  $4.95 \pm 0.16$  Ma (Kowallis *et al.*, 2017) a  $4.85 \pm 0.1$  Ma (McDonald & Carranza-Castañeda, 2017), obtenida en circones de ceniza volcánica de caída (Fig. 19 C).



**Lámina 2.** Maxilas, mandíbulas y molares aislados de *Prosigmodon tecolotum*: a-b) paratipo MPGJ 3342, maxila derecha con M1-M2; c-d) paratipo MPGJ 3336, maxila izquierda con M2-M3; e) MPGJ 1851, M1 derecho de un espécimen joven; f) MPGJ 1855, M1 derecho de un espécimen adulto; g-h) MPGJ 1859, vista labial y lingual de un M1 derecho; i-j) paratipo MPGJ 3340, mandíbula izquierda con m1-m3; k-l) paratipo MPGJ 3341, mandíbula izquierda con m1-m3; m) MPGJ 3643, m1 aislado de un espécimen joven; n) MPGJ 3646, m1 izquierdo de un espécimen adulto; o) MPGJ 3349, vista labial y lingual de un m1 derecho.

#### **4.2.1 Descripción del material fósil**

**Maxila.** - MPGJ 3342 (paratipo), fragmento de maxilar derecho con M1-M2 de un individuo joven-adulto. El hueso maxilar se desarrolla hasta el arco cigomático siguiendo la curvatura de la cuenca orbital. Este hueso es profundo por debajo del M1 y se vuelve más angosto en el M2. La placa cigomática es amplia con una longitud mayor a la del M1 (Lámina 1, A y B).

**M1.** - MPGJ 3342 (paratipo), molar mesodonto con cinco cúspides bien desarrolladas: anterocono, protocono, hipocono, paracono y metacono. La superficie oclusal es un elipsoide alargado antero-posteriormente y expandido en su región anterior-labial. Las cúspides labiales y linguales no se encuentran alineadas, las cúspides linguales se posicionan anteriormente. Una característica diagnóstica es el desarrollo de un mesolofo, el cual, aunque es pequeño está bien definido (Lámina 1, A y B).

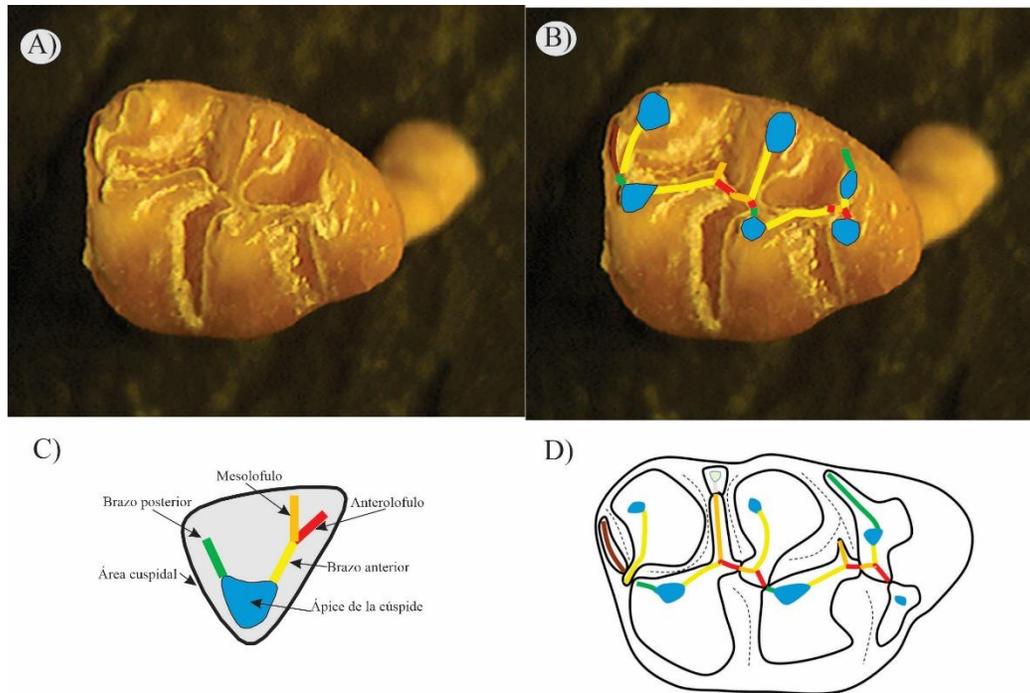
El anterocono es una cúspide elipsoidal bifurcada por el desarrollo poco profundo del surco anteromedial. Su posición es asimétrica con respecto al eje antero-medial y se ubica hacia la región labial. La conexión con el protocono es medial. Esta cúspide está constreñida por el desarrollo de los pliegues: proflexo con forma de “V” y el paraflexo cuya forma es de lengüeta, dirigida posteriormente.

En las cúspides linguales: protocono e hipocono, el desarrollo de esmalte tiene forma de “U” abierto hacia el eje anteroposterior. Las cúspides son globulares siendo el hipocono el de mayor tamaño. Los brazos de estas cúspides se conectan en la región central con el metacono, en un muro incipiente. Tanto el proflexo como el hipoflexo que delimitan estas cúspides son profundos y se dirigen hacia la región labial del molar.

Las cúspides labiales del paracono y metacono son lobadas, un poco constreñidas antero-posteriormente y cerradas hacia el eje anteroposterior. El paracono es menor que el metacono. El metacono tiene forma irregular en su margen postero-labial debido al desarrollo de un posterolofio incipiente. El paraflexo y mesoflexo que separan a estas cúspides son profundos, con forma de “L”, ya que se desarrollan de manera recta desde el margen lingual hasta el eje anteroposterior y luego son paralelos hacia la región posterior del molar.

El molar tiene tres raíces, una debajo del anterocono, otra debajo del metacono y una lingual, situada en la parte inferior del protocono e hipocono. En ejemplares aislados como en MPGJ 2757 se desarrolla un pequeño vástago de raíz accesoria (Lámina 1 C).

**Conexiones ICAMER en M1 (MPGJ 3346).** - En la región anterior del molar, las áreas de cúspide del cónulo anterolabial y del cónulo anterolingual está conectadas por el brazo anterior (rotado), el anterolofulo y mesolofulo del cónulo lingual. Estos cónulos anteriores se conectan con el brazo anterior del protocono, el cual es simple y no desarrolla un mesolofulo. La conexión entre el protocono e hipocono se da en el área de cúspide del paracono. El brazo anterior del hipocono es complejo, desarrolla un mesolofulo conspicuo dirigido hacia el margen labial del metaflexo y un anterolofulo conectado con el área de cúspide del paracono. El brazo anterior del metacono se conecta con el brazo posterior del hipocono, constriñendo el desarrollo del cingulum posterior. El cingulum posterior y el área de cúspide del metacono se distinguen claramente por el desarrollo poco profundo del posteroflexo (Fig. 21).



**Figura 21.** Conexiones entre las áreas de cúspide según el sistema nomenclatural ICAMER. A) MPGJ 3346, M1 derecho de un individuo joven; B) conexión de cúspide ICAMER en MPGJ 3346; C) terminología de las estructuras en la unidad de cúspide (área cuspidal) (modificado de Ronez *et al.* (2020); D) ejemplo de las conexiones de cúspide en una ilustración de *Copemys loxodon*, tomado de Ronez *et al.* (2020).

**M2.-** Paratipo MPGJ 3342, el molar se conforma por cuatro cúspides bien desarrolladas: protocono, hipocono, paracono y metacono. Estas cúspides mantienen la misma relación morfológica y proporciones que en el molar M1 (Lámina 1, A y B). En este molar no hay un anterocono, pero si un posterolofa poco desarrollado, el cual es una prolongación del brazo anterior del protocono. Esta cúspide accesoria es menos alta en una vista lateral, con respecto a las cúspides principales. El molar tiene tres raíces una en la base del anterolofa y las otras situadas de la misma forma que en M1. En ningún ejemplar se observó una raíz accesoria.

**M3.-** Paratipo MPGJ 3336, el molar es de tamaño similar a M2. La superficie oclusal es un trapecoide con la región labial más ancha que la porción lingual. El molar tiene cuatro cúspides parcialmente fusionadas: protocono, hipocono, paracono, metacono y un lofo

accesorio denominado anterolofo (Lámina 1, C y D). El hipocono, metacono y posterolofo están fusionados en la región anterior y se dividen de la región anterior por un mesoflexo muy profundo que rebasa el eje anteroposterior y casi se conecta con el protoflexo. En la región anterior se fusionan el protocono, el paracono y el anterolofo. El hipoflexo es reducido en comparación con el paraflexo y mesoflexo. El molar tiene tres raíces similares a M2.

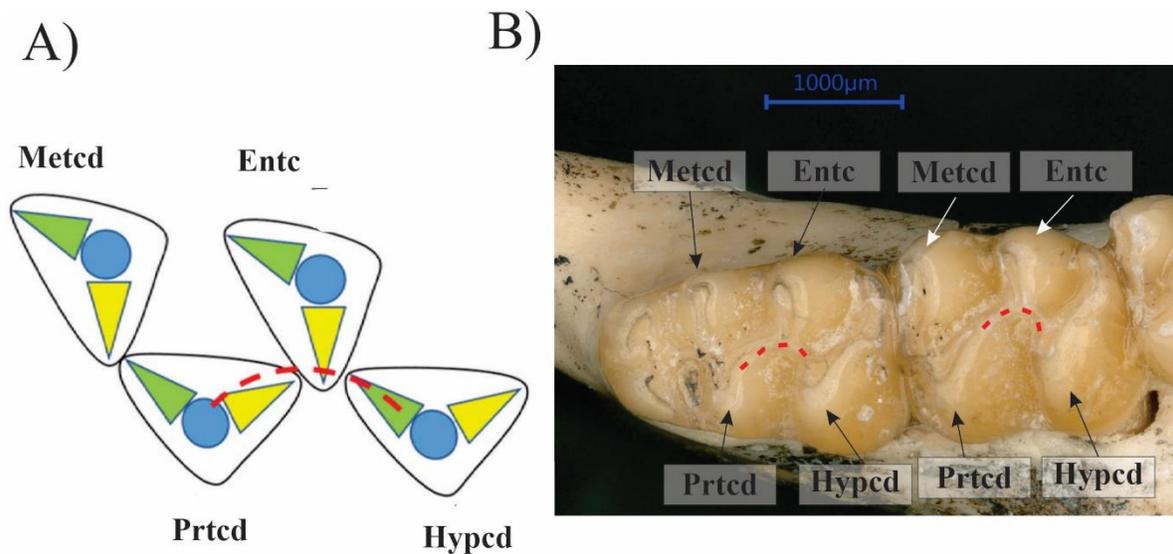
**Mandíbula.** - Holotipo MPGJ 3342, mandíbula izquierda de un individuo joven-adulto con i1, m1-m3, sin la rama mandibular ascendente y el proceso angular. En la región labial, la cresta masetérica se compone de dos surcos masetéricos que se fusionan por debajo de la región anterior del m2 y continúan como un surco masetérico simple hasta la región anterior del m1. El foramen mentoniano se abre dorsalmente en la parte posterior del diastema, ligeramente por encima del surco masetérico. La rama mandibular ascendente inicia su desarrollo en la región posterior del m2 y cubre la parte posterior del m3 en una vista labial. Un foramen se abre a un costado del hipocónido del m3 (Lámina 2 A y B).

**m1.** - Holotipo MPGJ-3340, el molar está conformado por cinco cúspides: anterocónido, hipocónido, protocónido, metacónido y entocónido. No hay alineación entre los lófidios debido a que las cúspides labiales se encuentran posicionadas anteriormente a las linguales. El anterocónido es bifurcado y se conecta medialmente con el protocónido (Lámina 2 A y B).

El protocónido e hipocónido son globulares, con los brazos de esmalte formando una “V” abierta hacia el eje anteroposterior. El metacónido y entocónido son similares en forma a las cúspides labiales, pero se encuentran constreñidos hacia el eje anteroposterior. El metacónido está aislado debido al desarrollo incipiente de su brazo de esmalte que se conecta

con el brazo anterior del protocónido. El posterolofio está fusionado al hipocónido y es más bajo que las demás cúspides en una vista lateral. El molar tiene dos raíces una anterior y una posterior. En ningún ejemplar aislado se ha observado la presencia de una raíz accesoria.

La conexión entre el protocónido y el hipocónido se da a través de los brazos del entocónido, en una conexión típica de las subfamilias Neotominae, Sigmodontinae y la tribu Oryzomyini (Fig. 22) (Barbière *et al.*, 2019; Martin *et al.*, 2020; Ronez *et al.*, 2020).



**Figura 22.** Conexión del protocónido e hipocónido vía entocónido en *Prosigmodon tecolotum*. A) Reconstrucción ICAMER de las cúspides metacónido (Metcd), entocónido (Entc), protocónido (Prtcd) e hipocónido (Hypcd), tomado de Barbière *et al.* (2019). B) MPGJ 3340, vista oclusal del m1-m2 donde se señalan las cúspides mayores y la conexión entre el protocónido e hipocónido (línea punteada roja).

**m2.-** Holotipo MPGJ-3340, el molar tiene cuatro cúspides principales y una cúspide accesoria: protocónido, hipocónido, metacónido, entocónido y posterolófidio. Estas cúspides mantienen la misma relación morfológica y proporciones que en el molar m1 (Lam. 2 A-B). El molar tiene dos raíces una debajo de las cúspides anteriores y otra debajo de las cúspides posteriores.

**m3.**- Holotipo MPGJ-3340, el molar tiene cuatro cúspides bien desarrolladas, las cuales se conectan entre sí dándole un aspecto de “S” a la superficie oclusal, una característica de roedores primitivos de la tribu Sigmodontini según Lindsay (2008). Además, el molar tiene un mayor tamaño que el m2, característica que no distintiva a diferencia de los Neotominae.

El metacónido es un elipsoide paralelo al margen anterior del molar y se conecta con el protocónido en la región lingual. El protocónido se conecta posteriormente con el entocónido, el cual se conecta a su vez con el hipocónido y posterolófidio que se encuentran fusionados (Lam. 2 A y B). El molar presenta dos fléxidos muy profundos: un mesofléxido lingual que divide el metacónido del entocónido y un hipofléxido ancho que divide el posterolófidio de las cúspides mayores. El entofléxido está presente, pero es reducido.

#### **4.2.2 Comparación de *Prosigmodon tecolotum* con las especies de *Prosigmodon* y *Sigmodon* basales**

Entre las especies de *Prosigmodon* y *Sigmodon* basales existe una gran similitud morfológica debido a que los molares tienen poco desarrollo de cúspides accesorias y la conexión entre las cúspides mayores tiene un patrón similar. Sin embargo, en *Prosigmodon tecolotum* existen suficientes caracteres morfológicos que permiten su distinción con otras especies de sigmodontinos.

*Prosigmodon tecolotum* es similar a *P. oroscoi* de Yepómera (Jacobs & Lindsay, 1981), con base en el M1 y su conexión entre el protocono, paracono y metacono, y el desarrollo profundo de los flexos labiales. Pero, pueden distinguirse ya que en el M1 de *P. oroscoi* (holotipo IGCU 1217), se desarrolla un mesostilo, un mesolofio y un paralofio incipientes a

diferencia de *P. tecolotum* que tiene un mesolofo más desarrollado y carece de un paralofa y un mesostilo (Lam.1b, Lam 2 e y f). Además, en *P. oroscoi* el M1 tiene un anterocono simple y el protoflexo está poco desarrollado, mientras que en *P. tecolotum* el anterocono es bilobado y el protoflexo que lo delimita es ancho y profundo, razón por la cual en esta especie la conexión entre el anterocono y el protocono es medial y no lingual como en *P. oroscoi*.

La especie *P. chihuahuensis* (Lindsay & Jacobs, 1985) difiere de *P. tecolotum* al desarrollar en el M1 las cúspides accesorias parastilo y mesostilo, pero no un mesolofo; a diferencia de *P. tecolotum* que sí desarrolla un mesolofo y no tiene otra cúspide accesoria. Además, en *P. tecolotum* los flexos labiales se desarrollan paralelamente al margen lingual cuando han alcanzado el eje anteroposterior (Lam.1b, Lam 2 e y f) y en *P. chihuahuensis* son oblicuos a este eje. En el m1, *P. chihuahuensis* (holotipo IGM 5808) desarrolla un anteroconido profundamente bilobado, de manera que se forma una laguna de esmalte (*atoll*) entre los brazos posteriores de los conúlidos, a diferencia de *P. tecolotum*, donde no se observa esta estructura. En *P. chihuahuensis* el cíngulum labial de m1 y m2 está mejor definido que en *P. tecolotum*.

La especie *P. ferrusquiae* (holotipo IGCU 7254) (Carranza-Castañeda y Walton, 1992) en su M1 tiene un anterocono bilobado y el surco anteromedial es amplio, a diferencia de todas las especies de *Prosigmodon*, incluido *P. tecolotum*. La conexión entre el brazo posterior del paracono y el brazo anterior del hipoconido es robusta, a diferencia de *P. tecolotum*, donde el brazo anterior del hipocono se conecta con el paracono ligeramente; las áreas de cúspide tanto del paracono como del hipocono están bien definidas (terminología ICAMER). Además, *P. ferrusquiae* no presenta un mesolofo, pero si un parastilo y mesostilo, que en *P. tecolotum* están ausentes. En el m1, *P. tecolotum* tiene un anterocono bilobado,

tanto en jóvenes como adultos, a diferencia de *P. ferrusquiae* el cual presenta un anterocónido simple. Además, el m1 en *P. tecolotum* tiene un metacónido aislado en estadios juveniles a diferencia de *P. ferrusquiae*. Los m1 y m2 de *P. ferrusquiae* (al igual que *P. chihuahuensis*) desarrollan un cíngulum labial bien marcado, a diferencia de *P. tecolotum*.

Las diferencias entre *Prosigmodon holocuspis* y *P. tecolotum* son observables en el m1: el anterocónido de *P. holocuspis* (holotipo V4830 in Fig. 2 de Czaplewski, 1987) desarrolla dos cónulos irregulares divididos por un surco anteromedial angosto que en su región central forma una laguna de esmalte, a diferencia de *P. tecolotum* que presenta un anterocónido con cónulos simétricos divididos por un surco anteromedial ancho sin laguna de esmalte. Es importante señalar que la ilustración del ejemplar m1 V4831 descrito con el material tipo de *P. holocuspis* de la Formación Verde de Arizona parece corresponder a un individuo juvenil con un metacónido aislado, característica diagnóstica de *P. tecolotum* y cuya revisión es necesaria.

La comparación con las especies basales de *Sigmodon* en las GPNA *S. minor* y *S. curtisi*, reportadas en faunas del Blancano temprano (Czaplewski, 1987; Peláez-Campomanes y Martín, 2005) mostró que sus molares tienen un anterocónido simple en el m1, mientras que en *Prosigmodon tecolotum* el anterocónido es bilobado, principalmente en jóvenes, aunque en algunos adultos esta estructura puede volverse simple. Además, en individuos jóvenes de *P. tecolotum* el metacónido de m1 y m2 no se conecta con el anterocónido y el protocónido (Lam. 1a, Lam. 2m), solamente en adultos con desgaste oclusal mayor, en cambio en todas las especies de *Sigmodon* de las GPNA la conexión está desarrollada sin importar el estado ontogenético del individuo.

#### 4.2.3 *Variación morfológica por desgaste en Prosigmodon ticolotum*

En los molares superiores M1 y M2 de individuos jóvenes y adultos se desarrolla un mesolofa profundo sin que existan otras cúspides accesorias (Láminas 1B y 2E-F). En los molares superiores M1-M2 de individuos muy jóvenes a jóvenes-adultos el muro posterior es más reducido que el muro anterior debido a que la conexión del esmalte es débil entre el paracono e hipocono (Lámina 1b). El anterocono es bilobulado en el M1 de individuos jóvenes (Lámina 2e) y se vuelve simple en ejemplares adultos (Lámina 2f). El anterocono es bilobado, principalmente en individuos jóvenes, en adultos se vuelve simple. En el M3 el mesoflexo se dirige hacia la región media del protocono, tanto en jóvenes como adultos (Lámina 2C). En los molares M1 y M2 el posterolofa y posteroflexo se desarrolla débilmente en individuos jóvenes, mientras que en los adultos estas estructuras no están presentes ya que se fusionan completamente con el margen postero-labial del metacono. El posterolofa es menos alto en una vista lateral con respecto a las cúspides mayores en los individuos jóvenes y cuando el desgaste de la superficie oclusal lo alcanza, este se fusiona con el metacono.

En el m1 de individuos muy jóvenes y jóvenes el metacónido está aislado y su conexión se acrecienta con el protocono en individuos (Lámina 2M-N). El anterocónido es bilobado en jóvenes y adultos (Lámina 2M-N). La conexión de esmalte entre el protocónido y el entocónido de m3 es angosta, principalmente en ejemplares jóvenes (Lámina 2I). El posterofléxido de m3 está ausente en la mayoría de los ejemplares jóvenes y en adultos (Lámina 2I, K). En el m3 la conexión de esmalte entre el protocónido con el entocónido es débil, principalmente en individuos jóvenes. No existe un posterofléxido en jóvenes y adultos (Lámina 2I, K).

#### 4.2.4 Comparación taxonómica entre *Prosigmodon* y *Sigmodon*

El material referido a *Prosigmodon tecolotum* permite distinguir la variación morfológica de las principales estructuras en la superficie oclusal de sus molares que son relevantes para su diagnosis y permite discutir la validez de algunos caracteres diagnósticos para la identificación de especies de *Prosigmodon* y *Sigmodon*.

El género *Prosigmodon* fue propuesto como el grupo basal de sigmodontinos que dio origen al género *Sigmodon*, esto con base en la morfología de los molares M1, M3 y m1 (Jacobs & Lindsay, 1981; Lindsay & Jacobs, 1985). Los caracteres diagnósticos de *Prosigmodon* inicialmente fueron: en M1/m1 el anterocono (ido) es bilobado; 2) una conexión lingual entre el anterocono y el protocono del M1; 3) en M3 el protocono, el paracono y el hipocono están bien diferenciados (Lindsay & Jacobs, 1981). Posteriormente, Peláez-Campomanes y Martin (2005) propusieron a *Prosigmodon* como una sinonimia de *Sigmodon* mediante la comparación de molares aislados de *S. minor/minor*, *S. minor/minor*, *S. curtisi*, *S. hispidus* y *P. holocuspis* del Blancano temprano-Holoceno de Kansas con especímenes de *Prosigmodon* reportados para el Henfiliano tardío de México; concluyendo que los caracteres antes mencionados no eran útiles para distinguir entre estos dos géneros, aunque las especies *P. chihuahuensis*, *P. ferrusquiae* y *P. oroscoi* presentaban caracteres más primitivos que sus contrapartes norteamericanas.

Las hemimaxilas y hemimandíbulas de *Prosigmodon tecolotum* (Láminas 1 y 2) corresponden al material más completo conocido para *Prosigmodon* del Plioceno en Norteamérica, por lo que ha sido posible realizar una comparación morfológica y filogenética detallada con las especies de *Sigmodon* y *Prosigmodon* del Henfiliano tardío y Blancano

---

temprano de Norteamérica (Jacobs & Lindsay, 1981; Lindsay & Jacobs, 1985; Carranza-Castañeda & Walton, 1992).

La forma del anterocono es el carácter más importante para separar especies de *Prosigmodon* de las especies de *Sigmodon*, considerando un anterocono bilobado característicos de *Prosigmodon* y a uno simple de *Sigmodon* (Jacobs & Lindsay, 1981; Lindsay & Jacobs, 1985; Carranza-Castañeda & Walton, 1992; Lindsay, 2008). Sin embargo, se ha reportado que esta estructura varía en su forma dependiendo del grado de desgaste en *P. ferrusquiae* (Carranza-Castañeda & Walton, 1992) y se corrobora con la revisión en este estudio en *P. tecolotum*. En los individuos jóvenes el anterocono es bilobado, mientras que en los adultos se vuelve simple debido a la poca profundidad del surco anteromedial. En el m1, el anterocónido es bifurcado en jóvenes y jóvenes-adultos y completamente simple en adultos. Cabe mencionar que la forma del anterocónido fue utilizada como un carácter diagnóstico en la identificación de *P. holocuspis*, al definirlo con un anterocónido de una sola cúspide (etimología del griego *holo*, entero o completo y, latín *cuspis* de cúspide) (Czaplewski, 1987) y continúa siendo un carácter importante para su identificación (Figs. 5-6 en Peláez-Campomanes & Martin, 2005.), pero, el material tipo ilustrado para la especie muestra un anterocónido claramente bifurcado y solo puede encontrarse en la literatura un ejemplar ilustrado con esta condición (cúspide simple), FHSM VP 15486 (Fig. 5a en Peláez-Campomanes & Martin, 2005) del Blanco temprano de Kansas.

La conexión de esmalte entre el protocono, hipocono y metacono, definido anteriormente por Wood & Wilson (1936) como “muro” o “Längsgrat”, es un carácter importante en la taxonomía de cricétidos (Marivaux *et al.*, 2004; Barbière *et al.*, 2019). Este muro está bien desarrollado en molares (m1-m2, M1-M2) con cúspides que se alinean

simétricamente y también es más grueso en dientes con mayor hipsodoncia, debido probablemente a la reducción en la penetración del proflexo (ido) y el hipoflexo (ido) hacia el centro del molar. El estudio de esta estructura en el material de *Prosigmodon tecolotum* muestra que en individuos jóvenes el muro es incipiente y se desarrolla marcadamente en individuos adultos, este carácter se observa en *P. ferrusquiae* y *P. chihuahuensis*, así como en algunos integrantes de la tribu Democricetodontini, tales como *Copemys* y *Antecalomys* del Clarendoniano de Florida. Pero, en especies de *Sigmodon* derivadas: *S. arizonae*, *S. hispidus*, *S. fulviventer*, *S. leucotis* y *S. mascotensis* el muro no está presente.

Es probable que el desarrollo o no del muro en especies de sigmodontinos esté relacionado con la interacción entre hipsodoncia, rotación de las cúspides y la disminución de sus flexos (idos) en el área de cúspide. Lo que lleva a discutir si estos son patrones típicos de hipsodoncia para Sigmodontinae, similares a los casos de convergencia en molares hipselodontos de múridos y cricétidos estudiados por Tapaltsyan *et al.* (2015), o bien, puede ser un patrón de evolución y desarrollo relacionado con hipsodoncia en el sistema ICAMER de Barbière (2019), pero que probablemente trasciende a su límite de nivel de desarrollo de cúspide.

Caracteres distintivos entre *Prosigmodon* y *Sigmodon* también pueden observarse en la región posterior de los molares M1 y M2, ya que en todas las especies de *Prosigmodon* (con excepción de *P. holocuspis*) existe un desarrollo claro de un posterolofio y un posteroflexo. Estos caracteres no se distinguen con claridad en las especies de *Sigmodon*, especialmente especies más derivadas como *S. leucotis*, *S. arizonae* y *S. fulviventer*.

El molar M3 es notoriamente diferente entre los dos géneros, si se considera los caracteres descritos en este trabajo y no únicamente los propuestos por Lindsay & Jacobs (1981) y Peláez-Campomanes & Martin (2005). Esto se debe a que en *Prosigmodon* el M3 está dividido parcialmente en dos lofos, uno anterior y uno posterior. El lofo anterior está compuesto por la fusión del anterolofos, el protocono y el paracono, mientras que el lofo posterior está compuesto por el hipocono, el metacono y el posterolofos. A diferencia de esto, en *Sigmodon* el lofo anterior corresponde a la fusión del protocono con el anterolofos, mientras que el lofo posterior está formado por el hipocono el paracono y el metacono.

Estas diferencias resultan en una estructura totalmente diferente entre los M3 de *Sigmodon* y *Prosigmodon*, ya que en *Prosigmodon* el desarrollo del protoflexo es en oposición del mesoflexo, divididos por un muro de esmalte delgado que conecta el protocono con el hipocono; en cambio en *Sigmodon*, el desarrollo del protoflexo es en oposición al paraflexo, con un muro de esmalte delgado que los separa y que en algunas especies como *S. leucotis* (CNMA 1439) o *S. mascotensis* (CNMA 13770) el flexo separa totalmente los dos lofos anterior y posterior del molar.

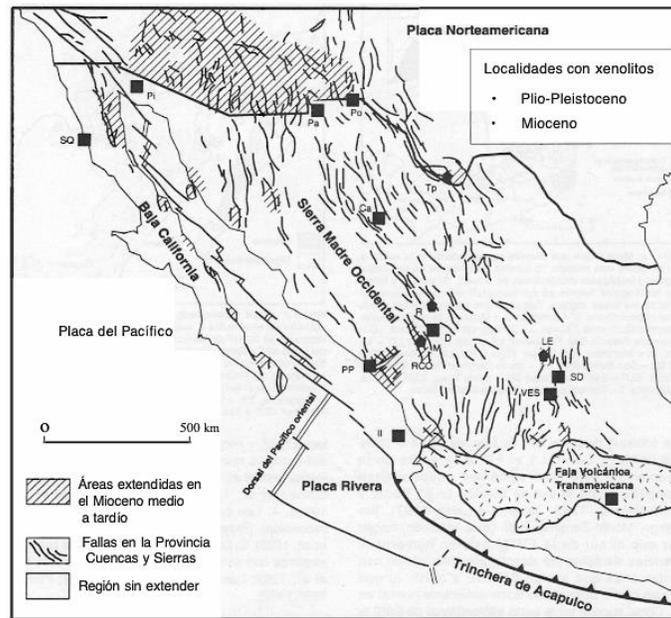
Estos caracteres son consistentes en el material tipo referido a las especies pliocénicas *Prosigmodon chihuahuensis*, *P. ferrusquiae*, *P. tecolotum*, *P. oroscoi* del centro de México, además del material de referencia publicado para *Sigmodon minor*, *Sigmodon minor/medius*, *Sigmodon hispidus* (Czaplewski, 1987; Peláez-Campomanes & Martin, 2005;) y *S. hispidus* de LACM, además de *Sigmodon alleni*, *S. arizonae*, *S. fulviventer*, *S. hispidus* y *S. mascotensis* de la CNMA con distribución actual en nuestro país (Tabla bioestratigrafía 2).

### 4.3 Discusión sobre las migraciones y corredores biológicos en Norteamérica

La gran diversidad de especies en las regiones del este de Norteamérica y en el centro de México es resultado de procesos macroevolutivos influenciados por zonas tectónicamente activas. El gradiente topográfico es una de las variables más importantes que influye en la generación de diversidad, ya que la elevación puede controlar tanto la humedad como la temperatura, lo cual afecta directamente el tipo de comunidad vegetal que puede establecerse en la base trófica (Badgley & Finarelli, 2013). Existen ejemplos importantes que muestran la relación entre la actividad tectónica y la alta diversidad de especies, como son la diversidad de roedores en el oeste de EUA (Badgley & Finarelli, 2013), el levantamiento de los Andes que influye en la formación de la cuenca del Amazonas (Hoorn *et al.*, 2010) o el establecimiento de la meseta tibetana y la explosión en diversidad de vertebrados (Deng *et al.*, 2019). Por lo tanto, las regiones topográficas complejas son áreas con gran diversidad y endemismos.

En México el desarrollo de sus provincias volcánicas o extensionales puede estar relacionado con el origen y la diversidad de las faunas. Un ejemplo de esto corresponde a la provincia de Cuencas y Sierras “*Basin and Range Province*” (CS) (Fig. 23), en donde se desarrolla la Sierra Madre Occidental y parte de la Meseta Central. Dentro de esta provincia se encuentran la enorme mayoría de las localidades fosilíferas en Norteamérica con presencia de Cricétidos del Neógeno, con excepción de las localidades en las Grandes Planicies de Norteamérica, Florida y en nuestro país, las localidades del Estado de Guanajuato.

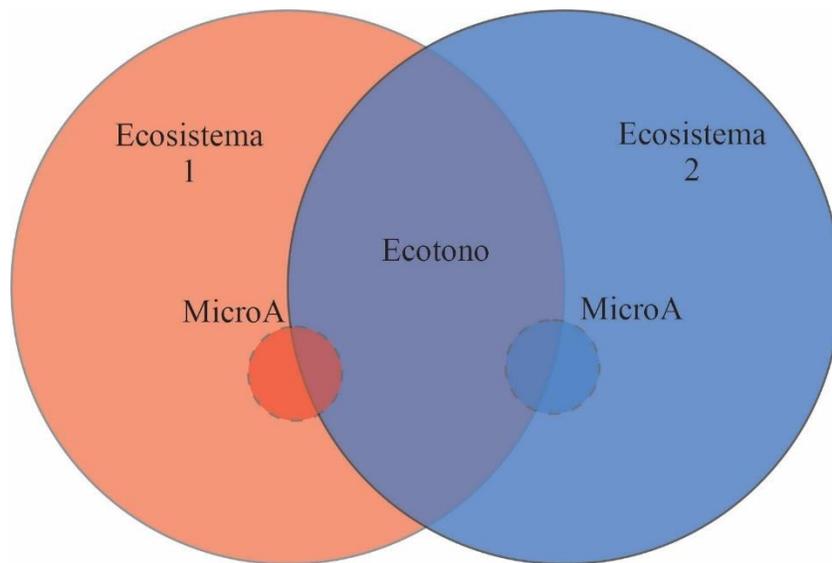
La provincia CS abarca una gran extensión en el oeste de Norteamérica, desde el suroeste de Canadá hasta el centro de México, entre el límite de la Mesa Central y la Faja Volcánica Transmexicana. Su formación inicia durante el Mioceno donde desarrolla cuencas con una apertura NO-SE y un gradiente topográfico que va desde el nivel del mar hasta más 3000 msnm (Fig. 23) (Aranda-Gómez *et al.*, 2000). Este levantamiento y la formación de un gradiente topográfico probablemente favorecieron el desarrollo de condiciones ecológicas que potenciaron el desarrollo de nuevas especies. Además, es probable que esta provincia fuera un corredor biológico entre el centro de México y el sur de EUA, debido a la interacción de dos procesos climáticos y ecológicos: la estratificación de los microambientes y el solapamiento de los ecotonos (Fig. 22).



**Figura 23.** Provincia de Cuencas y Sierras en México. Tomado de Aranda *et al.* (2000).

Los microambientes actúan como un catalizador para desarrollar nuevas especies dominantes cuando se genera un cambio climático que les favorezca y los gradientes en la elevación tienen la capacidad de desarrollar estos microambientes. Un ejemplo de esto es el

potencial evolutivo que desarrollaron las especies de megafauna durante el Mioceno-Plioceno en el levantamiento del Tíbet. Estas megafaunas se adaptaron a ambientes extremadamente fríos y carentes de oxígeno, y una vez que el mundo se volvió más frío a finales del Plioceno-Pleistoceno estas especies salieron del Tíbet para conquistar el Hemisferio Norte del Planeta en lo que se conoce como la hipótesis “*Out of Tibet*” Fuera del Tíbet (Wang *et al.*, 2016).



**Figura 24.** Esquema con diferentes ecosistemas y zonas de transición. MicroA = microambientes.

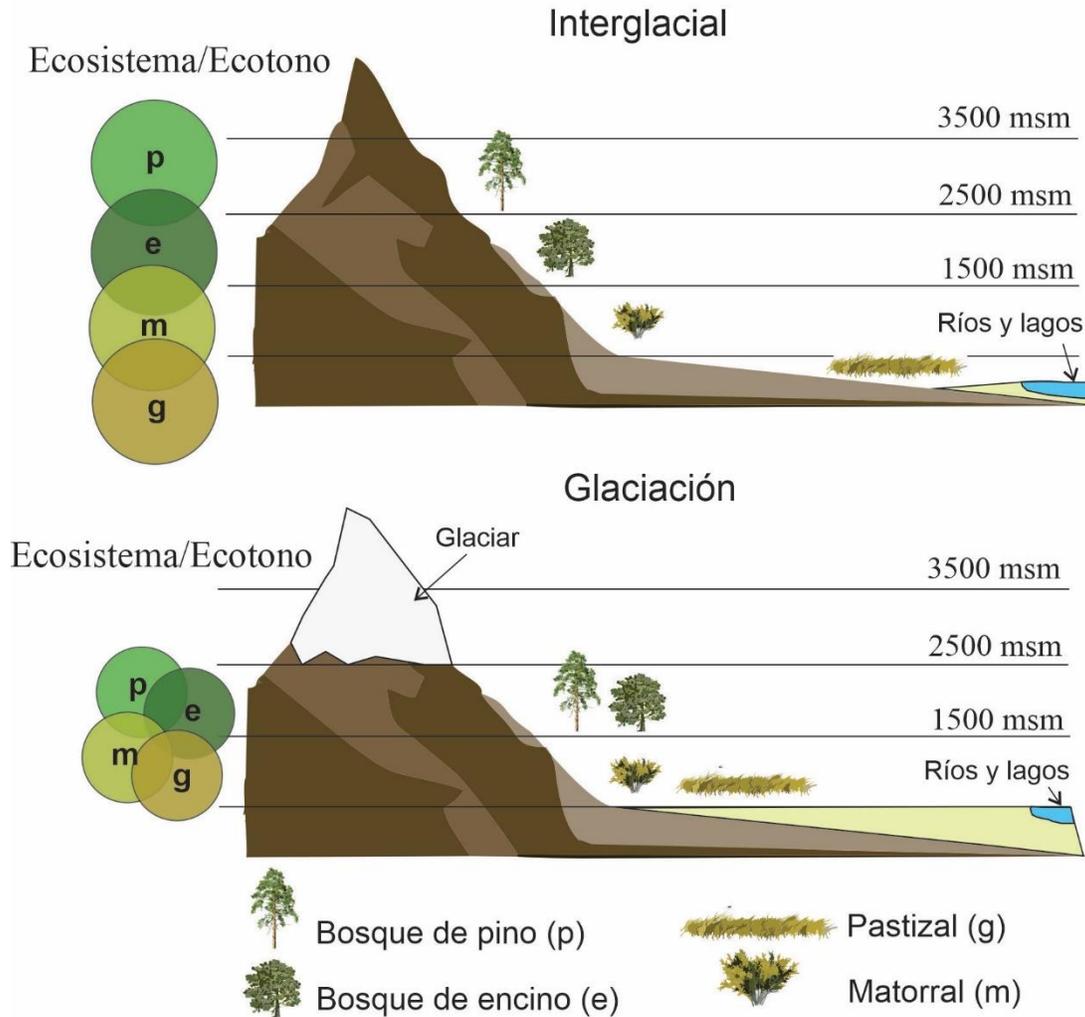
El segundo potenciador de la biodiversidad recae en el establecimiento de ecotonos o zonas de transición entre diferentes ecosistemas (Fig. 24). Este solapamiento se puede encontrar en diferentes escalas, principalmente al nivel de comunidad (riqueza de especie y densidad de especies por área) y al nivel de especie (diversidad morfológica y genética) (Kark, 2013). Es posible que los ecotonos sean mejores corredores biológicos en comparación con ecosistemas homogéneos, como se discute a continuación.

Actualmente, los ecotonos son áreas de especial interés para entender procesos de especiación (parapátrica y simpátrica) sin que exista un claro aislamiento geográfico. Esto ocurre principalmente porque en el ecotono interactúan especies de ecosistemas muy diferentes (por ejemplo, bosque templado y pastizal), lo que se deriva en una red de interacciones diferentes dentro de las comunidades de organismos (Kark, 2016). Y esta interacción es más dinámica en sistemas montañosos complejos, donde los gradientes altitudinales son muy contrastantes y los ecosistemas muy diferentes, como se ha descrito en la región del sureste de EUA en la provincia de Cuencas y Fallas (Badgley & Finarelli, 2013; Loughney & Smiley, 2019).

Además, la interacción entre las comunidades biológicas es mucho más dinámica en una temporalidad geológica donde ocurren grandes cambios climáticos y ecológicos. Uno de los mecanismos que podrían afectar esta red de interacciones son los períodos glaciales e interglaciares que acontecieron durante el Plioceno. Esta oscilación climática resultó en el desplazamiento latitudinal y altitudinal de los límites habitables de las especies terrestres (Eronen *et al.*, 2012; Mastretta-Yanes *et al.*, 2015).

En esta discusión, se plantea la hipótesis de que durante los períodos glaciales del Plioceno-Pleistoceno los ecosistemas perdieron su estratificación altitudinal actual, como se ha observado en los proxies (indicadores) climáticos durante la última glaciación en el centro de México (Mastretta-Yanes *et al.*, 2015). Es probable que los bosques templados de pinos y encinos redujeran su gradiente altitudinal al igual que los matorrales y pastizales. Estos cambios en la estratificación altitudinal de los ecosistemas quizás resultaron en un solapamiento entre ecotonos, dando como lugar una serie de ecosistemas diversos superpuestos en la misma área entre el glaciar (zonas altas) y el fondo de la cuenca (zonas

más bajas) del centro y oeste de México (Fig. 25). Estas cuencas en el centro y occidente de México probablemente fueron un refugio, un corredor biológico y un ecotono diverso tanto para roedores como megafauna.



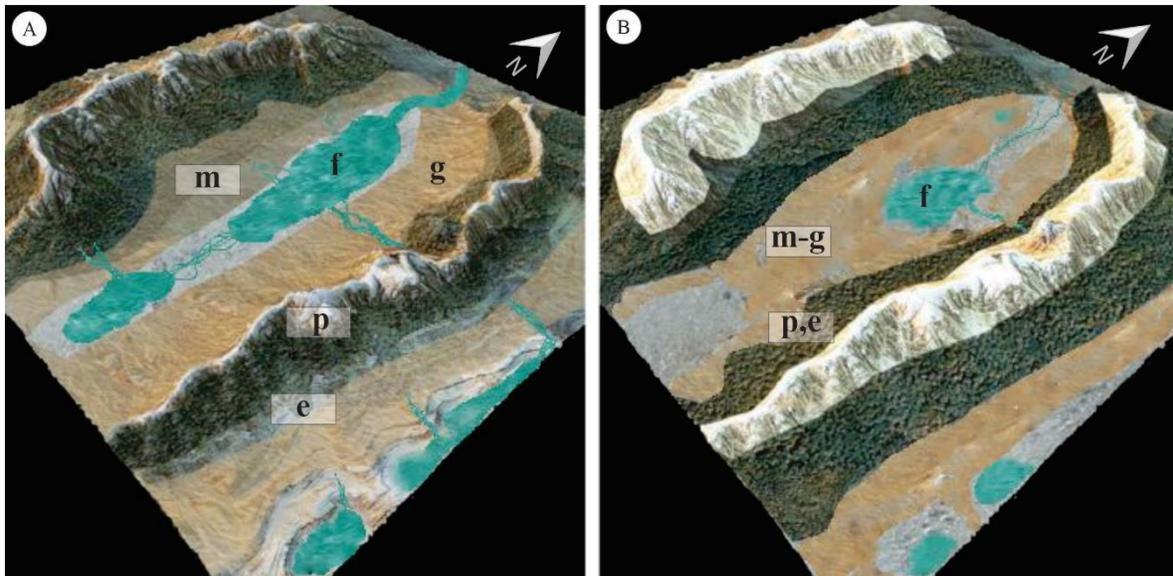
**Figura 25.** Ilustración del gradiente altitudinal y distribución de algunos ecosistemas en la provincia de Sierras y Cuencas. Imagen superior: un modelo actual durante un período interglacial; imagen inferior: un modelo con la superposición de ecosistemas durante glaciaciones pasadas.

Probablemente la Provincia de Cuencas y Fallas fue tanto un refugio como un corredor de faunas, que permitió la interacción entre los ecosistemas del Centro de México y el Oeste de EUA. Cabe mencionar que esta provincia tiene una geometría caracterizada por un

fallamiento preferencial de norte a sur, por lo que los valles y montañas se orientan en esta dirección (Figs. 26 y 27). Esta alineación se debe a procesos tectónicos relacionados con la dinámica de la Placa del Pacífico y la Placa de Norteamérica, cuya extensión se da en dirección Este-Oeste, por lo que las cuencas se abren en dirección N-S (Aranda-Gómez *et al.*, 2000) (Fig. 27 A).

Esta propiedad geométrica puede tener una relevancia crítica en el establecimiento de corredores entre ecosistemas boreales y australes. La presión física del aumento o descenso de la temperatura probablemente incentivó las migraciones en dirección norte-sur (y viceversa) siguiendo las sierras y cuencas (Figs. 26 y 27).

En la Figura 26 se presenta un modelo simple que corresponde a la modificación del gradiente altitudinal por estos cambios climáticos. Durante los periodos interglaciares el gradiente altitudinal probablemente estaba bien clasificado, con bosques templados de pinos diferenciados de los bosques de encinos y en los valles probablemente se extendían matorrales y pastizales, al margen de sistemas fluviales dentro de las cuencas (Fig. 26 A). Mientras que en las glaciaciones probablemente el frío propiciaba el desarrollo de glaciares en la parte alta de las sierras y la línea de vegetación descendía, pero al existir una línea base cercana a los 1000 msnm los bosques templados probablemente se mezclaron al igual que el matorral y el pastizal, extendiéndose de forma importante entre los valles más áridos (Fig. 26 B). Es decir, que durante las glaciaciones probablemente había un mayor solapamiento de ecosistemas y un mayor desarrollo de ecotonos. Motivo por el cual las inferencias de paleodietas en algunos équidos muestran que en el centro de México estos herbívoros tenían una alimentación mixta (Pérez-Crespo *et al.*, 2017).



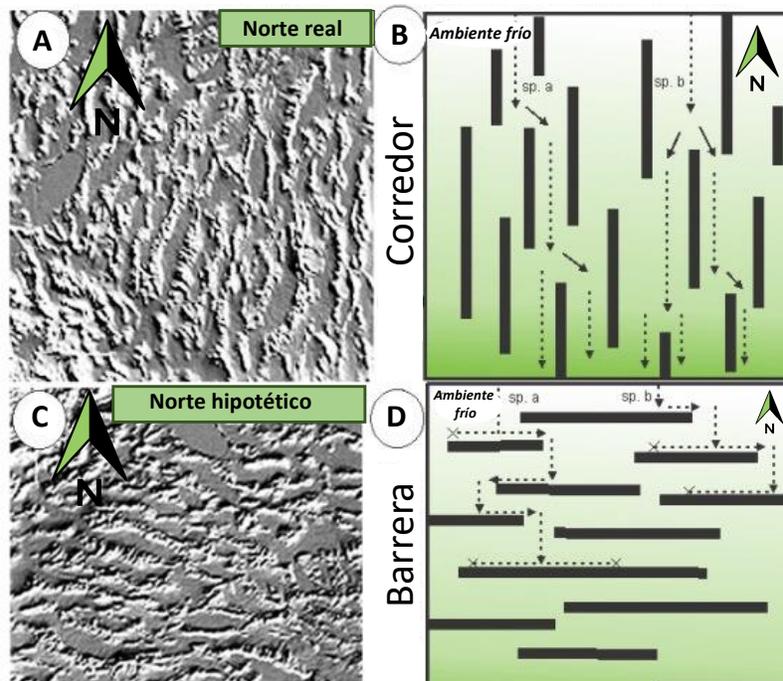
**Figura 26.** Modelo de la distribución altitudinal de diferentes ecosistemas en la provincia de Cuenca y Sierras. A) modelo interglacial actual; B) modelo de una glaciación pasada. Las abreviaturas corresponden; e = bosque de encino; f= sistemas fluviales, g= pastizal, m= matorral, p= bosque de pino.

Estos cambios climáticos además de favorecer una reestructura de los ecosistemas probablemente incidieron en la migración de la flora y la fauna. Diversos trabajos han propuesto que la principal ruta de migración entre faunas de mamíferos del centro de México hacia EUA se dio a través de un corredor faunístico en el occidente de Norteamérica (Wang & Carranza-Castañeda, 2008; Carranza-Castañeda, 2016; Aranda-Gómez *et al.*, 2018) influenciados por los procesos tectónicos de extensión de la Provincia de Cuenca y Sierras y el cambio en la dirección de escorrentía de las cuencas mayores (Aranda-Gómez *et al.*, 2018). Además, se ha propuesto que los periodos glaciares e interglaciares fueron los principales procesos que influyeron la migración entre ecosistemas de Norte y Sudamérica durante el GABI (Woodburne, 2010), pero no se ha profundizado en los diversos factores climáticos y biológicos que pueden estar interactuando en estos corredores biológicos a escalas de millones de años.

La hipótesis propuesta es que durante millones de años la fluctuación de la temperatura del hemisferio norte provocó glaciaciones y periodos interglaciares, modificando la línea altitudinal del desarrollo óptimo de los distintos ecosistemas de la provincia de Cuencas y Sierras. Estos cambios climáticos posiblemente presionaron a los diferentes ecosistemas para subir o bajar en el gradiente altitudinal. Los límites de áridos extremos existentes en la cuenca y la presencia de los glaciares en las sierras forzaron una migración hacia latitudes boreales o australes (dependiendo de la condición climática y la ecología de la especie) (Fig. 26).

Estos procesos de migración por gradientes de temperatura permitieron que ecosistemas del norte (como los bosques de encinos) llegaran al centro de México con las glaciaciones del Pleistoceno (Mastretta-Yanes *et al.*, 2015), o que los ecosistemas abiertos migraran de América del Norte a Brasil durante el Gran Intercambio Biótico Americano (GABI) en el Plioceno (Woodburne, 2010). La idea preliminar que planteo aquí es la posibilidad de que esta simple configuración N-S de la provincia de Cuencas y Sierras sirviera como un corredor natural (Fig. 27 B).

Un sencillo experimento que contribuye a esta idea, es rotar 90° la configuración de estas provincias geológicas, donde las cuencas se abrirían en dirección Este-Oeste. Es probable que con esta configuración las cuencas áridas y las sierras con glaciares sirvieran más como barrera que como corredor (Fig. 27 C-D), ya que la migración es más sencilla en un estrato altitudinal que tiene una continuidad lateral y que también beneficia las temperaturas y la humedad de un gradiente latitudinal.



**Figura 27.** Ejemplos de geometría en la provincia de Cuenca y Sierras. A) Imagen del sistema montañoso con dirección N-S en la provincia de Cuencas y Sierras en EUA (tomada de *Centre for Ecological Sciences, Indian Institute of Science*). B) Hipótesis de migración de dos especies (sp. a, sp. b) en la configuración actual de cuencas y sierras. C) Modelo hipotético del desarrollo de cuencas y sierras con dirección este-oeste. D) La hipótesis de migración de las dos especies en la configuración de cuencas y sierras con dirección este-oeste, "x" corresponde a la extinción de la especie.

Datos muy relevantes que pueden apoyar esta idea de que la Provincia de Cuencas y Sierras fue un gran corredor faunístico, corresponden a los registros de roedores cricétidos fósiles, su alcance estratigráfico, correlación bioestratigráfica y afinidad filogenética. En particular especies de las subfamilias Sigmodontinae y Neotominae, específicamente de las tribus Baiomyini y Peromyscini entre California, el Pacífico de México y el Centro de México (Baskin, 1978; Jacobs & Lindsay, 1981; Lindsay & Jacobs, 1985; Carranza-Castañeda & Walton, 1992).

La distribución principal de las especies de Sigmodontinae durante el Henfiliano (9 a 5 Ma) se concentra en el oeste de Norteamérica y centro de México. Posteriormente en el

Blancano-Rancholabreano (5 Ma-1.8 Ma) su distribución se expande hasta Florida (paleobiodg.org), concentrándose en el occidente de las Grandes Planicies (GP). Es probable que la región oriental como la región occidental de NA interactuaran constantemente con la migración de especies de roedores en ambos sentidos (hipótesis que se somete a prueba con el modelo de redes de interacción), pero es probable que la principal ruta de migración entre los roedores de EUA hacia el centro de México fuera a través de la provincia de Cuencas y Fallas. El ejemplo más claro puede seguirse con el origen y distribución del género *Copemys*.

El género *Copemys* está relacionado con los roedores asiáticos *Democricetodontinae* y su primer registro se encuentra en las faunas del Hemingfordiano y Barstoviano (~ 16 Ma) (Lindsay, 2008; Ronez *et al.*, 2020). Se distribuye preferencialmente en el oeste de EUA y se diversifica en al menos 10 especies entre el Barstoviano y el Clarendoniano tardío (16-9 Ma), pero para el Henfiliano temprano su riqueza decrece hasta a especie *Copemys dentalis* (Whistler *et al.*, 2009; Ronez *et al.*, 2020). Posteriormente, durante el Henfiliano Hh3, se distribuye en las faunas de Yepómera, Chihuahua y Tecolotlán Jalisco, distribuyéndose siempre en la provincia CS. Como puede observarse su distribución histórica ocurrió principalmente en occidente de Norteamérica. Cabe mencionar que *Copemys* tiene una fuerte relación con otras especies de neotominos (*Neotoma*) y sigmodontinos (*Prosigmodon*) (Martin *et al.*, 2020; Fig. 28) y en el apartado de Resultados y Discusión de Sistemática Filogenética se discute más a fondo.

Si bien *Copemys* es el ejemplo más notorio de esta afinidad por el corredor de la provincia de Cuencas y Sierras, otras especies de sigmodontinos y neotominos también parecen seguir un patrón de distribución similar. En el caso de los neotominos, los registros más antiguos del género *Bensonmysis* corresponden al Henfiliano temprano Hh1 por la

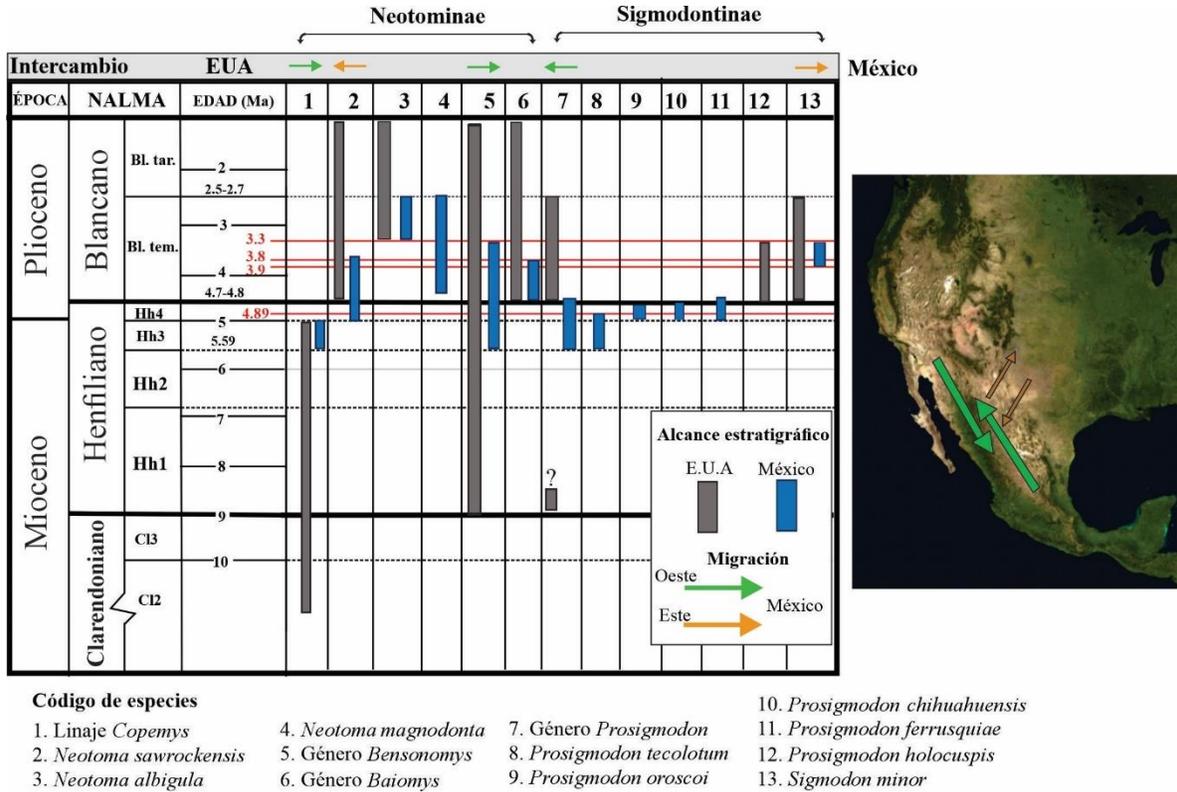
ocurrencia de *Bensonomys* sp. en la localidad Lava Mountains, California (Reynolds *et al.*, 1991); esta localidad tiene una edad en concordancia con la formación Dove Spring (Whistler *et al.*, 2009). Posteriormente el género se registra en el Henfiliano tardío Hh3-Blancano temprano de Yepómera, Chihuahua, Tecolotlán, Jalisco y SMA, Guanajuato (Fig. 28).

En el corredor Occidental no solo se tienen migraciones de EUA hacia México, sino de México hacia ambas regiones (este y oeste) de EUA. El registro más antiguo de *Prosigmodon* corresponde a la especie *P. tecolotum* del Henfiliano temprano Hh3, con una edad radiométrica cercana a los 4.89 (Pacheco-Castro *et al.*, 2019), posteriormente se registran en el Hh4 de Rancho el Ocote, Guanajuato las especies *P. chihuahuensis*, *P. ferrusquiae* y *P. oroscoi* (Lindsay & Jacobs, 1985; Carranza-Castañeda & Walton, 1992). Ocurriendo después, durante el Blancano temprano de la formación Verde, Arizona en las Grandes Planicies de NA con la especie *P. holocuspis* (Czaplewski, 1987).

Otra evidencia de migraciones del centro de México a EUA corresponde a la especie *Neotoma (Paraneotoma) sawrockensis*, cuyo primer registro se tiene en el Hh4 de la localidad Rancho el Ocote hasta el Blancano temprano (Carranza-Castañeda & Walton, 1992; Pacheco-Castro, 2015) y su posterior ocurrencia es en la formación Rexroad, Kansas (Hibbard, 1967; Fig. 28). Cabe mencionar que existe material conferido a esta especie en Nebraska, por Voorhies (1990) pero no se pudo acceder a la revisión de la literatura.

Las interacciones entre estas especies de roedores sigmodontinos y neotominos se sustentan en los modelos filogenéticos y los análisis de redes que se describen a continuación, y podrían ser una fuerte evidencia de que este corredor oriental era utilizado tanto por faunas

de roedores del oeste de NA relacionados con *Copemys* y *Prosigmodon*, como con faunas del este de NA con representantes hipsodontos de *Sigmodon* y *Neotoma* (Fig. 28).



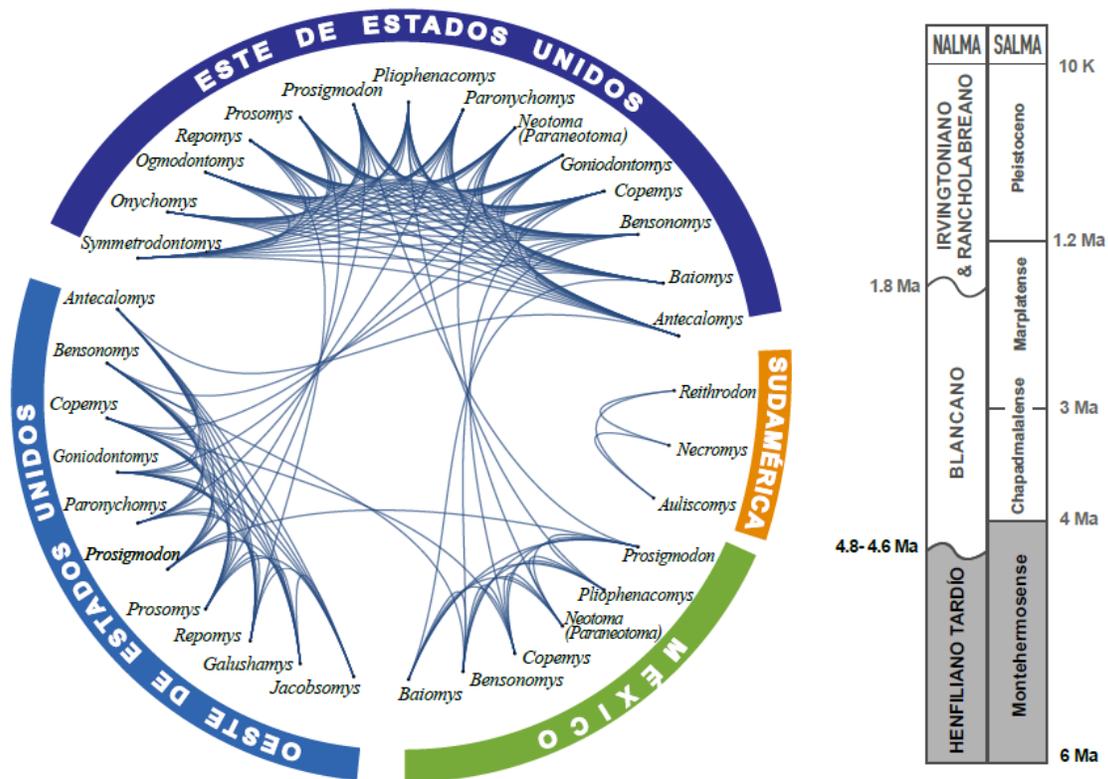
**Figura 28.** Intercambio y alcance estratigráfico de sigmodontinos y neotominos fósiles en el centro de México durante el límite Hemfiliano-Blancano. El bloque de color gris representa el alcance estratigráfico en localidades de EUA, el bloque color azul el alcance en el centro de México. Las flechas representan la influencia de las especies con base en su ocurrencia en las provincias del oeste o el este de EUA y la dirección de la migración entre el centro de México y EUA. Las edades en color rojo corresponden a fechamientos radiométricos descritos en el apartado de resultados de bioestratigrafía.

#### 4.4 Análisis de redes entre las faunas de roedores del Centro de México con otras regiones de América

El análisis de redes por “Agrupamiento Jerárquico de Bordes” de los roedores cricétidos americanos en tres tiempos geológicos (NALMA/SALMA): Henfiliano/Montehermosense; Blancano/Chapadmalalense-Marplatense; Pleistoceno, muestra que las faunas del centro de México han interactuado de forma dinámica con las provincias geológicas del este y oeste de EUA desde el Henfiliano hasta el Pleistoceno y que la interacción ha sido menor con las faunas sudamericanas.

Durante el Henfiliano tardío (NALMA), Montehermosense (SALMA) existe un intercambio entre géneros de roedores del centro de México con las faunas de EUA sin que exista una relación aparente con Sudamérica. La red de interacción faunística en Norteamérica es asimétrica (Fig. 29): México comparte los géneros *Baiomys*, *Bensonomys*, *Copemys*, *Neotoma* (*Paraneotoma*) y *Pliophenacomys* con la provincia de las Grandes Planicies en el este de EUA (Fig. 29). Esta provincia es la más diversa en géneros de cricétidos con representantes de tres subfamilias: Arvicolinae, Neotominae y Sigmodontinae. La segunda red de interacción del centro de México es con el oeste de EUA donde están las provincias de Cuencas y Sierras, Montañas Rocallosas y Costa del Pacífico, con las cuales se comparten los géneros: *Bensonomys*, *Copemys* y *Prosigmodon* (Fig. 29).

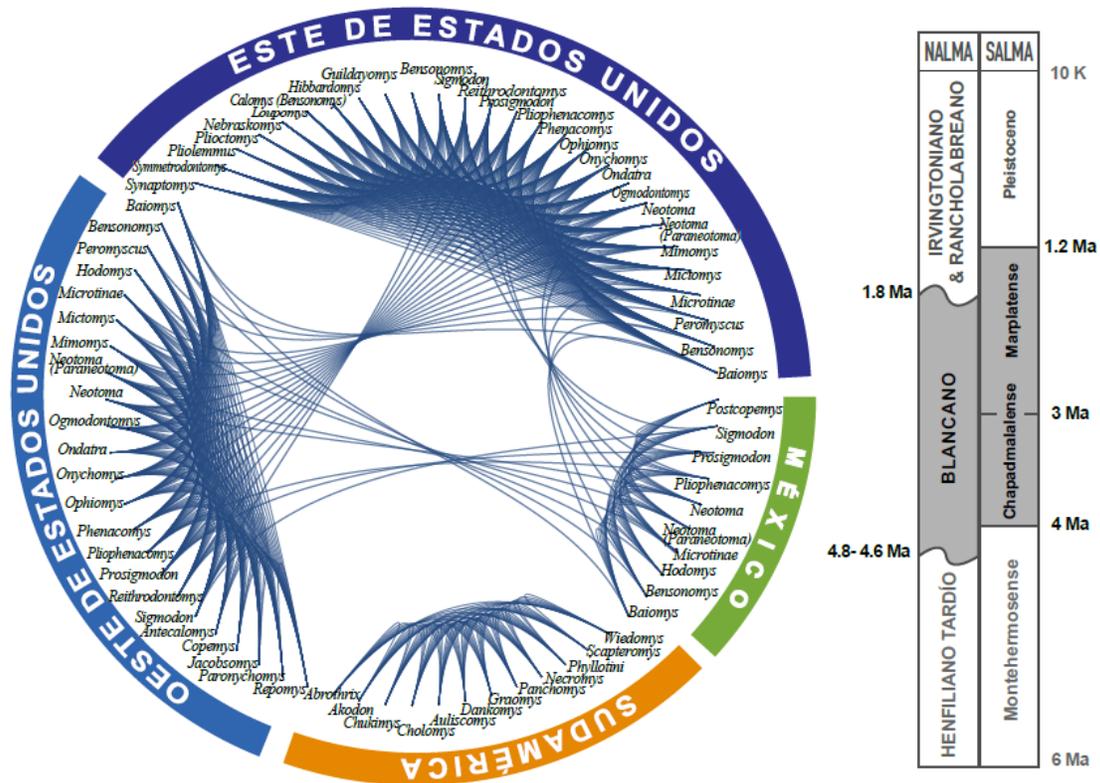
En este primer evento de interacción del Henfiliano/Montehermosense no hay una relación entre faunas de roedores de Norteamérica y Sudamérica, al menos no con los géneros reportados, ya que en esta edad solo se conocen tres sigmodontinos sudamericanos: *Auliscomys*, *Necromys* y *Reithrodon*, de los cuales no hay registro en Norteamérica (Fig. 29).



**Figura 29.** Red de interacción entre roedores cricétidos durante el Henfiliano (NALMA), Montehermosense (SALMA) en América. La línea azul representa la interacción entre los nodos que corresponden a los géneros de roedores.

En el segundo evento de interacción con géneros del Blancano (NALMA), entre las regiones faunísticas de EUA y México, se incrementa la migración entre géneros y su proporción se vuelve más simétrica, pero no se observa una conexión faunística con Sudamérica. Aparentemente los tres géneros sudamericanos *Reithrodon*, *Necromys* y *Auliscomys* son endémicos de ese continente. De los 10 géneros de cricétidos que se tienen reportados para nuestro país, nueve se comparten con el oeste de EUA: *Baiomys*, *Bensonomys*, *Hodomys*, *Microtinae*, *Neotoma (Paraneotoma)*, *Neotoma*, *Pliophenacomys*, *Prosigmodon* y *Sigmodon*. Casi en su totalidad los géneros de la interacción México-Este USA se comparten con las Grandes Planicies con excepción de *Hodomys* (Fig. 30).

En este momento (Chapadmalalense-Marplatense) la diversidad de sigmodontinos sudamericanos se triplica (12 géneros), superando la diversidad de cricétidos en México. Sin embargo, sigue sin registrarse una interacción entre ambos continentes ya que no hay géneros reportados entre sí, aunque todas las especies de SA pertenecen a tribus de la subfamilia Sigmodontinae (Fig. 30).

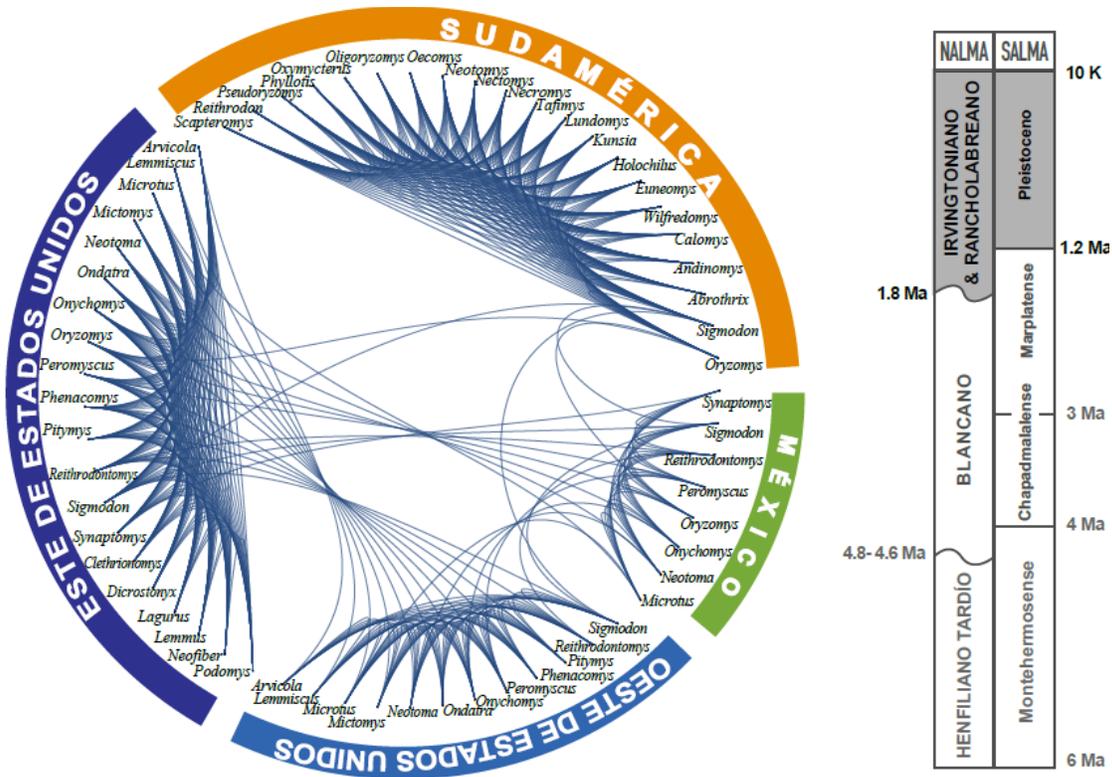


**Figura 30.** Red de interacción entre roedores cricétidos durante el Blancano (NALMA), Chapadmalalense-Marplatense (SALMA) en América. La línea azul representa la interacción entre los nodos que corresponden a los géneros de roedores.

En el Pleistoceno, la interacción entre las faunas de México y de EUA se mantiene en proporción a la observada durante el Blancano, pero cambia a ser ligeramente mayor con la región del este de EUA. México comparte todos sus géneros (ocho) con el este de EUA: *Microtus*, *Neotoma*, *Onychomys*, *Oryzomys*, *Peromyscus*, *Reithrodontomys*, *Sigmodon* y *Synaptomys*. Mientras que comparte seis géneros con el oeste de EUA y, solo *Synaptomys* y *Oryzomys* no presentan ningún tipo de migración (Fig. 31). Esto podría denotar una mayor

dominancia de los ecosistemas abiertos presentes en las Grandes Planicies como resultado de la invasión de los pastos y la aridificación de NA, proceso que se aceleró durante el Pleistoceno (Eronen *et al.*, 2012).

En el tercer evento de interacción los sigmodontinos de Sudamérica se diversifican hasta 21 géneros y solo dos se comparten con Norteamérica: *Sigmodon* y *Oryzomys* (Fig. 31). Estos dos géneros se encuentran en todas las provincias faunísticas de Norteamérica, aunque marcadamente el registro de *Oryzomys* podría restringirse a las Grandes Planicies de NA, ya que el único registro en el Oeste de EUA proviene del margen occidental de Nuevo México, una zona que históricamente tiene una mezcla de provincias (Bell, 2000).



**Figura 31.** Red de interacción entre roedores cricétidos durante el Irvingtoniano-Rancholabreano (NALMA), Pleistoceno de Sudamérica. La línea azul representa la interacción entre los nodos que corresponden a los géneros de roedores.

Estos análisis secuenciales en la estructura de las redes faunísticas de roedores en tres momentos temporales detallan un intercambio dinámico inesperado entre faunas de roedores de Norteamérica y Sudamérica, ya que aparentemente las redes faunísticas se encuentran aisladas (Figs. 29, 30 y 31). Este aislamiento parece ocurrir durante el Mioceno tardío-Plioceno cuando se registra el auge en el intercambio biótico entre ecosistemas norteamericanos y sudamericanos, en los que participan activamente las faunas de mamíferos (Woodburne, 2010). Por ejemplo, se conoce en la literatura al menos 14 eventos faunísticos de migrantes (especies, géneros y familias) norteamericanos hacia Sudamérica y 17 eventos de migración (especies, géneros y familias) de mamíferos Sudamericanos hacia Norteamérica (Woodburne, 2010; Pelegrin *et al.*, 2018). Entre los cuales se ha reportado la migración de sigmodontinos norteamericanos hacia Sudamérica, pero la resolución de este intercambio dinámico a nivel de género no muestra este intercambio temprano.

Otra posible discusión con respecto a esta desconexión temprana entre faunas de roedores norteamericanos y sudamericanos durante el GABI, puede deberse justamente a la resolución del análisis a nivel de género, quizás un efecto de provincialismo es la causa de que la variación sea muy grande entre faunas de roedores migrantes entre continentes, tal y como se ha inferido cuando se intentan comparar géneros de cricétidos entre Asia y Norteamérica. Un caso similar se observa en la discusión referente al origen de los primeros géneros asiáticos *Democricetodontini*, *Megacricetodontini* en América, en donde no hay correspondencia entre géneros, solo a nivel de tribu (Lindsay, 2008).

Por último, la desconexión entre estas faunas puede deberse a un fenómeno totalmente alejado de los procesos biológicos de migración. ¿Hasta que punto el trabajo disociado entre paleontólogos norteamericanos y sudamericanos ha influido en que no existan géneros en

común entre las américas durante el Mioceno-Plioceno? Con frecuencia los trabajos paleontológicos de roedores que se desarrollan en una u otra latitud citan de forma inconexa las especies descritas en el otro hemisferio. Incluso, de forma tradicional se utilizan distintas terminologías nomenclaturales entre las escuelas norteamericanas o sudamericanas, unos siguiendo los trabajos de Lindsay y otros los trabajos de Reig respectivamente. Afortunadamente parece que esta tendencia está siendo revertida ante una discusión común en torno al origen de los sigmodontinos sudamericanos (Pardiñas, 2002; Parada *et al.*, 2013; Martin *et al.*, 2020)

#### 4.5 SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA DE LAS ESPECIES DE *PROSIGMODON*

El análisis filogenético de enumeración implícita obtuvo un solo árbol parsimonioso de 77.183 pasos, con un índice de consistencia (IC) de 0.693 y un índice de retención (IR) de 0.876 (Fig. 32). Este modelo ya fue publicado en Pacheco-Castro *et al.* (2019) y se describe íntegramente en esta sección.

En este modelo filogenético el género *Prosigmodon* se erige como un grupo monofilético que incluye a *Sigmodon minor* y excluye a *Prosigmodon chihuahuensis* con base en una sinapomorfía: carácter 4, la relación entre la longitud del diastema y la longitud anteroposterior m1 es 1.582-1.634 → 1.299 (el estado del carácter ancestral se indica antes de una flecha y luego se menciona el carácter apomórfico) (nodo P en Fig. 32 descripción en Tabla 3). La decisión de incluir a *Sigmodon minor* y excluir a *Prosigmodon chihuahuensis* se discute que con mayor detalle en el subcapítulo 4.6 “El clado *Prosigmodon* y su radiación en México”.

Las especies mexicanas *Prosigmodon ferrusquiae*, *P. oroscoi* y *P. tecolotum* están en un solo grupo, agrupadas por una sinapomorfía (nodo T en la Fig. 32 y Tabla 3): carácter uno, la relación de la longitud anteroposterior de M1 y el ancho máximo del anterocono es de 1.988 → 2.157-2.186. Estas especies se agrupan con *P. holocuspis* por el carácter 28, anteroconido conectado al protocónido. Las especies *Prosigmodon tecolotum* y *P. oroscoi* comparten una sinapomorfía: carácter 11 (0), el anterocono en M1 es ligeramente bilobado y se divide por un delgado surco anteromedial (principalmente en especímenes juveniles) y está expandido en la base anterior del molar.



(nodo Y en la Fig. 32 y Tabla 3). La presencia de este clado, dista de las propuestas previas con base en evidencias moleculares y esta discusión se profundiza en el apartado de “*El clado Prosigmodon y su radiación en México*”. Las dos especies de *Neotoma* forman un grupo respaldado por diez sinapomorfías (nodo Z en la Fig. 32 y la Tabla 3). Las especies de *Sigmodon* (a excepción de *Sigmodon minor*) se agrupan con tres sinapomorfías: carácter 15 (1), la pared anterior de anterocono es recta, sin cingulum; carácter 22 (1), esmalte poco desarrollado o ausente en los brazos posteriores del protocono y el paracono de M1-M2; carácter 26 (0), el anterocónido en m1 no es bilobado (nodo CC en Fig. 32 y Tabla 3).

La mayoría de los géneros de la subfamilia Neotominae son agrupados entre sí por sinapomorfías, con excepción de las especies de *Baiomys* en las cuales el modelo no pudo agruparlas con ninguna sinapomorfía debido a que comparten caracteres con otras especies de neotominos (Fig. 32). Entre los géneros reconocidos *Peromyscus* cuenta con dos sinapomorfías (carácter 12 [1], el anterolofo en M1 está presente; carácter 25 [1], el metacono en M3 es muy reducido o no es posible su identificación, por lo que el molar tiene tres cúspides. El género *Reithrodontomys* se agrupa por tres sinapomorfías (carácter 3, 1.879-2.248 → 2.280; carácter 9 (1), incisivos superiores bifurcados; carácter 12 (1), anterolofo en M1 está presente).

**Tabla 3.** Sinapomorfías y autapomorfías del análisis filogenético de las especies de sigmodontinos y neotominos. En cada nodo se indica el carácter (número) y el estado apomórfico.

Nodo	Sinapomorfía/autapomorfía por carácter
A	No sinapomorfía
B	13 (anterolofo en M1): 0 → 1 25 (tamaño del metacono en M3): 0 → 1
C	3 (longitud anteroposterior en el m1/ ancho del anterocónido): 1.915 - 2.248 → 2.899
D	4 (longitud del diastema/longitud anteroposterior del m1): 1.958-1.984 → 1.998
E	1 (longitud anteroposterior del M1/ancho del anterocono): 2.006-2.048 → 2.065-2.073

	<p>2 (longitud anteroposterior del m1/ longitud anteroposterior del m1-m3): 2.448-2.521 → 2.376-2.388</p> <p>17 (mesolofos en M1 y M2): 0 → 2</p> <p>24 (conexión entre las cúspides en M3): 0 → 1</p>
F	<p>0 (longitud anteroposterior del M1-M3/ longitud anteroposterior del M1): 2.123-2.178 → 1.998</p> <p>1 (longitud anteroposterior del M1/ancho del anterocono): 2.065-2.073 → 2.101</p> <p>3 (longitud anteroposterior en el m1/ ancho del anterocónido): 1.879-2.248 → 1.873</p> <p>5 (profundidad de la mandíbula/ longitud anteroposterior del m1): 1.849-1.869 → 1.968</p> <p>14 (protostilo en M1): 0 → 1</p>
G	<p>4 (longitud del diastema/longitud anteroposterior del m1): 1.958-1.984 → 1.634-1.722</p> <p>16 (mesostilo en M1 y M2): 0 → 1</p> <p>26 (anterocónido bilobado en m1): 2 → 1</p>
H	<p>3 (longitud anteroposterior en el m1/ ancho del anterocónido): 1.879-2.248 ~ 2.280</p> <p>9 (incisivos superiores): 0 → 1</p> <p>12 (anterolofos en M1): 0 → 1</p>
I	<p>0 (longitud anteroposterior del M1-M3/ longitud anteroposterior del M1): 2.123-2.178 → 2.277</p> <p>3 (longitud anteroposterior en el m1/ ancho del anterocónido): 2.280 → 2.306</p> <p>5 (profundidad de la mandíbula/ longitud anteroposterior del m1): 1.766-1.869 → 2.060</p> <p>17 (mesolofos en M1 y M2): 2 → 0</p> <p>27 (laguna de esmalte en el anterocónido): 0 → 1</p>
J	<p>2 (longitud anteroposterior del m1/ longitud anteroposterior del m1-m3): 2.376-2.388 → 2.284</p> <p>4 (longitud del diastema/longitud anteroposterior del m1): 1.634-1.722 → 1.623</p> <p>5 (profundidad de la mandíbula/ longitud anteroposterior del m1): 1.766-1.869 → 1.717</p> <p>14 (protostilo en M1): 0 → 1</p>
K	<p>8 (posición relativa entre el M1 y la placa zigomática): 1 → 0</p>
L	<p>0 (longitud anteroposterior del M1-M3/ longitud anteroposterior del M1): 2.123-2.178 → 2.020</p> <p>1 (longitud anteroposterior del M1/ancho del anterocono): 2.065-2.073 → 2.174</p> <p>2 (longitud anteroposterior del m1/ longitud anteroposterior del m1-m3): 2.376-2.388 → 2.368</p> <p>3 (longitud anteroposterior en el m1/ ancho del anterocónido): 1.879-2.101 → 1.857</p> <p>5 (profundidad de la mandíbula/ longitud anteroposterior del m1): 1.766 → 1.674</p> <p>13 (paralofos en M1): 0 → 1</p>
M	<p>1 (longitud anteroposterior del M1/ancho del anterocono): 2.065-2.073 → 2.003</p> <p>6 (foramen mentoniano): 1 → 0</p> <p>7 (surco masetérico): 1 → 0</p> <p>10 (hipsodoncia de los molares): 0 → 1</p> <p>30 (cángulo anterolabial en m1): 0 → 1</p> <p>37 (tamaño relativo entre m2 y m3): 0 → 1</p> <p>38 (cángulo anterolabial en m3): 0 → 1</p>
N	<p>16(mesostilo en M1 y M2): 1 → 0</p>
O	<p>1 (longitud anteroposterior del M1/ancho del anterocono): 2.003 → 1.909-1.988</p> <p>40 (el cángulo anterolabial cierra el mesofléxido en m3): 0 → 1</p>

P	4 (longitud del diastema/longitud anteroposterior del m1): 1.582-1.634 → 1.299 5 (profundidad de la mandíbula/ longitud anteroposterior del m1): 1.766 → 1.653
Q	3 (longitud anteroposterior en el m1/ ancho del anterocónido): 2.079-2.113 → 2.489 4 (longitud del diastema/longitud anteroposterior del m1): 1.299 → 0.762 26 (anterocónido bilobado en m1): 1 → 0
R	28 (conexión del anterocónido): 0 → 1
S	3 (longitud anteroposterior en el m1/ ancho del anterocónido): 2.079-2.113 → 2.032 26 (anterocónido bilobado en m1): 1 → 3 27 (lago de esmalte en el anterocónido): 0 → 1 36 (metacónido aislado en m1): 0 → 1
T	1 (longitud anteroposterior del M1/ancho del anterocono): 1.988 → 2.157-2.186
U	3 (longitud anteroposterior en el m1/ ancho del anterocónido): 2.113 → 2.139
V	11 (anterocono en M1): 1 → 0
W	13 (paralofo en M1): 0 → 1
X	1 (longitud anteroposterior del M1/ancho del anterocono): 2.157-2.186 → 2.351 16 (mesostilo en M1 y M2): 1 → 0 17 (mesolofos en M1 y M2): 2 → 1 36 (metacónido aislado en m1): 0 → 1
Y	1 (longitud anteroposterior del M1/ancho del anterocono): 1.909-1.988 → 1.763-1.785 2 (longitud anteroposterior del m1/ longitud anteroposterior del m1-m3): 2.590 → 2.702 4 (longitud del diastema/longitud anteroposterior del m1): 1.582-1.634 → 1.697-1.819 5 (profundidad de la mandíbula/ longitud anteroposterior del m1): 1.766 → 1.943-2.081 11 (anterocono en M1): 1 → 2 18 (Forma y desarrollo de los flexos labiales, paraflexo y mesoflexo en M1-M2): 0 → 1 19 (conexión del paracono e hipocono en M1): 0 → 1 20 (conexión del muro medial en M1): 0 → 1 24 (conexión de las cúspides en M3): 1 → 2 30 (cángulo anterolabial en m1): 1 → 2 31 (orientación de los muros en m1) 0 → 1 34 (cángulo labial en m2): 0 → 1 38 (cángulo anterolabial en m3): 1 → 2
Z	4 (longitud del diastema/longitud anteroposterior del m1): 1.697-1.819 → 1.897 6 (foramen mentoniano): 0 → 1 8 (posición relativa entre el M1 y la placa zigomática): 0 → 2 10 (hipsodoncia de los molares): 1 → 2 21 (fusión entre el protocono y el paracono en M1-M2): 0 → 1 23 (lofos o cúspides en M1-M2): 0 → 1 28 (conexión del anterocónido): 0 → 2 29 (simetría del anterocónido): 1 → 2 35 (alineación del metafléxico y el hipofléxico en m3): 0 → 1 37 (tamaño relativo entre m2 y m3): 1 → 0

AA	0 (longitud anteroposterior del M1-M3/ longitud anteroposterior del M1): 2.381-2.402 → 2.263 5 (profundidad de la mandíbula/ longitud anteroposterior del m1): 1.943-2.081 → 2.319 39 (pliegue accesorio antero-lingual en m3): 0 → 1
BB	1 (longitud anteroposterior del M1/ancho del anterocono): 1.763-1.785 → 1.692 2 (longitud anteroposterior del m1/ longitud anteroposterior del m1-m3): 2.590-2.702 → 2.751 3 (longitud anteroposterior en el m1/ ancho del anterocónido): 2.079 → 1.997 4 (longitud del diastema/longitud anteroposterior del m1): 1.897 → 2.099
CC	15 (pared anterior del anterocono): 0 → 1 22 (esmalte en los brazos posteriores del protocono y paracono en M1 y M2): 0 → 1 26 (anterocónido bilobado in m1): 1 → 0
DD	No autapomorfías
EE	1 (longitud anteroposterior del M1/ancho del anterocono): 1.763 → 1.653 32 (esmalte en la pared anterior del hipocónido y entocónido en m1 y m2): 0 → 1
FF	2 (longitud anteroposterior del m1/ longitud anteroposterior del m1-m3): 2.609-2.702 → 2.783 3 (longitud anteroposterior en el m1/ ancho del anterocónido): 2.101 → 2.232 5 (profundidad de la mandíbula/ longitud anteroposterior del m1): 1.943-2.081 → 1.610
GG	33 (raíces en m1): 1 → 2
HH	5 (profundidad de la mandíbula/ longitud anteroposterior del m1): 1.943-2.122 → 2.351
II	0 (longitud anteroposterior del M1-M3/ longitud anteroposterior del M1): 2.381-2.493 → 2.281 1 (longitud anteroposterior del M1/ancho del anterocono): 1.628-1.653 → 1.853 2 (longitud anteroposterior del m1/ longitud anteroposterior del m1-m3): 2.609-2.702 → 2.044 3 (longitud anteroposterior en el m1/ ancho del anterocónido): 2.101 → 2.213
JJ	0 (longitud anteroposterior del M1-M3/ longitud anteroposterior del M1): 2.381-2.493 → 2.531 1 (longitud anteroposterior del M1/ancho del anterocono): 1.628-1.653 → 1.487 2 (longitud anteroposterior del m1/ longitud anteroposterior del m1-m3): 2.609-2.702 → 2.849 3 (longitud anteroposterior en el m1/ ancho del anterocónido): 2.101 → 2.084 4 (longitud del diastema/longitud anteroposterior del m1): 1.707 → 1.744 5 (profundidad de la mandíbula/ longitud anteroposterior del m1): 2.351 → 2.505
KK	4 (longitud del diastema/longitud anteroposterior del m1): 1.697-1.707 → 1.648 29 (simetría del anterocónido): 1 → 2
LL	5 (profundidad de la mandíbula/ longitud anteroposterior del m1): 1.943-2.122 → 1.723
MM	1 (longitud anteroposterior del M1/ancho del anterocono): 1.628 → 1.584 4 (longitud del diastema/longitud anteroposterior del m1): 1.648 → 1.520
NN	0 (longitud anteroposterior del M1-M3/ longitud anteroposterior del M1): 2.473-2.493 → 2.544 1 (longitud anteroposterior del M1/ancho del anterocono): 1.584 → 1.540 2 (longitud anteroposterior del m1/ longitud anteroposterior del m1-m3): 2.702 → 2.771 3 (longitud anteroposterior en el m1/ ancho del anterocónido): 2.101 → 2.102
OO	3 (longitud anteroposterior en el m1/ ancho del anterocónido): 2.101 → 2.071 4 (longitud del diastema/longitud anteroposterior del m1): 1.520 → 1.382 5 (profundidad de la mandíbula/ longitud anteroposterior del m1): 2.122 → 2.222

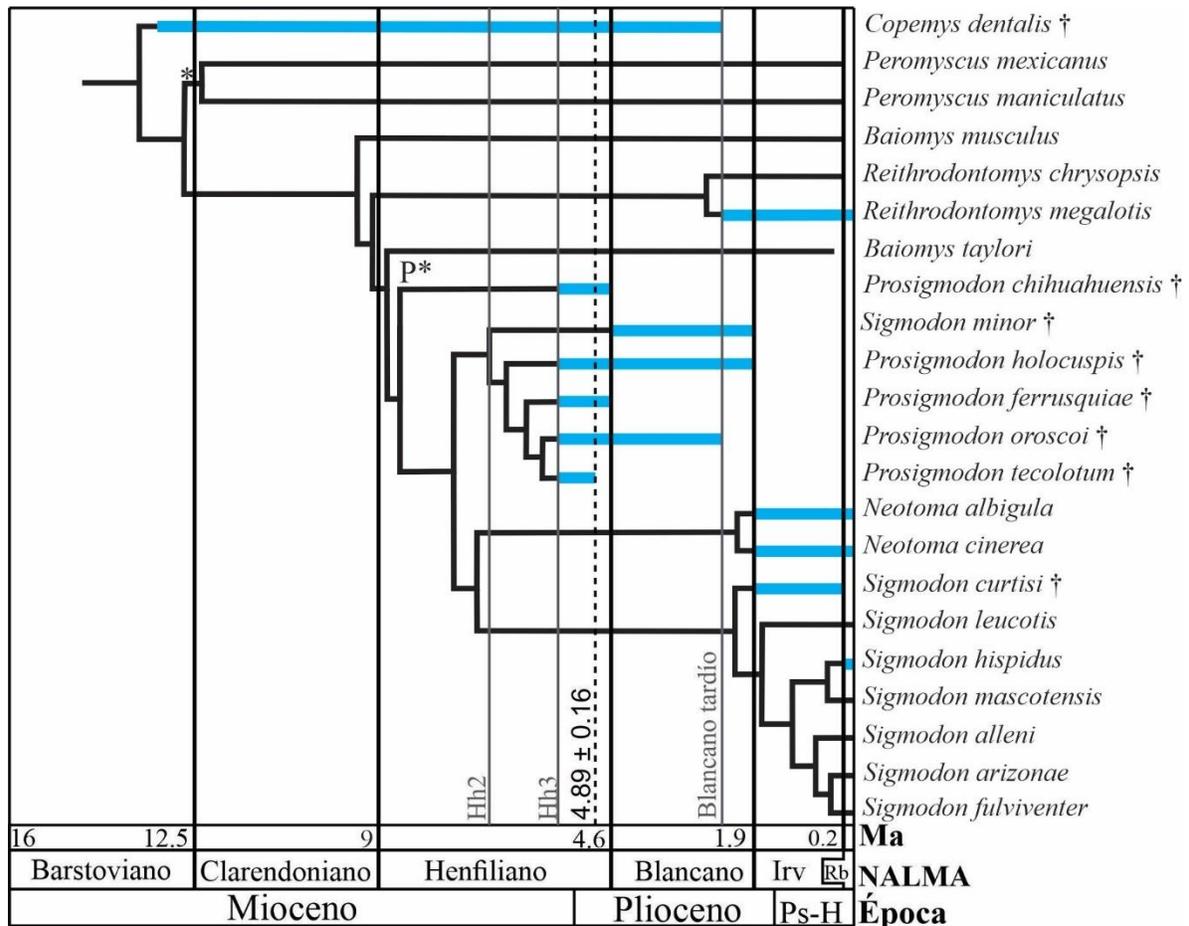
#### 4.6 El clado *Prosigmodon* y su radiación en México

El modelo de sistemática filogenética y los alcances estratigráficos de las especies de sigmodontinos y neotominos muestran la existencia de tres pulsos de diversificación en Norteamérica. El primero de estos pulsos ocurre entre el Clarendoniano-Henfiliano temprano e involucra la diversificación de las tribus de Neotominae: Baiomyini (*Baiomys*) y Reithrodontomyini (*Peromyscus* y *Reithrodontomys*). El segundo pulso ocurre durante el Henfiliano tardío e involucra la diversificación de la tribu Sigmodontini por parte de las especies de *Prosigmodon*. El tercer pulso ocurre durante el Blancano tardío-Irvingtoniano y comprende a las especies modernas de *Neotoma* (subfamilia Neotominae) y *Sigmodon* (subfamilia Sigmodontinae) (Fig. 33).

La mejor resolución de esta radiación se tiene con el alcance estratigráfico de *Prosigmodon* en donde hay fechamientos radiométricos y asociaciones faunísticas bien definidas. Hasta el momento, las especies de *Prosigmodon* en el centro de México se distribuyen del Henfiliano Hh3 al Hh4 y este alcance se incrementa al Blancano temprano en Yepómera, Chihuahua y las Grandes Planicies de EUA.

La primera ocurrencia de *Prosigmodon* está en discusión debido a que Lindsay (2008) (Figuras 27.3 y 16.14 de dicha referencia) asigna su origen en el Clarendoniano Cl2 de las Grandes Planicies Centrales, pero en la descripción detallada de las diez localidades referidas solo una, SP3B (Coffee Ranch) corresponde al Hh2 y todas las demás son Hh3-Blancano temprano. Lindsay (2008) señala que este material inicialmente fue descrito por Dalquest (1968) como un M2 de *Paronychomys* y un m1 de *Copemys*, los cuales en realidad corresponden a un m2 y un M1 de *Prosigmodon* (Fig. 33 A y B). Ciertamente hay un error

de asignación anatómica de estos elementos, pero es probable que la asignación inicial de Dalquest (1983) al elemento M1 (catálogo 41265-45) *Calomys* sea acertada y que el m2 (catálogo 41261-44) corresponda a un elemento de este mismo género (subgénero *Bensonomys*) (Fig. 8 in Dalquest, 1983).

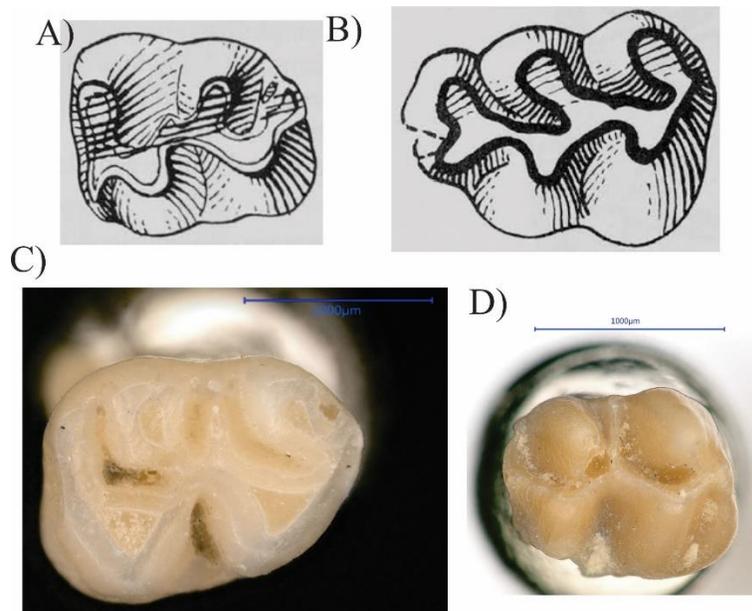


**Figura 33.** Cladograma con los alcances estratigráficos de las especies de cricétidos incluidos en este trabajo. La línea azul indica el alcance estratigráfico conocido de la especie y la línea negra muestra la relación filogenética. La edad de 4.89 Ma es tomada de Kowallis *et al.* (2008). (P\*) = corresponde al primer registro de *Prosigmodon* en la fauna de la Formación de Dove Spring, California (Whistler *et al.*, 2009). (\*) = es el primer registro de *Peromyscus* según Lindsay (2008). Las abreviaciones: Hh2, lo más tardío del Henfiliano temprano; Hh3, Henfiliano tardío; Irv, Irvingtoniano; Rb, Rancholabreano; Ps-H, Pleistoceno-Holoceno.

En la literatura existe otra mención sobre un origen temprano de *Prosigmodon* en la formación Dove Spring en California (Clarendoniano tardío-Henfiliano temprano) (Whistler

*et al.*, 2009) pero no se incluye la descripción del material o el número de catálogo de los especímenes. Por este motivo se realizó una revisión en la colección del *Natural History Museum of Los Angeles County* en donde se encontraron solo dos m2 referidos a *Prosigmodon*: LACM 148244 y LACM 148245 (Fig. 34 C). Sin embargo, estos especímenes son indistinguibles del material referido a *Copemys* (Fig. 34 D) con base en caracteres morfológicos y solo difieren en su mayor tamaño y elongación anteroposterior.

Hasta el momento solo se conoce material claramente referido de *Prosigmodon* a partir del Hh3 tanto de México como de EUA, aunque es probable que la radiación de este género haya ocurrido entre el límite Hh2 y el límite Hh3. Por este motivo se consideró el registro de *Prosigmodon* en la formación Dove Spring (Whistler *et al.*, 2009) para la calibración del modelo filogenético.



**Figura 34.** Material más antiguo referido a *Prosigmodon*. A) *Paronychomys* (41261-44) m2 y B) *Calomys* (41265-45) M1 de la fauna de “Cofe Ranch” (Hh2) tomados de Dalquest (1983); C) *Prosigmodon* sp. (LACM 148245) m2 y D) *Copemys* sp. (LACM 144811) m2 fauna de Dove Spring Hh1.

Además de su origen se discute si el género es un grupo monofilético; según el modelo aquí presentado (ver Resultados Filogenia) *Prosigmodon* es un grupo parafilético si se incluye a todas sus especies, ya que aparentemente *Prosigmodon chihuahuensis* no está dentro del género, sino que se ubica en el grupo troncal “*stem group*”. Este resultado contrasta el modelo de Rincón *et al.* (2016) donde *Prosigmodon* parece ser un grupo polifilético y cuya tipología en la relación de los demás géneros sigmodontinos y neotominos es considerablemente diferente.

La afinidad de *S. minor* con las especies de *Prosigmodon* ha sido observada con anterioridad por Peláez-Campomanes & Martin (2005), estos autores argumentaron que la similitud morfológica es consecuencia de la sinonimia entre las especies de *Prosigmodon* con las especies basales de *Sigmodon*. Es decir, que todas las especies de *Prosigmodon* son *Sigmodon*.

La hipótesis evolutiva propuesta en este trabajo considera a *Sigmodon minor* como una especie basal del género *Prosigmodon*, seguida de *P. holocuspis*, mientras que las especies más derivadas son las especies mexicanas de *Prosigmodon* con base en una sinapomorfía: donde la relación de la longitud anteroposterior de M1 y el ancho del anterocono es  $1.988 \rightarrow 2.157-2.186$ . Esto indica que hay una variación importante en la proporción que ocupa el anterocono dentro del M1 para distinguir a las especies de *Prosigmodon* mexicanas, pero resulta más útil la conjunción de los caracteres oclusales, donde estas especies tienen un arreglo con más estructuras accesorias y las cúspides son más complejas (ver sección Sistemática Paleontológica).

Es importante señalar que los caracteres morfológicos que Peláez-Campomanes & Martin (2005) propusieron para establecer condiciones plesiomórficas o apomórficas en las especies de *Prosigmodon* no son tan importantes para definir la relación del género en el modelo que aquí se presenta. Ya que se consideraron como caracteres plesiomórficos a: la hipsodoncia (carácter 10), la forma del anterocono y del anterocónido (caracteres 11 y 26) y el número de raíces en m1 (carácter 33).

Por lo que el género *Prosigmodon* no está relacionado estrechamente con las especies modernas de *Sigmodon*, a diferencia de la hipótesis filogenética de Rincón *et al.* (2016) que propone a *Sigmodon minor* y *S. alstoni* como especies estrechamente relacionadas con *Prosigmodon holocuspis* con base en dos sinapomorfías: un paraflexo reducido y molares con una hipsodoncia reducida; estados de carácter que son ambiguos. Es importante señalar que *S. minor* y *S. medius* son variedades de la misma especie (Peláez-Campomanes & Martin, 2005) y que *Sigmodon alstoni* es un taxón sudamericano sin una relación clara con *Prosigmodon*. Incluso no hay consenso en su posición taxonómica ya que se le puede considerar una especie basal del género *Sigmodon* (Peppers *et al.*, 2002), o bien un clado monotípico del mismo género (Henson & Bradley, 2009). Por estas razones, solo se incluyeron en este análisis a las especies norteamericanas más comunes del género *Sigmodon*.

Un resultado importante del análisis filogenético es la relación entre *Neotoma* y *Sigmodon* que se respalda con 13 sinapomorfías: cuatro índices biométricos y nueve caracteres discretos. Por su parte el clado *Neotoma* está sustentado por diez sinapomorfías y un índice biométrico. Entre estos caracteres los más importantes para distinguir las especies de *Neotoma* son: desarrollo de hipsodoncia en los molares, las en M1 y M2 las cúspides se fusionan formando lóbulos (tendencia que se observa en los molares de *Sigmodon*), los

molares tienen tres lóbulos: uno anterior, uno medial y uno posterior; en m1 la conexión entre el anterocónido y el metacónido está completa, ambas cúspides forman un único lófidio anterior; el metafléxido y el hipofléxido en m3 están alineados en dos caninos simétricos (Nodo Z en la Fig.33 y la Tabla 3). Cabe mencionar que la tipología de esta rama puede cambiar radicalmente si se incluyen un mayor número de especies de sigmodontinos y neotominos que no fueron incluidos en este análisis, específicamente las especies vivientes podrían afectar la polarización de los caracteres.

El arreglo obtenido para las especies del género *Sigmodon* puede subdividirse en cuatro grupos: I) *Sigmodon curtisi*; II) *S. leucotis*; III) *S. hispidus* y *S. mascotensis*; IV) *Sigmodon alleni*, *S. arizonae* y *S. fulviventer*. Este arreglo es muy similar al de Martin (1979) que separó el género en dos grupos por características dentales: un grupo de *S. hispidus* (que incluye a *S. alleni*, *S. arizonae*, *S. fulviventer*, *S. hispidus*, *S. mascotensis* y *S. ochragnathus*) y el grupo *S. leucotis* (que incluye a *S. alstoni*, *S. leucotis* y *S. peruanus*). Como se puede ver, los grupos III y IV corresponden a la mayoría de las especies modernas de *Sigmodon* (el grupo *S. hispidus* de Martin [1979]), y los linajes basales son *S. curtisi* (nuestro grupo I) y *S. leucotis* (nuestro grupo II similar al grupo *S. leucotis* de Martin [1979] sin la especie *S. alstoni*).

La tipología de la rama *Sigmodon* en esta propuesta (Fig. 33) es muy diferente de los modelos sistemáticos basados en secuencias nucleares. Por ejemplo, Peppers *et al.* (2002) incluyen tres grupos de especies en el género *Sigmodon*: 1) grupo Hispidus (*Sigmodon alleni*, *S. arizonae*, *S. hispidus*, y *S. mascotensis*); 2) grupo Fulviventer (*S. leucotis* y *S. fulviventer*) y 3) grupo Alstoni (*S. alstoni*). Además, el clado que incluye al género *Sigmodon* también difiere de la hipótesis filogenética más reciente de Henson & Bradley (2009) en donde las

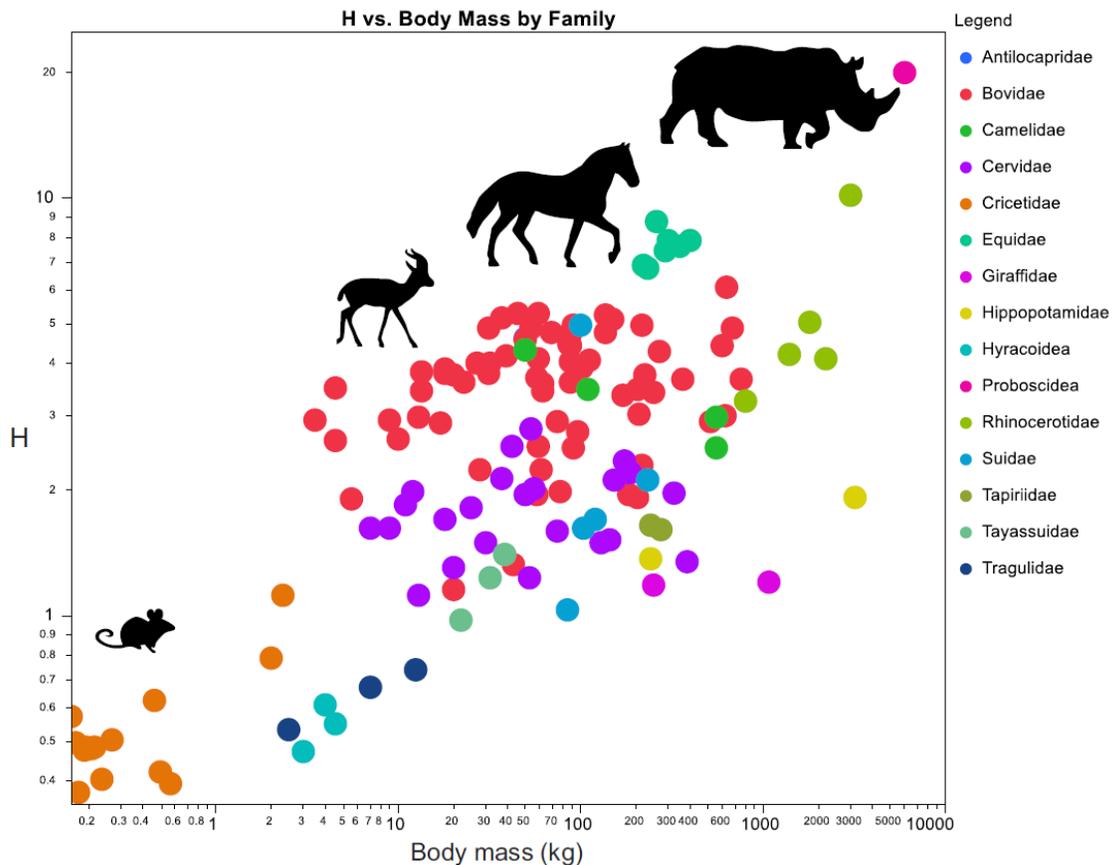
especies de *Sigmodon* fueron agrupadas por: grupo I (*S. alleni*, *S. arizonae*, *S. hispidus* y *S. mascotensis*); grupo II (*S. fulviventer* y *S. leucotis*); grupo IV (*S. alstoni*).

En la actualidad no existe un estudio filogenético que incluya caracteres morfológicos dentales y ADN en *Sigmodon* o en otros grupos relacionados. Ciertamente, no hay consenso en los grupos infrafamiliares de Cricetidae entre paleontólogos y neontólogos; ya que muchas subfamilias y tribus no tienen compatibilidad taxonómica entre los grupos de roedores fósiles con sus representantes actuales (compárense las hipótesis filogenéticas de (Korth, 1994; Lindsay, 2008; Parada, *et al.*, 2013; Burgin *et al.*, 2018;). Recientemente, Barbière *et al.* (2019) propusieron una taxonomía detallada de los caracteres dentales en sigmodontinos, que puede utilizarse tanto en especies actuales como fósiles y con un enfoque de evolución y desarrollo. Pero, es necesario un modelo filogenético que incluya datos morfológicos dentales de especímenes fósiles, así como datos moleculares de especies vivientes para establecer con claridad las relaciones filogenéticas entre sigmodontinos.

## 4.7 LA HIPSODONCIA EN LOS SIGMODONTINOS

### 4.7.1 Nicho ecológico hipsodoncia y masa corporal

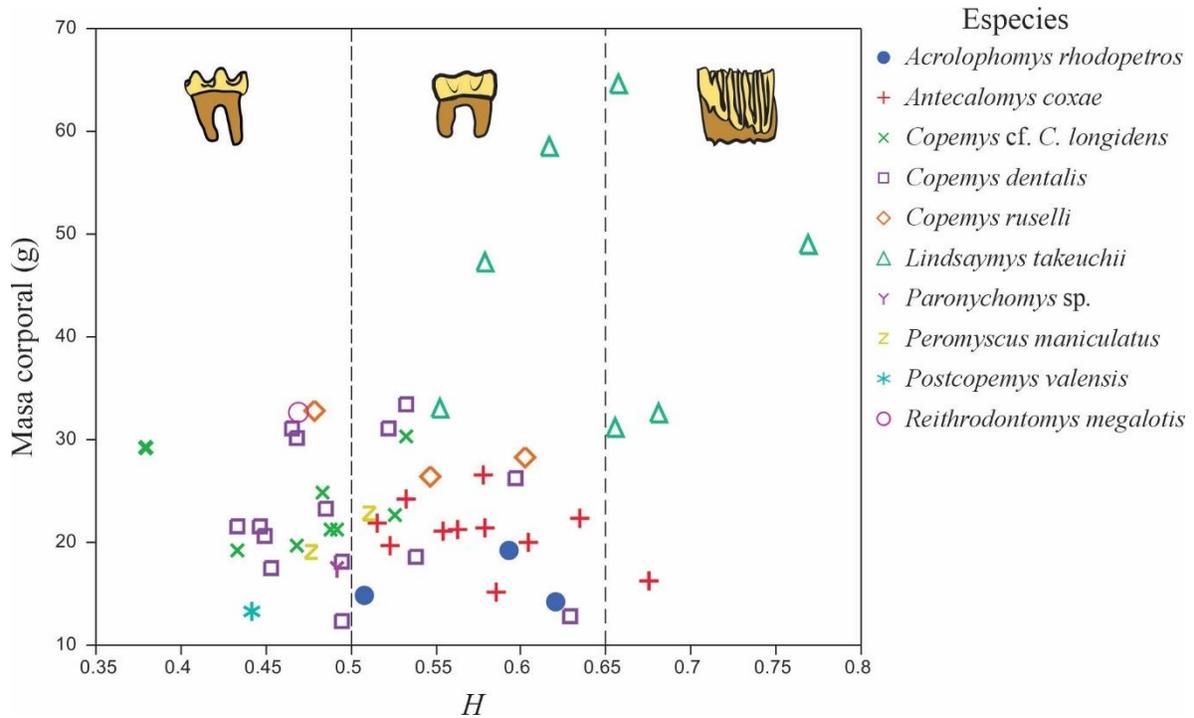
El modelo de nicho ecológico basado en hipsodoncia y masa corporal muestra que los roedores cricétidos ocupan un espacio específico diferenciado de otros herbívoros, con valores bajos en hipsodoncia  $H \leq 1$  y un peso corporal menor a los 3 kilogramos (kg). Esto al ser comparados con las 127 especies de herbívoros estudiadas por Janis (1988), en las cuales no se incluye a Lagomorpha (Fig. 35). Este espacio ecológico es cercano a los valores registrados por la familia Tayassuidae y Tragulidae sin que exista un solapamiento del nicho.



**Figura 35.** Estimación de masa corporal e hipsodoncia (H) de mamíferos herbívoros. Los valores de las 127 especies de ungulados son tomados de Janis (1988).

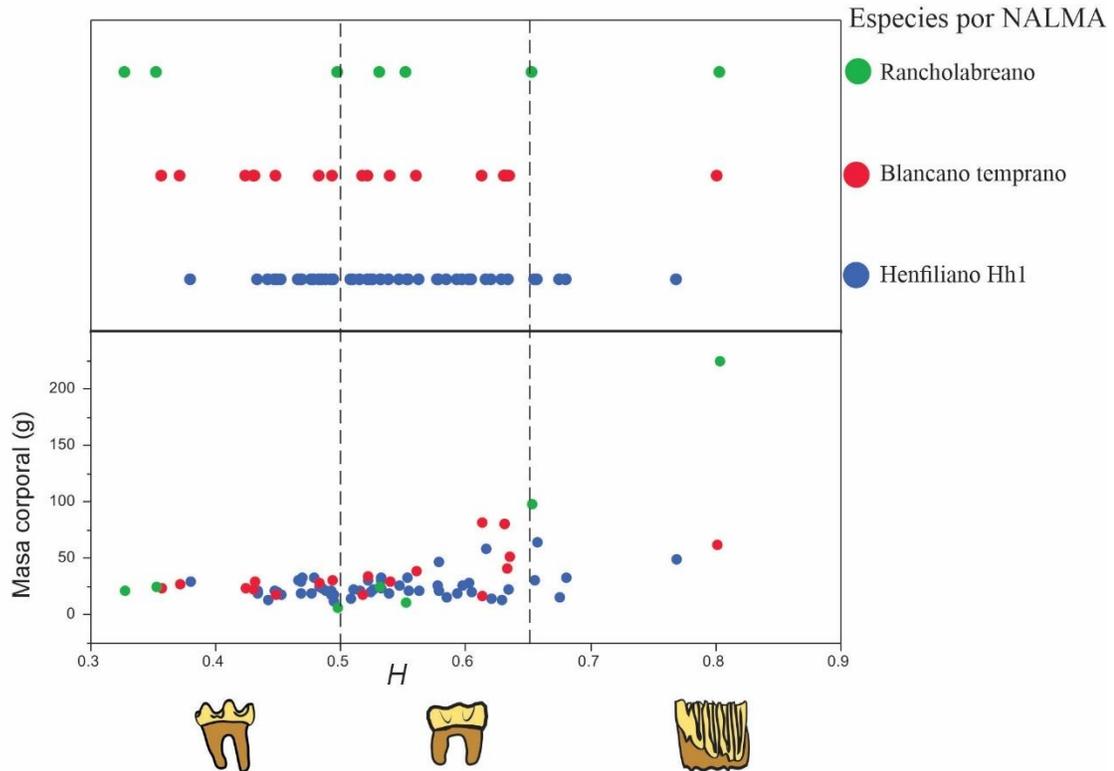
La comparación entre los nichos ecológicos de las faunas del Clarendoniano-Rancholabreano de California y el Henfiliano tardío-Irvingtoniano de México muestra que en la fauna de Dove Spring existe una mayor disparidad de los valores  $H$  y masa corporal en comparación con las faunas del centro de México (Tecolotlán, Jalisco y SMA, Guanajuato), producto de una mayor diversidad de especies (Figs. 36 y 37).

En el Clarendoniano de Dove Spring, California, se observa que la mayoría de las especies tienen molares braquiodontos y mesodontos, solo algunas especies como *Lindsaymys takeuchii* y *Antecalomys coxae* presentan molares más hipsodontos (Fig. 36). Aunque, no hay una clara separación entre estos tipos de hipsodoncia utilizando el índice  $H$ , se utiliza el valor máximo de *Paronychomys* sp.  $H \leq 0.5$  para definir molares braquiodontos; el valor máximo de *Copemys dentalis*  $H \leq 0.65$  para definir a los molares mesodontos y  $H > 0.8$  para definir a los molares hipsodontos con base en *Neotoma*. La inferencia de masa corporal muestra que es una fauna de mamíferos muy pequeños, menores a los 65 gramos (g) de peso, encontrándose la mayoría entre los 10 y los 35 g.



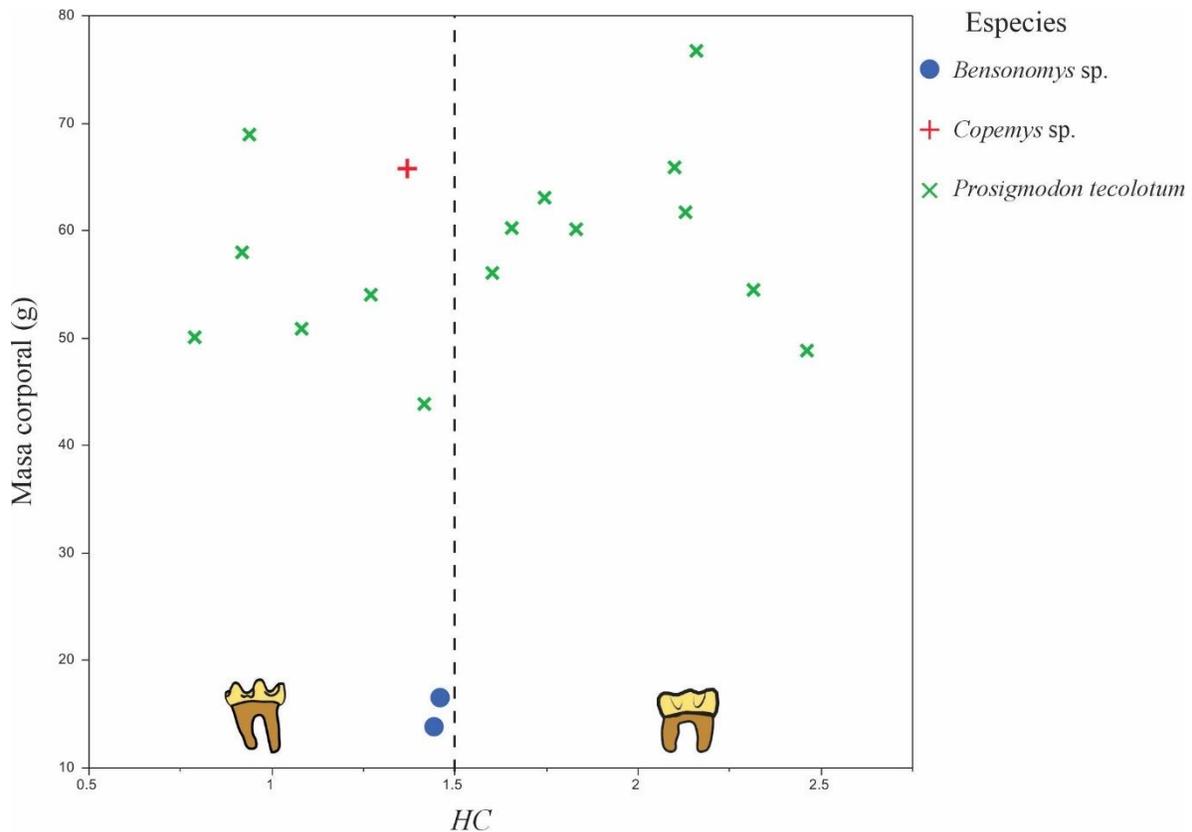
**Figura 36.** Nicho con los valores de hipsodancia ( $H$ ) y masa corporal (gramos) para las especies del Henfiliano temprano Hh1, Formación Dove Spring, California, USA.

El comportamiento de la relación entre hipsodancia y masa corporal en faunas de California desde el Henfiliano temprano Hh1 (Formación Dove Spring), el Blancano (Formación Fernando) y el Rancholabreano (*Tar Pit*) denota que existen pocas diferencias en la evolución del nicho, dada la similitud de valores  $H$ , la mayoría de las especies se mantienen con una dentición braquiodonta a mesodonta durante este tiempo con excepción de *Repomys* sp. con mayor hipsodancia durante el Blancano temprano y *Sigmodon* sp. y *Neotoma* sp. durante el Rancholabreano (Fig. 37).



**Figura 37.** Evolución de la hipsondancia ( $H$ ) y la masa corporal en roedores de California, durante el Henfiliano temprano Hh1, Blancano temprano y Rancholabreano.

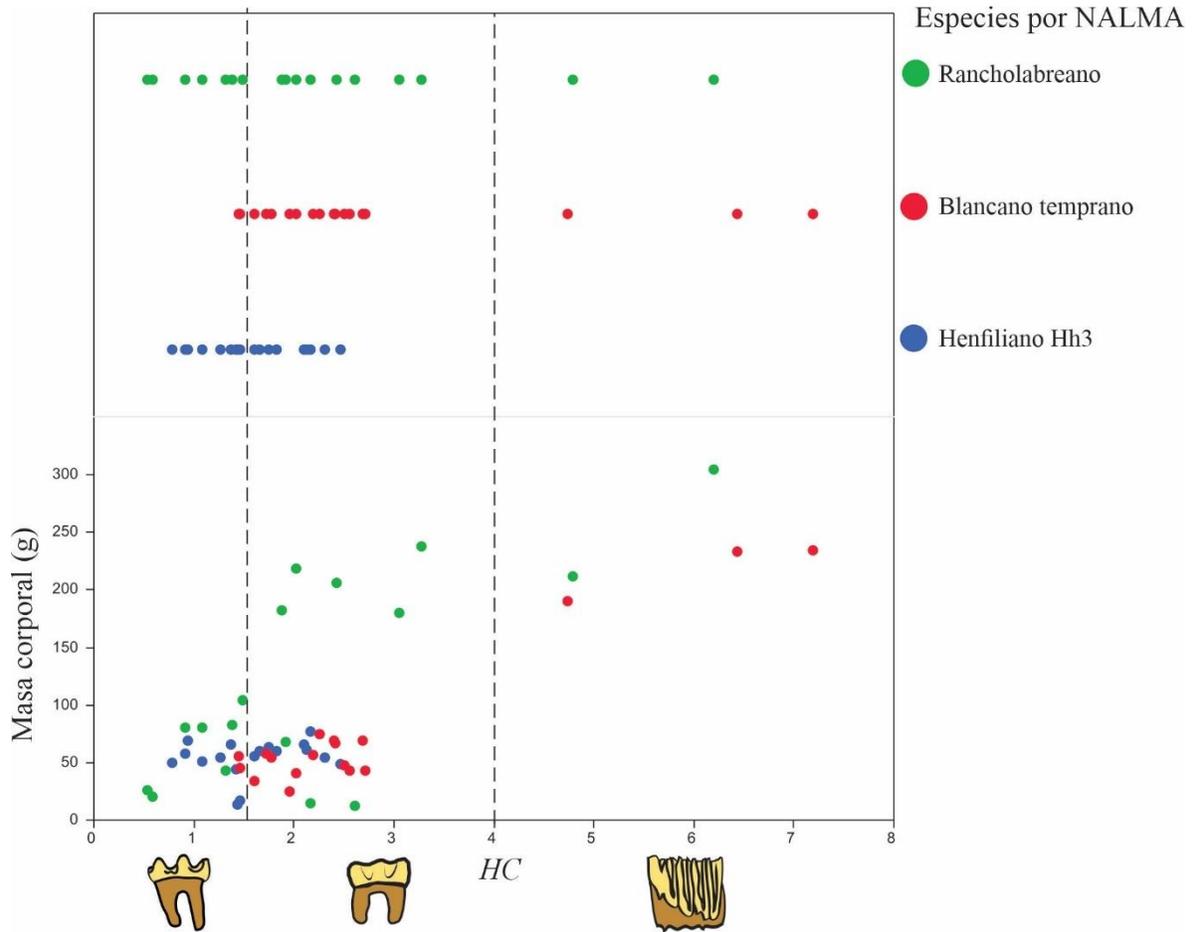
En cambio, en la fauna de Tecolotlán, Jalisco, Formación San José, solo hay tres especies por lo que su diversidad es menor a la reportada en la Formación Dove Spring. El valor de los molares mesodontos es de  $HC \leq 2.5$  considerando el valor máximo alcanzado por *Prosigmodon tecolotum* y el valor de molares braquiodontos es de  $HC \leq 1.5$  con base en el valor obtenido por *Bensonmys* sp. (Fig. 38). Los roedores son pequeños con una masa corporal entre los 40 y 80 g, con excepción de *Bensonmys* sp. cuya estimación de masa corporal es menor a los 20 g (Fig. 38).



**Figura 38** Nicho con los valores de hipsodancia (HC) y masa corporal para las especies del Henfiliano tardío Hh1, Formación San José, México.

La comparación del nicho entre el Henfiliano temprano Hh3 y edades más jóvenes Blancano (cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato) temprano y Rancholabreano (Cueva de San Josecito, Nuevo León) muestra que existen pocas diferencias en cuanto a hipsodancia y masa corporal en las primeras dos edades, con la excepción de que en el Blancano se incluyen especies con un mayor tamaño y mayor hipsodancia, como *Neotoma* cf. *N. goldmani*. Este patrón de ocurrencia de roedores con mayor hipsodancia se registra también en la localidad de la cueva de San Josecito, con la presencia de *Neotoma mexicana* y *Sigmodon hispidus*. De tal forma que no existen diferencias en el tamaño de los roedores entre el Henfiliano Hh3 y el Blancano temprano cuyos rangos son menores a los 10 g. Pero,

si se observa un marcado incremento de tamaño en roedores del Rancholabreano con especies entre los 150 a los 300 g. (Fig. 39).



**Figura 39.** Evolución de la hipsodoncia y la masa corporal en roedores de México, durante el Henfiliano temprano Hh1, Blancano temprano cuencas de Tecolotlán, Jalisco y San Miguel de Allende, y Rancholabreano, localidad cueva de San Josecito, Nuevo León.

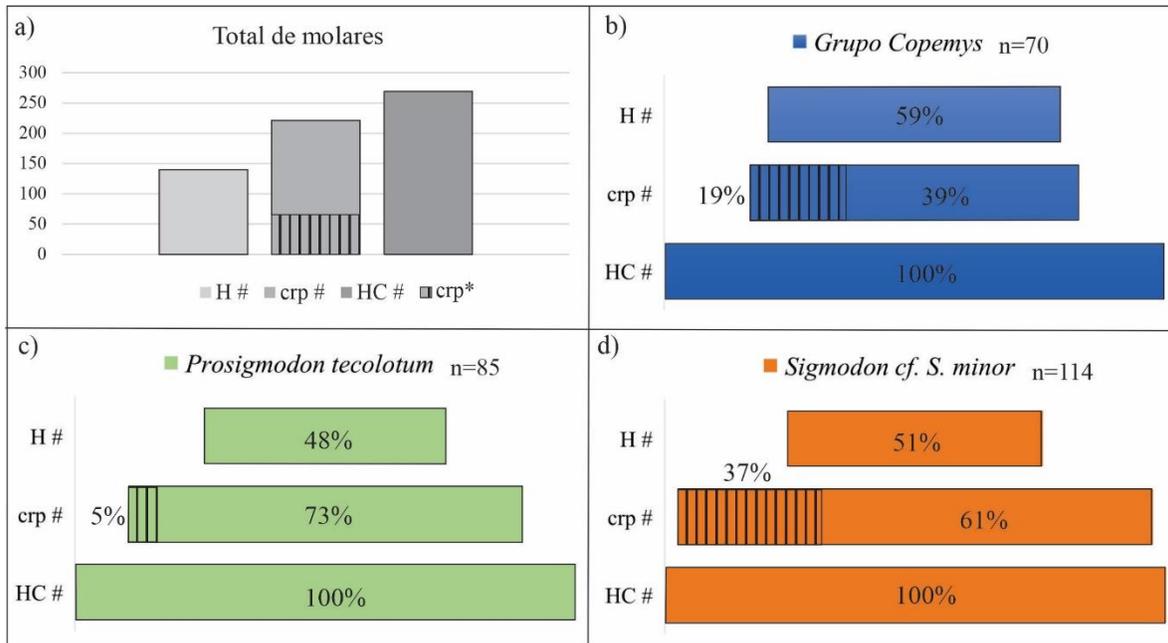
#### 4.7.2 Comparación entre las tres medidas de hipsodoncia

La comparación entre los índices de hipsodoncia para determinar cuál se puede aplicar a un mayor número de molares de roedores cricétidos, resultó en que el índice HC propuesto en este trabajo es el más efectivo ya que se pudo utilizar para el 100% de los molares (n=269), en comparación con el índice *crp* con un análisis de 80% del total (n=221) y el índice *H* con un 50% de las muestras (n=147) (Fig. 40 a).

En el resultado del índice *crp* se consideraron datos inferidos de la longitud de raíz con base a su posible profundidad en la mandíbula o maxila (véase Material y Métodos) (Fig. 40 a). Este porcentaje de inferencias es muy alto en dos muestras poblacionales, en el grupo *Copemys* ocupa un 19% del análisis, mientras que *Sigmodon cf. S. minor* ocupa un 37% de los datos (Fig. 40). Por lo que, aunque existe un porcentaje alto de análisis del índice *crp*, sigue siendo superior la capacidad de muestreo del índice HC propuesto.

El índice que obtuvo el porcentaje menor de medición de especímenes es el índice *H* (Fig. 40 a), que en la literatura es el más utilizado para medir hipsodoncia en herbívoros (principalmente ungulados), pero que en roedores cricétidos solo es útil para medir hipsodoncia en molares superiores e inferiores M/m1.

Los ejemplares que pudieron ser medidos fueron incrementando en edades más jóvenes: Grupo *Copemys* (*C. dentalis* y *C. longidens*) con N=70 del Clarendoniano-Hh1 (Fig. 38 b); *Prosigmodon tecolotum* con N= 85 del Henfiliano Hh3 (Fig. 38 c) y *Sigmodon minor* (N=114) del Blancano temprano (Fig. 40 d). Con un esfuerzo de muestreo (toma de datos) mayor para las especies más antiguas.



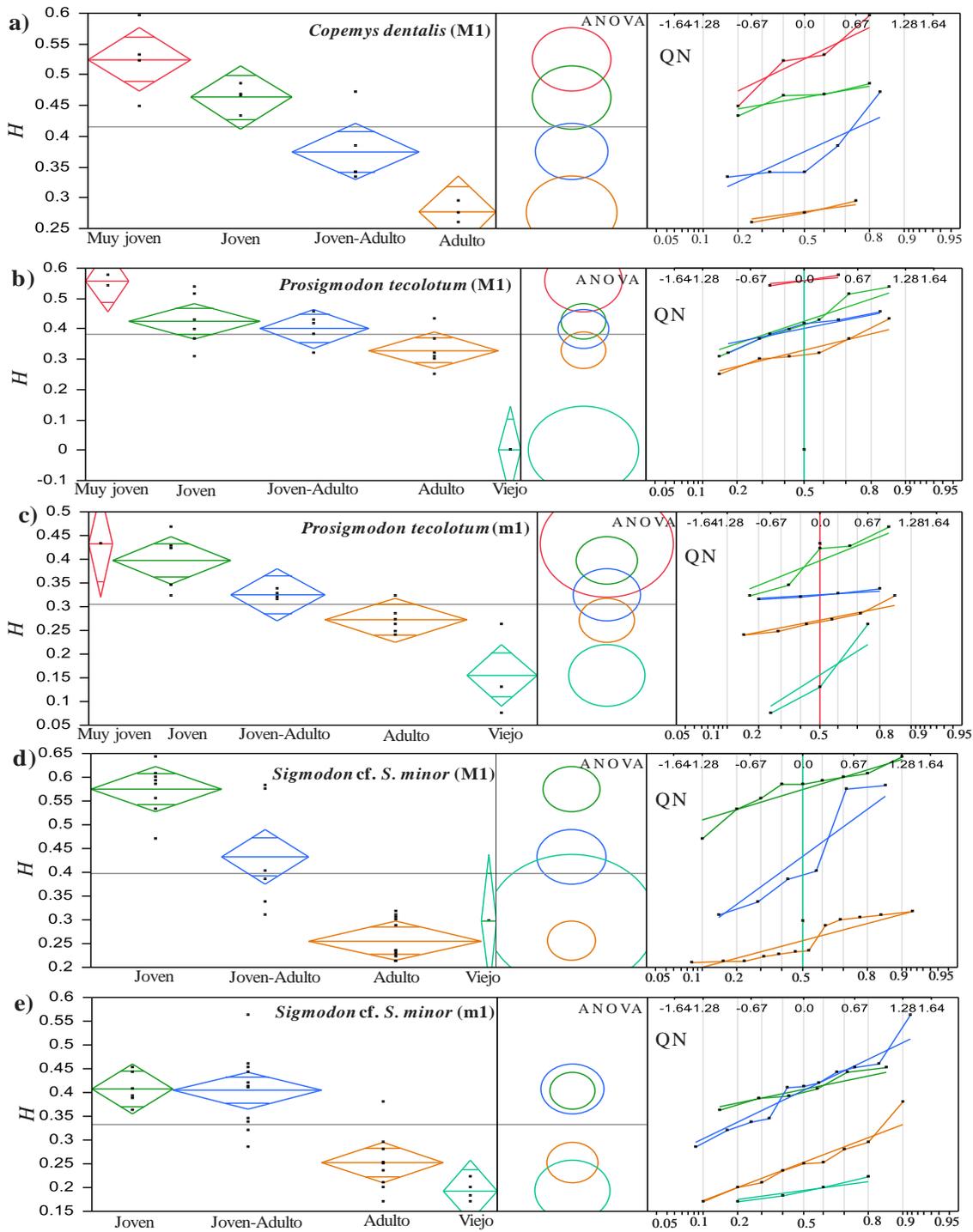
**Figura 40.** Comparación del total de especímenes analizados con los tres índices de hipsodoncia. A) total de especímenes analizados por cada índice de hipsodoncia, crp\*= estimación de longitud de raíz con base en inferencias anatómicas (ver material y métodos); b) especímenes de *Copemys dentallis* y *Copemys longidens* del Henfiliano temprano Hh1 Formación Dove Spring, California analizados por cada índice de hipsodoncia; c) especímenes de *Prosigmodon tecolotum* del Henfiliano tardío Hh3 Formación San José, Jalisco, analizados por cada índice de hipsodoncia; d) especímenes de *Sigmodon cf. S. minor* del Blancano temprano de la cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato por cada índice de hipsodoncia. Las barras a rayas corresponde al porcentaje de especímenes en los que se infirió la longitud de la raíz. H, índice de Hipsodoncia de Janis (1998); cpr, índice de fenotipo de corona por Tapaltsyan *et al.*, 2015; HC, índice de hipsodoncia para corona propuesto en este proyecto

El análisis de sensibilidad del índice *H* en molares mesodontos de *Copemys dentallis*, *Prosigmodon tecolotum* y *Sigmodon cf. S. minor*, muestra que es factible identificar los estados de desgaste en un gradiente de disminución del valor, desde un valor de  $H=0.6$  (muy jóvenes hasta valores cercanos a  $H=0.1$  (viejos). Esto da un gradiente de cinco puntos decimales para distinguir el cambio de hipsodoncia en estas especies. El umbral de desgaste entre molares jóvenes y adultos se encuentra en todas las especies cercano al  $H=0.45$ .

Existen diferencias en el desgaste de los molares entre especies y entre posición anatómica. Este índice pudo identificar el gradiente de hipsodoncia en tres de las cinco muestras (Fig. 41 a, c y d) correspondientes a *Copemys dentallis* y *Sigmodon cf. S. minor*,

pero no se pudo distinguir claramente los estados de desgaste en *Prosigmodon ticolotum* (joven, joven-adulto y adulto), tanto de elementos superiores como inferiores (Fig. 41 b y c). El gradiente de desgaste es más abrupto en *Sigmodon* cf. *S. minor* con respecto a *Copemys dentalis*, la media de los molares jóvenes de *Sigmodon* es de  $H=0.57$  y de los adultos es de  $H=0.3$ , mientras que en *Copemys* la media en los molares jóvenes es de  $H=0.45$  y la  $H=0.29$  en los adultos. En molares con mayor hipsodoncia la morfología primaria de las cúspides se mantiene más tiempo y al menos en estas muestras se reconoce a un molar adulto bajo el mismo valor del índice dado.

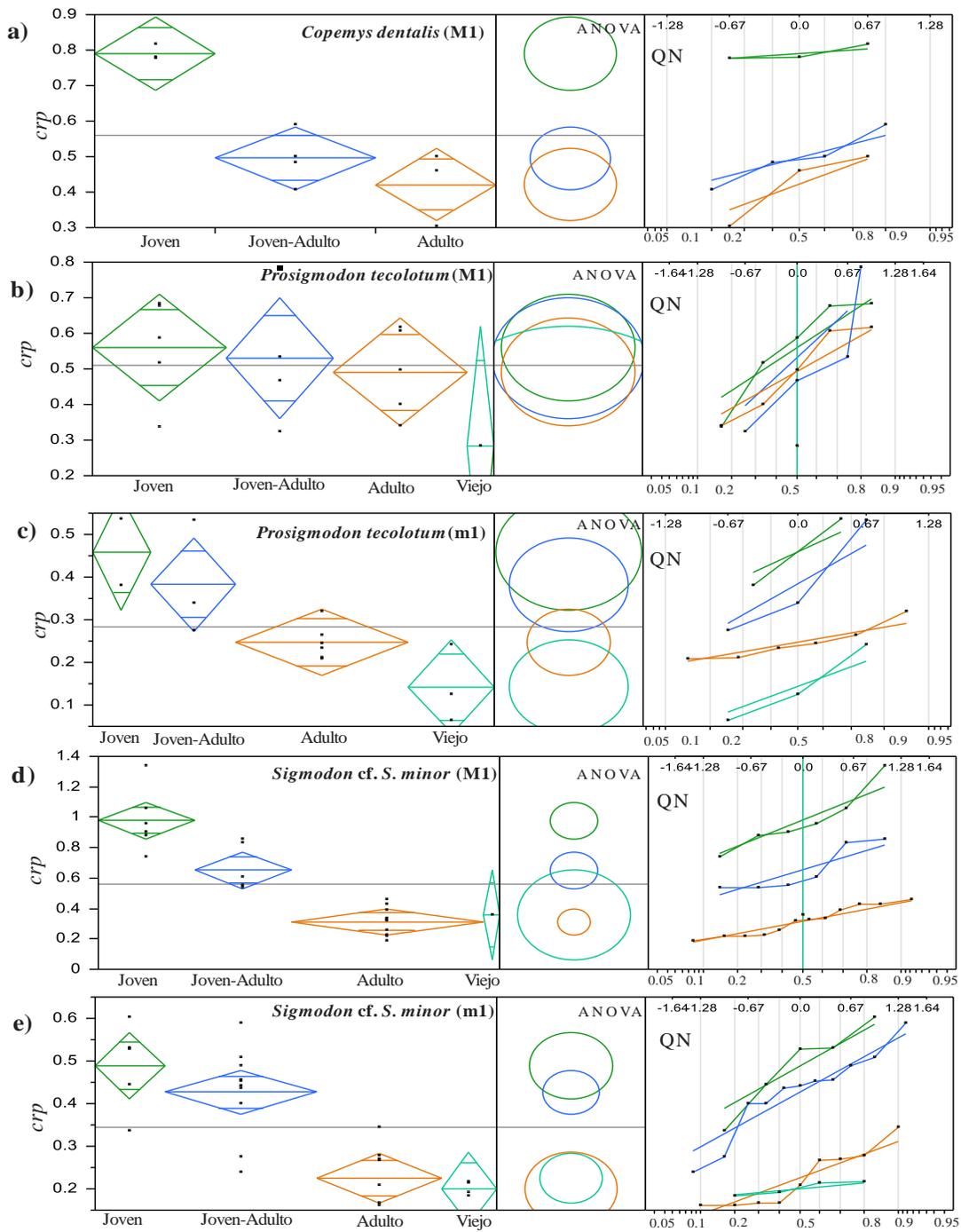
Aparentemente, no es posible distinguir entre los molares de individuos muy jóvenes (que no emergieron) y los molares de individuos jóvenes con mínimo desgaste en la superficie oclusal con el análisis ANOVA (Fig. 41 a y c). Pero si se distinguen claramente ( $p>0.05$ ) de los molares de jóvenes-adultos y adultos, los cuales son indistinguibles entre sí y todos estos grupos se distinguen de los molares viejos con mayor desgaste (Fig. 41).



**Figura 41.** Sensibilidad del índice  $H$  en molares M/m 1 con diferentes estados de desgaste, en las especies *Copemys dentalis*, *Prosigmodon tecolotum* y *Sigmodon cf. S. minor*. El primer recuadro muestra el valor  $H$  y el estado de desgaste; el segundo recuadro corresponde al análisis ANOVA, donde dos círculos sobrelapados son el mismo grupo ( $p > 0.05$ ); el tercer recuadro es una gráfica de cuantiles y normalidad (QN), en donde los ejes representan el nivel de factor y el valor  $H$  se encuentra en el eje Y, la normalidad de la muestra se ajusta entre una pendiente de  $45^\circ$  y la horizontal. Identificación de colores según estado de desgaste: rojo, muy joven; verde, joven; azul, joven-adulto; naranja, adulto; esmeralda, viejo. La línea horizontal divide la media entre los adultos y jóvenes.

Con el índice de hipsodoncia *crp*, solo se compararon los grupos, joven, joven-adulto, adulto y viejo, no pudo ser incluido el grupo de individuos muy jóvenes, ya que estos no presentan raíz por definición y el índice calcula la longitud de la raíz. El análisis muestra que el grupo de molares joven se distingue claramente de joven-adulto y a su vez estos se distinguen significativamente ( $p > 0.05$ ) de los individuos joven-adulto (Fig. 42 a, c y d). Pero el análisis muestra que no es posible distinguir los individuos adultos de los individuos viejos (Fig. 42 b-e).

El análisis de sensibilidad del índice *crp* en molares mesodontos de *Copemys dentalis*, *Prosigmodon tecolotum* y *Sigmodon cf. S. minor* mostró que es complicado identificar los estados de desgaste en un gradiente de disminución de su valor. En la mayoría de los análisis no fue posible identificar los estados de desgaste entre sí, con excepción de la muestra M1 de *Sigmodon cf. S. minor* (Fig. 42 d), donde se puede distinguir estadísticamente entre joven, joven-adulto y adulto. El grupo de individuos muy jóvenes no pudo ser incluido en ninguna de las muestras ya que estos molares rara vez presentan la raíz y el índice mide su longitud. El análisis muestra que el grupo de molares joven se distingue claramente de joven-adulto y estos se distinguen significativamente ( $p > 0.05$ ) de los individuos joven-adulto (Fig. 42 a, d y e). Pero, el análisis muestra que no es posible distinguir los individuos adultos de los individuos viejos (Fig. 42).



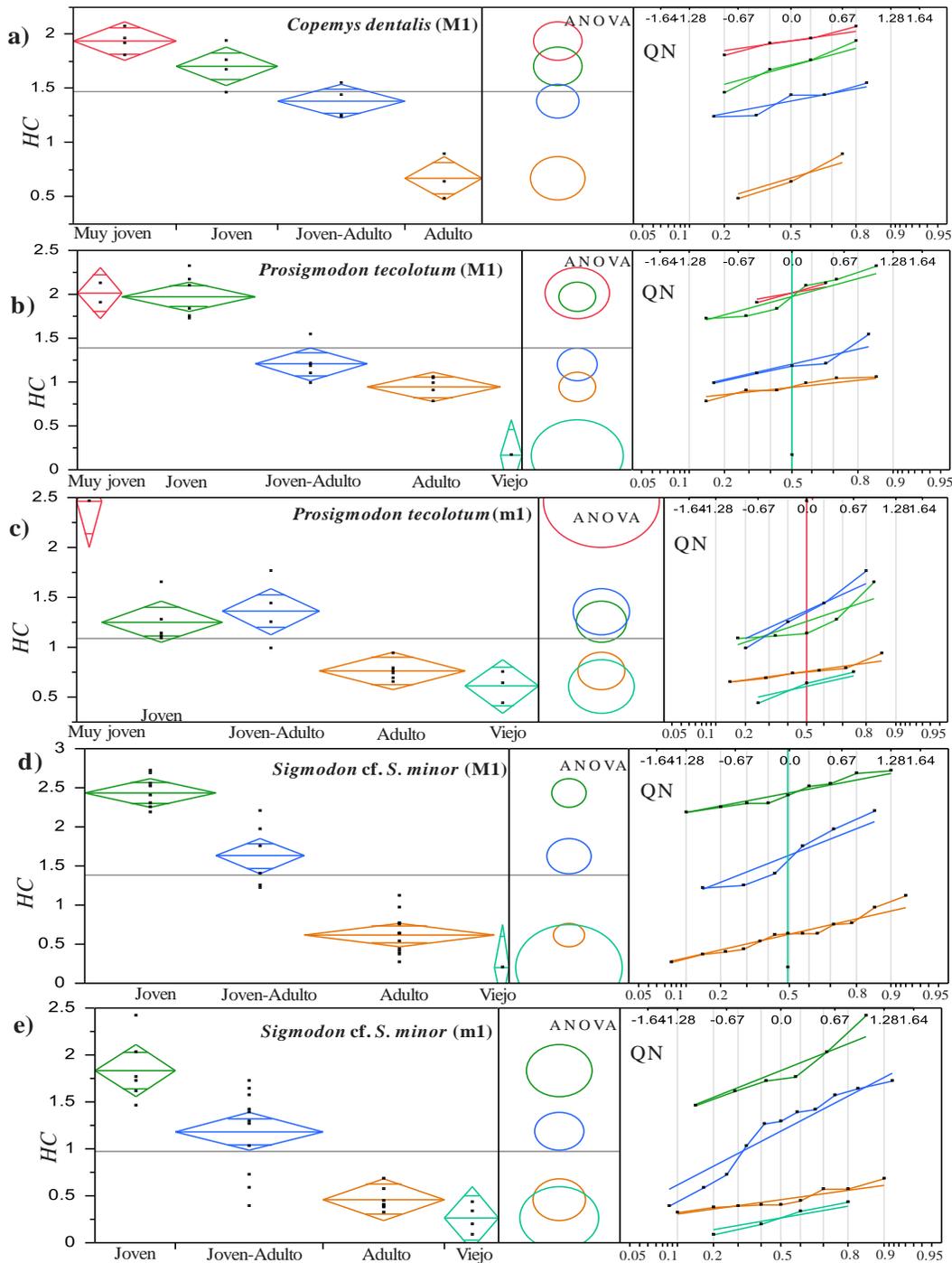
**Figura 42.** Sensibilidad del índice *crp* en molares M/m 1 con diferentes estados de desgaste, en las especies *Copemys dentalis*, *Prosigmodon tecolotum* y *Sigmodon cf. S. minor*. El primer recuadro muestra el valor H y el estado de desgaste; el segundo recuadro corresponde al análisis ANOVA, donde dos círculos sobrelapados son el mismo grupo ( $p > .05$ ); el tercer recuadro es una gráfica de cuantiles y normalidad (QN), en donde los ejes representan el nivel de factor y el valor H se encuentra en el eje Y, la normalidad de la muestra se ajusta entre una pendiente de 45° y la horizontal. Identificación de colores según estado de desgaste: rojo, muy joven; verde, joven; azul, joven-adulto; naranja, adulto; esmeralda, viejo. La línea horizontal divide la media entre los adultos y jóvenes.

Los valores de este índice fueron registrados desde  $HC=2$  (muy jóvenes) hasta valores cercanos a  $HC=0.2$  (viejos). Esto da un gradiente de 18 puntos decimales para distinguir el cambio de hipsodoncia por desgaste en estas especies, pero la variación entre cada submuestra no permite su clara separación, como se observa en los resultados de ANOVA y en la distribución de los valores de cuantiles de la gráfica QN (Fig. 43). El umbral de desgaste entre molares jóvenes y adultos se encuentra en la mayoría de las muestras cercano a  $HC=1.5$ , con excepción de *Sigmodon cf. S. minor*, donde este valor está entre 0.35 a 0.6 (Fig. 43).

El análisis de sensibilidad del índice HC en molares mesodontos de *Copemys dentalis*, *Prosigmodon tecolotum* y *Sigmodon cf. S. minor*, permitió identificar con claridad los estados de desgaste en la mayoría de las muestras (Fig. 43 a, b, d y e) con excepción de los molares m1 de *Prosigmodon tecolotum* (Fig. 43 c). En estas muestras el análisis de ANOVA y la gráfica QN demuestran que es posible identificar claramente los estados de desgaste: Joven, Joven-Adulto y Adulto (Fig. 43 a, b, d y e)

En los molares con un estado de desgaste muy jóvenes-jóvenes  $HC=2.5$ , llegando hasta un valor  $HC=0.02$  (viejos). El gradiente de variación de la hipsodoncia a través de  $HC$  es comprendido en 23 puntos decimales, este valor es mayor al observado con los índices  $H$  y  $crp$ . El umbral de desgaste entre molares jóvenes y adultos se encuentra en la mayoría de las muestras entre  $HC=1$  y  $HC=1.5$  (Fig. 43 a-d).

Con base en el análisis se observa que es posible distinguir a los individuos muy jóvenes de los jóvenes ( $p>0.05$ ). Posteriormente es posible distinguir entre los molares de organismos jóvenes y los jóvenes adultos, pero no es posible distinguir entre los adultos y los viejos (Fig. 43).



**Figura 43.** Sensibilidad del índice *HC* en molares M/m 1 con diferentes estados de desgaste, en las especies *Copemys dentalis*, *Prosigmodon tecolotum* y *Sigmodon cf. S. minor*. El primer recuadro muestra el valor H y el estado de desgaste; el segundo recuadro corresponde al análisis ANOVA, donde dos círculos sobrelapados son el mismo grupo ( $p > .05$ ); el tercer recuadro es una gráfica de cuantiles y normalidad (QN), en donde los ejes representan el nivel de factor y el valor H se encuentra en el eje Y, la normalidad de la muestra se ajusta entre una pendiente de 45° y la horizontal. Identificación de colores según estado de desgaste: rojo, muy joven; verde, joven; azul, joven-adulto; naranja, adulto; esmeralda, viejo

#### 4.7.3 *La utilidad de los índices de hipsodoncia en el registro fósil de roedores*

El índice  $H$  fue desarrollado para ser utilizado en la medición de molares  $m3$  en ungulados, esto porque estos molares son diagnósticos y tienen poco desgaste al ubicarse en la parte posterior de la mandíbula (Janis, 1988). Además, su variación fenotípica es útil para la identificación taxonómica a nivel de especie. En contraste el  $m3$  en los roedores no es considerado como un elemento tan diagnóstico y generalmente son elementos indeterminados en las colecciones. En cambio, los molares más utilizados son el  $m1/M1$  por ser diagnósticos para la identificación taxonómica y para la estimación de hipsodoncia (Lazzari *et al.*, 2015).

No se encontró en la literatura si el índice  $H$  ha sido utilizado para medir en molares  $m3$ , lo que permitiría una mejor comparación con los datos disponibles para las especies de ungulados del mundo; aunque los datos obtenidos en este trabajo muestran que el índice es sensible a los cambios en la hipsodoncia tanto de  $m1$  como  $M1$  en especies de roedores. Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre con los ungulados y su molar  $m3$ , la posición del  $M1$  y  $m1$  es susceptible de desarrollar un mayor desgaste en comparación con los molares  $M2/m2$  y  $M3/m3$ .

Otro factor que puede afectar la medición de la hipsodoncia en molares  $M1/m1$  de roedores es el desarrollo del anterocono (ido) el cual puede ser variable entre especies de cricétidos que tienen una hipsodoncia similar “aparente” (no estimada con un índice), esto afecta la longitud anteroposterior y por ende la relación con la altura de la corona. Además, el desarrollo del anterocono (ido) se incrementa en molares con mayor hipsodoncia, lo que afectaría la proporción en el índice.

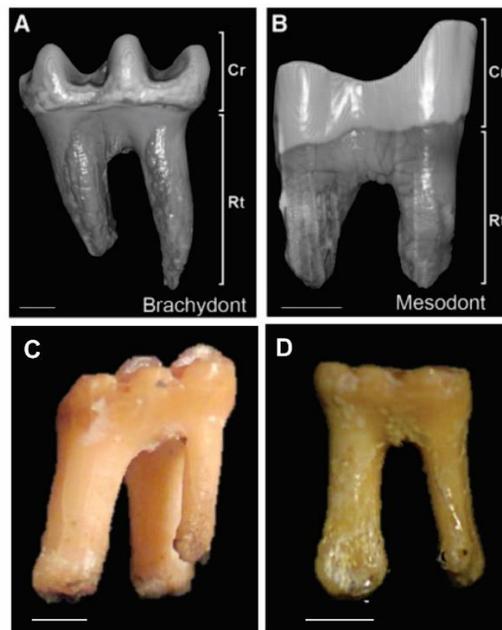
A diferencia del índice *H*, el índice *crp* fue desarrollado para medir hipsodoncia en roedores (Tapaltsyan *et al.*, 2015), y considera la relación entre la corona y la raíz, esto permite en principio poder estimar la hipsodoncia de cualquier molar sin importar su posición anatómica. Sin embargo, la medida puede ser subjetiva por tres motivos:

1) La profundidad de las raíces es diferente entre los molares, siendo menos profunda hacia la región posterior, tanto en la maxila como en la mandíbula. Como ejemplo se puede observar el desarrollo del proceso ascendente en las ramas mandibulares en donde la profundidad alveolar del m3 es mucho menor a la profundidad en el m1, por lo que el índice de fenotipo de corona se ve afectado si se mide en uno u otro molar. Esto solo permite que las comparaciones en la hipsodoncia sean adecuadas entre molares de la misma posición anatómica. A diferencia de la medida propuesta (*HC*) en la cual se pueden comparar molares de diferente posición anatómica, pero con un grado de desgaste similar.

2) Las raíces de un mismo molar tienen longitudes diferentes, tanto por su posición anatómica como por su edad ontogenética. Esto se observa claramente en especímenes superiores M1, en donde se presentan tres raíces. La raíz más larga es la que se encuentra debajo del anterocono en la región anterior del molar, mientras que la más corta (pero con mayor volumen) es la raíz que se encuentra en la porción lingual-medial, debajo del protocono e hipocono y, la más pequeña es la raíz posterior. Además, en individuos muy jóvenes, las raíces no están totalmente desarrolladas y estas no se fosilizan fácilmente.

3) La preservación de las raíces en el registro fósil es difícil por lo que los índices de hipsodoncia que consideran su longitud son muy complicados de utilizar. En la

revisión en colecciones se estudiaron aproximadamente 600 ejemplares de los cuales cerca del 15% preservaban las raíces completas y para la comparación de los índices de hipsodoncia se hizo una selección del material más completo (ver sección resultados hipsodoncia). Recientemente Tapaltsyan *et al.* (2015) propusieron el índice *crp* para determinar la hipsodoncia en roedores considerando la longitud de su raíz en relación a la corona y se establecieron los valores tipo para determinar un molar braquiodonto ( $crp = 0.3-0.9$ ), mesodonto ( $crp = 0.9-1.5$ ) e hipsodonto ( $crp > 1.5$ ), pero en las tomografías de sus ejemplares se muestra que las raíces están rotas (Fig. 44 a-b). Esta aseveración de que las raíces están incompletas es mediante la comparación con material de Tecolotlán, Jalisco (Fig. 44 c-d).



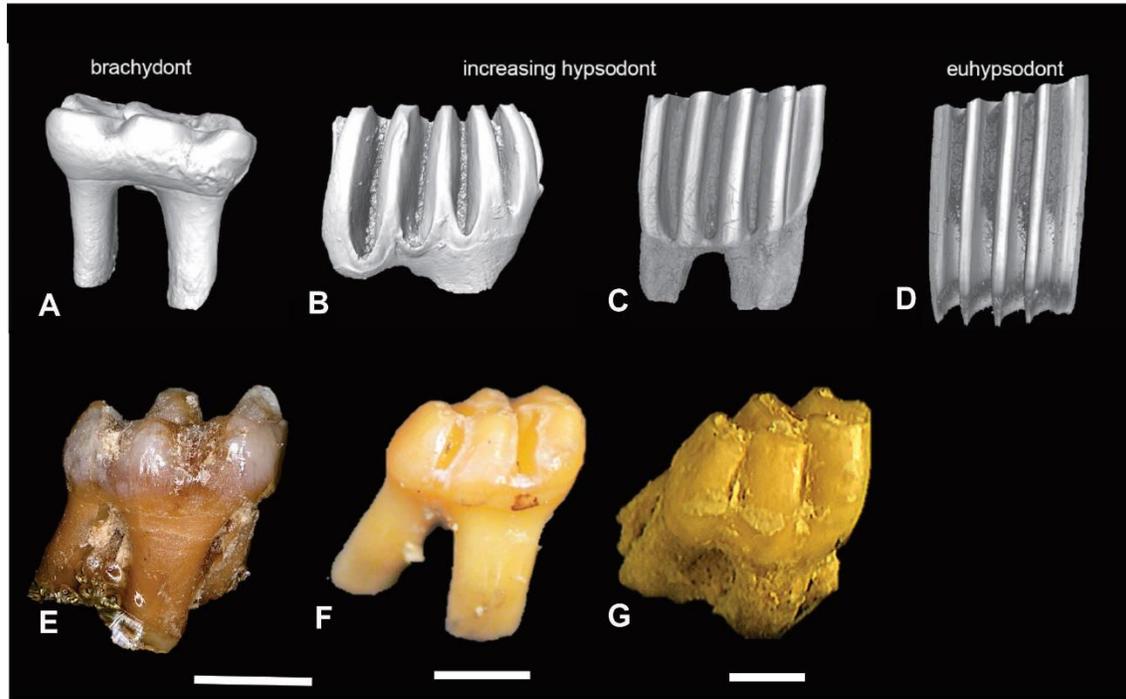
**Figura 44.** Desarrollo de raíces y su aplicación en el índice *crp*. A) Ejemplos dónde se propone el uso de este índice, según la relación entre la altura de la corona y la longitud máxima de las raíces; B) Vista lateral de un molar inferior de *Prosigmodon tecolotum*, donde se muestra la morfología de una raíz completa.

El modelo HC que se propone en este estudio se fundamenta en el análisis propuesto por von Koenigswald (2016) sobre la diversidad de hipsodoncia con base en la proporción

de cuatro parámetros o fases ontogenéticas en el desarrollo heterocrónico del molar. Las fases ontogenéticas son: I, las cúspides; II, el margen de la corona (*sidewalls*); III, la superficie de la dentina y IV las raíces diferenciadas. Considerando esto, se propone que los roedores cricétidos de las subfamilias Sigmodontinae y Neotominae presentan el tipo de hipsodoncia “hipsodoncia unicúspide o hipsodoncia de cúspides” (*unicuspid hypsodonty*). En donde existe una tendencia a mantener la misma proporción de las fases ontogenéticas II-IV con respecto al incremento de la fase ontogenética I (Fig. 45).

Una de las grandes ventajas de esta propuesta es que se puede medir la hipsodoncia en la totalidad de los molares, independientemente de su posición anatómica y de su grado de conservación en las raíces o la superficie de dentina. Esto debido a que solo se mide la relación entre la profundidad de las cúspides con respecto al margen de la corona.

Comparando el tipo de hipsodoncia entre especies de cricétidos (sigmodontinos y neotominos) de diferentes edades (Henfiliano temprano, Henfiliano tardío y Blancano) se observa que el tipo de hipsodoncia de cúspides es un carácter conservado en el linaje, presente en especies de *Antecalomys*, *Copemys*, *Prosigmodon*, *Sigmodon* y *Neotoma*. Una tendencia que es diferente en otros grupos de múridos, como lo señala von Koenigswald (2016) al describir la hipsodoncia en las especies: *Apodemus sylvaticus* (actual), *Microtia* sp. (Mioceno tardío), *Mimomys reidi* (Pleistoceno tardío) y *Arvicola terrestris* (Pleistoceno) (Fig. 45) y reciente de Europa, las cuales presentan patrones diferentes de hipsodoncia.



**Figura 45.** Diferentes patrones de hipsodoncia según von Koenigswald (2016) en molares de roedores y su comparación con sigmodontinos de Norteamérica. A-d Incremento en la hipsodoncia de *Apodemus* (a), *Microtia* (b), *Mimomys* (c) y *Arvicola* (d); e-g ejemplo de incremento en la hipsodoncia tipo unicúspide en los molares de cricétidos sigmodontinos *Copemys* (e), *Prosigmodon* (f), *Sigmodon* (g).

## 5 CONCLUSIONES

En México la diversidad de roedores cricétidos durante el Henfiliano tardío y Blancano temprano se constituye principalmente por especies de las familias Sigmodontinae y Neotominae, cuyos alcances estratigráficos permiten distinguir el límite Henfiliano-Blancano:

- 1) La edad del Henfiliano tardío Hh3 se caracteriza por la ocurrencia de *Copemys* y una gran diversidad de especies de *Prosigmodon*: *Prosigmodon chihuahuensis*, *P. ferrusquiae*, *P. tecolotum* y *P. oroscoi*.
- 2) El Blancano temprano se caracteriza por la presencia de sigmodontinos y neotominos con mayor desarrollo en la hipsodoncia de sus molares: *Sigmodon* cf. *S. minor* y *Neotoma* cf. *N. magnodonta*.

Los modelos de sistemática filogenética construidos con las especies de roedores sigmodontinos y neotominos, principalmente del centro de México, determinan dos pulsos de radiación y extinción para estos grupos durante el Mioceno tardío-Reciente:

- 3) Se erige la especie *Prosigmodon tecolotum* para el Henfiliano tardío de Jalisco y con base en tres autapomorfías: 1) presencia de mesolofo en M1 y M2; metacónido aislado del protocónido en el m1 de individuos juveniles y 3) la proporción entre la longitud anteroposterior del M1 y el ancho del anterocono es de alrededor de 2.351, mientras que en las demás especies de *Prosigmodon* es entre 2.157-2.186 (Pacheco-Castro *et al.*, 2019).

- 4) Con base en el modelo filogenético, el género *Prosigmodon* es un grupo monofilético que debe incluir a *Sigmodon minor* y excluir a *P. chihuahuensis*. Además, este género no se encuentra en sinonimia con el género *Sigmodon*.
- 5) Los resultados del modelo filogenético sugieren la ocurrencia de tres pulsos de diversificación de sigmodontinos y neotomino durante el Mioceno-Plioceno: 1) origen temprano de los neotominos de molares mesodontos, *Baiomys*, *Peromyscus* y *Reithrodontomys* entre el límite Clarendoniano-Henfiliano temprano; 2) diversificación de las especies de *Prosigmodon* en México durante el Henfiliano Hh2-Hh3; 3) origen y diversificación de sigmodontinos y neotominos avanzados, *Sigmodon* y *Neotoma* durante el Blancano.

Las correlaciones estratigráficas, los modelos filogenéticos y el análisis de redes son consistentes en que se ha mantenido un intercambio entre especies de roedores cricétidos del centro de México con las faunas de EUA desde el Henfiliano hasta el Pleistoceno. Según los análisis de redes este intercambio fue asimétrico entre el este y oeste de EUA a través del tiempo:

- 6) En el Henfiliano tardío (NALMA) existe un intercambio de especies entre el centro de México y las faunas de EUA, sin que exista una relación aparente con Sudamérica. La red de intercambios faunísticos es asimétrica entre el este y oeste de EUA: México comparte seis géneros con el este de EUA (provincias de Cuencas y Sierras, Montañas Rocallosas y Costa del Pacífico) y tres géneros con el oeste de EUA (provincia de las Grandes Planicies). Es probable que la formación de la provincia Cuencas y Sierras (*Basin and Range*) fuera el corredor principal de faunas entre México y el Oeste de EUA previo al GABI.

- 7) En el Blancano la interacción entre las regiones faunísticas de EUA y México se incrementa y se vuelve más simétrica: México comparte nueve géneros con el oeste de EUA y ocho géneros con las faunas del Este. El incremento en la interacción con las Grandes Planicies probablemente es resultado de la expansión de los pastos y los ecosistemas de vegetación abierta. En el otro extremo, la diversidad de sigmodontinos sudamericanos se triplica (12 géneros) pero no existe una interacción clara con faunas del centro de México, es decir, no comparten ningún género entre sí.
- 8) En el Pleistoceno la interacción entre las faunas de México y de EUA se vuelve más numerosa y es ligeramente mayor con la región del este que con la del oeste: México comparte ocho géneros con el este de EUA y seis con el oeste de EUA, lo que denota una mayor dominancia de los ecosistemas abiertos presentes en las Grandes Planicies. Sudamérica se diversifica en 21 géneros de los cuales solo dos se comparte con México: *Sigmodon* y *Oryzomys*.

El análisis de hipsodoncia y masa corporal entre poblaciones de *Copemys dentalis* (Henfiliano temprano, EUA), *Prosigmodon tecolotum* (Henfiliano tardío, Jalisco, México) y *Sigmodon* cf. *S. minor* (Blancano temprano, SMA, México) permitió caracterizar el nicho de los roedores cricétidos en la comunidad de herbívoros (artiodáctilos y perisodáctilos) y profundizar en el desarrollo de la hipsodoncia de estos cricétidos fósiles (lapso de 10 Ma) y cómo medirla:

- 9) Utilizando el modelo de hipsodoncia ( $H$ ) y masa corporal de Janis (1989) para mamíferos herbívoros se caracterizó el nicho que ocupan los roedores cricétidos fósiles del Neógeno tardío, en el cual la masa corporal está por debajo de los 3kg y el valor de  $H \leq 1$ . Este espacio no es ocupado por ningún otro grupo de herbívoros,

aunque hay una estrecha cercanía con las familias de artiodáctilos Tragulidae y Tayassuidae.

- 10) Con la caracterización del tipo de hipsodoncia en roedores sigmodontinos y neotominos el Neógeno tardío de NA según las fases ontogenéticas de Koenigswald (2016) se establece que su tipo de hipsodoncia es unicúspide. Con base en este tipo de hipsodoncia se propone un nuevo índice para calcular hipsodoncia en molares de cricétidos “Índice de hipsodoncia de corona (HC)” el cual muestra una mayor sensibilidad para detectar hipsodoncia en molares de individuos juveniles y adultos de *Copemys dentalis*, *Prosigmodon tecolotum* y *Sigmodon* cf. *S. minor*, a diferencia de los índices Hipsodoncia (*H*) y fenotipo de corona (*crp*) comúnmente usados.

---

## 6 REFERENCIAS

- Alaniz-Álvarez, Susana A., & Nieto-Samaniego, Á. F. (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*, 57(1), 65–82. <https://doi.org/10.18268/bsgm2005v57n1a4>
- Alaniz-Álvarez, Susana Alicia, Nieto-samaniego, Á. F., Reyes-zaragoza, M. A., Orozco-esquivel, M. T., Ojeda-garcía, Á. C., & Vassallo, L. F. (2001). Estratigrafía y deformación extensional en la región San Miguel de Allende-Querétaro , México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 18(2), 129–148.
- Aranda-Gómez, J. J., Carranza-Castañeda, O., Wang, X., Tseng, Z. J., & Pacheco-Castro, A. (2018). Notes on the origin of extensive endorheic regions in central and northern Mexico, and some implications for paleozoogeography. *Journal of South American Earth Sciences*, 83, 55–67. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.02.003>
- Aranda-Gómez, J. J., Henry, C. D., & Luhr, J. F. (2000). Evolución tectonomagmática post-paleocénica de la Sierra Madre Occidental y de la porción meridional de la provincia tectónica de Cuencas y Sierras, Mexico. *Boletín de la Sociedad Geologica Mexicana*, VII, 59–71.
- Bacon, C. D., Silvestro, D., Jaramillo, C., Smith, B. T., Chakrabarty, P., & Antonelli, A. (2015). Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(19), 6110–6115. <https://doi.org/10.1073/pnas.1423853112>

- Badgley, C., & Finarelli, J. A. (2013). Diversity dynamics of mammals in relation to tectonic and climatic history: comparison of three Neogene records from North America. *Paleobiology*, 39(3), 373–399. <https://doi.org/10.1666/12024>
- Barbrière, F., Ortiz, P. E., & Pardiñas, U. F. J. (2019). The oldest sigmodontine rodent revisited and the age of the first South American cricetids. *Journal of Paleontology*, 93(2), 368–384. <https://doi.org/10.1017/jpa.2018.74>
- Barbrière, F., Ronez, C., Ortiz, P. E., Martin, R. A., & Pardiñas, U. F. J. (2019). A new nomenclatural system for the study of sigmodontine rodent molars: First step towards an integrative phylogeny of fossil and living cricetids. *Biological Journal of the Linnean Society*, 127(2), 224–244. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz021>
- Baskin, J. A. (1978). *Bensonomys*, *Calomys*, and the origin of the Phyllotine group of neotropical cricetines (Rodentia: Cricetidae). *Journal of Mammalogy*, 59, 125–135.
- Bell, C. J. (2000). Biochronology of North American Microtine Rodents. En J. S. Noller, J. M. Sowers, & W. R. Lettis (Eds.), *Quaternary Geochronology: Methods and Applications* (pp. 379–406). American Geophysical Union.
- Bell, C. J., Lundelius Jr, E. L., Barnosky, A. D., Graham, R. W., Lindsay, E. H., Ruez Jr, D. R., Semken Jr, H. A., Webb, S. D., Zakrzewski, R. J., Jr, E. L. L., Jr, D. R. R., & Jr, H. A. S. (2004). The Blancan, Irvingtonian, and RanchoLabrean mammal ages. *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America*, 232–314. <https://doi.org/10.7312/wood13040>
- Böhmer, E. (2019). Dentistry in Rabbits and Rodents. En *Journal of Chemical Information and Modeling* (Vol. 53, Número 9). <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>

- 
- Burgin, C. J., Colella, J. P., Kahn, P. L., & Upham, N. S. (2018). How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy*, *99*(1), 1–14.  
<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx147>
- Carranza-Castañeda, O. (1989). Rinocerontes de la fauna local Rancho el Ocote, Mioceno tardío (Hemfiliano tardío) del estado de Guanajuato. *Revista Instituto de Geología, UNAM*, *8*(1), 88–99.
- Carranza-Castañeda, O. (2006). Late Tertiary fossil localities in central Mexico, Between 19°-23°N. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología and Centro de Geociencias, Publicación Especial*, *4*, 45–60.
- Carranza-Castañeda, O. (2016). Roedores caviomorfos (Rodentia Hydrochoeridae) del Blanco temprano- tardío - Irvingtoniano de los estados de Guanajuato, Jalisco y Sonora, México: relación con *Phugatherium dichroplax*. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, *33*(3), 297–315.
- Carranza-Castañeda, O. (2019). *Dinohippus mexicanus* (early-late, late, and latest hemphillian) and the transition to genus *Equus*, in central Mexico faunas. *Frontiers in Earth Science*, *7*(May), 1–16. <https://doi.org/10.3389/feart.2019.00089>
- Carranza-Castañeda, O., Aranda-Gómez, J. J., Wang, X., & Iriondo, A. (2013). The Early-Late Hemphillian (Hh2) faunal assemblage from Juchipila basin, state of Zacatecas, Mexico, and Its biochronologic correlation with other Hemphillian faunas in central Mexico. *Contributions in Science*, *521*, 13–49.
- Carranza-Castañeda, O., & Walton, A. H. (1992). Cricetid Rodents from The Rancho el Ocote fauna, Late Hemphillian (Pliocene), state of Guanajuato. *Revista Instituto de*
-

- 
- Geología, UNAM, 10(1), 71–93.*
- Czaplewski, N. J. (1987). Sigmodont rodents (mammalia; muroidea; sigmodontinae) from the pliocene (early blancan) verde formation, Arizona. *Journal of Vertebrate Paleontology, 7(2), 183–199.* <https://doi.org/10.1080/02724634.1987.10011652>
- Dalquest, Walter W. (1968). Mammals of North-Central Texas. *The Southwestern Naturalist, 13(1), 13–22.*
- Dalquest, Walter Woelber. (1983). Mammals of the Coffee Ranch Local Fauna, Hemphillian of Texas. *Pearce-Sellards Series, Texas Memorial Museum, 38, 1–41.*
- Deng, T., Wang, X., Wu, F., Wang, Y., Li, Q., Wang, S., & Hou, S. (2019). Review: Implications of vertebrate fossils for paleo-elevations of the Tibetan Plateau. *Global and Planetary Change, 174(June 2018), 58–69.*  
<https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2019.01.005>
- Engel, S. R., Hogan, K. M., Taylor, J. F., & Davis, S. K. (1998). Erratum: Molecular systematics and paleobiogeography of the South American sigmodontine rodents (Molecular Biology and Evolution 15:1 (35-49)). *Molecular Biology and Evolution, 15(2), 224.* <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025918>
- Eronen, J. T., Fortelius, M., Micheels, A., Portmann, F. T., Puolamäki, K., & Janis, C. M. (2012). Neogene aridification of the northern hemisphere. *Geology, 40(9), 823–826.*  
<https://doi.org/10.1130/G33147.1>
- Ferrari, L., Orozco-Esquivel, T., Manea, V., & Manea, M. (2012). The dynamic history of the Trans-Mexican Volcanic Belt and the Mexico subduction zone. *Tectonophysics,*
-

---

522–523, 122–149. <https://doi.org/10.1016/j.tecto.2011.09.018>

Ferrusquía-Villafranca, A. I. (2003). *Chapter 13 Chapter 13 Mexico 's Middle Miocene*

*Mammalian Assemblages : An Overview*. 0090(279), 321–347.

[https://doi.org/10.1206/0003-0090\(2003\)279<0321](https://doi.org/10.1206/0003-0090(2003)279<0321)

Flynn, J. J., Kowallis, B. J., Nuñez, C., Carranza-Castañeda, O., Miller, W. E., Swisher, C.

C., & Lindsay, E. (2005). Geochronology of Hemphillian-Blancan aged strata,

Guanajuato, Mexico, and implications for timing of the great American biotic

interchange. *Journal of Geology*, 113(3), 287–307. <https://doi.org/10.1086/428806>

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.*

*Geological Survey*, 131, 119–131.

Gillette, D. D., Carranza-Castañeda, Ó., White, R. S., Morgan, G. S., Thrasher, L. C.,

McCord, R., & McCullough, G. (2016). Ontogeny and Sexual Dimorphism of

*Glyptotherium texanum* (Xenarthra, Cingulata) from the Pliocene and Pleistocene

(Blancan and Irvingtonian NALMA) of Arizona, New Mexico, and Mexico. *Journal*

*of Mammalian Evolution*, 23(2), 133–154. <https://doi.org/10.1007/s10914-015-9309-6>

Gómez-Tuena, A., Orozco-Esquivel, M. T., & Ferrari, L. (2005). Petrogénesis ígnea de la

Faja Volcánica Transmexicana. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 57(3),

227–283. <https://doi.org/10.18268/bsgm2005v57n3a2>

Henson, D. D., & Bradley, R. D. (2009). Molecular systematics of the genus *Sigmodon*:

results from mitochondrial and nuclear gene sequences. *Canadian journal of zoology*,

87(3), 211–220. <https://doi.org/10.1139/Z09-005>

- Hibbard, C. W. (1967). New rodents from the Late Cenozoic of Kansas. *Papers of the Michigan Academy of Science, Arts, and Letters*, *LII*, 115–131.
- Holten, D. (2006). Hierarchical Edge Bundles: visualization of adjacency relations in hierarchical data. *IEEE Transactions on Visualization and Computer Graphics*, *12*(5), 741–748.
- Hoorn, C., Wesselingh, F., Steege, H., Bermudez, M., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C., Figueiredo, J., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Sarkinen, T., & Antonelli, A. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, *330*, 927–931.
- Jacobs, L. L., & Lindsay, E. H. (1981). *Prosigmodon oroscoi*, a New Sigmodont Rodent from the Late Tertiary of Mexico. *Journal of Paleontology*, *55*(2), 425–430.
- Jacobs, L. L., & Lindsay, E. H. (1984). Holarctic Radiation of Neogene Muroid Rodents and the Origin of South American Cricetids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *4*(2), 265–272.
- Janis. (1988). An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preferences: Statistics done in natural logs. *Mémoires du Museum National d'Historie Naturelle*, *53*(January 1988), 367–387.
- Janis, C. M., Damuth, J., & Theodor, J. M. (2002). The origins and evolution of the North American grassland biome: The story from the hoofed mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *177*(1–2), 183–198.

---

[https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(01\)00359-5](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(01)00359-5)

Jiménez-Hidalgo, E., & Carranza-Castañeda, O. (2010). Blancan camelids from San Miguel de Allende, Guanajuato, central México. *Journal of Paleontology*, *84*(01), 51–65.

<https://doi.org/10.1666/08-154.1>

Kaiser, T. M., Müller, D. W. H., Fortelius, M., Schulz, E., Codron, D., & Clauss, M. (2013). Hypsodonty and tooth facet development in relation to diet and habitat in herbivorous ungulates: Implications for understanding tooth wear. *Mammal Review*, *43*(1), 34–46. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2011.00203.x>

Kark, S. (2013). Effects of Ecotones on Biodiversity. En *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition* (Vol. 3, pp. 142–148). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00234-3>

Korth, W. W. (1994). *The Tertiary record of rodents in North America* (F. G. Stehli & D. S. Jones (eds.)). Springer Science, Business Media, LLC.

Kowallis, B. J., Christiansen, E. H., Carranza-Castañeda, O., & Miller, Wade Ross, K. (2017). The Geology of the Tecolotlan Graben, Jalisco, Mexico. *The Geological Society of America, Digital Map and Chart 22*. <https://doi.org/10.1130/>

Lazzari, V., Charles, C., Tafforeau, P., Vianey-Liaud, M., Aguilar, J. P., Jaeger, J. J., Michaux, J., & Viriot, L. (2008). Mosaic convergence of rodent dentitions. *PLoS ONE*, *3*(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003607>

Lazzari, V., Guy, F., Salais, P. E., Euriat, A., Charles, C., Viriot, L., Tafforeau, P., & Michaux, J. (2015). Convergent evolution of molar topography in muroidea (Rodentia,

- mammalia): Connections between chewing movements and crown morphology. En *Evolution of the Rodents: Advances in Phylogeny, Functional Morphology and Development* (Número January 2015).  
<https://doi.org/10.1017/CBO9781107360150.018>
- Lindsay, E. H. (1984). Late Cenozoic Mammals from Northwestern Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4(2), 208–215.
- Lindsay, E. H. (2008). Cricetidae. En C. M. Janis, G. Gunnell, & M. Uhen (Eds.), *Evolution of Tertiary Mammals of North America* (Vol. 2, pp. 456–479).
- Lindsay, E. H., & Jacobs, L. L. (1985). Pliocene small mammal fossils from Chihuahua, Mexico. *Paleontología Mexicana*, 51, 1–53.
- Lounghney, K., & Smiley, T. (2019). The middle Miocene in southern California: Mammals, environments, and tectonics of the Barstow, Crowder, and Cajon Valley formations—Field Trip of the North American Paleontological Convention, June 22, 2019. *PaleoBios*, 36, 1–25. <https://escholarship.org/uc/item/521585s4>
- MacFadden, B. J. (2008). Geographic variation in diets of ancient populations of 5-million-year-old (early Pliocene) horses from southern North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 266(1–2), 83–94.  
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.03.019>
- Marivaux, L., Vianey-Liaud, M., & Jaeger, J. J. (2004). High-level phylogeny of early Tertiary rodents: Dental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 142(1), 105–134. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2004.00131.x>

- 
- Martin, R. A. (1979). Fossil history of the rodent genus *Sigmodon*. *Evolutionary Monographs*, 2, 1–36.
- Martin, R. A. (1986). Paleontological Society Energy , Ecology , and Cotton Rat Evolution  
Author ( s ): Robert A . Martin Published by : Paleontological Society Stable URL :  
<https://www.jstor.org/stable/2400512>. *Paleobiology*, 12(4), 370–382.
- Martin, R. A. (2003). Biochronology of Latest Miocene Through Pleistocene Arvicolid Rodents from the Central Great Plains of North America Biocronología de roedores arvicólidos del Mioceno tardío al Pleistoceno de las Grandes Llanuras centrales de Norteamérica. *North*, 1, 373–383.
- Martin, R. A., Ronez, C., Barbieri, F., Kelly, T. S., Evertt, H., Baskin, J. A., Czaplewski, N. J., & Pardisiñas, U. F. J. (2020). A new genus of cricetid rodent ( Rodentia : cricetidae ) from the Clarendonian ( late Miocene ) of North America and a consideration of sigmodontine origins. *Paludicola*, 12(4), 298–329.
- Martin, R. A., Siefker, A., & Marcolini, F. (2009). Modelling the morphology and evolution of the linea sinuosa (crown-root junction) in arvicolid rodents; a test with Pliocene *Ogmodontomys* from Kansas, USA. *Lethaia*, 42(2), 155–166.  
<https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2008.00139.x>
- Mastretta-Yanes, A., Moreno-Letelier, A., Piñero, D., Jorgensen, T. H., & Emerson, B. C. (2015). Biodiversity in the Mexican highlands and the interaction of geology, geography and climate within the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Biogeography*, 42(9), 1586–1600. <https://doi.org/10.1111/jbi.12546>
- McDonald, H. G., & Carranza-Castañeda, O. (2017). Increased xenarthran diversity of the

- Great American Biotic Interchange: A new genus and species of ground sloth (Mammalia, Xenarthra, Megalonychidae) from the Hemphillian (late Miocene) of Jalisco, Mexico. *Journal of Paleontology*, 91(5), 1069–1082.  
<https://doi.org/10.1017/jpa.2017.45>
- Montes, C., Cardona, A., Jaramillo, C., Pardo, A., Silva, J. C., Valencia, V., Ayala, C., Pérez-Angel, L. C., Rodríguez-Parra, L. A., Ramirez, V., & Niño, H. (2015). Middle Miocene closure of the Central American Seaway. *Science*, 348(6231), 226–229.  
<https://doi.org/10.1126/science.aaa2815>
- Morales-García, N. M., Säilä, L. K., & Janis, C. M. (2020). The Neogene Savannas of North America: A Retrospective Analysis on Artiodactyl Faunas. *Frontiers in Earth Science*, 8(June), 1–24. <https://doi.org/10.3389/feart.2020.00191>
- Pacheco-Castro, A., Carranza-Castañeda, O., & Jiménez-Hidalgo, E. (2019). A new species of Sigmodontinae (Rodentia) from the late Hemphillian of central Mexico, and comments on the possible radiation of this group. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 36(3), 321–333. <https://doi.org/10.22201/CGEO.20072902E.2019.3.1162>
- Parada, A., Pardiñas, U. F. J., Salazar-Bravo, J., D'Elía, G., & Palma, R. E. (2013). Dating an impressive Neotropical radiation: Molecular time estimates for the Sigmodontinae (Rodentia) provide insights into its historical biogeography. *Molecular phylogenetics and evolution*, 66(3), 960–968. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.12.001>
- Parada, A., Pardiñas, U. F. J., Salazar-bravo, J., Elía, G. D., & Palma, R. E. (2013). *Molecular Phylogenetics and Evolution Dating an impressive Neotropical radiation : Molecular time estimates for the Sigmodontinae ( Rodentia ) provide insights into its*

- 
- historical biogeography*. 66, 960–968. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.12.001>
- Pardiñas, U. F. J., D’Elía, G., & Ortiz, P. E. (2002). Sigmodontinos fósiles (Rodentia, Muroidea, Sigmodontinae) de américa del sur: Estado actual de su conocimiento y prospectiva. *Mastozoología Neotropical*, 9(2), 209–252.
- Peláez-Campomanes, P., & Martin, R. A. (2005). The Pliocene and Pleistocene History of Cotton Rats in the Meade Basin of Southwestern Kansas. *Journal of Mammalogy*, 86(3), 475–494. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2005\)86\[475:TPAPHO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2005)86[475:TPAPHO]2.0.CO;2)
- Pelegriñ, J. S., Gamboa, S., Menéndez, I., & Hernández-Fernández, M. (2018). The Great American Biotic Interchange: A paleoecological review considering neotropical mammals and birds. *Ecosistemas*, 27(1), 5–17. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1455>
- Peppers, L. L., Carroll, D. S., & Bradley, R. D. (2002). Molecular systematics of the Genus Sigmodon (Rodentia: Muridae): Evidence from the mitochondrial cytochrome-b gene. *Journal of Mammalogy*, 83(2), 396–407. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2002\)083<0396:MSOTGS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2002)083<0396:MSOTGS>2.0.CO;2)
- Pérez-Crespo, V. A., Carranza-Castañeda, O., Arroyo-Cabrales, J., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., & Otero, F. J. (2017). Diet and habitat of unique individuals of *Dinohippus mexicanus* and *Neohipparion eurystyle* (Equidae) from the late Hemphillian (Hh3) of Guanajuato and Jalisco, central Mexico: Stable isotope studies. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 34(1), 38–44. <https://doi.org/10.22201/cgeo.20072902e.2017.1.470>
- Prevosti, F. J., & Pardiñas, U. F. J. (2009). Comment on “The oldest South American Cricetidae (Rodentia) and Mustelidae (Carnivora): Late Miocene faunal turnover in
-

- central Argentina and the Great American Biotic Interchange” by D.H. Verzi and C.I. Montalvo [Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palae. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 280(3–4), 543–547.  
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.05.021>
- QGIS Development Team, 2009. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation. URL <http://qgis.org>
- Rincón, A. D., Czaplewski, N. J., Montellano-Ballesteros, M., & Benammi, M. (2016). New species of *Postcopemys* (Cricetidae: Rodentia) from the early Pliocene of Lago de Chapala, Jalisco, Mexico . *The Southwestern Naturalist*, 61(2), 108–118.  
<https://doi.org/10.1894/15-00082r2.1>
- Ronez, C., Martin, R. A., & Pardiñas, U. F. J. (2020). Morphological revision of *Copemys loxodon*, type species of the Miocene cricetid *Copemys* (Mammalia, Rodentia): a key to understanding the history of New World cricetids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 40(2), 1–16. <https://doi.org/10.1080/02724634.2020.1772273>
- Steppan, S. J. (1995). Revision of the Tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae), with a phylogenetic hypothesis for the Sigmodontinae. *Fieldiana, Zoology*, 80, 93.
- Tapaltsyan, V., Eronen, J. T., Lawing, A. M., Sharir, A., Janis, C., Jernvall, J., & Klein, O. D. (2015). Continuously Growing Rodent Molars Result from a Predictable Quantitative Evolutionary Change over 50 Million Years. *Cell Reports*, 11(5), 673–680. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2015.03.064>
- Upham, N. S., Esselstyn, J. A., & Jetz, W. (2019). Inferring the mammal tree: Species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution, and conservation. En *PLoS*

- 
- Biology* (Vol. 17, Número 12). <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000494>
- Verzi, D. H., & Montalvo, C. I. (2008). The oldest South American Cricetidae (Rodentia) and Mustelidae (Carnivora): Late Miocene faunal turnover in central Argentina and the Great American Biotic Interchange. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 267(3–4), 284–291. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.07.003>
- von Koenigswald, W. (2016). Diversity of hypsodont teeth in mammalian dentitions – construction and classification. *Palaeontographica Abteilung A*, 294(1–3), 63–94. <https://doi.org/10.1127/pala/294/2011/63>
- Wang, X., & Carranza-Castañeda, Ó. (2008). Earliest hog-nosed skunk, *Conepatus* (Mephitidae, Carnivora), from the early Pliocene of Guanajuato, Mexico and origin of South American skunks. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 154(2), 386–407. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00411.x>
- Wang, X., Carranza-Castañeda, Ó., & Aranda-Gómez, J. J. (2014). A transitional skunk, *Buisnictis metabatos* sp. nov. (Mephitidae, Carnivora), from Baja California sur and the role of southern refugia in skunk evolution. *Journal of Systematic Palaeontology*, 12(3), 291–302. <https://doi.org/10.1080/14772019.2013.776647>
- Wang, X., Li, Q., & Takeuchi, G. T. (2016). Out of Tibet: an early sheep from the Pliocene of Tibet, *Protovis himalayensis*, genus and species nov. (Bovidae, Caprini), and origin of Ice Age mountain sheep. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(5). <https://doi.org/10.1080/02724634.2016.1169190>
- Weksler, M. (2006). Phylogenetic Relationships of Oryzomine Rodents (Muroidea: Sigmodontinae): Separate and Combined Analyses of Morphological and Molecular
-

Data. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 296(296), 1–149.

[https://doi.org/10.1206/0003-0090\(2006\)296\[0001:proorm\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1206/0003-0090(2006)296[0001:proorm]2.0.co;2)

Whistler, D. P., Tedford, R. H., Takeuchi, G. T., Wang, X., Tseng, Z. J., & Perkins, M. E. (2009). Revised Miocene biostratigraphy and biochronology of the Formación Dove Spring, Mojave Desert, California. *Papers on Geology, Vertebrate Paleontology, and Biostratigraphy in Honor of Michael O. Woodburne*, 331–362.

Wood, A. E., & Wilson, R. W. (1936). A suggested nomenclature for the cusps of the cheek teeth of rodents. *Journal of Paleontology*, 10(5), 388–391.

Woodburne, M. O. (2004). *Late Cretaceous and Cenozoic mammals of North America*. Columbia University Press.

Woodburne, M. O. (2010). The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution*, 17(4), 245–264. <https://doi.org/10.1007/s10914-010-9144-8>

# 7 ANEXOS

## Anexo I. Bioestratigrafía

**Tabla bioestratigrafía 1.** Material fósil revisado en las colecciones de paleontología de la UNAM: MPGJ, Museo de Paleontología del Centro de Geociencias; IGM, Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología.

# Catálogo	Estado	Localidad	Edad Localidad	Especie	Elemento	Referencia
MPGJ 378	Guanajuato	GTO 81	Blancano temprano	<i>Neotoma cf. N. magnodonta</i>	Mandíbula con ambas ramas (p4 a m3)	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ 1829	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M2 superior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ 1830	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M2 superior derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ 1831	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M2 superior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ 1832	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 inferior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ 1833	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M2 superior derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ 1834	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M2 superior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ 1835	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M1 superior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ 1836	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 inferior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ 1837	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 inferior derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ 1838	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M1 superior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ 1839	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m2 inferior derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ 1840	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M1 superior derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ 1841	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m2 inferior derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ 1842	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Copemys sp.</i>	m1 inferior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ 1843	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 inferior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ 1844	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Bensonmysis sp.</i>	M1 superior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ 1845	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 inferior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ 1846	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 inferior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ 1847	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 inferior derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ 1848	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Copemys sp.</i>	m1 inferior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)



MPGJ	1878	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M3 superior derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	1879	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M1 o M2 superior	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	1880	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	No identificado	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	1881	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 inferior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	1882	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 superior derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	1883	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 o m2 izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	1884	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M2 superior derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	1885	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Bensonomys baskini</i>	M1 superior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	1886	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M2 superior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	1887	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m2 inferior derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	1888	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 inferior derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	1889	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M3 superior derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	1902	Guanajuato	GTO 12	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	m2 inferior derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	1903	Guanajuato	GTO 12	Blancano temprano	<i>Bensonomys elachys</i>	m2 inferior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	1904	Guanajuato	GTO 12	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	M2 superior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	1905	Guanajuato	GTO 12	Blancano temprano	<i>Paraneotoma sawrockensis</i>	m2 derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	1907	Guanajuato	GTO 12	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	m1 inferior derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2633	Guanajuato	GTO 7	Irvingtoniano	<i>Neotoma cf. N. albigula</i>	Mandíbula derecha (m1-m2)	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2634	Guanajuato	GTO 7	Irvingtoniano	<i>Neotoma cf. N. albigula</i>	Maxila izquierda (M2 y M3)	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2635	Guanajuato	GTO 7	Irvingtoniano	<i>Neotoma cf. N. albigula</i>	m1 derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2636	Guanajuato	GTO 7	Irvingtoniano	<i>Neotoma cf. N. albigula</i>	Maxila izquierda (M2 y M3)	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2637	Guanajuato	GTO 6 B	Blancano temprano	<i>Baiomys cf. B. musculus</i>	Mandíbula izquierda (m1-m3)	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2650	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	Mandíbula izquierda (m1-m3)	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2651	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	Mandíbula derecha (m1 y m2)	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2652	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	Mandíbula izquierda (m2 y m3)	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2653	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Prosigmodon ferrusquiae</i>	Maxila derecha (Con 3 Molares)	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2654	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	Mandíbula izquierda (m1-m2)	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2655	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	Mandíbula derecha (m1-m3)	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)





MPGJ	2726	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	m1 derecho inf	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2727	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	M1 izquierdo Sup	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2728	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	m2 izquierdo inf	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2729	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	m1 derecho inf	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2730	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	m1 derecho inf	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2731	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	m1 izquierdo inf	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2732	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	m2 derecho inf	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2734	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	Mandíbula izquierda (m1)	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2735	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	m3 derecho inferior	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2736	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	m1 derecho inf	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2737	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	m2 derecho sup	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2738	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	m2 izquierdo inf	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2739	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	M2 derecho sup	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2740	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	m2 inferior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2741	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	M1 superior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2742	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	M3 superior derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	2743	Guanajuato	GTO 19	Blancano temprano	<i>Sigmodon minor</i>	M1 derecho sup	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3334	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	Maxila izquierda (M1-M2)	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3335	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	Maxila izquierda (M1)	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3336	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	Maxila izquierda (M2-M3)	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3337	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M2 superior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3338	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M2 superior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3339	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 o m2 izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3340	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	Mandíbula izquierda (m1-m3)	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3341	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	Mandíbula izquierda (m1-m3)	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3342	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	Maxila derecha (M1-M2)	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3343	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	Mandíbula derecha (m2-m3)	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3344	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	Maxila izquierda (M1)	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)

MPGJ	3345	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	Maxila izquierda (M2)	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3346	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M1 superior derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3347	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M1 superior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3348	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 inferior derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3349	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 inferior derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3350	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	mi inferior derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3351	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Bensonomys elachys</i>	mi superior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3352	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 inferior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3353	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 inferior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3354	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m3 superior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3355	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m3 inferior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3356	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M2 superior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3357	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M2 superior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3358	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M2 superior derecho	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3359	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m2 inferior izquierdo	(Pacheco-Castro, 2015; Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3615	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	Fragmento de maxila con M1 derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3618	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M1 superior izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3619	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M1 superior izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3620	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M1 superior izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3621	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M1 superior izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3622	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M1 superior izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3623	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M1 superior izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3624	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M1 superior derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3625	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M1 o M2 izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3626	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	Fragmento de maxila con M1 y M2 derechos	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3627	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M1 superior izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3628	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M1 superior izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)

MPGJ	3629	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M3 superior derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3630	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M3 superior derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3631	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M2 superior derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3632	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M2 superior derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3633	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M2 superior derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3634	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M2 superior derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3635	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M2 superior izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3636	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M2 superior izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3637	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M2 superior derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3638	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	Mandíbula derecha m1 a m3, Incisivo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3639	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	M1 superior derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3640	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	Mandíbula izquierda con m3	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3641	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	Mandíbula izquierda con m2 y m3	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3642	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	Mandíbula derecha, sin dientes	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3643	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3644	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3645	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3646	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3647	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3648	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3649	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3650	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3651	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3652	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 inferior derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3653	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m2 inferior derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3654	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m2 inferior izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3655	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m2 inferior izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3656	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m2 inferior izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)

MPGJ	3657	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m2 inferior derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3658	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m1 o m2 inferior izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3659	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	Fragmento m1 o m2	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3660	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m3 superior izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3661	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m3 superior derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3662	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m3 superior derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3663	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m3 inferior izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3664	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m3 inferior derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3665	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m3 inferior derecho	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
MPGJ	3666	Jalisco	JALTECO 26	Henfiliano tardío Hh3	<i>Prosigmodon tecolotum</i>	m2 inferior izquierdo	Pacheco-Castro, 2019; en este trabajo)
IGM	5708	Chihuahua	Yepómera	Henfiliano tardío	<i>Prosigmodon oroscoi</i>	M1 superior izquierdo	Holotipo (Jacobs y Lindsay 1981)
IGM	5764	Chihuahua	Yepómera	Henfiliano tardío	<i>Copemys valensis</i>	M1 superior izquierdo	Lindsay y Jacobs 1985
IGM	5805	Chihuahua	Yepómera	Henfiliano tardío	<i>Prosigmodon oroscoi</i>	M1 superior derecho	Lindsay y Jacobs 1985
IGM	5807	Chihuahua	Yepómera	Henfiliano tardío	<i>Prosigmodon oroscoi</i>	M1 superior izquierdo	Jacobs y Lindsay 1981
IGM	5809	Chihuahua	Yepómera	Henfiliano tardío	<i>Prosigmodon chihuahuiensis</i>	M1 superior izquierdo	Paratipo (Lindsay y Jacobs 1985)
IGM	8212	Guanajuato	GTO 2a	Henfiliano tardío Hh4	<i>Bensonomys winklerorum</i>	M1 superior izquierdo	Carranza-Castañeda y Walton, 1992
IGM	8214	Guanajuato	GTO 2a	Henfiliano tardío Hh4	<i>Bensonomys elachys</i>	M1 superior derecho	Carranza-Castañeda y Walton, 1992
IGM	8215	Guanajuato	GTO 2a	Henfiliano tardío Hh4	<i>Baiomys kolbi</i>	m1 superior derecho	Carranza-Castañeda y Walton, 1992
IGM	8216	Guanajuato	GTO 2a	Henfiliano tardío Hh4	<i>Baiomys kolbi</i>	M1 superior izquierdo	Carranza-Castañeda y Walton, 1992
IGM	8227	Guanajuato	GTO 2a	Henfiliano tardío Hh4	<i>Prosigmodon oroscoi</i>	M1 superior izquierdo	Carranza-Castañeda y Walton, 1992
IGM	8228	Guanajuato	GTO 2a	Henfiliano tardío Hh4	<i>Prosigmodon oroscoi</i>	M1 superior derecho	Carranza-Castañeda y Walton, 1992
IGM	8241	Guanajuato	GTO 2a	Henfiliano tardío Hh4	<i>Prosigmodon oroscoi</i>	M1 superior derecho	Carranza-Castañeda y Walton, 1992
IGM	8245	Guanajuato	GTO 2a	Henfiliano tardío Hh4	<i>Prosigmodon ferrusquiae</i>	M1 superior derecho	Carranza-Castañeda y Walton, 1992
IGM	8248	Guanajuato	GTO 2a	Henfiliano tardío Hh4	<i>Prosigmodon ferrusquiae</i>	M1 superior derecho	Carranza-Castañeda y Walton, 1992
IGM	8249	Guanajuato	GTO 2a	Henfiliano tardío Hh4	<i>Prosigmodon ferrusquiae</i>	M1 superior derecho	Carranza-Castañeda y Walton, 1992
IGM	8250	Guanajuato	GTO 2a	Henfiliano tardío Hh4	<i>Prosigmodon ferrusquiae</i>	M1 superior derecho	Carranza-Castañeda y Walton, 1992
IGM	8251	Guanajuato	GTO 2a	Henfiliano tardío Hh4	<i>Prosigmodon ferrusquiae</i>	M1 superior izquierdo	Carranza-Castañeda y Walton, 1992
IGM	8254	Guanajuato	GTO 2a	Henfiliano tardío Hh4	<i>Prosigmodon ferrusquiae</i>	M1 superior izquierdo	Carranza-Castañeda y Walton, 1992
IGM	8256	Guanajuato	GTO 2a	Henfiliano tardío Hh4	<i>Prosigmodon ferrusquiae</i>	M1 superior derecho	Carranza-Castañeda y Walton, 1992
IGM	8258	Guanajuato	GTO 2a	Henfiliano tardío Hh4	<i>Prosigmodon ferrusquiae</i>	M1 superior derecho	Carranza-Castañeda y Walton, 1992
IGM	8259	Guanajuato	GTO 2a	Henfiliano tardío Hh4	<i>Prosigmodon ferrusquiae</i>	M1 superior derecho	Carranza-Castañeda y Walton, 1992
IGM	8260	Guanajuato	GTO 2a	Henfiliano tardío Hh4	<i>Prosigmodon ferrusquiae</i>	M1 superior izquierdo	Carranza-Castañeda y Walton, 1992

**Tabla bioestratigrafía 2.** Revisión de roedores en la Colección Nacional de Mamíferos de México, Instituto de Biología, UNAM.

# Catálogo	Especie	Estado
CNMA:IB14516	<i>Sigmodon alleni</i>	Jalisco
CNMA:IB14517	<i>Sigmodon alleni</i>	Jalisco
CNMA:IB14519	<i>Sigmodon alleni</i>	Jalisco
CNMA:IB15903	<i>Sigmodon alleni</i>	Jalisco
CNMA:IB15904	<i>Sigmodon alleni</i>	Jalisco
CNMA:IB11018	<i>Sigmodon arizonae major</i>	Nayarit
CNMA:IB11019	<i>Sigmodon arizonae major</i>	Nayarit
CNMA:IB10969	<i>Sigmodon arizonae major</i>	Nayarit
CNMA:IB10972	<i>Sigmodon arizonae major</i>	Nayarit
CNMA:IB2797	<i>Sigmodon fulviventer</i>	Michoacán
CNMA:IB7712	<i>Sigmodon fulviventer</i>	Michoacán
CNMA:IB7713	<i>Sigmodon fulviventer</i>	Michoacán
CNMA:IB7714	<i>Sigmodon fulviventer</i>	Michoacán
CNMA:IB11174	<i>Sigmodon hispidus toltecus</i>	Veracruz
CNMA:IB10901	<i>S. hispidus toltecus</i>	Veracruz
CNMA:IB11168	<i>S. hispidus toltecus</i>	Veracruz
CNMA:IB11169	<i>S. hispidus toltecus</i>	Veracruz
CNMA:IB11172	<i>S. hispidus toltecus</i>	Veracruz
CNMA:IB27869	<i>S. hispidus toltecus</i>	Tamaulipas
CNMA:IB1438	<i>Sigmodon leucotis</i>	Morelos
CNMA:IB1439	<i>Sigmodon leucotis</i>	Morelos
CNMA:IB1526	<i>Sigmodon leucotis</i>	Durango
CNMA:IB19889	<i>Sigmodon leucotis</i>	Zacatecas
CNMA:IB13536	<i>Sigmodon mascotensis</i>	Morelos
CNMA:IB13770	<i>Sigmodon mascotensis</i>	Morelos
CNMA:IB25880	<i>Sigmodon mascotensis</i>	Nayarit
CNMA:IB25882	<i>Sigmodon mascotensis</i>	Nayarit
IBUNAM:CNMA:IB1430	<i>Reithrodontomys chrysopsis</i>	Morelos
IBUNAM:CNMA:IB1434	<i>Reithrodontomys chrysopsis</i>	Morelos
IBUNAM:CNMA:IB1436	<i>Reithrodontomys chrysopsis</i>	Morelos
IBUNAM:CNMA:IB1437	<i>Reithrodontomys chrysopsis</i>	Morelos
IBUNAM:CNMA:IB11106	<i>Reithrodontomys fulvescens tropicalis</i>	San Luis Potosí

IBUNAM:CNMA:IB11107	<i>Reithrodontomys fulvescens tropicalis</i>	San Luis Potosí
IBUNAM:CNMA:IB11109	<i>Reithrodontomys fulvescens tropicalis</i>	San Luis Potosí
IBUNAM:CNMA:IB11111	<i>Reithrodontomys fulvescens tropicalis</i>	San Luis Potosí
IBUNAM:CNMA:IB33752	<i>Reithrodontomys megalotis alticolus</i>	Oaxaca
IBUNAM:CNMA:IB33753	<i>Reithrodontomys megalotis alticolus</i>	Oaxaca
IBUNAM:CNMA:IB29900	<i>Reithrodontomys megalotis alticolus</i>	Oaxaca
IBUNAM:CNMA:IB29832	<i>Reithrodontomys megalotis alticolus</i>	Oaxaca
IBUNAM:CNMA:IB29541	<i>Reithrodontomys mexicanus</i>	Oaxaca
IBUNAM:CNMA:IB29542	<i>Reithrodontomys mexicanus</i>	Oaxaca
IBUNAM:CNMA:IB29543	<i>Reithrodontomys mexicanus</i>	Oaxaca
IBUNAM:CNMA:IB29544	<i>Reithrodontomys mexicanus</i>	Oaxaca
IBUNAM:CNMA:IB29545	<i>Reithrodontomys mexicanus</i>	Oaxaca

**Tabla bioestratigráfica 3.** Revisión de los cricétidos fósiles en la Colección del *Vertebrate Paleontology Department, Natural History Museum, Los Angeles County*.

#Catalog	Localidad	Formación	Edad	Estado	País	Especie	Descripción
125659	LACM 4693	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys</i> sp.	M1-M2 derechos
125660	LACM 4693	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys</i> sp.	M1-M2 izquierdos
125152	LACM 4693	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys</i> sp.	m1-m3 derechos
125097	LACM 4693	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys</i> sp.	m1-m3 derechos
125663	LACM 4698	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys</i> sp.	M1-M3 derechos
125665	LACM 4693	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys</i> sp.	M1-M3 derechos
125666	LACM 4693	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys</i> sp.	M1-M3 izquierdos
125667	LACM 4693	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys</i> sp.	M2-M3 izquierdos
125662	LACM 4698	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	Cricetidae indet.	M1-M3 derechos
125664	LACM 4698	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	Cricetidae indet.	M1-M3 derechos
124844	LACM 4704	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	Cricetidae indet.	m1-m3 izquierdos
150702	LACM 3666	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys</i> sp.	Mandíbula derecha con m1
125689	LACM 4702	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Antecalomys coxae</i>	M1-M2 izquierdos
124918	LACM 4702	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Antecalomys coxae</i>	m1 derecho
157164	LACM 5720	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Antecalomys coxae</i>	m2 izquierdo
157165	LACM 5720	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Antecalomys coxae</i>	m2 izquierdo
157169	LACM 5720	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Antecalomys coxae</i>	m1 derecho

150702	LACM 3666	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Repomys</i> sp.	M3 izquierdo
124907	LACM 3580	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	m1-m3 derechos
124790	LACM 3444	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys</i> sp.	mandíbula izquierda con m1-m3
124791	LACM 3444	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys</i> sp.	m1 izquierdo
124792	LACM 3444	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys</i> sp.	m1 derecho
124793	LACM 3444	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys</i> sp.	m1 izquierdo
124794	LACM 3444	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys</i> sp.	m1 izquierdo
156358	LACM 3533	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	Mandíbula izquierda con m1-m3
156366	LACM3776	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1 derecho
156356	LACM 3533	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M2 derecho
156357	LACM 3533	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M2 izquierdo
124889	LACM 3533	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	m1 izquierdo
156355	LACM 3533	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1 derecho
125464	LACM 3776	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1 izquierdo
125463	LACM 3776	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1 derecho
125653	LACM 3776	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1-M2 izquierdos
125729	LACM 3776	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1 izquierdo
156360	LACM 3776	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	m2 izquierdo
125654	LACM 3776	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1-M2 izquierdos
125656	LACM 4702	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1-M3 derechos
125673	LACM 4702	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1-M2 izquierdos
125678	LACM 4702	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1 derecho
125672	LACM 4702	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1-M2 izquierdos
125683	LACM 4702	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1 izquierdo
125670	LACM 4702	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1-M2 izquierdos
124920	LACM 4702	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	m1 derecho
124915	LACM 4702	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	m1 izquierdo
156390	LACM 5718	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1 izquierdo
150716	LACM 5720	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	Mandíbula izquierda con m1-m3
157167	LACM 5720	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1 derecho
156414	LACM 5720	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1 izquierdo
156415	LACM 5720	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1 derecho
157170	LACM 5720	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1 derecho
142907	LACM 6375	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1 M2 derechos

142908	LACM 6375	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1 izquierdo
142909	LACM 6375	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1 izquierdo
142910	LACM 6375	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1 izquierdo
142911	LACM 6375	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1 izquierdo
142912	LACM 6375	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1 izquierdo
142913	LACM 6375	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1 derecho
142914	LACM 6375	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M1 derecho
142915	LACM 6375	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M2 derecho
142916	LACM 6375	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	¿M2 derecho?
142917	LACM 6375	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	¿M2 derecho?
142918	LACM 6375	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M2 ¿derecho?
142919	LACM 6375	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M2 derecho
142920	LACM 6375	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	M3 izquierdo
142921	LACM 6375	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	m1 izquierdo
142922	LACM 6375	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	m1 izquierdo
142923	LACM 6375	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	m1 izquierdo
142924	LACM 6375	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	m1 derecho
142925	LACM 6375	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	m1 izquierdo
142944	LACM 6375	Formación Dove Spring	Clarendoniano tardío/Henfiliano temprano	California	EUA	<i>Copemys dentalis</i>	m3 izquierdo
81130	LACM 1136	Formación Goleta	Blancano	Michoacán	México	<i>Prosigmodon chihuahuensis</i>	Mandíbula izquierda con m1-m2
106239	LACM 506	Formación Goleta	Blancano	Michoacán	México	<i>Prosigmodon chihuahuensis</i>	Mandíbula derecha con i
106241	LACM 506	Formación Goleta	Blancano	Michoacán	México	<i>Prosigmodon chihuahuensis</i>	Mandíbula derecha con m1-m3
106822	LACM 506	Formación Goleta	Blancano	Michoacán	México	<i>Prosigmodon chihuahuensis</i>	Mandíbula izquierda con m1-m3
106823	LACM 506	Formación Goleta	Blancano	Michoacán	México	<i>Prosigmodon chihuahuensis</i>	Mandíbula derecha con m2-m3
148244	LACM 7322	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Prosigmodon</i> sp.	m2 izquierdo
148245	LACM 7322	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Prosigmodon</i> sp.	m2 derecho
144818	LACM 6962	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Repomys</i>	M1 derecho
144819	LACM 6962	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Repomys</i>	M1 izquierdo
144820	LACM 6962	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Repomys</i>	M1 derecho
144821	LACM 6962	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Repomys</i>	M1 izquierdo
144822	LACM 6962	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Repomys</i>	M1 derecho
144823	LACM 6962	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Repomys</i>	m1 derecho
144824	LACM 6962	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Repomys</i>	m1 derecho
144825	LACM 6962	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Repomys</i>	m2 izquierdo
144826	LACM 6962	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Repomys</i>	m2 derecho
144827	LACM 6962	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Repomys</i>	¿m2 derecho?

144828	LACM 6962	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Repomys</i>	M1 izquierdo
144829	LACM 6962	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Repomys</i>	¿M1 izquierdo?
144830	LACM 6962	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Repomys</i>	m1 izquierdo
144831	LACM 6962	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Repomys</i>	M1 derecho
144832	LACM 6962	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Repomys</i>	m1 izquierdo
144833	LACM 6962	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Repomys</i>	M1 izquierdo
144834	LACM 6962	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Repomys</i>	m1 izquierdo
144835	LACM 6962	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Repomys</i>	M1 izquierdo
144845	LACM 6962	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Repomys</i>	M3 derecho
144846	LACM 6962	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Repomys</i>	m3 ¿izquierdo?
144847	LACM 6962	Formación Fernando	Henfiliano	California	EUA	<i>Repomys</i>	m3 ¿izquierdo?
129786	LACM 5772	<i>Dove Spring Wash Lignite</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Peromyscus maniculatus</i>	m2 ¿derecho?
129787	LACM 5772	<i>Dove Spring Wash Lignite</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Peromyscus maniculatus</i>	m2 ¿derecho?
129788	LACM 5772	<i>Dove Spring Wash Lignite</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Peromyscus maniculatus</i>	m2 ¿izquierdo?
129789	LACM 5772	<i>Dove Spring Wash Lignite</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Peromyscus maniculatus</i>	m2 ¿derecho?
129790	LACM 5772	<i>Dove Spring Wash Lignite</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Peromyscus maniculatus</i>	M1-M2 derechos
129791	LACM 5772	<i>Dove Spring Wash Lignite</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Peromyscus maniculatus</i>	M3 ¿derecho?
129792	LACM 5772	<i>Dove Spring Wash Lignite</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Peromyscus maniculatus</i>	Maxila con M2-M3
129793	LACM 5772	<i>Dove Spring Wash Lignite</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Peromyscus maniculatus</i>	m1 izquierdo
129794	LACM 5772	<i>Dove Spring Wash Lignite</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Peromyscus maniculatus</i>	M1 izquierdo
129795	LACM 5772	<i>Dove Spring Wash Lignite</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Peromyscus maniculatus</i>	M2 ¿derecho?
129775	LACM 5772	<i>Dove Spring Wash Lignite</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Neotoma fucipes</i>	M1-M2 izquierdos
129821	LACM 5772	<i>Dove Spring Wash Lignite</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Reithrodontomys megalotis</i>	M1-M2 derechos
129797	LACM 4708	<i>Dove Spring Wash Lignite</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Reithrodontomys megalotis</i>	M3 izquierdo
129798	LACM 4709	<i>Dove Spring Wash Lignite</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Reithrodontomys megalotis</i>	M1 derecho
50378	LACM 65129	<i>Costeau Pit, Orange County</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Reithrodontomys humulis</i>	Mandíbula derecha con i
50382	LACM 65129	<i>Costeau Pit, Orange County</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Reithrodontomys humulis</i>	Mandíbula izquierda con i-m3
50380	LACM 65129	<i>Costeau Pit, Orange County</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Reithrodontomys humulis</i>	Mandíbula izquierda con i m3
50383	LACM 65129	<i>Costeau Pit, Orange County</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Reithrodontomys humulis</i>	Mandíbula izquierda con i m3
no catalo	LACM 65129	<i>Costeau Pit, Orange County</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Reithrodontomys humulis</i>	M1 izquierdo
50796	LACM 65129	<i>Costeau Pit, Orange County</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Peromyscus maniculatus</i>	m1 izquierdo
50795	LACM 65129	<i>Costeau Pit, Orange County</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Peromyscus maniculatus</i>	m1 izquierdo
50797	LACM 65129	<i>Costeau Pit, Orange County</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Peromyscus maniculatus</i>	m1 izquierdo
50798	LACM 65129	<i>Costeau Pit, Orange County</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Peromyscus maniculatus</i>	Mandíbula derecha con i
50799	LACM 65129	<i>Costeau Pit, Orange County</i>	Rancholabreano	California	EUA	<i>Peromyscus maniculatus</i>	Mandíbula derecha con m2
2992	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Sigmodon hispidus</i>	Cráneo

2991	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Sigmodon hispidus</i>	Cráneo
2993	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Sigmodon hispidus</i>	Cráneo
14686	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Sigmodon hispidus</i>	Cráneo
2995	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Sigmodon hispidus</i>	Mandíbula derecha con i-m3
3000	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Sigmodon hispidus</i>	Mandíbula derecha con i-m3
2997	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Sigmodon hispidus</i>	Mandíbula derecha con m1-m3
5474	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Sigmodon hispidus</i>	Mandíbula izquierda con i- m2
5474.1	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Sigmodon hispidus</i>	Mandíbula izquierda con m1-m3
5474.2	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Sigmodon hispidus</i>	Mandíbula izquierda con m1-m2
5474.7	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Sigmodon hispidus</i>	Mandíbula izquierda con i-m3
5278	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Sigmodon hispidus</i>	Mandíbula derecha con m1-m3
5278.1	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Neotoma albigula</i>	Mandíbula derecha con i-m3
5278.2	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Neotoma albigula</i>	Mandíbula izquierda con m1-m3
5278.4	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Neotoma albigula</i>	Mandíbula derecha con m1-m3
5278.5	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Neotoma albigula</i>	Mandíbula derecha con i-m2
3953	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Peromyscus boylii</i>	Cráneo
13994	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Peromyscus boylii</i>	Mandíbula izquierda con i-m3
13991	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Peromyscus boylii</i>	Mandíbula izquierda con m3
14014	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Peromyscus boylii</i>	Mandíbula derecha con i m1-m3
14009	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Peromyscus boylii</i>	Mandíbula derecha con i-m2
14007	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Peromyscus boylii</i>	Mandíbula derecha con m3
3955	LACM 192	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Peromyscus boylii</i>	Mandíbula derecha con i-m3
142755	LACM 6380	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Postcopemys valensis</i>	Mandíbula derecha con m1
156383	LACM 5690	San Josecito	Pleistoceno	Nuevo León	México	<i>Postcopemys valensis</i>	m1 derecho

## Anexo II. Filogenia

**Tabla filogenia 1.** Lista de caracteres y sus estados utilizada en el análisis de sistemática filogenética. Algunos de los caracteres son tomados de Steppan, 1995, Weksler (2006), and Rincón *et al.* (2016). Se utilizo el término anterocono (ido) en lugar de procíngulo al utilizar los caracteres propuestos por Rincón *et al.* (2017).

### *Caracteres continuos:*

- 
0. Longitud anteroposterior del M1-M3/ longitud anteroposterior del M1.
  1. Longitud anteroposterior del M1/ ancho máximo del anterocono.
  2. Longitud anteroposterior del m1/ longitud anteroposterior del m1-m3.
  3. Longitud anteroposterior del m1/ ancho del anterocónido.
  4. Longitud del diastema/ longitud anteroposterior del m1.
  5. Profundidad de la mandíbula/ longitud anteroposterior del m1. La profundidad de la mandíbula fue tomada en línea recta perpendicular con respecto al plano oclusal, justo entre el margen de la raíz anterior del m1 y el final del surco masetérico.

### *Caracteres discretos:*

- 
6. Foramen mental (carácter 44 de Weksler (2006), el código del estado de carácter fue cambiado): (0) “*mental foramen opens dorsally, at the diastema*”, el foramen mental se abre dorsalmente, en el diastema; (1) “*mental foramen opens laterally, at body of mandible*”, el foramen mental se abre lateralmente, en el cuerpo de la mandíbula o en la región labial.
  7. Surco masetérico (carácter 46 de Weksler (2006), el código del estado de carácter fue cambiado): (0) “*anterior portion of ridges conjoined as single crest*”, porción anterior de las crestas se unen en una sola cresta; (1) “*superior and inferior masseteric ridges converge anteriorly as an open chevron*”, las crestas masetéricas superior e inferior convergen anteriormente como un chevrón abierto.
  8. Posición relativa de la placa zigomática en relación al M1 (carácter 29 modificado de Weksler (2006)): (0) la placa zigomática inicia en el mismo nivel que el anterocono del M1; (1) la placa zigomática inicia después del M1; (2) la placa zigomática inicia en el nivel del paracono del M1.

- 
9. Incisivos superiores: (0) no bifurcados; (1) bifurcados.
10. Tipo de hipsodoncia en los molares: (0) braquiodontos; (1) mesodontos; (2) hipsodontos.
11. Anterocono en el M1 (carácter 10P modificado de Steppan (1995); que corresponde a su vez al carácter 58 de Weksler (2006)): (0) ligeramente bilobulado en especímenes jóvenes, se desarrolla un flexo anteromedial débil y el anterocono se expande en la base de la corona; (1) bilobulado en un cónulo labial y un cónulo lingual por el desarrollo de un flexo anteromedial; (2) simple, no bilobulado, la pared anterior del anterocono es recta y perpendicular al plano oclusal.
12. Anterolofo en M1 (carácter 59 modificado de Weksler (2006)): (0) ausente; (1) presente.
13. Paralofo en M1: (0) ausente; (1) presente.
14. Protostilo en M1 (carácter 60 de Weksler (2006)): (0) ausente; (1) presente.
15. Pared anterior del anterocono en M1: (0) expandida, algunas veces presentando un cingulo; (1) recta, sin ningún cingulo.
16. Mesostilo en M1 y M2 (carácter 11P. de Steppan (1995)): (0) presente; (1) ausente.
17. Mesolofos en M1 y M2 (carácter 1S modificado de Steppan, (1995); caracter 62 modificado de Weksler (2006)): (0) mesolofos presentes y bien desarrollados, algunas veces fusionados con el mesostilo; (1) mesolofos pequeños, pero distinguible; (2) mesolofos ausentes.
18. Forma y desarrollo de los flexos labiales, paraflexo y mesoflexo en M1 y M2 (carácter 57 de Weksler (2006) con mayor detalle en el desarrollo de la estructura): (0) “*Flexus of M1 and M2 do not interpenetrate*”, los flexos de M1 y M2 no se interpenetran, estos flexos desarrollan una forma de L ya que comienzan transversalmente hacia el centro del molar y giran hacia la región anterior, de forma paralela al eje anteroposterior; (1) “*flexus interpenetrate*”, flexos interpenetrados, además, están orientados desde la región labial-anterior hacia el borde posterior-lingual.
19. Conexión del paracono con el hipocono en M1: (0) el paracono y el hipocono son cúspides identificables entre sí, estrechamente conectadas por esmalte en el muro medial; (1) el paracono y el hipocono están fuertemente conectados, formándose un lago continuo de dentina.

20. Conexión del muro medial en el M1 (carácter 63 modificado de Weksler (2006)): (0) conexión de esmalte entre el protocono, el paracono y el hipocono; (1) conexión de esmalte solo entre el paracono y el hipocono.
21. Fusión del protocono con el paracono en M1-M2: (0) el protocono y el paracono están aislados; (1) el protocono y el paracono están fusionados en un mismo lofo.
22. Esmalte en los brazos posteriores del protocono y del paracono en M1 y M2: (0) esmalte presente y bien desarrollado; (1) esmalte pobremente desarrollado o ausente.
23. Lofos o cúspides en M1-M2: (0) las cúspides mayores son identificables y se distinguen claramente las cúspides labiales de las cúspides linguales; (1) las cúspides labiales y linguales están fusionadas formando lofos, de tal forma que el molar presenta tres lofos, uno anterior, uno medial y uno posterior.
24. Conexión de las cúspides en el M3: (0) el protocono, el paracono y el hipocono están conectados; (1) el anterolofos, el protocono y el paracono están unidos y forman una cúspide que se diferencia del hipocono y el metacono; (2) el anterolofos y el protocono forman una cúspide diferente del paracono, el hipocono y el metacono.
25. Tamaño relativo del metacono en M3: (0) el metacono está bien desarrollado y es fácilmente distinguible; (1) el metacono está reducido o no es fácilmente identificable, da la apariencia de que el M3 solo se compone de tres cúspides.
26. Anterocónido bilobado en m1 (carácter 70 de Weksler (2006)): (0) no bilobado; (1) el anterocónido es bilobado por un surco anteromedial recto, profundo y bien desarrollado; (2) el anterocónido es ligeramente bilobado por un tenue fléxido anteromedial, que en molares con desgaste pierde esta condición; (3) el anterocónido está bilobado por un fléxido anteromedial muy irregular, formando en algunas ocasiones una fosétida anteromedial (*enamel lake*).
27. Laguna de esmalte en el anterocónido (*enamel atoll*): (0) ausente; (1) presente.
28. Conexión del anterocónido: (0) el anterocónido está conectado al metacónido, a veces en individuos jóvenes (como en LACM 142923) está débilmente conectado al metacónido, o bien, no están conectados; (1) el

anterocónido está conectado con el protocónido; (2) la conexión es completa entre el anterocónido y el metacónico, ambos forman un lófido anterior.

29. Simetría del anterocónido en m1: (0) cónulos asimétricos, diferente uno del otro, generalmente el cónulo lingual es fácilmente identificable mientras que el cónulo labial tiende a ser muy reducido o no es identificable del cíngulo anterolabial; (1) cónulos simétricos, similares en forma y tamaño (2) cónulos asimétricos, diferentes uno del otro, pero ambos son fácilmente identificables, usualmente el cónulo labial es más pequeño que el cónulo lingual.

30. Cíngulo anterolabial en m1 (carácter 71 modificado de Weksler (2006)): (0) el cíngulo anterolabial está presente y es muy largo, algunas veces está fusionado con el margen anterior del protocónido, a menudo el protofléxido no se desarrolla y se observa como una fosétida interna; (1) el cíngulo anterolabial está presente, pero es muy pequeño, este no se une al margen anterior del protocónido; (2) cíngulo anterolabial ausente.

31. Orientación de las paredes anterior y posterior en m1 (carácter cuatro modificado de Rincón *et al.* (2016)): (0) paredes paralelas que se mantienen simétricas con respecto al eje central anteroposterior del molar; (1) paredes oblicuas con respecto al eje medial anteroposterior del molar.

32. Esmalte en el brazo anterior del hipocónido y del entocónido en m1 y m2: (0) esmalte presente y bien desarrollado; (1) esmalte pobremente desarrollado o ausente.

33. Raíces en m1: (0) dos raíces, en algunos casos con un vástago de raíz accesoria entre estas; (1) tres raíces, la tercera raíz es accesoria y mucho menos desarrollada que las raíces anterior y posterior; (3) cuatro raíces; (4) raíces muy reducidas y difíciles de determinar, condición muy común en dientes muy hipsodontos o hipselodontos.

34. Cíngulo labial en m2: (0) presente; (1) ausente.

35. Alineación relativa entre el metafléxido y el hipofléxido en m3: (0) no alineados, es decir que el flexo labial y lingual no se dirigen hacia la misma zona en la región central del molar; (1) alienados, permitiendo que se formen dos cúspides simétricas.

36. Metacónido aislado en m1: (0) el metacónido no está aislado; (1) el metacónido está aislado en especímenes jóvenes.

37. Tamaño relativo m2-m3: (0) m2 es más grande que m3; (1) m3 es más grande o de tamaño similar que m2.

38. Cíngulo anterolabial en m3 (carácter 76 modificado de Weksler (2006)): (0) el cíngulo está separado del protocónido por el desarrollo del protofléxico; (1) es muy pequeño y el protofléxico es poco profundo, pero está presente; (2) no hay cíngulum y el protofléxico es ausente.

39. Pliegue accesorio (*Accessory Fold*) en m3: (0) ausente; (1) presente, y corresponde a una estructura diagnóstica entre especies de *Neotoma*.

40. Cíngulo anterolingual que cierra el mesofléxico en el m3: (0) el cíngulo anterolingual está presente y el mesofléxico está cerrado formando una fosétida interna; (1) el cíngulo anterolingual no está formado y el mesofléxico está abierto.



## Anexo III. Hipsodoncia

**Tabla hipsodoncia 1.** Medidas de hipsodoncia en roedores fósiles del Henfiliano (Hh1-Hh3), Blanco (Bl) y Ranchoabreano (Rb).

#Catalogo	Localidad	Especie	Elemento	Edad	M1 Longitud	m1 Longitud	MC (gr) M1	MC (gr) m1	H(M1)	H(m1)	HC (M1)	HC (m1)
124930	LACM 4702	<i>Acrolophomys rhodopetros</i>	m1 izquierdo	Hh1		1.457		14.18 3236 04		0.75388 838		4.7932692 3
124878	LACM 3776	<i>Acrolophomys rhodopetros</i>	m1 derecho	Hh1		1.596		19.21 1201 93		0.42317 148		2.4221105 5
156372	LACM 3776	<i>Acrolophomys rhodopetros</i>	m1 derecho	Hh1		1.477		14.84 1987 88	0.32971 372		1.318 8976 4	
124918	LACM 4702	<i>Antecalomys coxae</i>	m1 derecho	Hh1		1.487		15.17 9258 2		0.47732 843		0.5829959 5
157169	LACM 5720	<i>Antecalomys coxae</i>	m1 derecho	Hh1		1.516		16.18 7633 52	0.66777 308		2.018 6666 7	
156367	LACM 3776	<i>Antecalomys coxae</i>	M1 derecho	Hh1	1.645		21.24 6503 92		0.73142 077		6.195 8525 3	
125729	LACM 3776	<i>Antecalomys coxae</i>	M1 izquierdo	Hh1	1.759		26.55 7688 25		0.84088 01		1.873 4491 3	
124870	LACM 3776	<i>Antecalomys coxae</i>	M1 izquierdo	Hh1		1.616		20.02 4641 06	0.74408 189		3.047 3588 3	
125697	LACM 4702	<i>Antecalomys coxae</i>	M1 izquierdo	Hh1	1.669		22.29 6393 7			0.43326 196		2.6045197 7
125702	LACM 4702	<i>Antecalomys coxae</i>	M1 izquierdo	Hh1	1.658		21.81 0794 98			0.49288 136		2.1724137 9
Tipo 156416	LACM 5720	<i>Antecalomys coxae</i>	M1 derecho	Hh1	1.647		21.33 2645 11		0.33358 491		1.485 4586 1	
MPGJ 1844	JALTECO 26	<i>Bensonomys</i>	M1 superior izquierdo	Hh3		1.342		10.78 6260 4	0.24420 024		0.908 4249 1	
MPGJ 1854	JALTECO 26	<i>Bensonomys</i>	M1 superior izquierdo	Hh3	1.445		13.79 7962 3			0.13493 681		1.0837988 8
148226	LACM 7322	<i>Bensonomys</i> indet.	M1 derecho	Bl	1.816		29.53 3218 9			0.16276 252		1.3850931 7
144783	LACM 6962	<i>Bensonomys</i> indet.	m1 derecho	Bl		1.534		16.83 6564 2		0.49426 934		1.7052238 8
144780	LACM 6962	<i>Bensonomys</i> indet.	m1 derecho	Bl		1.553		17.54 1065 52		0.48784 933		1.5214285 7
144782	LACM 6962	<i>Bensonomys</i> indet.	M1 derecho	Bl	1.701		23.75 2011 1			0.52625 298		1.9020270 3

148225	LACM 7322	<i>Bensonomys</i> indet.	M1 izquierdo	Bl	1.772		27.21 6934 16			0.43322 884		1.8656126 5
124848	LACM 4704	<i>Copemys</i> cf. <i>C. longidens</i> ?	m1-m2 derechos	Hh1		1.595		19.17 1147 66	0.37955 801		1.773 0769 2	
124863	LACM 4704	<i>Copemys</i> cf. <i>C. longidens</i> ?	m1 izquierdo	Hh1		1.723		24.79 0483 5	0.53249 59		2.062 8930 8	
125581	LACM 4704	<i>Copemys</i> cf. <i>C. longidens</i> ?	M1 izquierdo	Hh1	1.81		29.20 9537 3		0.59692 132		2.069 0789 5	
125582	LACM 4704	<i>Copemys</i> cf. <i>C. longidens</i> ?	M1 derecho	Hh1	1.831		30.35 3390 54		0.46554 531		1.669 9346 4	
124889	LACM 3533	<i>Copemys dentalis</i>	m1 izquierdo	Hh1		1.652		21.54 9066 75		0.62845 011		1.6666666 7
156355	LACM 3533	<i>Copemys dentalis</i>	M1 derecho	Hh1	1.754		26.30 7135 07		0.53826 692		1.5679758 3	
125464	LACM 3776	<i>Copemys dentalis</i>	M1 izquierdo	Hh1	1.843		31.02 0899 7		0.44914 216		1.961 8644 1	
125463	LACM 3776	<i>Copemys dentalis</i>	M1 derecho	Hh1	1.844		31.07 6984 84		0.49457 562		1.8714859 4	
125729	LACM 3776	<i>Copemys dentalis</i>	M1 izquierdo	Hh1	1.885		33.43 8118 6		0.43315 185		1.940 3669 7	
124920	LACM 4702	<i>Copemys dentalis</i>	m1 derecho	Hh1		1.413		12.80 6440 09	0.46823 658		1.757 7639 8	
156390	LACM 5718	<i>Copemys dentalis</i>	M1 izquierdo	Hh1	1.632		20.69 2508 27		0.45261 122		1.7336956 5	
142912	LACM 6375	<i>Copemys dentalis</i>	M1 izquierdo	Hh1	1.653		21.59 2534 67		0.47812 166		1.858 4615 4	
142913	LACM 6375	<i>Copemys dentalis</i>	M1 derecho	Hh1	1.826		30.07 8252 3		0.54643 875		1.713 4831 5	
125586	LACM 4704	<i>Copemys russelli</i> ?	M1	Hh1	1.794		28.35 8531 91		0.57766 99		2.129 1866	
1858	JALTECO 26	<i>Cricétido</i> indet.	M1 derecho	Hh3	2.026		42.51 7171 2			0.34397 482		0.9186046 5
124944	LACM 4702	<i>Lindsaymys takeuchii</i>	m1 derecho	Hh1		1.87		32.56 0238 17		0.42811 208		1.2708333 3
125686	LACM 4702	<i>Lindsaymys takeuchii</i>	M1 izquierdo	Hh1	1.844		31.07 6984 84		0.39768 683		1.831 4285 7	
156542	LACM 3620	<i>Lindsaymys takeuchii</i>	m1 derecho	Hh1		2.229		58.43 3453 06		0.33317 669		0.7891156 5
2633	GTO 6	<i>Neotoma</i> cf. <i>N. goldmani</i>	Mandíbula derecha (m1-m2)	Bl		3.382		234.2 0875 32		0.43229 167		2.4618834 1

2635	GTO 6	<i>Neotoma cf. N. goldmani</i>	m1 derecho	Bl		3.376		232.8 2796 46	0.36750 723		2.159 8746 1	
14699	LACM 192	<i>Neotoma mexicana</i>	Cráneo	Rb	3.314		218.8 9148 21			0.32351 686		0.9368686 9
14711	LACM 192	<i>Neotoma mexicana</i>	Cráneo	Rb	3.397		237.6 8577 69		0.54066 333		1.601 2793 2	
14714	LACM 192	<i>Neotoma mexicana</i>	Cráneo	Rb	3.66		304.6 8216 83		0.31002 445		1.416 3568 8	
LACM No	PIT 91?	<i>Neotoma</i> sp.	Cráneo	PIT	3.34		224.6 6258 81		0.42795 327		2.098 5915 5	
MPGJ1909		<i>Neotominae</i> indet.	m1 inferior derecho	Bl		2.485		83.92 5108 65	0.53616 835		1.744 8747 2	
124935	LACM470 2	<i>Paronychomys</i> sp.	m1 izquierdo	Hh1		1.551		17.46 5953 92	0.58328 53		1.959 3023 3	
125197	LACM470 2	<i>Paronychomys</i> sp.	m3 izquierdo	Hh1					0.53369 405		2.712 9909 4	
125648	LACM470 2	<i>Paronychomys</i> sp.	m3 derecho	Hh1					0.55587 393		2.511 1821 1	
144800	LACM 6962	<i>Paronychomys</i> sp.	M1 izquierdo	Bl	1.907		34.75 5443 21			0.39263 209		1.4591836 7
144801	LACM 6962	<i>Paronychomys</i> sp.	m1 derecho	Bl		1.835		30.57 4765 28	0.47018 739		2.404 3209 9	
144805	LACM 6962	<i>Paronychomys</i> sp.	M1 derecho	Bl	1.685		23.01 6151 5			0.44190 981		1.6056782 3
3953	LACM 192	<i>Peromyscus boylii</i>	Cráneo	Rb	2.026		42.51 7171 2		0.40273 973		1.452 3809 5	
14014	LACM 192	<i>Peromyscus boylii</i>	Mandíbula derecha con i-m3	Rb		1.632		20.69 2508 27		0.40647 948		2.4125412 5
3955	LACM 192	<i>Peromyscus boylii</i>	Mandíbula derecha con i-m3	Rb		1.738		25.51 6480 07	0.64278 705		2.556 8181 8	
129793	LACM 5772	<i>Peromyscus maniculatus</i>	m1 izquierdo	Hh1		1.592		19.05 1335 46	0.58431 55		2.187 0129 9	
129794	LACM 5772	<i>Peromyscus maniculatus</i>	M1 izquierdo	Hh1	1.679		22.74 4366 31			0.38745 02		2.0289256 2
142755	LACM 6380	<i>Postcopemys valensis</i>	m1 derecho	Rb		1.401		12.44 7840 47		0.36338 673		1.7697841 7
156383	LACM 5690	<i>Postcopemys valensis</i>	m1 derecho	Rb		1.475		14.77 5168 79	0.59206 681		2.257 8475 3	
142755	LACM 6380	<i>Postcopemys valensis</i>	Mandíbula con m1	Hh1		1.429		13.29 5734 83		0.45171 48		1.7286135 7
1859	JALTECO 26T	<i>Prosignodon tecolotum</i>	M1 derecho	Hh3	2.266		61.72 6337 43		0.60093 897		2.684 3434 3	

3340	JALTECO 26	<i>Prosignodon tecolotum</i>	Mandíbula izquierda con m1-m3	Hh3		2.224		57.99 8111 2	0.53274 854		3.142 1568 6	
3346	JALTECO 26	<i>Prosignodon tecolotum</i>	M1 derecho	Hh3	2.182		54.43 0375 23		0.63451 168		2.590 5511 8	
3352	JALTECO 26	<i>Prosignodon tecolotum</i>	m1 izquierdo	Hh3		2.177		54.01 6145 68	0.51507 841		1.650 7936 5	
3618	JALTECO 26	<i>Prosignodon tecolotum</i>	M1 izquierdo	Hh3	2.248		60.10 8615 55		0.57862 781		2.478 9272	
3619	JALTECO 26	<i>Prosignodon tecolotum</i>	M1 izquierdo	Hh3	2.306		65.42 9936 99		0.43116 74		1.518 6567 2	
3620	JALTECO 26	<i>Prosignodon tecolotum</i>	M1 izquierdo	Hh3	2.183		54.51 3487 03		0.48310 249		2.513 9442 2	
3650	JALTECO 26	<i>Prosignodon tecolotum</i>	m1 derecho	Hh3		2.138		50.86 0504 89	0.42386 831		2.015 625	
1832	JALTECO 26	<i>Prosignodon tecolotum</i>	m1 izquierdo	Hh3		2.112		48.82 9891 17	0.65563 991		2.321 1267 6	
1838	JALTECO 26	<i>Prosignodon tecolotum</i>	M1 izquierdo	Hh3	2.419		76.72 9517 08		0.76868 496		1.910 0719 4	
1847	JALTECO 26	<i>Prosignodon tecolotum</i>	m1 derecho	Hh3		2.343		68.99 1683 78		0.57894 737		1.3618421 1
1853	JALTECO 26	<i>Prosignodon tecolotum</i>	M1 izquierdo	Hh3	2.045		43.85 9507 77		0.61641 992		1.3892733 6	
1856	JALTECO 26	<i>Prosignodon tecolotum</i>	M1 derecho	Hh3	2.311		65.90 3554 93		0.49194 068		1.7963636 4	
1857	JALTECO 26	<i>Prosignodon tecolotum</i>	M1 derecho	Hh3	2.281		63.09 7510 3		0.56034 483		1.598 0392 2	
50795	LACM 65129	<i>Reithrodontomys humulis</i>	m1 izquierdo	Rb		1.65		21.46 2314 64		0.53943 74		1.1830663 6
50797	LACM 65129	<i>Reithrodontomys humulis</i>	m1 izquierdo	Rb		1.729		25.07 9123 31	0.52176 193		1.543 0107 5	
50382	LACM 65129	<i>Reithrodontomys humulis</i>	Mandíbula con i- m3	Rb		1.124		5.977 3245 82		0.49318 801		0.9779735 7
129798	LACM 4709	<i>Reithrodontomys megalotis</i>	M1 derecho	Hh1	1.872		32.67 6345 93		0.43026 706		1.761 2456 7	

144818	LACM 6962	<i>Repomys</i>	M1 derecho	Bl	2.453		80.37 9973 51			0.47675 879		1.9852941 2
144818	LACM 6962	<i>Repomys</i>	M1 derecho	Bl	2.453		80.37 9973 51		0.51042 287		2.564 7058 8	
144821	LACM 6962	<i>Repomys</i>	M1 izquierdo	Bl	2.46		81.14 6338 8			0.35205 559		1.6893617
144823	LACM 6962	<i>Repomys</i>	m1 derecho	Bl		2.466		81.80 7280 14		0.32727 273		1.256
148249	LACM 7322	<i>Repomys</i> indet.	m2 izquierdo	Bl		2.27		62.08 9923 92		0.53152 111		1.5690140 8
148252	LACM 7322	<i>Repomys</i> indet.	m1 izquierdo	Bl		2.144		51.33 7361 48		0.44156 753		1.7447698 7
148257	LACM 7322	<i>Repomys</i> indet.	m1 derecho	Bl		2.007		41.20 3847 73		0.49733 096		0.9127516 8
MPGJ 2661	GTO 19	<i>Sigmodon cf. S. minor</i>	Maxila derecha con M1-M2	Bl	1.735		25.37 0106 41		0.46901 709		2.795 5390 3	
MPGJ 2662	GTO 19	<i>Sigmodon cf. S. minor</i>	Maxila derecha con M1-M2	Bl	2.033		43.00 8321 55		0.63147 167		8.173 1843 6	
MPGJ 2716	GTO 19	<i>Sigmodon cf. S. minor</i>	M1 izquierdo	Bl	2.19		55.09 7757 8			0.27529 412		0.9716088 3
MPGJ 2717	GTO 19	<i>Sigmodon cf. S. minor</i>	m1 derecho	Bl		2.315		66.28 4172 33				
MPGJ 2720	GTO 19	<i>Sigmodon cf. S. minor</i>	M1 izquierdo	Bl	2.038		43.36 1564 32		0.27335 64		1.441 7177 9	
MPGJ 2725	GTO 19	<i>Sigmodon cf. S. minor</i>	m1 derecho	Bl		2.008		41.27 2252 56	0.50753 111		1.459 4594 6	
MPGJ 2726	GTO 19	<i>Sigmodon cf. S. minor</i>	m1 derecho	Bl	2.185		54.67 9976 94			0.27388 535		0.632
MPGJ 2727	GTO 19	<i>Sigmodon cf. S. minor</i>	M1 izquierdo	Bl	2.395		74.22 3665 39			1.25517 445		7.1943128
MPGJ 2729	GTO 19	<i>Sigmodon cf. S. minor</i>	m1 derecho	Bl		2.216		57.30 6292 33	1.07617 249		4.739 0648 6	
MPGJ 2741	GTO 19	<i>Sigmodon cf. S. minor</i>	M1 izquierdo	Bl	2.343		68.99 1683 78			0.97689 573		6.4325581 4
14686	LACM 192	<i>Sigmodon hispidus</i>	Cráneo	Rb	2.457		80.81 7273 42		0.63147 167		6.095 2381	

2995	LACM 192	<i>Sigmodon hispidus</i>	Mandíbula derecha con i-m3	Rb		2.453		80.37 9973 51	0.63089 431		6.521 9512 2	
3000	LACM 192	<i>Sigmodon hispidus</i>	Mandíbula derecha con i-m3	Rb		2.766		119.9 0098 99		0.61273 317		3.9233449 5
2997	LACM 192	<i>Sigmodon hispidus</i>	Mandíbula derecha con m1-m3	Rb		2.476		82.91 7205 24		0.80132 159		3.4611650 5
LACM No	PIT 91?	<i>Sigmodon</i> sp.	Cráneo	PIT	2.6		97.56 9992 58		0.80364 5		3.624 9266 2	