

00343



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**LAS MASTOFAUNAS MESOMIOCENICAS
DEL SURESTE DE MEXICO
Y SU SIGNIFICACION PALEOBIOLOGICA**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGIA ANIMAL)
P R E S E N T A :
BIOL. EDUARDO JIMENEZ HIDALGO

DIRECTOR DE TESIS: Dr. ISMAEL FERRUSQUIA ILLAFRANCA



MEXICO, D.F.

2000.



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

PREFACIO.

Agradezco en primer lugar a mi familia el apoyo incondicional que siempre me han brindado, en especial a mi madre, a quien dedico esta tesis.

Al Dr. Ismael Ferrusquía Villafranca, Director de Tesis, por su guía y asesoramiento durante la realización de este trabajo, así como por compartir su conocimiento y experiencia conmigo.

A los doctores Marisol Montellano Ballesteros y Oscar Carranza Castañeda, por sus consejos y orientación durante la identificación taxonómica de algunos de los grupos estudiados, por compartir su información bibliográfica y por sus comentarios finales, los cuales enriquecieron esta tesis. De igual manera, agradezco a los doctores Shelton P. Applegate y Víctor Hugo Reynoso Rosales, así como a los maestros en ciencias René Hernández Rivera y Luis Espinosa Arrubarrena, también miembros del Jurado de Examen, por sus valiosos comentarios y aportaciones, que fueron de gran utilidad en la elaboración de esta tesis.

A la Dra. Gabriela Gutiérrez Martínez, Jefa del Departamento de Imagenología de la División de Estudios de Posgrado e Investigación de la Facultad de Odontología, UNAM, y a sus estudiantes América Sofía Vargas Flores y Antonino Martín Morones Estrada, por su interés y colaboración en la realización de los estudios radiológicos en uno de los ejemplares.

Al Dr. René Fernández y al MVZ Armando Torres, por su amabilidad y permitirme revisar la Colección Mastozoológica del Laboratorio de Anatomía de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la UNAM.

A la Biól. Julieta Vargas Cuenca, Técnico Académico del Instituto de Biología, UNAM, por su disposición y cooperación durante la revisión de la Colección Mastozoológica del mencionado instituto.

Al Técnico Gerardo Alvarez Reyes, preparador del Departamento de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM, por su amistad y por enseñarme las técnicas de preparación fundamentales de la paleontología de vertebrados.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, y a la Fundación Telmex, por haberme proporcionado apoyo económico durante mis Estudios de Maestría, ya que sin su ayuda, no habría sido posible realizar este proyecto.

A las autoridades del Instituto de Geología, UNAM, por las facilidades otorgadas.

LAS MASTOFAUNAS MESOMIOCENICAS DEL SURESTE DE MEXICO Y SU SIGNIFICACION PALEOBIOLOGICA.

Contenido.

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUCCION.....	3
Panorámica y Estudios Previos.....	3
Objetivos y Justificación del Estudio.....	14
MATERIAL Y METODO.....	14
Aspecto Geológico.....	14
Aspecto Paleontológico.....	15
Abreviaturas.....	22
MARCO GEOGRAFICO Y GEOLOGICO DE LAS AREAS ESTUDIADAS.....	23
El Area Suchilquitongo, Hemingfordiano Medio del Estado de Oaxaca.....	23
Marco Geográfico.....	23
Localización, Acceso, Población y Cultura.....	23
Rasgos Geomórficos e Hidrográficos.....	24
Clima y Biota.....	24
Marco Geológico.....	25
Antecedentes.....	25
Litoestratigrafía.....	25
Eratema Precenozoico.....	25
Eratema Cenozoico.....	28
El Area Matatlán, Barstoviano Medio del Estado de Oaxaca.....	37
Marco Geográfico.....	37
Localización, Acceso, Población y Cultura.....	37
Rasgos Geomórficos e Hidrográficos.....	38
Clima y Biota.....	38
Marco Geológico.....	39
Antecedentes.....	39

Litoestratigrafía.....	39
Eratema Precenozoico.....	39
Eratema Cenozoico.....	41
El Area Nejapa, Barstoviano Medio del Estado de Oaxaca.....	52
Marco Geográfico.....	52
Localización, Acceso, Población y Cultura.....	52
Rasgos Geomórficos e Hidrográficos.....	53
Clima y Biota.....	53
Marco Geológico.....	54
Antecedentes.....	54
Litoestratigrafía.....	54
Eratema Precenozoico.....	54
Eratema Cenozoico.....	55
PALEONTOLOGIA SISTEMATICA.....	66
Orden Carnivora.....	66
Familia Felidae.....	66
Género & especie indet.....	66
Material Referido.....	66
Alcance Geocronológico.....	66
Distribución Geográfica.....	66
Descripción.....	66
Discusión.....	66
Asignación Taxonómica.....	66
Consideraciones Biogeográficas.....	67
Significación Filogenética.....	67
Consideraciones Ecológicas.....	67
Familia Mustelidae.....	67
cf. <i>Leptarctus</i> sp.....	67
Material Referido.....	67
Alcance Geocronológico.....	67

Distribución Geográfica.....	67
Descripción.....	68
Discusión.....	68
Asignación Taxonómica.....	69
Consideraciones Biogeográficas.....	70
Significación Filogenética.....	71
Consideraciones Ecológicas.....	71
<i>?Plionictis oaxaquensis</i>	72
Material Referido.....	72
Alcance Geocronológico.....	72
Distribución Geográfica.....	72
Descripción.....	72
Discusión.....	73
Asignación Taxonómica.....	73
Consideraciones Biogeográficas.....	73
Significación Filogenética.....	73
Consideraciones Ecológicas.....	74
Familia Canidae.....	74
Género & especie indet.	74
Material Referido.....	74
Alcance Geocronológico.....	74
Distribución Geográfica.....	74
Descripción.....	74
Discusión.....	75
Asignación Taxonómica.....	75
Consideraciones Biogeográficas.....	78
Significación Filogenética.....	78
Consideraciones Ecológicas.....	78
Orden Artiodactyla.....	78
Familia Tayassuidae.....	78

cf. <i>Prosthennops</i> sp.....	78
Material Referido.....	78
Alcance Geocronológico.....	78
Distribución Geográfica.....	79
Descripción.....	79
Discusión.....	79
Asignación Taxonómica.....	80
Consideraciones Biogeográficas.....	81
Significación Filogenética.....	82
Consideraciones Ecológicas.....	82
Familia Camelidae.....	83
cf. <i>Procamelus</i> sp.....	83
Material Referido.....	83
Alcance Geocronológico.....	83
Distribución Geográfica.....	83
Descripción	83
Discusión	83
Asignación Taxonómica	84
Consideraciones Biogeográficas.....	87
Significación Filogenética.....	88
Consideraciones Ecológicas.....	88
cf. <i>Pliauchenia</i> sp.	89
Material Referido.....	89
Alcance Geocronológico.....	89
Distribución Geográfica.....	89
Descripción	89
Discusión.....	90
Asignación Taxonómica	92
Consideraciones Biogeográficas.....	94
Significación Filogenética.....	94

Consideraciones Ecológicas.....	96
cf. <i>Protolabis</i> sp.	99
Material Referido.....	99
Alcance Geocronológico.....	99
Distribución Geográfica.....	99
Descripción	99
Discusión.....	101
Asignación Taxonómica.	103
Consideraciones Biogeográficas.....	106
Significación Filogenética.....	106
Consideraciones Ecológicas.....	107
Familia Protoceratidae.....	112
Género & especie nov.....	112
Distribución Geográfica.....	112
Diagnosis.....	112
Holotipo.....	112
Descripción.....	112
Discusión.....	115
Asignación Taxonómica.	117
Consideraciones Biogeográficas.....	119
Significación Filogenética.....	119
Consideraciones Ecológicas.....	120
Familia Leptomerycidae.....	131
? <i>Pseudoparablastomeryx</i> sp.....	131
Material Referido.....	131
Alcance Geocronológico.....	131
Distribución Geográfica.....	131
Descripción	131
Discusión.....	131
Asignación Taxonómica.	132

Consideraciones Biogeográficas.....	133
Significación Filogenética.....	133
Consideraciones Ecológicas.....	133
Pecora Taxon A.	134
Material Referido.....	134
Alcance Geocronológico.....	134
Distribución Geográfica.....	134
Descripción	134
Discusión.....	135
Asignación Taxonómica.	135
Consideraciones Biogeográficas.....	136
Significación Filogenética.....	136
Consideraciones Ecológicas.....	136
Pecora Taxon B.....	137
Material Referido.....	137
Alcance Geocronológico.....	137
Distribución Geográfica.....	137
Descripción	137
Discusión.....	138
Asignación Taxonómica.	138
Consideraciones Biogeográficas.....	138
Significación Filogenética.....	138
Consideraciones Ecológicas.....	141
Familia Antilocapridae.....	141
<i>Merycodus sabulonis</i>	141
Material Referido.....	141
Alcance Geocronológico.....	141
Distribución Geográfica.....	141
Descripción.....	142
Discusión.....	142

Asignación Taxonómica.....	142
Consideraciones Biogeográficas.....	143
Significación Filogenética.....	144
Consideraciones Ecológicas.....	144
Orden Perissodactyla.....	145
Familia Rhinocerotidae.....	145
Género & especie indet.	145
Material Referido.....	145
Alcance Geocronológico.....	145
Distribución Geográfica.....	145
Descripción.....	145
Discusión.....	146
Asignación Taxonómica.	147
Consideraciones Biogeográficas.....	152
Significación Filogenética.....	152
Consideraciones Ecológicas.....	152
Orden Proboscidea.....	152
Familia Gomphotheriidae.....	152
Género & especie indet.	152
Material Referido.....	152
Alcance Geocronológico.....	153
Distribución Geográfica.....	153
Descripción.....	153
Discusión.....	153
Asignación Taxonómica.....	154
Consideraciones Biogeográficas.....	155
Significación Filogenética.....	155
Consideraciones Ecológicas.....	155
<i>Gomphotherium</i> sp.....	160
Material Referido.....	160

Alcance Geocronológico.....	160
Distribución Geográfica.....	160
Descripción.....	160
Discusión.....	161
Asignación Taxonómica.....	161
Consideraciones Biogeográficas.....	162
Significación Filogenética.....	162
Consideraciones Ecológicas.....	162
SIGNIFICACION PALEOBIOLOGICA DE LAS MASTOFAUNAS ESTUDIADAS..	165
La Mastofauna Suchilquitongo.....	165
Implicaciones Biogeográficas.....	165
Consideraciones Ecológicas.....	165
Consideraciones Filogenéticas.....	166
La Mastofauna Matatlán.....	166
Implicaciones Biogeográficas.....	167
Consideraciones Ecológicas.....	167
Consideraciones Filogenéticas.....	168
La Mastofauna Nejapa.....	168
Implicaciones Biogeográficas.....	169
Consideraciones Ecológicas.....	169
Consideraciones Filogenéticas.....	171
PERSPECTIVA BIOGEOCRONOLOGICA DE LAS FAUNAS ESTUDIADAS.....	171
SUMARIO Y CONCLUSIONES.....	173
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.....	174

ILUSTRACIONES

Tablas.

1. Paleomastofaunas del Terciario Temprano de México.....	7
2A. Sinopsis faunística de las principales paleomastofaunas del Terciario	
Medio-Tardío de México.....	9
2B. Principales paleomastofaunas del Terciario Medio-Tardío de México.....	10
3. Medidas de metacarpales II pertenecientes a félidos.....	67
4. Parámetros métricos dentales y mandibulares de <i>Leptarctus</i>	70
5. Parámetros métricos de <i>?Plionictis oaxaquensis</i>	74
6. Parámetros métricos de húmeros pertenecientes a cánidos.....	78
7. Medidas de elementos pertenecientes a <i>Prosthennops</i>	81
8. Caracteres dentales observados en los géneros barstovianos	
pertenecientes a la Subfamilia Camelinae.....	86
9. Medidas y relación l/a de M ² de los géneros barstovianos	
pertenecientes a la Subfamilia Camelinae.....	87
10. Medidas y relación l/a de P ₁ , en géneros selectos pertenecientes	
a la Subfamilia Stenomylinae y <i>Procamelus</i>	87
11. Medidas de falanges I pertenecientes a géneros selectos de la Tribu Lamini.....	93
12. Medidas de astrágalos pertenecientes a géneros de la Tribu Lamini,	
<i>Procamelus</i> y <i>Aepycamelus</i>	95
13. Anchura proximal de los metacarpales de algunos géneros	
de la Subfamilia Camelinae.....	105
14. Anchura proximal de falanges I de algunos géneros miocénicos	
de camélidos y de <i>Lama</i>	105
15. Medidas de ectomesocuneiformes de algunos géneros miocénicos	
de camélidos y de <i>Lama</i>	105
16. Anchura humeral de algunos géneros pertenecientes a la Subfamilia Camelinae.....	105
17. Medidas dentales del protocerátido Gen. & sp. nov.....	117
18. Parámetros métricos del protocerátido Gen. & sp. nov.....	117
19. Datos y parámetros de los protocerátidos synthetoceratines.....	118

20. Valores de masa corporal estimada para el protocerátido Gen. & sp. nov.....	121
21. Medidas de <i>?Pseudoparablastomeryx, Leptomeryx e hypertragulus</i>	132
22. Medidas de los diferentes elementos óseos asignados al Taxon A.....	136
23. Medidas de los diferentes elementos óseos asignados al Taxon B.....	138
24. Medidas de astas de los antilocápridos barstovianos.....	143
25. Medidas de algunos elementos esqueléticos pertenecientes a la Familia Rhinocerotidae.....	152
26. Grosor del esmalte de algunos proboscídeos norteamericanos.....	155
27. Medidas de elementos óseos pertenecientes a la Familia Gomphotheriidae.....	155
28. Medidas de molariformes pertenecientes a la Familia Gomphotheriidae.....	161

Figuras.

1. Principales paleomastofaunas del Terciario de México.....	13
2. Mapa índice de las áreas de estudio.....	18
3a. Nomenclatura dental utilizada en el presente estudio.....	19
3b. Parámetros dentales utilizados en este estudio.....	20
4. Mapa geológico del Area Suchilquitongo, Región Noroccidental del Valle de Oaxaca.....	33
5. Columna estratigráfica generalizada del Area Suchilquitongo, Región Noroccidental del Valle de Oaxaca.....	35
6. Mapa geológico del Area Matatlán, Región Suroriental del Valle de Oaxaca.....	48
7. Columna estratigráfica generalizada del Area Matatlán, Región Suroriental del Valle de Oaxaca.....	50
8. Mapa geológico del Area Nejapa, Región Occidental del Istmo de Tehuantepec.....	62
9. Columna estratigráfica generalizada del Area Nejapa, Región Occidental del Istmo de Tehuantepec.....	64
10. Probables relaciones filogenéticas del protocerátido Gen. & sp. nov.....	122
11. A. Alcance geocronológico de los taxa estudiados. B. Registro cronoestratigráfico miocénico de las mastofaunas de Centroamérica, México y Estados Unidos.....	174

Láminas.

I.	Figuras 1-3. Felidae Gen. & sp. indet., porción proximal de metacarpal derecho.....	76
	Figuras 4-7. ? <i>Plionictis oaxaquensis</i> . Elementos esqueléticos.	
	Figuras 8-10. cf. <i>Leptarctus</i> sp. Fragmento mandibular izquierdo con las raíces del P ₂ - P ₃ , y el P ₄ -M ₁ .	
	Figuras 11-13. Canidae Gen. & sp. indet. Porción distal de húmero izquierdo.	
II.	Figuras 1-6. cf. <i>Prosthennops</i> sp. Canino superior derecho y porción anterior de premaxilas izquierda y derecha con los I ¹ , y los alvéolos de los I ²	97
	Figuras 7-9. cf. <i>Procamelus</i> sp. P ₁ derecho? y M ² izquierdo.	
	Figuras 10-12. cf. <i>Pliauchenia</i> sp. Falange I y porción distal de una falange I.	
III.	Figuras 1-3. cf. <i>Pliauchenia</i> sp. Porción central de astrágalo izquierdo.....	108
	Figuras 4-5. cf. <i>Protolabis</i> sp. Porción distal de húmero derecho articulado con la porción proximal de ulna y radio.	
IV.	Figuras 1-7. cf. <i>Protolabis</i> sp. Porción proximal de metacarpal derecho, ectomesocuneiforme derecho y porción proximal de falange I.....	110
	Figuras 8-9. <i>Merycodus sabulonis</i> . Asta derecha.	
V.	Figuras 1-3. Protoceratidae Gen. & sp. nov. Holotipo, maxila derecha con P ² -M ² , articulada con premaxila y la región palatina del maxilar.....	123
VI.	Figuras 1-3. Protoceratidae Gen. & sp. nov. Holotipo, maxila izquierda con P ² -M ²	125
VII.	Figuras 1-3. Protoceratidae Gen. & sp. nov. Detalle de la dentadura izquierda e imágenes en positivo obtenidas a partir de las radiografías de la maxila izquierda y derecha.....	127
VIII.	Figuras 1-3. Protoceratidae Gen. & sp. nov. Reconstrucción esquemática de la dentadura izquierda, y reconstrucción esquemática de las maxilas izquierda y derecha.....	129
IX.	Figuras 1-4. ? <i>Pseudoparablastomeryx</i> sp. Astrágalo derecho.....	139
	Figuras 5-10. Pecora Taxon A. Falange II, fragmento condilar femoral distal izquierdo, 88-712B, porción distal de escápula derecha.	
	Figuras 11-20. Pecora Taxon B. Falange I, calcáneo izquierdo, falange II, porción distal de metatarso derecho.	
X.	Figuras 1-6. Rhinocerotidae Gen. & sp. indet. Porción proximal de radio derecho, porción distal de escápula izquierda y fragmentos molariformes.....	148
XI.	Figuras 1-2. Rhinocerotidae Gen. & sp. indet. Porción distal de húmero izquierdo.....	150
XII.	Figuras 1-5. Gomphotheriidae Gen. & sp. indet. Fragmentos molariformes y metatarsal II derecho.....	156
XIII.	Figuras 1-3. Gomphotheriidae Gen. & sp. indet. Fragmento mandibular izquierdo y fragmento molariforme.....	158
XIV.	Figuras 1-4. <i>Gomphotherium</i> sp. Dp ⁴ izquierdo y Dp ⁴ derecho.....	163

LAS MASTOFAUNAS MESOMIOCÉNICAS DEL SURESTE DE MÉXICO Y SU SIGNIFICACIÓN PALEOBIOLOGICA.

RESUMEN

El trabajo de campo realizado durante la última década en tres áreas de Oaxaca (Suchilquitongo, Matatlán y Nejapa), ha permitido incrementar significativamente el registro de mamíferos mesomiocénicos en ellas. El estudio del material fósil (exceptuando los équidos), permitió adicionar información relevante sobre la biodiversidad y paleobiología de los conjuntos mastofaunísticos recuperados de estas áreas. Los estratos portadores están constituidos por areniscas tobáceas depositadas en ambientes fluviales y lacustres.

El primer conjunto mastofaunístico proviene de estratos de edad hemingfordiana media pertenecientes a la Formación Suchilquitongo, reconocida en el área homónima, que se ubica en la región noroccidental del Valle de Oaxaca; éste se encontraba constituido por *Merychyus* aff. *M. elegans*, cf. *Paratoceras* sp., y Rhinocerotidae Gen. & sp. indet. El presente estudio permitió reconocer un nuevo protocerátido syntetoceratine, de probable afinidad norteamericana tropical estricta.

El segundo conjunto mastofaunístico procede de estratos del Barstoviano Medio pertenecientes a la Formación Matatlán, que aflora en el área homónima, la cual se ubica en la porción suroriental del Valle de Oaxaca. Este conjunto estaba conformado por ?Protoceratidae Gen. & sp. indet., Camelidae Gen. & sp. indet., y Rhinocerotidae Gen. & sp. indet. Este estudio adicionó registros de Felidae Gen. & sp. indet., cf. *Leptarctus* sp., ?*Pseudoparablastomeryx* sp., y dos taxa de Pecora Fam. Gen. & sp. indet., los cuales incrementan la biodiversidad faunística conocida en un 62.5 %; de igual forma, se identificó material adicional de Rhinocerotidae Gen. & sp. indet.

El tercer conjunto mastofaunístico fue recuperado de estratos pertenecientes a la Formación El Camarón, de edad barstoviana media; dichos estratos afloran en el Area Nejapa, ubicada en la porción occidental del Istmo de Tehuantepec. Esta mastofauna estaba formada por *Plionictis oaxaquensis*, ?Protoceratidae Gen. & sp. indet., Camelidae Gen. & sp. indet., ?Antilocapridae Gen. & sp. indet., y *Gomphotherium* sp. Mediante el presente estudio se reconocieron restos de Canidae Gen. & sp. indet., cf. *Prosthennops* sp., cf. *Procamelus* sp., cf. *Pliauchenia* sp., cf., *Protolabis* sp., dos taxa de Pecora Fam., Gen. & sp. indet., *Merycodus sabulonis*, y Rhinocerotidae Gen. & sp. indet. Estos registros incrementan la diversidad taxonómica del área entre un 53.8 %-57.1 %. Así mismo, se identificó material adicional de *Gomphotherium* sp.

La mayor parte de los taxa reconocidos en este estudio, constituyen actualmente los registros más australes para el Subcontinente Norteamericano, así como los primeros para las áreas, y representan datos objetivos que coadyuvan al conocimiento de las paleomastofaunas que se desarrollaron durante el Mioceno en regiones tropicales.

THE MIDDLE MIOCENE MAMMALIAN FAUNAS FROM SOUTHEASTERN MEXICO AND ITS PALEOBIOLOGICAL SIGNIFICANCE.

ABSTRACT

The paleontological work done during the last decade in three areas of Oaxaca (Suchilquitongo, Matatlán and Nejapa), has allowed a significant increasing of the Middle Miocene mammalian fossil record of such areas. The study of the fossil material (excluding the equids), improved the knowledge about the biogeography and paleobiology of the taxa recovered. The fossil bearing strata consists of tuffaceous sandstone and siltstone deposited in fluvial and lacustrine environments.

The first mammalian fauna proceeds from the Middle Hemingfordian Suchilquitongo Formation, recognized in the homonymous area, located in the northwestern portion of the Oaxaca Valley. It consists of *Merychys* aff. *M. elegans*, cf. *Paratoceras* sp., and Rhinocerotidae Gen. & sp. indet. This study revealed the presence of a new Synthetoceratinae protoceratid of probable strict tropical North American affinity.

The second mammalian fauna proceeds from the Middle Barstovian Matatlan Formation, located in the southeastern portion of Oaxaca Valley, in the homonymous area. It is constituted by ?Protoceratidae Gen. & sp. indet., Camelidae Gen. & sp. indet., and Rhinocerotidae Gen. & sp. indet. This study aggregates Felidae Gen. & sp. indet., cf. *Leptarctus* sp., ?*Pseudoparablastomeryx* sp., and two Pecora taxa Fam. Gen. & sp. indet. These records increase 62.5 % the known faunistic biodiversity; also additional rhinocerotid material was recovered.

The third mammalian fauna was recovered from El Camaron Formation, located in the Nejapa Area, western portion of Tehuantepec Isthmus. This included *Plionictis oaxaquensis*, ?Protoceratidae Gen. & sp. indet., Camelidae Gen. & sp. indet., ?Antilocapridae Gen. & sp. indet., y *Ghomphotherium* sp. The present study allowed to recognize Canidae Gen. & sp. indet., cf. *Prosthennops* sp., cf. *Procamelus* sp., cf. *Pliauchenia* sp., cf. *Protolabis* sp., two Pecora taxa Fam. Gen. & sp. indet., *Merycodus sabulonis* and Rhinocerotidae Gen. & sp. indet. These records increase 53.8-57.1 % the known taxonomic diversity of the area. Additional material of *Gomphotherium* sp. was also identified.

Most of these records are at present, the southernmost in North America, as well as the first ones for the areas; they constitute objective data that would improve the knowledge of Middle Miocene faunas in tropical America.

LAS MASTOFAUNAS MESOMIOCÉNICAS DEL SURESTE DE MÉXICO Y SU SIGNIFICACIÓN PALEOBIOLÓGICA.

INTRODUCCIÓN.

PANORÁMICA Y ESTUDIOS PREVIOS.

A pesar de que el Terciario Continental se halla ampliamente representado en México, el conocimiento geológico y paleontológico que sobre éste se tiene es limitado; esto es especialmente cierto en el caso de los afloramientos pre-pleiocénicos del país. Este subsistema incluye unidades volcánicas y volcanoclásticas cuya discriminación apenas se inicia [Clabaugh, 1972; Demant, 1981; Labarthe-Hernández & Aguillón-Robles, 1986; Tristán-González, 1986; Ferrusquía-Villafranca, 1996(en prensa)]; y es en estas últimas, donde se ubican la mayor parte de las localidades pre-henfilianas portadoras de restos fósiles de vertebrados en México (Ferrusquía-Villafranca, 1978).

Debido a lo anterior, existe a su vez un vacío de información sobre los vertebrados terrestres terciarios y en especial sobre los mamíferos. Esto es desafortunado, ya que su conocimiento es muy valioso para el cabal entendimiento de la evolución faunística en el Continente Americano, así como para dilucidar la evolución biogeográfica mesoamericana, y ponderar la posibilidad de que algunos taxa se hubiesen desarrollado en Mesoamérica, desplazándose posteriormente a otras regiones.

Por otro lado, el significado de la información sobre mamíferos terciarios y en especial sobre los mamíferos pre-pleiocénicos, es fundamental para un adecuado entendimiento de la evolución geológica y tectónica cenozoica, dado que los mamíferos debido a su rápida diferenciación cronológica y ecobiogeográfica, constituyen excelentes indicadores geocronológicos, ecológicos y biogeográficos en secuencias continentales, donde otros indicadores son escasos o inexistentes; por lo que su estudio e investigación sistemática reviste gran importancia.

El registro más antiguo de mamíferos terciarios en México procede de la fauna local Lomas las Tetas de Cabra, del Eoceno Temprano de Baja California Norte (Figura 1; Novacek *et al.*, 1991); en ella predominan los órdenes de mamíferos arcaicos, ya que de los diez reconocidos, seis pertenecen a éstos, y cuatro a órdenes modernos (Tabla 1). Del Eoceno Medio de Guanajuato (Fries *et al.*, 1955; Black & Stephens, 1973; Ferrusquía-

Villafranca, 1987a, 1989), procede un pequeño conjunto mastofaunístico llamado fauna local El Marfil, en el que predominan los roedores, los cuales son endémicos de México, y ello les confiere gran significación. Para el Eoceno Tardío del Estado de Chihuahua [Figura 1] (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 1997), en la fauna local Rancho Gaitán (considerada oligocénica con anterioridad), se observa una notable disminución de mamíferos arcaicos, ya que sólo persisten los creodontos, y el resto de los taxa pertenece a artiodáctilos, perisodáctilos y roedores (Tabla 1); por lo que puede decirse que para ese tiempo, los órdenes actuales de mamíferos estaban ya bien establecidos.

Cabe destacar, que al presente no existen registros oligocénicos de mamíferos terrestres, por lo que hay un importante hiato geocronológico entre las faunas eocénicas y miocénicas del país.

Es a partir del Mioceno Medio que México cuenta con un registro fósil de vertebrados moderadamente satisfactorio (Ferrusquía-Villafranca, 1978, 1990d), el cual procede de siete áreas, que en su mayoría se encuentran en el Sureste de México, enlazando las tan distantes faunas del Sur de Estados Unidos con la única fauna Centroamericana conocida para este periodo (Galliard Cut, Hemingfordiano Medio de Panamá), lo cual les confiere gran significación. Cuatro de dichas localidades son hemingfordianas y tres barstovianas (Tabla 2A, 2B; Figura 1). A pesar de lo anterior, los estudios paleontológicos sobre el Mioceno Medio son escasos (Stirton, 1954; Wilson, 1967; Wilson & Clabaugh, 1970; Dalquest & Mosser, 1974; Ferrusquía-Villafranca, 1975, 1978, 1984, 1987b, 1990d). A continuación se presenta sucintamente esta información.

El primer informe sobre mamíferos mesomiocénicos de México (y Mesoamérica), se realizó en el año de 1954, cuando Stirton describió material perteneciente al género *Merychippus* y a un camélido (Stirton, 1954), procedente de estratos cercanos al poblado El Gramal, en el Area Nejapa, del Estado de Oaxaca. Esta fauna fue nombrada por el autor como fauna local El Gramal. Posteriormente, el Dr. J. A. Wilson (1967) visitó la localidad, encontrando material adicional de *Merychippus*, así como nuevo material perteneciente a *Gomphotherium* y a un protocerátido.

En el año de 1969, Wilson y colaboradores visitaron el Valle de Oaxaca, donde realizaron trabajo geológico (Wilson & Clabaugh, 1970); además, recolectaron material

fósil de vertebrados, asignable a *Merychys* en el Area Suchilquitongo, al noroeste de la Ciudad de Oaxaca, y a *Merychippus*, en el Area Matatlán, al sureste de la misma ciudad. Esta es la primera mención de restos miocénicos en el Valle de Oaxaca.

Algunos años después, Dalquest y Mosser (1974) describen la fauna local Zoyatal del Estado de Aguascalientes, que es la primera y única fauna mesomiocénica del Centro de México. La fauna está integrada por material perteneciente a un rinoceronte (*Aphelos* originalmente, *Menoceras* en realidad), un tayasúido (*Dyseohyus* cf. *D. stirtoni*), un oreodon (*Merychys*), y un camélido (*Myotilopus* originalmente, *Aguascalientia wilsoni* en realidad) [Stevens, 1977].

En 1975, el Dr. Ferrusquía realizó un análisis zoogeográfico sobre los mamíferos miocénicos de México, y dio a conocer los taxa presentes en cada una de las faunas entonces conocidas (Ferrusquía-Villafranca, 1975), en 1978 hace una revisión de las faunas fósiles de Mesoamérica y discute sus implicaciones biogeográficas (Ferrusquía-Villafranca, 1978).

Durante 1984, este autor encontró una nueva localidad fosilífera mesomiocénica cercana al poblado El Camarón, dentro del Area Nejapa. También, en ese mismo año, hizo una revisión de las mastofaunas del Terciario Temprano y Medio del país (Ferrusquía-Villafranca, 1984). Finalmente, a principios de 1987 discute la significación de las faunas mesomiocénicas del sureste del país. y en Octubre de ese mismo año, inició la descripción del escaso material de vertebrados mesomiocénicos entonces disponible, procedente de localidades de los Estados de Baja California Norte, Baja California Sur, Sonora, Aguascalientes, y principalmente de Oaxaca y Chiapas [Figura 1, Tabla 2 (Ferrusquía-Villafranca, 1990d)]. Subsecuentemente continuó realizando trabajo paleontológico en el Sureste del país, y con apoyo otorgado al Dr. Ferrusquía por parte de la John Simon Guggenheim Memorial Foundation en 1984-1985, y por parte del CONACyT (N° 90098) en 1988-1989, fue posible incrementar de manera significativa la colección de material fósil.

A la fecha, el registro paleontológico mesomiocénico de Oaxaca incluye équidos, gonfotéridos, camélidos, mustélidos, antilocápridos, rinocerótidos, protocerátidos y oreodontes (Tabla 2A, 2B). Cabe señalar, que los équidos no serán tratados en esta investigación, ya que son objeto de otro estudio (Bravo Cuevas, 2000).

Finalmente, las faunas tarditerciarias mejor conocidas, son las pertenecientes al Mioceno más Tardío-Plioceno (Carranza-Castañeda, 1992; Carranza-Castañeda & Ferrusquía-Villafranca, 1978; Carranza-Castañeda & Espinosa-Arrubarrena, 1994; Carranza-Castañeda & Miller, 1998; Dalquest & Mooser, 1980; Miller, 1980, Lindsay, 1984; Miller & Carranza-Castañeda, 1984), las cuales proceden de los Estados de Hidalgo, Guanajuato y Chihuahua (Figura 1), donde se han identificado micro- y macromamíferos pertenecientes a diversos taxa (Tablas 2A y 2B).

Por otro lado, dado que en la actualidad la mayor parte de la diversidad biológica se encuentra en la región tropical (Pough *et al.*, 1989), es posible suponer según el principio del Actualismo, que en el pasado ocurrió algo similar. Sin embargo, la mayor parte del conocimiento sobre los mamíferos miocénicos de Norteamérica, procede de localidades ubicadas en zonas templadas (por arriba de los 28° Lat. N), por lo que al presente, no se cuenta con información suficiente sobre los taxa mamiferianos que se desarrollaron en Norteamérica tropical -incluidos los del Sureste Mexicano-, donde probablemente diversificaron algunos de los grupos que aparecen subsecuentemente en el Sur de Estados Unidos, en las faunas pliocénicas del país, y posiblemente en Sudamérica.

Tabla 1. Paleomastofaunas del Terciario Temprano de México.

	E O C E N O		
	Wasatchiano	Bridgerian-Uintan	Chadroniano
	Lomas las Tetas de Cabra (Baja Calif. Norte)	El Marfil (Guanajuato)	Rancho Gaitán (Chihuahua)
Orden Marsupialia Fam. Didelphidae <i>Estelestes ensis</i>	♦		
Orden Creodonta Fam. Hyaenodontidae <i>Prollumnocyon</i> sp. Gen. & sp. Indet. Fam. Oxyaenidae <i>Oxyaena</i> sp.	♦ ♦		♦
Orden Condylarthra Fam. Hyopsodontidae <i>Hyopsodus</i> sp. Gen & sp indet Fam Phenacodontidae <i>Ectocion ignotum</i> <i>Phenacodus</i> cf. <i>P. vortmani</i> Fam. Meniscotheriidae <i>Meniscotherium</i> cf. <i>M. priscum</i>	♦ ♦ ♦ ♦	♦	
Orden Acreodi Fam. Mesonychidae <i>Dissacus</i> sp.	♦		
Orden Pantodonta Fam. Pantolambdidae?	♦		
Orden Tillodontia Fam. Esthonychidae <i>Esthonyx</i> sp.	♦		
Orden Perissodactyla Fam Brontotheriidae <i>Eotitanops</i> cf. <i>E. princeps</i> <i>Brontops</i> cf. <i>B. branchycephalus</i> Fam. Hyracodontidae <i>Hyracodon</i> cf. <i>H. nebraskensis</i> Superfam. Rhinoceroidea Gen. & sp. indet. Superfam. Tapiroidea Gen & sp indet	♦		♦ ♦ ♦
		♦	

Tabla 1. Continuación.

	E O C E N O		
	Wasachtiano	Bridgerian-Uintan	Chadroniano
	Lomas las tetas de cabra	El Marfil	Rancho Gaitán
Orden Artiodactyla			
Fam. Diacodexidae			
<i>Diacodexis</i> cf. <i>D. gracilis</i>	♦		
Fam. Agriocheridae			
<i>Protoreodon petersoni</i>			♦
<i>Agriocherus maximus</i>			♦
Fam. Merycoidodontidae			
<i>Bathogenys reevesi</i>			♦
<i>Aclystomycter middletoni</i>			♦
<i>Merycoidodon dunagani</i>			♦
Fam. Hypertragulidae			
<i>Hypertragulus heikeni</i>			♦
Fam. Leptomerycidae			
cf. <i>Leptomeryx</i> sp.			♦
Orden Rodentia			
Fam. Paramyidae?	♦		
Fam. Paramyidae			
<i>Mtonomys gaitania</i>			♦
Fam. Cylindrodontidae			
<i>Jawilsonomys ojinagaensis</i>			♦
<i>J. pintoensis</i>			♦
<i>Pseudocylindrodon</i> cf. <i>P. medius</i>			♦
Fam. Sciuravidae?			
<i>Floresomys guanajuatoensis</i>		♦	
Fam. <i>Inc sed.</i>			
<i>Guanajuatomys hibbardi</i>		♦	
<i>Marfilomys aewoodi</i>		♦	
Orden Carnivora			
Fam. Miacidae			
<i>Viverravus</i> sp.		♦	
Infraclasse Eutheria			
<i>Wyolestes iglesius</i>	♦		

(Datos Tomados de Black & Stevens, 1973; Nováček, *et al.*, 1991; Ferrusquía-Villafranca, 1987; 1989; 1997).

Tabla 2A. Sinopsis faunística de las Principales Paleomastofaunas del Terciario Medio-Tardío de México.

	MIOCENO							PLIOCENO									
	Hemingfordiano				Barstoviano			Henfiliano					Blancano				
	LM	Tb	Zo	Su	Ma	Ne	Ix	Ba	Ye	Mat	Ro	Te	Lt	Co	Mi	Go	Rv
Orden Rodentia																	
Nº de Familias	0	0	0	0	?1	1	0	1	3	1	1	0	2	1	1	1	1
Nº de Géneros	0	0	0	0	?1	1	0	1	9	3	1	0	2	4	1	1	1
Nº de Especies	0	0	0	0	?1	1	0	1	11	3	1	0	2	6	1	1	1
Orden Proboscidea																	
Nº de Familias	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	2	1	0	1	2	0
Nº Géneros	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	2	2	1	0	2	2	0
Nº de Especies	0	0	0	0	0	?1	1	1	1	0	2	2	1	0	2	2	0
Orden Perissodactyla																	
Nº de Familias	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Nº Géneros	0	0	1	?1	?1	?1	1	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0
Nº de Especies	0	0	1	?1	?1	?1	1	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0
Orden Artiodactyla																	
Nº de Familias	1	1	3	2	3	4	0	2	1	0	3	2	2	0	2	2	2
Nº Géneros	1	1	3	3	4	6	0	2	1	0	7	2	2	0	2	2	3
Nº de Especies	1	1	3	3	4	6	0	2	1	0	7	2	2	0	2	2	3
Orden Carnivora																	
Nº de Familias	0	0	0	0	2	2	0	2	4	1	3	1	1	0	2	0	0
Nº Géneros	0	0	0	0	2	2	0	2	6	1	3	1	1	0	2	0	0
Nº de Especies	0	0	0	0	2	2	0	2	6	1	3	1	1	0	2	0	0

Los équidos no están incluidos en este registro.

Abreviaturas: **LM**, La Misión, Baja California Norte; **Tb**, Tubutama, Sonora; **Zo**, Zoyatal, Aguascalientes; **Su**, Suchilquitongo, Oaxaca; **Ma**, Matatlán, Oax; **Ne**, Nejapa, Oax; **Ix**, Ixtapa, Chiapas; **Ba**, Basuchil, Chihuahua; **Ye**, Yepómera, Chih; **Mat**, Matachic, Chih; **Ro**, Rancho El Ocote, Guanajuato; **Te**, Tehuichila, Hidalgo; **Lt**, Las Tunas, Baja California Sur; **Co**, Concha, Chih; **Mi**, Miñaca, Chih; **Go**, Goleta, Michoacán; **Rv**, Rancho Viejo, Gto.

Tabla 2B. Principales Paleomastofaunas del Terciario Medio-Tardío de México.

	M I O C E N O							P L I O C E N O									
	Hemingfordiano				Barstoviano			Henfiliano					Blanco				
	LM	Tb	Zo	Su	Ma	Ne	Ix	Ba	Ye	Mat	Ro	Te	Lt	Co	Mi	Go	Rv
Orden Rodentia																	
Fam. Sciuridae																	
<i>Ammospermophilus jeffriesi</i>												♦					
<i>Spermophilus pattersoni</i>										♦							
<i>S. matachicensis</i>										♦							
<i>S. shotwelli</i>									♦								
<i>S. sp.</i>									♦								
<i>Paenemarmota barbouri</i>									♦		♦				♦		
Fam. Cricetidae																	
<i>Neotoma sp.</i>												♦					
<i>Copemys valensis</i>										♦							
<i>Calomys sp. nov. A</i>										♦				♦			
<i>C. sp. nov. B</i>										♦				♦			
<i>Baiomys kolbi</i>										♦				♦			
<i>Prosigmodon oroscoi</i>										♦				♦			
<i>P. sp. nov.</i>										♦				♦			
<i>Pliophenacomys sp. nov.</i>										♦				♦			
Fam. Heteromyidae																	
<i>Perognathus sp.</i>										♦							
<i>Prodipodomys idahoensis</i>										♦							
Fam. Geomyidae																	
<i>Pliogeomys sp. nov.</i>										♦							
<i>Geomys minor</i>														♦			
Fam., Gen. & sp. indet.					⊛	♦											
Orden Proboscidea																	
Fam. Gomphotheriidae																	
<i>Gomphotherium sp.</i>						♦⊛	♦										
<i>Rhynchotherium sp.</i>											♦						♦
<i>Rhynchotherium cf.</i>																	
<i>R. falconeri</i>												♦					
<i>Cuvieronius sp.</i>									♦						♦		
<i>Stegomastodon sp.</i>										♦							
cf. <i>Stegomastodon sp.</i>											♦				♦		
Gen & sp. indet.						♦⊛											
Fam. Elephantidae																	
<i>Elephas sp.</i>												♦					
<i>Mammuthus sp.</i>																	
Fam. Mastodontidae																	
<i>Mastodon sp.</i>												♦					♦

Los équidos no están incluidos en el registro.

Abreviaturas: **LM**, La Misión, Baja California Norte; **Tb**, Tubutama, Sonora; **Zo**, Zoyatal, Aguascalientes; **Su**, Suchilquitongo, Oaxaca; **Ma**, Matatlán, Oax; **Ne**, Nejapa, Oax; **Ix**, Ixtapa, Chiapas; **Ba**, Basuchil, Chihuahua; **Ye**, Yepómera, Chih; **Mat**, Matachic, Chih; **Ro**, Rancho El Ocote, Guanajuato; **Te**, Tehuichila, Hidalgo; **Lt**, Las Tunas, Baja California Sur; **Co**, Concha, Chih; **Mi**, Miñaca, Chih; **Go**, Goleta, Michoacán; **Rv**, Rancho viejo, Gto.

⊛ Taxon Reconocido en el presente estudio.

Tabla 2B. Continuación.

	M I O C E N O							P L I O C E N O									
	Hemingfordiano				Barstoviano			Henfiliano					Blancano				
	LM	Tb	Zo	Su	Ma	Ne	Ix	Ba	Ye	Mat	Ro	Te	Lt	Co	Mi	Go	Rv
Orden Perissodactyla																	
Fam. Rhinocerotidae																	
cf. <i>Menoceras</i> sp.			♦														
<i>Teleoceras</i> sp.											♦	♦					
cf. <i>Teleoceras</i> sp.																	
<i>Aphelops</i> sp.							♦										
Gen. et sp. indet.				♦	♦	✽											
Orden Artiodactyla																	
Fam. Tayassuidae																	
<i>Dyseohyus</i> cf. <i>D. stirtoni</i>			♦														
<i>Prosthennops</i> sp.												♦					
cf. <i>Prosthennops</i> sp						✽											
<i>Platygonus</i> sp.											♦					♦	♦
<i>Hesperhyus</i> sp.											♦						
Gen et sp. indet.								♦									
Fam. Merycoidodontidae																	
<i>Merychys elegans</i>			♦														
<i>M.</i> aff. <i>M. minimus</i>				♦													
Familia Protoceratidae																	
cf. <i>Paratoceras</i> sp.				♦													
Gen. & sp. nov.				✽													
?Protoceratidae																	
Familia Camelidae							♦										
<i>Aguascalientia wilsoni</i>			♦														
<i>Stenomylus tubutamensis</i>		♦															
<i>Camelops</i> sp.													♦			♦	♦
<i>Hemiauchenia</i> sp.											♦						♦
cf. <i>Hemiauchenia</i> sp.											♦						♦
<i>Megatylopus</i> sp.											♦						
? <i>Megatylopus</i> sp.											♦						
<i>Procamelus</i> sp.								♦	♦								
cf. <i>Procamelus</i> sp.												♦					
<i>Paleolama</i> sp.						✽											
<i>Pliauchenia</i> sp.											♦						
cf. <i>Pliauchenia</i> sp											♦						
cf. <i>Protolabis</i> sp.																	
Gen. & sp. indet.	♦				♦	✽									♦		
Familia Leptomerycidae																	
? <i>Pseudoparablastomeryx</i> sp					✽												
Pecora Taxon A					✽	✽											
Pecora Taxon B					✽	✽											
Fam. Antilocapridae																	
<i>Merycodus sabulonis</i> .						✽					♦						
<i>Hexobelomeryx</i> sp.																	
Gen. et sp. indet.						♦							♦		♦		

Los équidos no están incluidos en el registro.

Tabla 2B. Continuación.

	M I O C E N O							P L I O C E N O									
	Hemingfordiano				Barstoviano			Henfiliario					Blancano				
	LM	Tb	Zo	Su	Ma	Ne	Ix	Ba	Ye	Mat	Ro	Te	Lt	Co	Mi	Go	Rv
Orden Carnivora																	
Fam. Canidae																	
<i>Borophagus diversidens</i>													♦				
<i>Osteoborus</i> sp.								♦			♦						
<i>Vulpes</i> sp.									♦								
Gen. & sp. indet.						⊛			♦						♦		
Fam. Hyaenidae																	
<i>Chasmaporthetes johnstoni</i>															♦		
Fam. Mustelidae																	
<i>Taxidea mexicana</i>									♦								
<i>Plionictis oaxaquensis</i>						♦											
? <i>Plionictis oaxaquensis</i>						⊛											
cf. <i>Leptarctus</i> sp.					⊛												
Gen. & sp. indet.								♦									
Fam. Ursidae																	
<i>Agriotherium</i> cf. <i>A. Schneideri</i>									♦	♦							
<i>Hyaenarctos</i> sp.									♦								
<i>Indarctos</i> sp.												♦					
Fam. Felidae																	
<i>Pseudaelurus</i> sp.									♦								
<i>Nimravides catacopis</i>									♦								
<i>Machairodus</i> sp.									♦								
Gen. & sp. indet.					⊛						♦						

Abreviaturas: **LM**, La Misión, Baja California Norte; **Tb**, Tubutama, Sonora; **Zo**, Zoyatal, Aguascalientes; **Su**, Suchilquitongo, Oaxaca; **Ma**, Matatlán, Oax; **Ne**, Nejapa, Oax; **Ix**, Ixtapa, Chiapas; **Ba**, Basuchil, Chihuahua; **Ye**, Yepómera, Chih; **Mat**, Matachic, Chih; **Ro**, Rancho El Ocote, Guanajuato; **Te**, Tehuichila, Hidalgo; **Lt**, Las Tunas, Baja California Sur; **Co**, Concha, Chih; **Mi**, Miñaca, Chih; **Go**, Goleta, Michoacán; **Rv**, Rancho viejo, Gto. (Datos tomados de Wilson, 1967; Dalquest & Mooser, 1980; Lindsay, 1984; Miller & Carranza-Castañeda, 1984; Ferrusquía-Villafranca, 1990d; Carranza-Castañeda, 1992; Carranza-Castañeda & Miller, 1998).

⊛ Taxon Reconocido en el presente estudio.

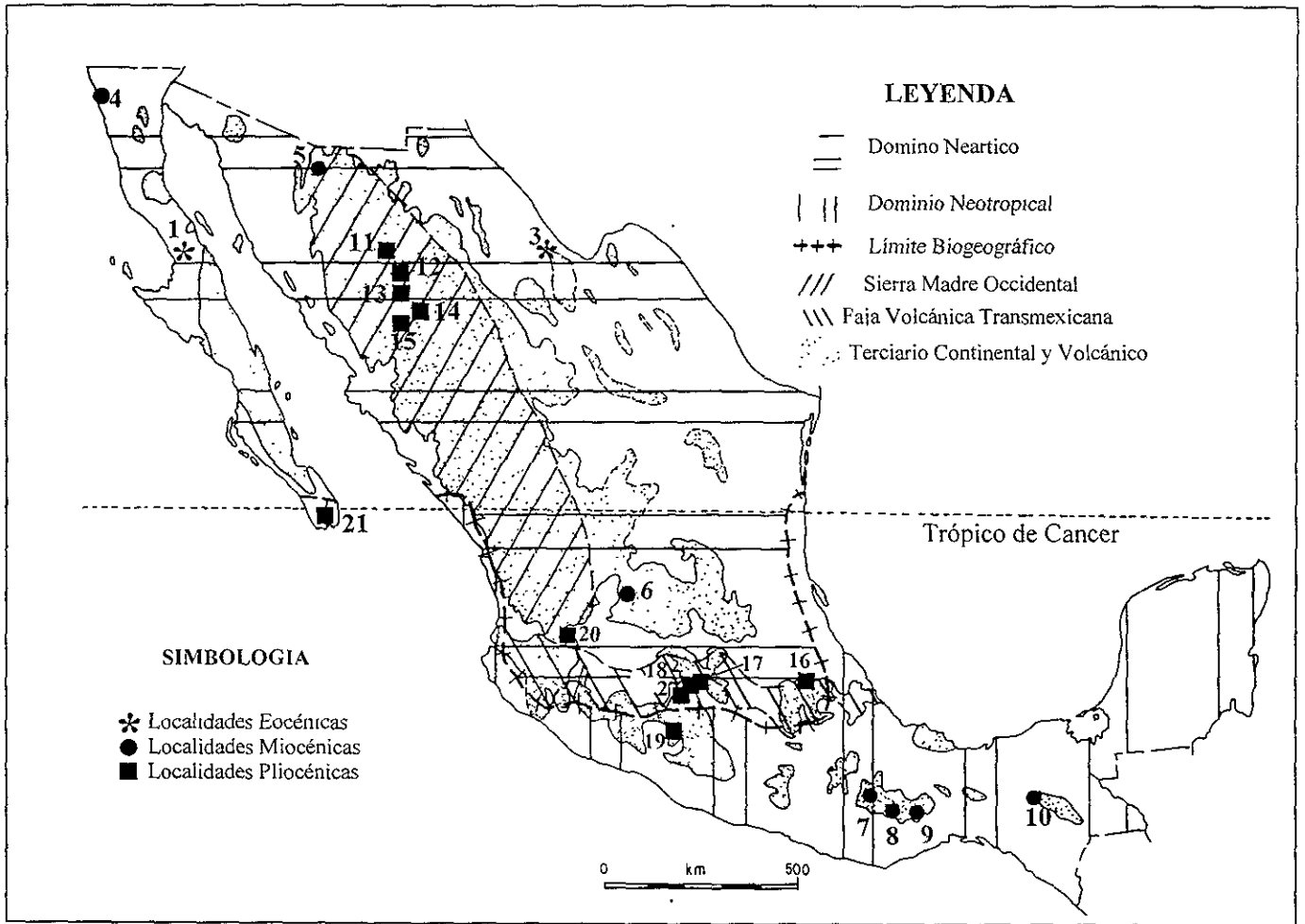


Figura 1. Principales Paleomastofaunas del Terciario de México.

1. Lomas las Tetras de Cabra, Baja California Norte; 2. El Marfil, Guanajuato; 3. Rancho Gaitán, Chihuahua; 4. La Misión, Baja California Norte; 5. Tubutama, Sonora; 6. Zoyatal, Aguascalientes; 7. Suchilquitongo, Oaxaca; 8. Matatlán, Oax.; 9. Nejapa, Oax.; 10. Ixtapa, Chiapas; 11. Concha, Chihuahua; 12. Yepómera, Chih.; 13. Matachic, Chih.; 14. Basuchil, Chih.; 15. Miñaca, Chih.; 16. Tehuichila, Hidalgo; 17. Rancho El Ocote, Guanajuato; 18. Rancho Viejo, Gto.; 19. Goleta, Michoacán; 20. Teocaltiche, Jalisco; 21. Las Tunas, Baja California Sur. (Modificado de Ferrusquía-Villafranca, 1990c).

OBJETIVOS Y JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO.

La breve reseña realizada, muestra el escaso conocimiento que existe sobre los mamíferos mesomiocénicos mexicanos. Por ello, mediante la presente investigación se contribuirá a incrementar el conocimiento de la paleomastofauna de México y de la evolución paleomastofaunística en regiones tropicales; se adicionará información sobre las mastofaunas Suchilquitongo, Matatlán y Nejapa, Estado de Oaxaca, y se discutirá su significación paleobiológica con relación a los nuevos registros taxonómicos.

MATERIAL Y METODO.

El trabajo incluyó dos aspectos: el paleontológico y el geológico. A continuación se describe el material y método utilizado en esta investigación.

ASPECTO GEOLOGICO.

Durante esta fase, se realizó el acopio de la información geológica pertinente, referente a las áreas de estudio, sin embargo, esta es escasa y poco satisfactoria. Dado que esta investigación es principalmente de índole paleontológica, sólo se tomaron en cuenta las publicaciones de Ferrusquía-Villafranca [1995(en prensa) y 1996(en prensa)] y los Informes Geológicos CONACyT realizados por Ferrusquía-Villafranca (1990a, 1990b, 1990c), los cuales son la base de este trabajo.

De igual manera, se llevó a cabo el acopio del material cartográfico de las áreas bajo estudio, que consistió en las Cartas Topográficas INEGI escala 1: 250 000 y la Carta Geológica de Oaxaca escala 1: 500 000 (López-Ramos, 1974). Para el caso del Area Matatlán y Suchilquitongo, se utilizó la Hoja Zachila E14-12 (INEGI, 1982a) y para el Area Nejapa, La Hoja Juchitán E15-10 (INEGI, 1982b). Con este material fue posible conocer e interpretar la geología regional y particular de la zona del Valle de Oaxaca y de la Región subitsmica.

Trabajo de Campo.- Durante éste, se reconocieron y verificaron en el campo los rasgos principales de las tres áreas de estudio, tales como aspecto y constitución lítica, estructuras primarias y secundarias, relaciones estratigráficas, así como las formaciones y contactos presentes en cada área.

ASPECTO PALEONTOLOGICO.

El material objeto de este estudio procede de las Areas Suchilquitongo, Matatlán y Nejapa de Madero, Estado de Oaxaca (Figura 2). Consiste de dos fragmentos rostrales, tres mandibulares, 20 elementos dentales, numerosos fragmentos dentales, 31 elementos postscraneales y cuatro elementos pertenecientes a astas. Se encuentra provisionalmente alojado en la colección de campo del Dr. Ismael Ferrusquía, dado que el Museo de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, no aloja ni otorga números para material no publicado formalmente. El material fue recolectado por Ferrusquía Villafranca y colaboradores a partir de 1969 en sucesivas temporadas de campo, hasta 1997.

La metodología paleontológica involucró la búsqueda, acopio y análisis de la literatura pertinente; la preparación del material fósil, así como la identificación, descripción y asignación taxonómica de los diversos ejemplares.

La búsqueda bibliográfica de los taxa bajo estudio se realizó a través de las bases de datos GEOREF y GEOMEX depositadas en la Biblioteca del Instituto de Geología; posteriormente, se compiló y analizó la literatura referente a los taxa bajo estudio, la cual fue la base para realizar la asignación taxonómica de los elementos oaxaqueños.

El material fósil se preparó de la siguiente manera:

La limpieza se llevó a cabo con ayuda de cepillos dentales y puntas odontológicas cuando el sedimento adherido al fósil no estaba bien consolidado, y con un percutor de aire (Air Scribe), cuando el sedimento se encontraba bien litificado. Después, el material fue endurecido con un aglutinante, en este caso glyptol. Si el fósil se hallaba en mal estado; esto es, que fuera propenso a fracturarse durante la limpieza, se endureció antes de proceder a ésta.

Posteriormente, se realizó una identificación osteológica y sistemática preliminar, auxiliándose con material de comparación reciente, conformado por un esqueleto de ciervo (*Odocoileus virginianus*), uno de perro (*Canis familiaris*), uno de llama (*Lama glama*), y uno de camello (*Camelus dromedarius*), y un cráneo de pecarí (*Tayassu tajacu*), pertenecientes a la Colección de Material Reciente del Museo de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM; un esqueleto de pecarí (*Tayassu tajacu*), uno de llama (*Lama glama*),

uno de guanaco (*Lama guanicoe*), diversos elementos óseos de elefante asiático (*Elephas maximus*), varios esqueletos de perro (*Canis familiaris*), uno de tigre (*Panthera tigris*) y uno de puma (*Puma concolor*), pertenecientes a la colección del Laboratorio de Anatomía de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM; y un esqueleto de ardilla (*Sciurus* sp.), uno de ratón (*Mus musculus*), de tres mustélidos (*Conepatus mesoleucus*, *Mustela* sp. y *Taxidea taxus*), uno de prociónido (*Nasua narica*), uno de zorra (*Urocyon* sp.) y un esqueleto de lince (*Lynx rufus*), pertenecientes a la colección mastozoológica del Instituto de Biología, UNAM.

La descripción de los diversos elementos dentales y óseos involucró la identificación de ciertos parámetros configuracionales y métricos. Los parámetros configuracionales se refieren a ciertos rasgos morfológicos que es posible observar en un elemento determinado.

En el caso de los dientes, se tomó en cuenta su forma general y tipo de patrón oclusal. Las formas reconocidas fueron: cuadrangular, rectangular y triangular. Los tipos reconocidos son:

- Bunodontes: Son aquellos dientes con cúspides redondeadas y romas.
- Bunolofodontes; Son los que tienen cúspides redondeadas y romas separadas por valles longitudinales y transversos llamados lofos.
- Selenodontes: Son aquellos dientes en los que las 4 cúspides básicas han adquirido forma de media luna, a los cuales se les llama selenes.

La nomenclatura dental utilizada (Figura 3a) procede de Osborn (1936), Moore, (1966), Frick & Taylor (1968), Patton & Taylor (1971).

Los parámetros métricos dentales utilizados son los siguientes (Figura 3 b):

- Longitud Máxima: Distancia entre la porción más anterior del esmalte a la porción más posterior del mismo, en plano longitudinal, obtenido al nivel de la superficie oclusal.
- Anchura: Distancia entre la porción más lateral del mesostilo y la más lingual del protocono, obtenida al nivel de la superficie oclusal.
- Relación l/a: Cociente que se obtiene de dividir la longitud del molar entre su anchura.
- Altura de la Corona: En artiodáctilos, longitud entre el cuello o cervix de la raíz a la parte más alta del mesostilo. En proboscídeos, distancia entre la base del diente y la

porción más alta del postrito de metalofo. En carnívoros, longitud tomada de la base del diente a la cúspide más elevada. El grosor del esmalte se midió en material perteneciente a proboscídeos y rinocerótidos.

En lo referente a los elementos postcraneales, se tomó en cuenta la configuración de las caras articulares, las cuales incluyen formas ovoides, cuadrangulares, rectangulares o triangulares; y la forma general de los elementos carpianos y tarsianos, esto es, si eran cilíndricos, cuboides o irregulares.

Dado que los parámetros métricos utilizados en los elementos postcraneales varían de acuerdo al elemento óseo en cuestión, estos parámetros se detallarán más adelante en el apartado de Paleontología Sistemática.

Todas las medidas están expresadas en milímetros y fueron tomadas con un vernier o calibrador que cuenta con una precisión de 0.1mm.

Las clasificaciones taxonómicas utilizadas en la Paleontología Sistemática provienen de Simpson, (1945), Carroll (1988) y Mckenna & Bell (1997).

En las Consideraciones Ecológicas de cada uno de los taxa, así como en las faunas en su conjunto, se reconocieron diversas categorías o ecomorfos (Damuth, 1992), dependiendo de los hábitos alimenticios de los organismos. Las categorías reconocidas fueron carnívoros y herbívoros; y ésta última se subdividió a su vez en: consumidores de materia vegetal fibrosa y/o abrasiva (roughage feeders), que es algo semejante a pacedor (grazer), aunque no implica que se limiten a comer pastos; los de hábitos mixtos, que se alimentan de pastos y dicotiledóneas de acuerdo con su abundancia y/o disponibilidad a lo largo del año; y consumidores de materia vegetal succulenta o jugosa (juicy-herbage feeders), algo semejante a ramoneador (browser), que son los que se alimentan principalmente de hojas y ramas de arbustos y árboles a lo largo del año (Webb, 1983). Por conveniencia, a los consumidores de materia fibrosa se les llamará pacedores, a los de hábitos mixtos se les nombrará igual, y a los consumidores de materia vegetal jugosa se les llamará ramoneadores.

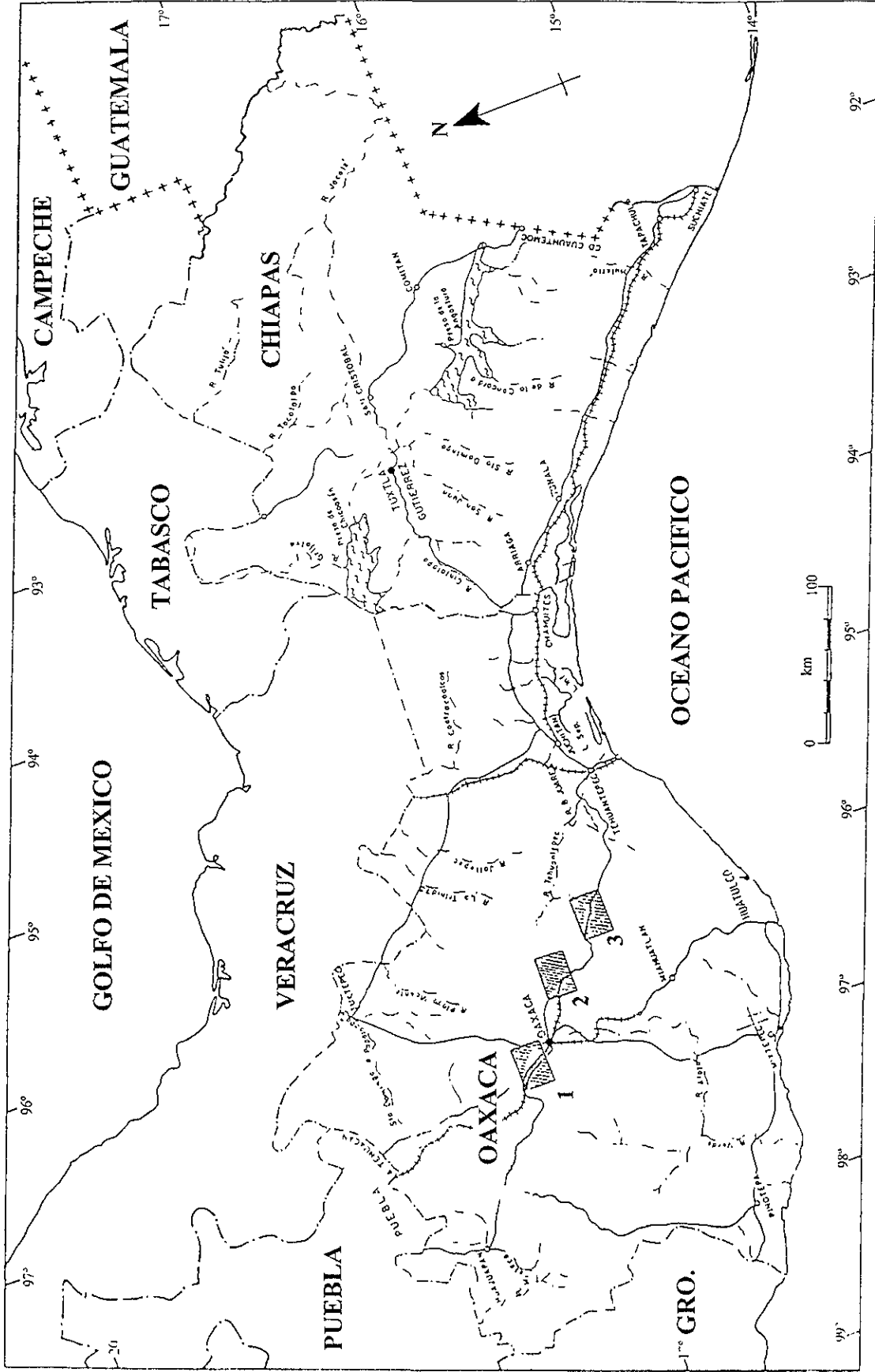


Figura 2. Mapa Índice de las Areas de Estudio. 1. Area Suchilquintongo, 2. Area Matatlán, 3. Area Nejapa.

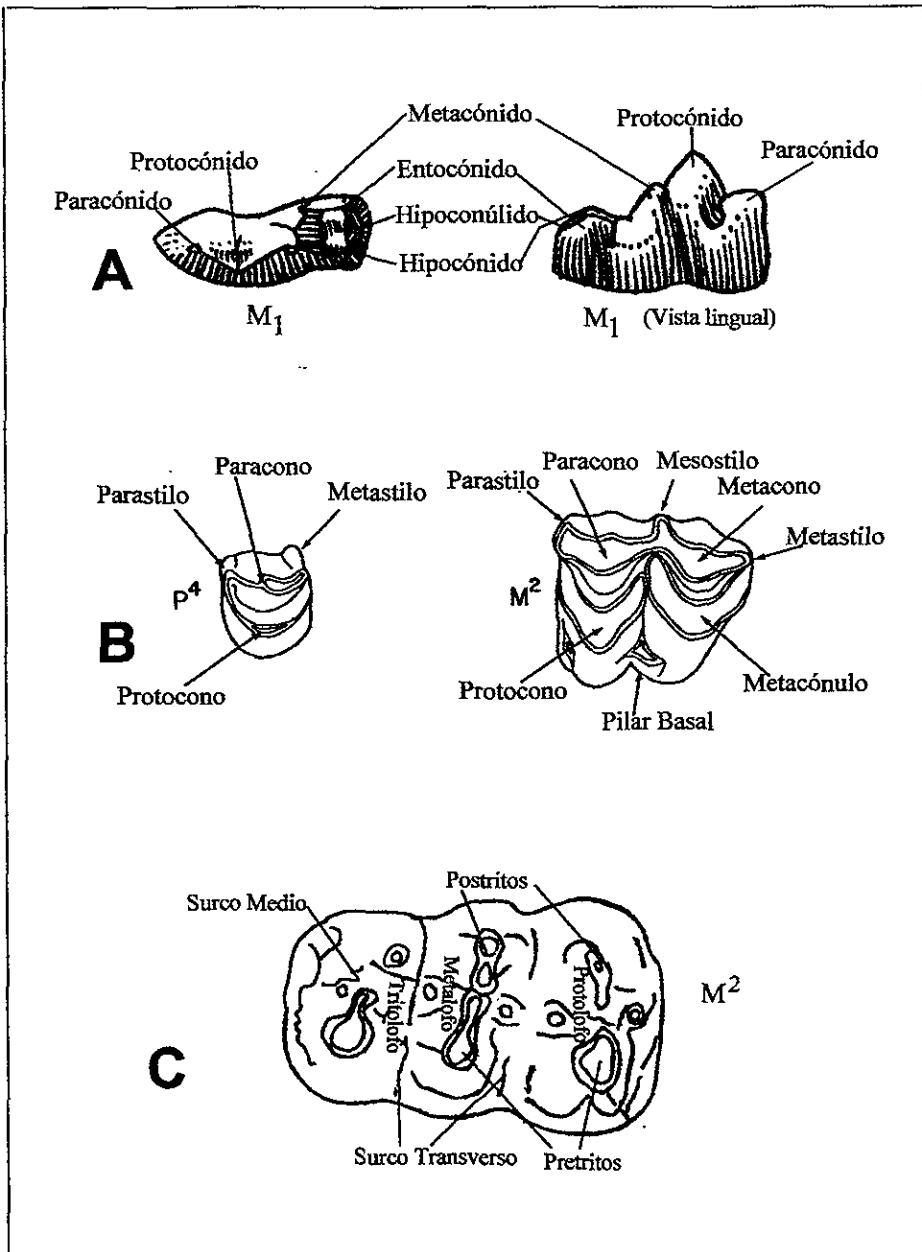


Figura 3a. Nomenclatura dental utilizada en el presente estudio.

- A. Carnivora. M₁ Izquierdo. (Modificado de Moore, 1966).
- B. Artiodactyla. P⁴ y M² Derecho. (Modificado de Patton & Taylor, 1971).
- C. Gomphotheriidae. M² Derecho. (Modificado de Moore, 1966).

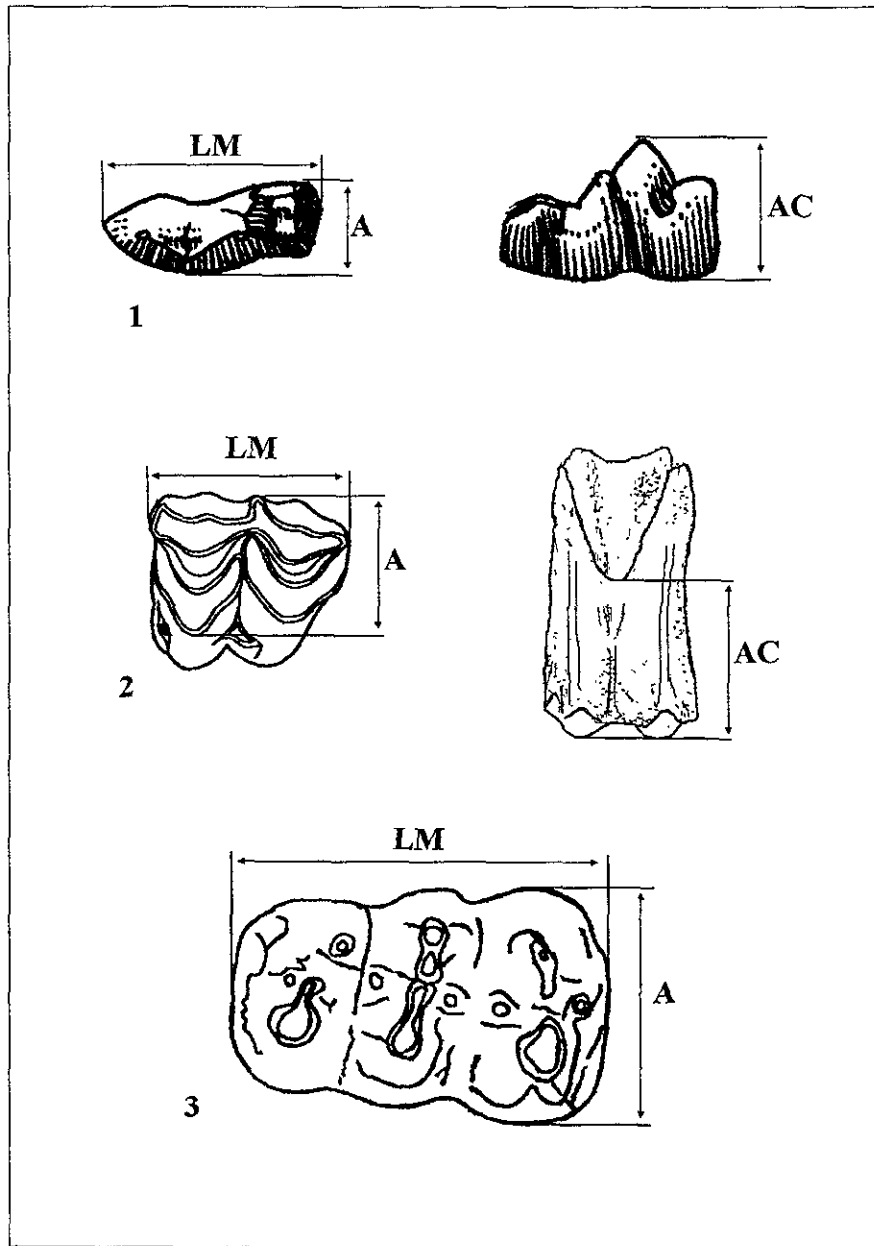


Figura 3b. Parámetros métricos dentales utilizados en este estudio.

1. Carnivora. 2. Artiodactyla. 3. Gomphotheriidae. LM, Longitud Máxima, A, Anchura, AC, Altura de la Corona.

Trabajo de Campo.- Durante la temporada de campo (Mayo 1997), se visitaron las diversas localidades fosilíferas de las Areas Suchilquitongo, Matatlán y Nejapa, con objeto de prospectar y recolectar material fósil adicional.

En cada área se localizaron zonas de malpaís (badlands), donde se procedió a la prospección de los lomeríos, comenzando en la parte basal y subiendo poco a poco hacia la cima (*i.e.*, en contra de la gravedad de las lomas), observando de manera atenta y cuidadosa el sustrato para ver si contenía fósiles; dado que en las lomas el sedimento no se encontraba consolidado, los fósiles que estaban expuestos sobre el sedimento se recolectaban con la mano, o con ayuda de un picahielo si se encontraban embebidos en las areniscas tobáceas. A continuación, se envolvían en papel higiénico, se colocaban en una bolsa de plástico, y se anotaban los datos estratigráficos pertinentes.

También se prospectó en los cauces de riachuelos y en los pequeños vallecitos, donde el sustrato estaba litificado y por tanto, fue necesario utilizar técnicas alternativas. Se procedió a extraer los elementos fósiles de la siguiente manera: en primer lugar se endureció el fósil con glyptol, a continuación, se realizó un surco a una distancia aproximada de 20 cm alrededor del ejemplar con ayuda de cincel y martillo, golpeando de forma inclinada y siempre hacia afuera, para evitar que la vibración lo fracturara, hasta dejar un bloque suficientemente alto que incluyera la totalidad del fósil. El bloque cincelado debe terminar en el mismo estrato en cada uno de sus lados para que al momento de liberarlo no se estropee el material. A continuación se hizo una férula de yeso (jacket) que cubriera por completo el bloque antes realizado, y una vez seca, se procedió a golpear el bloque por la parte de abajo para liberarlo del sustrato.

Finalmente, se hizo una relación del material colectado, se numeró y protegió de manera adecuada, tomando los datos estratigráficos convenientes.

Cabe destacar que durante esta temporada se reconocieron dos nuevas localidades portadoras de vertebrados fósiles, una en el Area de Nejapa de Madero llamada Arroyo el Zapote y una en el Area de Matatlán, nombrada Matatlán Sur.

ABREVIATURAS.

AMNH: American Museum of Natural History.

CM: Carnegie Museum.

DP: Premolar Deciduo.

F:AM: Frick American Mammals Collection.

FGS: Florida Geological Survey.

FV: Catalogo de Campo del Dr. Ismael Ferrusquía Villafranca.

IGCU: Instituto de Geología, Ciudad Universitaria, UNAM.

IGM: Instituto de Geología, México.

M: Molar.

Ma: Millones de años.

Neb. Mus: Nebraska Museum of Natural History.

P: Premolar.

s/n: Sin número de catálogo.

UCMP: University of California Museum of Paleontology, Berkeley.

UNAM: Universidad Nacional Autónoma de México.

MARCO GEOGRAFICO Y GEOLOGICO DE LAS AREAS ESTUDIADAS.

EL AREA SUCHILQUITONGO, HEMINGFORDIANO MEDIO DEL ESTADO DE OAXACA.

MARCO GEOGRAFICO.

Localización.

El Area Suchilquitongo se encuentra en la parte centro-occidental del Estado (Figura 2), entre los 17°10'-17°20' Lat. N y los 96°45'-97° 00' Long. W (Figuras 2, 4); tiene la forma de un rectángulo cuyo lado mayor mide unos 26.75 km y el menor unos 18.60 km; con una superficie aproximada de 497.55 km². Político-Administrativamente incluye parte de los siguientes municipios: San Andrés Nuxiño, Santo Domingo Nuxaá, Santiago Tenango, San Francisco Telixtlahuaca, San Pablo Huitzo, San Juan del Estado, Santiago Suchilquitongo, Magdalena Apasco, San Juan Bautista Guelache, Soledad Etlá, Los Reyes Etlá, San Agustín Etlá, Santo Tomás Mazaltepec, Nazareno Etlá, Guadalupe Etlá, San Pedro y San Pablo Etlá, San Andrés Zautla, San Lorenzo Cocaotepec, Oaxaca de Juárez y San Jacinto Amilpa.

Acceso.

La Carretera Federal 190, es la principal vía de acceso, recorre al área en sentido oeste-este en su porción centro-occidental, y luego en dirección noroeste-sureste en el resto del trayecto; esta carretera une las ciudades de Nochixtlán y Oaxaca. Existen además numerosos caminos vecinales, algunos de ellos pavimentados: camino a Suchilquitongo, a San Juan del Estado, a Jayacatlán y a Mazaltepec. La línea de Ferrocarril México-Tehuacán-Oaxaca-Istmo de Tehuantepec, es otra ruta de acceso.

Población y Cultura.

El principal centro urbano del área es San Francisco Telixtlahuaca, que tiene unos 6,000 habitantes. Otros poblados de importancia son Huitzo, San Juan del Estado, Apasco, Suchixtlahuaca y San Pedro y San Pablo Etlá. Se estima que el número de habitantes es de 25,000 a 30,000 aproximadamente.

La actividad económica principal es la agricultura tanto de riego como de temporal, que se encuentra restringida al valle; la ganadería, principalmente de especies menores es

también importante. En lo referente a la educación, existen escuelas primarias en la mayor parte de los poblados, las escuelas secundarias están restringidas a las principales poblaciones, y únicamente en Telixtlahuaca existe preparatoria, así como una escuela técnica.

Rasgos Geomórficos.

El Área se encuentra en la Subprovincia Tierras Altas de Oaxaca y Puebla, subdivisión mayor de la Provincia Fisiográfica y Morfotectónica Sierra Madre del Sur (Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

El relieve es abrupto, como lo evidencia el amplio espectro latitudinal que va de los 1,580 a los 2,640 m.s.n.m. La parte más baja del área corresponde al Valle, que se halla delimitado por la cota de los 1,700 m; hacia el noroeste de éste, las bandas latitudinales son estrechas, aproximadamente paralelas y alcanzan pronto los 2,600 m. En cambio, hacia el occidente del Valle, las bandas de 1,700 a 2,000 m son más amplias; lo que indica que la Sierra de Juárez tiene en el área un relieve más abrupto y elevado que las Sierras Mixteco-Zapotecas.

Rasgos Hidrográficos.

El Río Atoyac de Oaxaca es el principal del área, cruza al valle en sentido noroeste-sureste, y fluye hacia esta última dirección.

Clima.

En el área prevalece el clima AC(wi'') (w)b, es decir, tropical lluvioso de latitud media, invierno suave seco y verano lluvioso.

Biota.

La vegetación natural ha sido drásticamente alterada por la actividad agrícola en el valle y por la explotación forestal en las sierras. Teóricamente, la vegetación dominante es la selva baja caducifolia en el valle y el bosque de pino-encino en las sierras aledañas (Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

La fauna de vertebrados ha sido reducida por la destrucción del hábitat, sin embargo, predominan los roedores, lagomorfos, quirópteros, aves y reptiles (*op. cit.*).

MARCO GEOLOGICO.

Antecedentes.

Aún cuando la literatura geológica de Oaxaca es extensa (Ferrusquía-Villafranca, 1976), los trabajos publicados que tratan específicamente sobre el Area Suchilquitongo son escasos. Barrera (1946) describe la geología someramente; Salas (1949), menciona algunos datos sobre la geología general; López-Rubio (1956), describe la geología a lo largo de la Carretera Panamericana; Wilson & Clabaugh (1970), describen la geología del Valle; INEGI (1982a, Hoja Zachila E 14-12; 1986, Hoja Oaxaca E 14-9), presentan la geología del área en conjunto; y Ferrusquía-Villafranca (1990d), describe brevemente la geología del Area Suchilquitongo.

Regionalmente, la geología generalizada del área queda incluida en López-Ramos (1974), y Comité de la Carta Geológica (1976).

En el presente trabajo, la interpretación geológica para el Area Suchilquitongo se basa principalmente en el Informe Geológico CONACyT (1990a) realizado por Ferrusquía-Villafranca, el cual describe de manera detallada la geología de esta área.

Litoestratigrafía.

Eratema Precenozoico.

La unidad más antigua que aflora en el área es el Complejo Oaxaca (Figuras 4, 5), que está constituido por metamorfitas de alto grado; el cuerpo principal aflora en la porción occidental del área y el menor se halla ubicado en la porción centro-septentrional. En conjunto ocupa unos 171.5 km², que corresponden al 34% del total del área de estudio.

El Complejo Oaxaca tiene en el afloramiento un color predominantemente pardo moderado, que pasa a anaranjado amarillento oscuro en superficies no intemperizadas.

Los rasgos estructurales más aparentes de esta unidad son la foliación, fractura y fallamiento. La foliación parece definir pliegues orientados NW-SE. La fracturación involucra 2 sistemas, uno orientado al N 60°E-S 60°W, y el otro es casi perpendicular al anterior. Existen 2 sistemas de fallas, el principal tiene una dirección N 40°-35°W-S 40°-35°E, y pone en contacto al Complejo -que ocupa el bloque levantado- con la secuencia cenozoica -que ocupa el bloque caído y forma el Valle- o con la secuencia Mesozoica en la porción centro-oriental del área (Figura 4). El otro sistema tiene una orientación casi

perpendicular al anterior.

Las relaciones estratigráficas del Complejo Oaxaca son discordantes con las adyacentes unidades meso- y cenozoicas. La edad de esta unidad no se conoce con precisión, pero los datos radiométricos disponibles indican una edad proterozoica tardía (Fries *et al.*, 1962; 1966; Anderson & Silver, 1971).

Cabe señalar que el Complejo se halla intrusionado por un tronco granítico-granodiorítico de edad paleozoica (Figura 5).

Existe en la zona otra unidad metamórfica, de probable edad paleozoica, denominada Complejo Metamórfico Paleozoico. Este Complejo aflora en la Sierra de Juárez, hacia el margen oriental del área, su extensión es de unos 30 km², que corresponden al 6% del total del área. Está constituido por rocas metamórficas de color rojo grisáceo a pardo oliváceo claro; la variedad lítica más común es un esquisto de cuarzo-albita-clorita-epidota, de textura granoporfioblástica (Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

Esta unidad está en contacto por falla con la secuencia Cretácica; la dirección de las fallas es virtualmente norte-sur. La probable edad de la unidad es Paleozoico.

La secuencia jurásica se encuentra representada por la Formación Yogana, que aflora en la parte centro-oriental del área (Figuras 4, 5), su superficie es de unos 5 km² aproximadamente y tiene un espesor de 150 m. Fisiográficamente forma lomas bajas ubicadas entre las cotas de 1,700 a 1800 m.s.n.m. Tiene un color de afloramiento rojo grisáceo que varía a pardo rojizo moderado; texturalmente incluye en lo principal desde conglomerado de grava (con predominio de areniscas) hasta limolita, es inmadura y su composición varía de filarenita a arkosa cuarcífera; tiene una estratificación de mediana a gruesa y representa sedimentación de tipo fluvial (Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

Esta unidad está afectada por fallas de orientación N45°W-S45°E, que corresponden con la que tiene el sistema principal de fallas que afectan al Complejo Oaxaca; los estratos tienen echados fuertes y casi verticales. La Formación Yogana descansa discordantemente sobre el Complejo Oaxaca, y también muestra relaciones por falla con este complejo.

En la mayor parte de la cuesta nororiental del área afloran calizas cretácicas (aptiano-cenomanianas) entre las cotas de 1,700 a 2,400 m.s.n.m. (Figura 4), la superficie de estas calizas es de 77 km², de los cuales 51 km² corresponden a la subunidad aptiana y

26 km² a la subunidad albiano-cenomaniana (Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

La Subunidad Aptiana ocupa la parte más próxima al Valle, tiene un espesor de 500 m y color predominantemente pardo moderado a pardo amarillento pálido; está constituida por areniscas, lutitas, margas y calizas, siendo las 2 primeras las más abundantes. Su estratificación va de laminar a gruesa, siendo la delgada a mediana la más común. Presenta plegamiento moderado, con inclinaciones que van de los 25° a 45°; de igual forma se observa fallamiento, reflejado en 2 sistemas, uno con dirección N 40°W-S 40°E, una de cuyas fallas pone en contacto a esta subunidad con el Complejo Oaxaca; el otro sistema tiene una orientación norte-sur, las fallas occidentales de este último ponen en contacto a la secuencia cretácica con la cenozoica, y las orientales lo relacionan con el Complejo Metamórfico Paleozoico.

Esta subunidad sobreyace discordantemente fuera del área al Complejo Oaxaca, y parece subyacer concordantemente a la subunidad Albiano-Cenomaniana. Los microfósiles identificados (*Calpionella elliptica*, *Crassicolaria parvula* y *Globigerinoides ferrealensis* entre otros) indican una edad aptiana para esta subunidad (Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

La otra subunidad cretácica es la Albiano-Cenomaniana, que ocupa la porción alejada del Valle en la parte nororiental del área (Figura 4), tiene un espesor de 50-60 m y un color que varía de pardo amarillento pálido a anaranjado muy pálido; está constituida por biomicritas interestratificadas por capas lenticulares de pedernal, su estratificación es delgada a mediana y muestra rasgos estructurales semejantes a los de la subunidad anterior, a la cual parece sobreyacer concordantemente, así como quedar en contacto por falla con el Complejo Metamórfico Paleozoico. Los microfósiles identificados (*Hedbergella amabilis*, *Pithonella ovalis*, *Calcisphaerula innominata* entre otros) sugieren una edad albiano-cenomaniana para la subunidad portadora (*op. cit.*).

La secuencia cretácica se encuentra intensamente deformada, con inclinaciones que van de los 25° a 60°, y en algunas zonas existen capas verticales. Entre los principales rasgos observados están 2 anticlinales reconocidos en el área de San Juan del Estado.

La edad de este plegamiento no se conoce con precisión, pero las relaciones estratigráficas indican que debió haber ocurrido en el intervalo post-Cretácico Tardío y pre-Terciario Temprano.

Eratema Cenozoico.

La secuencia cenozoica incluye unos pocos cuerpos andesíticos que subyacen a la Formación Suchilquitongo; se encuentran ubicados en las márgenes del Valle (Figuras 4, 5), y su constitución es la de latitandesitas, tienen un color gris parduzco a gris oliváceo claro; su textura es porfirítico afanítica, de matriz afanítica que incluye en pequeñas cantidades vidrio. Estos cuerpos sobreyacen discordantemente al Complejo Oaxaca y subyacen no concordantemente a la Formación Suchilquitongo; también tienen relaciones por falla con la secuencia cretácica.

Existe además otra unidad que fue recientemente reconocida, denominada Conglomerado San Juan, el cual se derivó de las calizas cretácicas; este cuerpo será propuesto y descrito formalmente por Ferrusquía con posterioridad en una publicación y por ello no se profundiza en su descripción.

La Formación Suchilquitongo, de origen fluvial y lacustre, que es portadora de la mastofauna, se encuentra constituida por sedimentos finos de origen volcanoclástico (limolitas, arcillitas y limolitas tobáceas), sedimentos finos asociados (limolitas, arcillitas, areniscas y conglomerados) y tobas, interestratificadas a varios niveles por calizas variablemente silicificadas; las dos primeras tienen colores anaranjado muy pálido, gris rosáceo, rosa anaranjado grisáceo y pardo pálido amarillento; sus clastos varían en tamaño desde arcilla hasta arena gruesa (dominando el limo), los mayores son isodiamétricos a foliosos, angulosos a subangulosos, están compuestos por esquirlas de vidrio frecuentemente alteradas, cuarzo translúcido, feldespatos lechosos alterados, pumicita, biotita y minerales accesorios, la matriz es amorfa, constituida por polvo vítrico variable, su litificación varía de pobre a buena y su estratificación va de laminar a delgada, vaga o bien marcada, y con menos frecuencia cruzada; las tobas son predominantemente de color anaranjado muy pálido y gris verdoso claro, son fina a medianamente granudas, vítricas. escasa a moderadamente soldadas, de composición riolítica, estratificación delgada a mediana, y ocasionalmente cruzada; las calizas son de color gris oliváceo claro a anaranjado muy pálido, están bien litificadas, variablemente silicificadas, de textura micrítica a micrisacaroide, estratificación laminar a delgada. Esta formación sobreyace discordantemente al basamento precenozoico, o no concordantemente al Conglomerado

San Juan y los derrames lávicos latitandesíticos, y es sobreyacida por el Conglomerado Telixtlahuaca o por los depósitos cuaternarios; aflora en el Valle (Figura 4), donde junto con los depósitos aluviales forma su fondo, tiene una superficie de unos 39.92 km², que corresponden al 8 % del total del área, y un espesor de 300 m.

La Formación Suchilquitongo forma lomas bajas, redondeadas y alargadas que aparecen como eminencias aisladas en el Valle, o están integradas a la parte inferior de las cuestas de las sierras circundantes, en altitudes que van de los 1,700 a los 1,800 m.s.n.m.

El Miembro Etna de esta formación (Wilson & Clabaugh, 1970), está constituido por una toba vítrica de color gris verdoso claro, bien litificada, dispuesta en estratos medianos a gruesos; aflora extensamente en la porción del Valle que corresponde a los municipios Santiago Tenango, San Francisco Telixtlahuaca, San Pablo Huitzo, San Juan del Estado, Santiago Suchilquitongo, Magdalena Apasco, San Juan Bautista Guelache, Soledad Etna, Los Reyes Etna, San Agustín Etna, Santo Tomás Mazaltepec, Nazareno Etna, Guadalupe Etna, San Pedro y San Pablo Etna, San Andrés Zautla, y San Lorenzo Cocaotepec, donde genera mesas bajas casi horizontales o ligeramente inclinadas, y flanqueadas por cantiles. Muestras radiométricas del Miembro Etna proporcionaron una edad de 19.3-20.6 Ma [Ferrusquía-Villafranca & McDowell, 1996(en prensa)], que biogeocronológicamente la ubican en el Hemingfordiano Medio, y que dan este intervalo como la edad máxima de la mastofauna Suchilquitongo.

La Formación Suchilquitongo está afectada por un sistema de fallas normales y fracturas orientado aproximadamente N 30°W-S30°E (paralelo al Valle), lo que ocasiona inclinaciones de 10° a 25° hacia el noroeste en muchos de los cuerpos de esta unidad; existe además otro sistema orientado N 45°E-S45°W, un poco menos desarrollado.

Por otro lado, cabe destacar que el arreglo general de las inclinaciones, especialmente las del Miembro Etna, sugieren que la formación define un anticlinal muy abierto cuyo eje tiene la misma orientación que el Valle, o bien que el cuerpo principal de la Formación Suchilquitongo es un bloque homoclinal sin relación estructural con los otros cuerpos.

La formación sobreyace no concordantemente al Conglomerado San Juan y a los derrames lávicos andesíticos, y cubre discordantemente al Complejo Oaxaca y a la

secuencia cretácica; está sobreyacida por aluvión cuaternario y el Conglomerado Telixtlahuaca (Figura 5).

Es correlacionable con la Toba Zoyatal de Aguascalientes (Hernández-Láscares, 1981; Ferrusquía-Villafranca, 1990a,d), y con la Formación Cucaracha en Panamá (Whitmore & Stewart, 1965).

La última unidad terciaria que aparece en el área es el Conglomerado Telixtlahuaca, que aflora en la porción norte del Valle (Figura 4) formando un cuerpo mediano y tres pequeños en la vecindad de Telixtlahuaca; su superficie de afloramiento es de unos 5.2 km²; tiene un espesor de 60-70 m y se encuentra constituido por conglomerados polimícticos de composición que varía de filarenitas a calclititas que están débilmente consolidadas, dispuestas en capas gruesas, e interestratificados con arcillitas, limolitas y areniscas tobáceas, arregladas en capas delgadas a medianas. El color dominante de este conglomerado varía de anaranjado muy pálido a rosa anaranjado.

La posición estructural de los distintos cuerpos que integran esta unidad varía de casi horizontal (que es poco frecuente), a 17°-25° hacia el este o noreste, estas inclinaciones están asociadas a fallas cuya orientación corresponde a la del Valle.

El Conglomerado Telixtlahuaca sobreyace discordantemente al Complejo Oaxaca y está sobreyacido discordantemente por los depósitos aluviales cuaternarios.

La edad probable de esta unidad es Plioceno, tal como lo señalan con cierta duda Wilson & Clabaugh (1970).

Finalmente, los depósitos cuaternarios aluviales y suelos completan la secuencia cenozoica.

Toda la secuencia cenozoica se encuentra fallada y fracturada, a excepción de los depósitos cuaternarios. Las fallas son de tipo normal, ángulo recto y desplazamiento predominantemente vertical; su magnitud varía de unos cuantos metros a decenas de ellos y su extensión longitudinal va de algunos cientos de metros a unos pocos kilómetros.

La frecuencia de la dirección que muestran las fallas y fracturas permite definir 2 conjuntos o sistemas principales, uno orientado en sentido N45°W-S45°E, que aproximadamente corresponde a la orientación del Valle en el área, y que muestra el mayor desarrollo; el otro sistema está dispuesto casi perpendicular al primero y con una dirección

N65°E-S65°W; sobrepuesto a ambos existe otro conjunto menos desarrollado y numeroso, dispuesto en sentido casi norte-sur.

La presencia de las fallas que limitan marginalmente al Valle indican que éste es un graben o fosa tectónica elongada, separado por sendos pilares o horsts, representados por las sierras y tierras altas aledañas. Cabe destacar que el pronunciado basculamiento hacia el noreste de los bloques que integran la Formación Suchilquitongo, denota cierta asimetría del graben, ocasionada probablemente por el desplazamiento vertical desigual de sus fallas marginales, que debió ser mayor en el lado oriental (Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

En el segundo sistema de fallas y fracturas, -que es casi perpendicular al primero-, las fallas son menos aparentes, y las principales fracturas quedan evidenciadas por el curso sensiblemente rectilíneo de las corrientes fluviales, que coincide con la orientación dominante de este sistema.

El tercer sistema de fallas es el menos desarrollado de los tres, su falla principal pone en contacto a la secuencia cretácica con el Complejo Metamórfico Paleozoico en la Sierra de Juárez, otras fallas ponen en contacto a esta secuencia con la cenozoica, o a la Formación Yogana con el Complejo Oaxaqueño.

La edad del fallamiento tiene que ser terciaria, esto debido a que sólo los depósitos cuaternarios no están afectados por esta deformación. La deposición de la Formación Suchilquitongo, presupone la existencia de una depresión que debió generarse por fallamiento simultáneo en bloques, originando un graben o fosa tectónica, en este caso elongada en sentido NW-SE, y más profunda y abierta hacia el sur; el espesor considerable de esta formación es explicable suponiendo que hubo hundimiento de la cuenca de manera simultánea a la deposición Suchilquitongo. De ser así, ello evidenciaría fallamiento durante el Mioceno Medio; así mismo, la actividad explosiva responsable del emplazamiento de las tobas y vulcanoclastitas de esta formación, constituiría otra manifestación de actividad tectónica en la región durante este lapso. Las fallas que afectan a la Formación Suchilquitongo, así como su inclinada posición estructural, indican actividad tectónica de fallamiento posterior al Mioceno Medio, que tal vez se prolongó hasta el Plioceno, dado que el Conglomerado Telixtlahuaca está también estructuralmente inclinado.

La historia geológica cenozoica del área puede resumirse de la siguiente forma: el

basamento precenozoico estaba constituido por cuerpos de metamorfitas precámbricas y paleozoicas, así como por calizas cretácicas marinas plegadas y falladas con anterioridad a la génesis de la secuencia cenozoica. En la superficie de este territorio se desarrollaron diferencias de relieve causadas por fallamiento en bloques del basamento, que eventualmente condujeron a la formación de una cuenca o depresión, que eventualmente formaría el Valle de Oaxaca.

En esta depresión, delimitada al oeste por terrenos elevados metamórficos y al este por terrenos calcáreos y metamórficos, se emplazó en el Terciario premioceno medio, un pequeño conjunto de cuerpos lávicos latitandesíticos que fueron cubiertos por las volcanoclastitas, tobas y sedimentitas que constituyen la Formación Suchilquitongo, depositada en charcas o lagos de poca profundidad, tal vez conectados por una modesta red fluvial, y que frecuentemente debieron quedar cubiertos por piroclastos, producto de actividad explosiva que ocurrió cercana al área, coetáneamente a la sedimentación Suchilquitongo. La depresión debió experimentar hundimiento contemporáneo a la sedimentación, asociado a fallamiento; pulsos de éste posteriores a la deposición de esta unidad, la afectaron y bascularon hacia el noreste, e involucraron también al Conglomerado Telixtlahuaca.

Tanto la geometría de la deformación por fallamiento, como la constitución geológica de la secuencia terciaria en el área de estudio, sugieren que el fallamiento asociado a la formación de la depresión ha ido migrando cronológica- y geográficamente desde la porción central de la depresión (donde debió iniciarse) hacia los extremos (donde es más reciente). La actividad tectónica expresada por el fallamiento y por el vulcanismo, cesó en el Terciario Tardío, y el área quedó sujeta a la erosión, cuyos productos se han acumulado parcialmente, formando los depósitos cuaternarios.

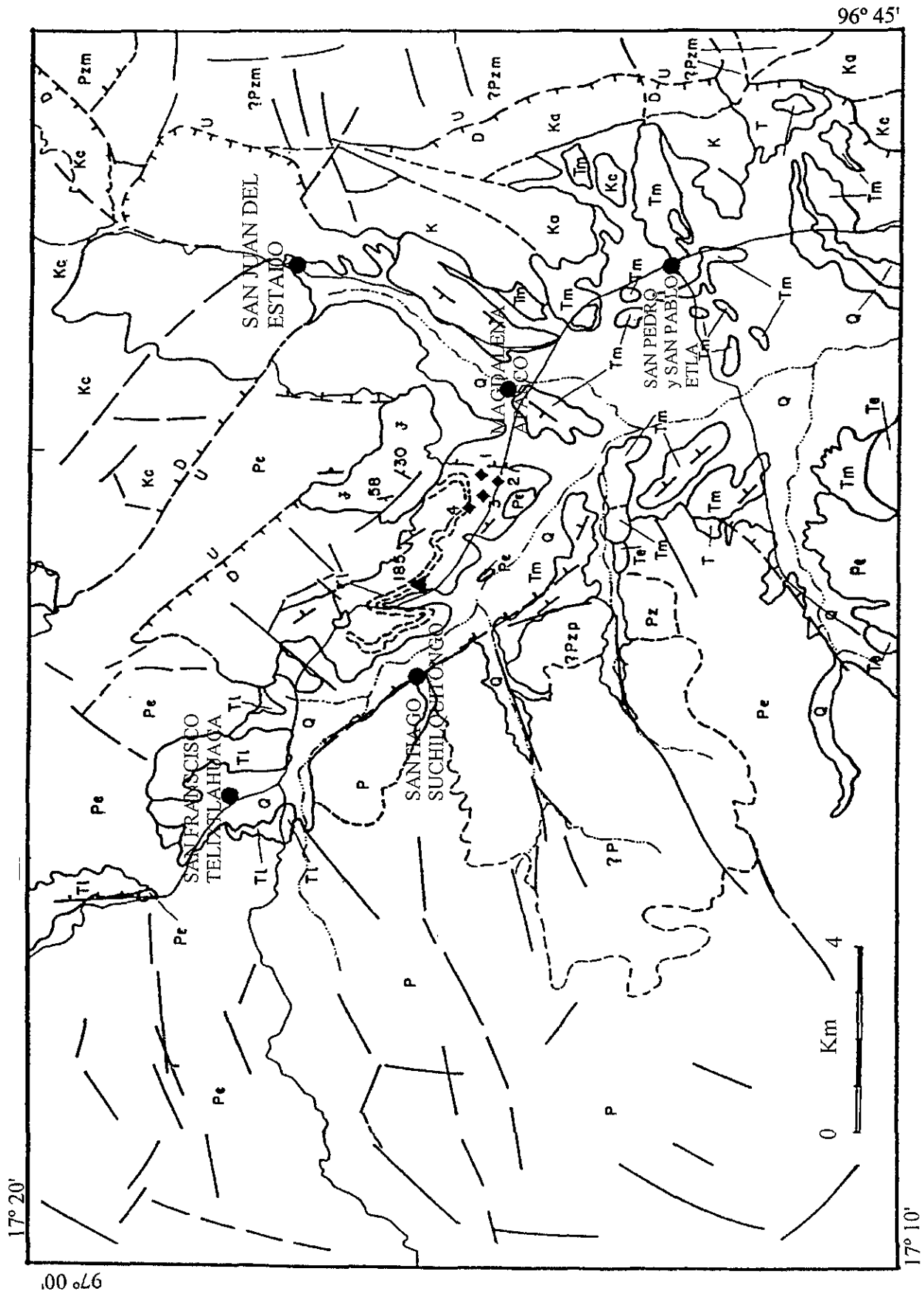
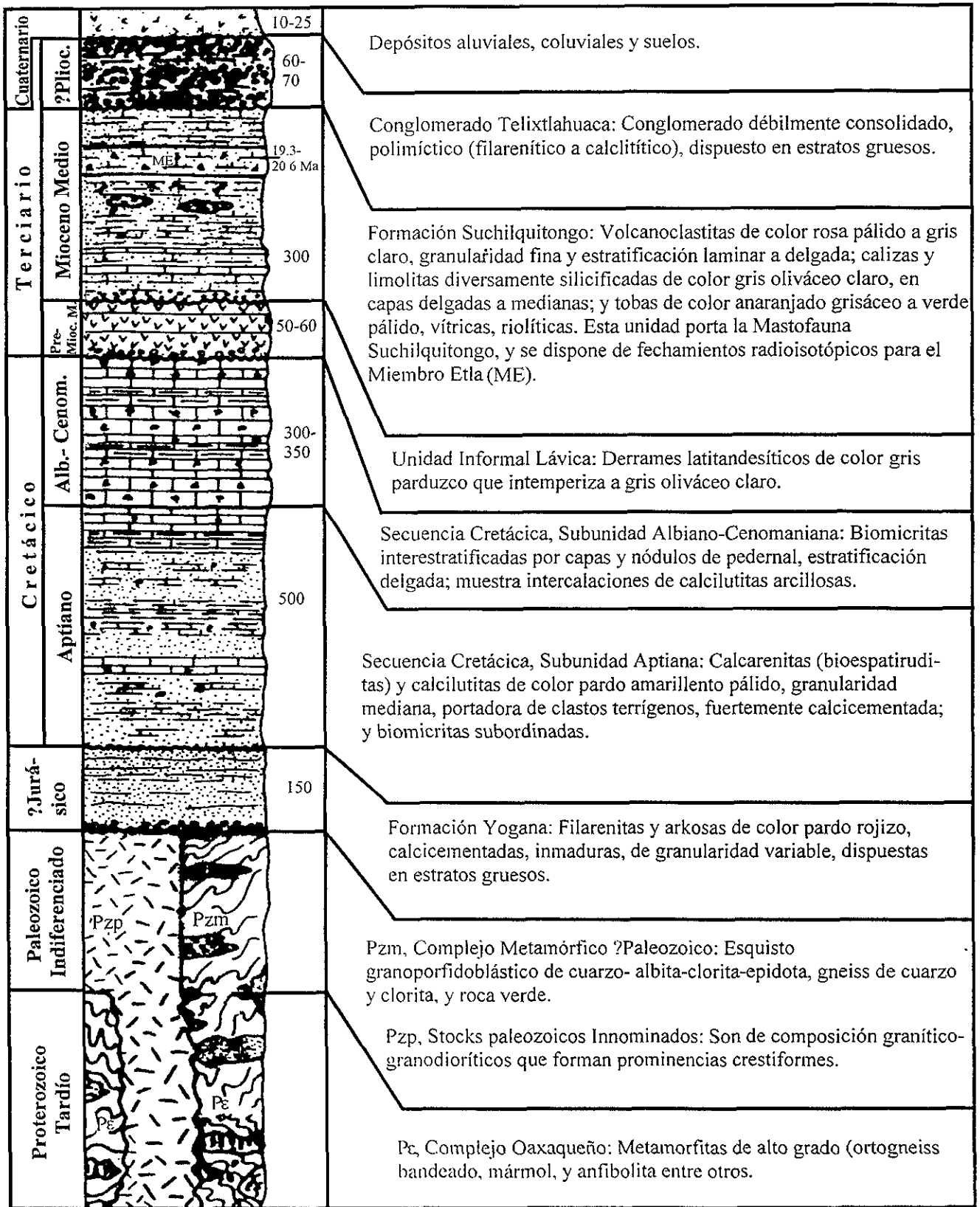


Figura 4. Mapa Geológico del Área Suchilquitongo, región noroccidental del Valle de Oaxaca. (Modificado de Ferrusquía-Villafranca, 1990a).



EL AREA MATATLAN, BARSTOVIANO MEDIO DEL ESTADO DE OAXACA.

MARCO GEOGRAFICO.

Localización.

El área se encuentra ubicada en la porción suroriental del Valle de Oaxaca (Figura 2), entre los 16°50'-17°00' Lat. N y los 96°15'-96°30' Long. W (Figura 6). Tiene forma rectangular con su lado mayor en sentido este-oeste, mide 26.75 km de largo por 18.5 km de ancho, que corresponde a una extensión de 494.78 km² aproximadamente. Administrativo-políticamente incluye a los municipios de Díaz Ordáz, San Pablo Villa de Mitla, Lorenzo Albarradas, San Juan del Estado, San Dionisio Ocotepc y Santiago Matatlán, San Bartolomé Quialana y San Lucas Quiavini, y Tlacolula de Matamoros.

Acceso.

La Carretera Federal 190 (Carretera Panamericana), tramo Oaxaca-Tehuantepec, entre los kilómetros 30 y 53, es la principal vía de acceso y recorre al área en dirección noroeste-sureste. Del kilómetro 42.8 aproximadamente, parte un camino pavimentado que llega hasta San Pablo Villa de Mitla; a partir de ahí, se desprenden dos caminos de terracería, el más corto hacia el sureste comunica con Xaagá, mientras que el más largo que se dirige hacia el este conecta con San Lorenzo Albarradas y el sitio de recreo Manantial Hierve el Agua. De Tlacolula de Matamoros sale hacia el norte un camino pavimentado que se bifurca para comunicar con Santa Ana del Valle y Díaz Ordáz, hacia el sur son caminos de terracería que unen a la primera población con San Bartolomé Quialana y San Lucas Quiavini. Santiago Matatlán se encuentra en el costado oeste de la vía de acceso principal entre los kilómetros 48 y 49, esta entidad se comunica con San Dionisio Ocotepc al través de un camino de terracería.

Población y Cultura.

El principal centro urbano del área es la Ciudad de Tlacolula de Matamoros, que es el sitio donde se desarrolla la actividad económica. Otros poblados importantes son San Pablo Villa de Mitla, que es asiento del complejo arqueológico Mitla, que constituye un importante atractivo turístico; y Matatlán donde se encuentran importantes destilerías de

mezcal.

Se estima que aproximadamente unas 20 a 25, 000 personas habitan el área.

Las actividades económicas del área incluyen la agricultura, el comercio, el turismo y la artesanía. La ganadería y la explotación forestal se encuentran menos desarrolladas. Con respecto a la educación, las escuelas primarias se encuentran en la mayoría de los poblados, las secundarias en los principales, y preparatorias y escuelas técnicas de nivel medio sólo en Tlacolula de Matamoros.

Rasgos Geomórficos.

El Area se encuentra en la Subprovincia Tierras Altas de Oaxaca y Puebla, subdivisión mayor de la Provincia Fisiográfica y Morfotectónica Sierra Madre del Sur (Ferrusquía-Villafranca, 1990b).

El geomorfo montañoso es variable y abrupto, en vista del amplio espectro altitudinal que se desarrolla en el área; en la porción nororiental va de los 1, 200 a los 2, 800 m.s.n.m. en una distancia horizontal de aproximadamente 19 km, mientras que para las regiones central y centroseptentrional va de 1, 700 a 2, 800 m.s.n.m. en sólo 6 km. La zona más baja del área corresponde al Valle, delimitado por la cota de los 1, 800 m.s.n.m..

Rasgos Hidrográficos.

El recurso hidrográfico principal es el Río Tlacolula, afluente del Río Atoyac de Oaxaca, fluye en sentido este a oeste y cruza el área en su porción central, y presenta una extensa red de drenaje dendrítico. Los afluentes principales son el Río Seco de Tlacolula, el Río Seco de Matatlán y el Arroyo la Fortaleza al oeste de Mitla.

Clima.

En el área predomina un clima lluvioso de latitud media Cw.

Biota.

Las vegetaciones dominantes para el área son la selva baja caducifolia en el valle y el bosque de pino-encino para las serranías aledañas, en realidad estos tipos de vegetación han sido considerablemente afectados por la actividad humana; la única vegetación natural que ha sobrevivido es el matorral de agave, especialmente en Matatlán y en la Sierra de Quiavini-San Dionisio (Ferrusquía-Villafranca, 1990b).

En lo que respecta a la fauna, los mamíferos se encuentran representados por animales de talla pequeña como roedores, lagomorfos y quirópteros. La avifauna es más diversa e incluye especies frugívoras, granívoras, insectívoras y rapaces. La herpetofauna ocupa los hábitats menos perturbados de las sierras y presenta una diversidad intermedia entre la avifauna y la mastofauna. La ictiofauna es sumamente escasa y se encuentra restringida a aquellos cauces con agua a lo largo de todo el año (*op. cit.*).

MARCO GEOLOGICO.

Antecedentes.

Los trabajos geológicos que traten del Area Matatlán son sumamente escasos y la mayoría de ellos describen de manera muy general la geología de la zona (Barrera, 1946; Salas, 1949; Pesquera & Martínez, 1956; Olivares-Ramírez, 1956; Ferrusquía-Villafranca, 1990d). El único reporte geológico detallado es el Informe Final CONACyT realizado por Ferrusquía-Villafranca (1990b), que describe la geología Cenozoica del área, por lo que éste constituye la base utilizada en la presente investigación.

Litoestratigrafía.

Eratema Precenozoico.

La secuencia precenozoica incluye cuerpos litoestratigráficos formados por calizas y calcarenitas deformadas de edad cretácica, ubicados en las porciones suroccidental y oriental del área (Figura 6) con una extensión de 130.26 km² (=26.32%) aproximadamente. Ferrusquía Villafranca (1990b), designa a esta unidad como Secuencia Cretácica Semidiferenciada integrada por una Subunidad ?Aptiana y una Subunidad ?Cenomaniana.

La Subunidad Aptiana se encuentra principalmente en la porción suroriental del área, aunque también aflora un pequeño cuerpo en la parte suroccidental (Figura 6); en conjunto ocupan una superficie de 91.9 km², que corresponde al 18.91% del total del área. Su color varía de pardo amarillento pálido a anaranjado grisáceo; en muestras frescas va de gris oliváceo claro a gris parduzco claro o gris oliváceo claro. Está constituida por calizas micríticas, oomicríticas peletíferas y no peletíferas de bajo contenido fosilífero y sedimentos terrígenos escasos, intercaladas por calcarenitas que incluyen margas lutíticas a arenosas finas deleznales y cuarzo y arcilla como los terrígenos principales. Presenta en

general una estratificación de mediana a gruesa, con extenso fracturamiento que es perpendicular al plano de los estratos y un espesor estimado de 500-600 m.

La Subunidad Aptiana se encuentra de moderada a intensamente plegada, con inclinaciones que varían de 25°-45°, pero que no muestran una distribución definida que indique algún sistema de estructuras dominantes. Está afectada por dos sistemas de fracturas y fallas, el primero donde predominan las fracturas tiene una disposición aproximada de N60°W-S60°E, y el segundo donde las fallas son típicas es perpendicular al primero.

La presencia de microfósiles tales como *Nannoconus steinmani* y *Globigerinoides ferrealensis* sugieren una edad Aptiana. Las relaciones estratigráficas de este cuerpo de roca indican que es la unidad más antigua, dado que el contacto inferior de la unidad no aflora; se encuentra sobreyacida discordantemente por la secuencia cenozoica como se presenta en Manantial Hierve el Agua, además al sur de Quiavini parece subyacer concordantemente a la Subunidad ?Cenomaniana.

La Subunidad ?Cenomaniana aflora en el rincón suroccidental del área (Figura 6), ocupa una superficie de 38.37 km², que corresponde al 7.41% del total del área; está constituida por calizas micriticas pobremente fosilíferas de color gris oscuro a oliváceo que intemperiza a gris rosáceo o anaranjado muy pálido, además frecuentemente se encuentran nódulos o capas de pedernal pardo muy oscuro a negro. La estratificación va de mediana a gruesa y el espesor estimado es de unos 120-150 m.

Estructuralmente se presenta un homoclinal dirigido N45°W-S45°E con una inclinación nororiental que varía de 20-35° o más, dicha estructura se encuentra cortada por un sistema de fracturas perpendiculares a ella.

La presencia de los microfósiles *Pithonella ovalis* y *Hedbergella planispira*, y una aparente subyacencia concordante con la Subunidad ?Aptiana observada en Quiavini, indican una edad posterior a esta última, por lo que se asigna tentativamente al ?Cenomaniano.

Aún cuando la Secuencia Cretácica se encuentra afectada por plegamientos, no se define algún patrón en particular. sin embargo, se distinguen los siguientes rasgos: en la Subunidad ?Aptiana un amplio pliegue homoclinal con orientación N35°E-S35°W e

inclinación 20° al NW, en la subárea Manantial Hierve el Agua; un sinclinorio parcialmente recostado de rumbo NW e inclinaciones de 20°-30° al NE, en la subárea Quiaviní-Quialana. En la Subunidad Cenomaniana sólo se observa un homoclinal de rumbo NW con inclinaciones de 20° a 35° hacia el NE.

La Secuencia Cretácica se encuentra afectada como se mencionó con anterioridad por dos sistemas de fallas y fracturas, en uno de ellos las fracturas son más frecuentes, el otro que es perpendicular al anterior está caracterizado por fallas de carácter normal y planos de ángulo alto. Las fallas más importantes separan a la Secuencia Cretácica de la Cenozoica, que ocupa el bloque caído que define un graben limitado por los pilares tectónicos cretácicos.

El fracturamiento y fallamiento observado, se encuentran asociados a procesos orogénicos que formaron las principales sierras que se desarrollan en el área. Este fenómeno sugiere que la superficie de la Secuencia Cretácica tuviese importantes diferencias de relieve en distancias muy cortas (Ferrusquía-Villafranca, 1990b).

Eratema Cenozoico.

La secuencia terciaria está representada por la Toba Mitla, la Unidad Afanítico-Porfirítica, la Formación Matatlán, y la Unidad Informal Conglomerática.

La Toba Mitla esta constituida por tobas (como su nombre lo indica) félsicas de flujo, cristalovítricas a vítrico-cristalinas, de soldamiento variado, con un color que va de gris oliváceo o parduzco a rosa anaranjado, e intemperiza a pardo pálido. La estratificación va de mediana a gruesa, ocasionalmente algunos estratos llegan a presentar estratificación cruzada o gradual inversa. El espesor estimado de esta unidad en el área es de 500 a 1000m (Figura 7).

Esta unidad se encuentra integrada por dos miembros informales que se distinguen por sus atributos texturales, grado de soldamiento y espesor. El Miembro Informal Inferior está constituido por las tobas de flujo que forman el piso de los vallecitos de Mitla y Matatlán, presenta con más frecuencia variedades tobáceas vítricas y liticovítricas con un soldamiento moderado y espesor estimado de 100-150m. Por su parte, el Miembro Informal Superior está formado por las tobas de flujo que se encuentran por arriba de las que constituyen al Miembro Informal Inferior, las variedades texturales más comunes son la

crystallo-vítrica y la vítrico-cristalina con un grado de soldamiento variable y espesor estimado de 500-900 m.

Con base en los atributos texturales (tamaño de las clases de piroclastos y grado de soldamiento principalmente), se propone que la Toba Mitla tuvo un origen piroclástico donde la fuente o fuentes eruptivas no se encontraban ampliamente separadas, así mismo la presencia de pequeños cuerpos subvolcánicos e hipabisales indicarían que la cámara magmática se encontraba muy próxima al área estudiada (Ferrusquía-Villafranca, 1990b). Por otra parte, la relación espesor:extensión que es del orden de 1:100-1:200, sugiere que dicha unidad litoestratigráfica se formó mediante erupciones intermitentes de baja intensidad (*op. cit.*).

Estructuralmente, la Toba Mitla se encuentra afectada por cuatro sistemas de fallas y fracturas que se cortan perpendicularmente. El primero limita el borde suroccidental del cuerpo principal de la Toba Mitla, se encuentra formado por fallas y fracturas que tienen una dirección dominante N50°W-S50°E; el segundo tiene una orientación principal N40°E-S40°W y separa al cuerpo principal de la Secuencia Cretácica Semidiferenciada. El otro par de sistemas esta formado principalmente por fracturas que presentan una orientación N-S y E-W.

La Toba Mitla sobreyace discordantemente a la Secuencia Cretácica Semidiferenciada y se encuentra subyacida en discordancia por la Formación Matatlán.

En lo que respecta a la edad, el fechamiento radiométrico de muestras del Miembro Informal Superior indican edades radioisotópicas K-Ar de 14.3 a 15.3 Ma [Ferrusquía-Vilafranca, 1990b; Ferrusquía-Villafranca & McDowell, 1996 (en prensa)], que denotan una edad barstoviana media.

Ferrusquía-Villafranca (1990b) denominó Unidad Informal Afanítico-Porfirítica a un conjunto de cuerpos lávicos e hipabisales de tamaño pequeño a mediano y que se encuentran asociados a la Toba Mitla.

Con base en la distribución espacial de los cuerpos que constituyen a esta unidad, fue subdividida en tres subconjuntos geográficamente separados y que se expresan geomorfológicamente en el área como lomas bajas.

(1) Subconjunto Tlacolula-Santa Ana-Díaz Ordáz.- Está representado por cuatro cuerpos

casi circulares de tamaño mediano ubicados al norte del Valle de Tlacolula (Figura 6); constituidos por rocas porfíricas medianas a gruesas, altamente intemperizadas, de composición mineralógica desconocida, y lávicas de variedad afanítica a finamente porfírica con textura típicamente fluidal y de composición riolítica a riodacítica, su coloración varía de pardo pálido, rosa pálido, rojo grisáceo a anaranjado grisáceo que intemperizan rojo grisáceo o pardo amarillento pálido.

(2) Subconjunto Quialana-Quiavini.- Incluye tres cuerpos pequeños ovoides situados al sur del Valle de Tlacolula (Figura 6). Están constituidos principalmente por rocas porfíricas de composición latítica a andesita latítica de coloración gris oscuro que intemperiza a pardo moderado; una fracción mucho menor incluye rocas lávicas riodacíticas, así como granito alcalino.

(3) Subconjunto Rancho Corral del Cerro-Albarradas.- Está integrado por dos cuerpos pequeños aledaños a las entidades que le dan nombre a este subconjunto. Está formado exclusivamente por rocas porfíricas moderada a intensamente alteradas. Aquellas con un menor grado de alteración tienen un color gris oliváceo claro a pardo grisáceo que intemperiza a gris amarillento o a pardo amarillento oscuro. La composición mineralógica de estas rocas es imprecisa debido a que se encuentran muy intemperizadas.

El origen de los cuerpos que incluyen a la Unidad Informal Afanítico-Porfírica es esencialmente de tipo volcánico. La mayor cantidad de rocas porfíricas en los Subconjuntos Quialana-Quiavini y Rancho Corral del Cerro-Albarradas son indicativas de una mayor profundidad de emplazamiento y condiciones de enfriamiento más lentas.

Estructuralmente, los cuerpos que integran el Subconjunto Tlacolula-Santa Ana- Días Ordáz muestran un alineamiento en una dirección N40°E-S40°W, probablemente asociados a una falla o zonas de fallas. En lo que respecta al Subconjunto Quialana-Quiavini, los cuerpos que lo constituyen forman un arco de aproximadamente 3 km de longitud que define un círculo virtual de unos 13.5 km de radio y cuyo centro estaría 45° al suroeste de Quiavini. El último subconjunto muestra un alineamiento en una dirección estructural N84°E-S84°W (Ferrusquía-Villafranca, 1990b).

Las relaciones estratigráficas de esta unidad muestran que el Subconjunto Tlacolula-Santa Ana-Días Ordáz tiene contacto exclusivamente con la Toba Mitla, mientras que los otros

subconjuntos se relacionan con la Toba y con la Subunidad ?Aptiana.

Con base en la posición estratigráfica de la Unidad se determinó de manera indirecta su edad, los cuerpos relacionados con la Subunidad ?Aptiana son post-cretácicos mientras que el contacto con la Toba Mitla indica coetaneidad con esta última (Ferrusquía-Villafranca, 1990b).

La Formación Matatlán, portadora de los restos fósiles, se encuentra en la porción centromeridional del área (Figura 6) formando el fondo del extremo suroriental del Valle; tiene una extensión de 26.19 km², que corresponden al 5.3% del total del área.

Se encuentra constituida por sedimentos finos de origen volcanoclástico, sedimentos finos asociados, así como por arcillitas y tobas interestratificadas a varios niveles. Estas rocas se encuentran alteradas a diferentes grados por la acción del intemperismo y la erosión. El espesor estimado va de 150-200 m (Figura 7).

Los sedimentos volcanoclásticos constituyen la variedad más común, se encuentran dispuestas en estratos medianos, la coloración varía de pardo amarillento pálido que intemperiza a gris parduzco claro, a gris parduzco claro y gris oliváceo sin cambios de intemperización. Texturalmente esta variedad es bimodal, una de las modas corresponde a limo con un poco de arcilla y la otra tiene un tamaño de arena fina a mediana. La fracción volcánica original presentaba una composición riolítica, este material piroclástico estuvo expuesto a la intemperización y a la erosión y fue selectivamente redepositado mediante procesos fluviales, lacustres y de movimiento de masas. De esta variedad se recuperaron los ejemplares de vertebrados fósiles.

Los sedimentos finos asociados incluyen areniscas y un conglomerado, este último de estratificación gruesa, se encuentra constituido por clastos de tamaño granular a cántico de composición variable (riolítica, riodacítica-porfirítica riodacítica, traquítica afanítica y monzonítica granítica), la coloración varía de anaranjado amarillento oscuro, sin cambio de intemperización a gris amarillento, que intemperiza a pardo amarillento pálido. El conglomerado, al igual que la variedad más común, se encuentran intensamente intemperizados, lo que sugiere que los cuerpos formados por este material representen depósitos de canal fluvial o derrames de lodo.

Las intercalaciones de arcillitas y tobas son poco comunes, y se desarrollan en

estratos laminares. La primera variedad incluye arcillitas bentoníticas de color gris verdusco claro que intemperiza a gris amarillento o gris pardusco claro que intemperiza a gris rosáceo, texturalmente son monomodales formadas exclusivamente por arcilla o bimodales constituidas por arcilla y limo, en ellas se encuentran restos foliares mal conservados que sugieren vegetación acuática; la presencia de este tipo de vegetación aunado con la composición y la alteración del material que constituyen a las arcillitas, son indicativas de ambientes fluviales o lacustres. En lo que respecta a las tobas, son típicamente vítreas de composición riolítica de color gris rosáceo que intemperiza a pardo amarillento pálido.

En general, los efectos de intemperización sugieren retrabajamiento y depositación en sitios cercanos al del emplazamiento original así como movimiento de masas; la composición del conglomerado y las intercalaciones son por su parte indicativas de depósitos de origen fluvial y/o lacustres (Ferrusquía-Villafranca, 1990b).

Estructuralmente, esta unidad muestra inclinaciones variables de 10° a 30°, se encuentra afectada por un sistema de fallas y estructuras que genera bloques con basculamientos modestos.

La Formación Matatlán sobreyace discordantemente a la Toba Mitla así como a la Secuencia Cretácica Semidiferenciada, y subyace de manera discordante a los depósitos cuaternarios.

Los datos geocronométricos obtenidos para la Toba Mitla, que oscilan entre 14.3 a 15.3 Ma [Ferrusquía-Villafranca, 1990b; Ferrusquía-Villafranca & McDowell, 1996(en prensa)], corresponden al Barstoviano Medio y establecen la edad máxima probable para la Formación Matatlán, y el conjunto paleomastofaunístico recuperado de ella.

En el Sureste del país esta formación es correlativa con la Formación El Camarón del Area Nejapa [Ferrusquía-Villafranca, 1990d, 1995(en prensa)].

La Unidad Informal Conglomerática completa la secuencia terciaria, se encuentra representada por un pequeño cuerpo ubicado entre los kilómetros 51 y 52 de la vía de acceso principal. La constituye un conglomerado deleznable de gravas, guijas y cantos de caliza, vulcanitas riolíticas y riódacíticas y escasos clastos de metamorfitas: interestratificado por arenisca tobácea también deleznable. Presenta estratificación gruesa y

el espesor estimado es de unos 60 m (Figura 7).

Estructuralmente muestra una inclinación de unos 25° hacia el N40°E.

Las relaciones estratigráficas de la Unidad Informal Conglomerática son inciertas, aparentemente sobryace de manera discordante areniscas tobáceas de la Formación Matatlán, por lo anterior se propone que este cuerpo tenga una edad probablemente post-miocénica *i.e.* pliocénica (Ferrusquía-Villafranca, 1990b).

El sistema cuaternario está representado por depósitos aluviales, coluviales y suelos.

Por otro lado, en la Secuencia Cenozoica las fallas y fracturas se encuentran más desarrolladas que en la Toba Mitla y la Unidad Afanítico-Porfirítica. La Toba Mitla se encuentra afectada por 4 sistemas de fallas y fracturas; el primer par presenta una dirección preferencial N50°W-S50°E y N40°E que coincide con el sistema de la Secuencia Cretácica, con fallas del mismo tipo a las que se presentan en ésta última; esta misma coincidencia se observa para los cuerpos del Subconjunto Tlacolula-Santa Ana-Díaz Ordáz de la Unidad Informal Afanítico-Porfirítica, arreglados en una dirección N40°E-S40°W. Este sistema de fallas separa a la Toba Mitla de la Secuencia Cretácica, de la Formación Matatlán y de los Depósitos Cuaternarios, siendo estos últimos los que ocupan el bloque caído (nivel estructural inferior) y la Toba el levantado (nivel estructural superior).

El segundo par de sistemas presenta una orientación N-S y E-W, que coincide con los cuerpos del Subconjunto Corral del Cerro-Albarradas alineados en dirección E-W. La disposición de los elementos de estos sistemas NW-SE y NE-SW indica un campo de esfuerzo tensional orientado en sentido E-W y afectado por esfuerzos de compresión en dirección N-S (Ferrusquía-Villafranca, 1990b).

Para la Formación Matatlán no se presenta ningún patrón discernible de fallamiento/fracturamiento, sólo se observa la presencia de algunas fallas.

Con base en los datos de fechamiento radiométrico de la Toba Mitla, la edad del fallamiento/fracturamiento se considera posterior al Mioceno Tardío. Dado que la Formación Matatlán es suprayacente a la Toba Mitla y la Unidad Afanítico-Porfirítica también se encuentra afectada estructuralmente, pero sus elementos no se resuelven en el mismo patrón de sistemas observados en las unidades antes mencionadas; se hipotetiza una fase adicional de fallamiento posterior a la previamente citada.

La historia geológica cenozoica del área Matatlán puede resumirse de la siguiente forma: El basamento precenozoico refleja una superficie con importantes diferencias de relieve en distancias muy cortas, la presencia de calizas y calcarenitas cretácicas fuertemente plegadas y falladas atestiguan dicho fenómeno.

Para el Mioceno Medio y Tardío se presentó actividad volcánica silícica de tipo explosivo, evidenciada por los piroclastos que constituyen la Toba Mitla; de igual forma se incluyen procesos subvolcánicos e hipabisales responsables del emplazamiento de los cuerpos que forman la Unidad Afanítico-Porfirítica.

El extenso proceso de fallamiento y fracturamiento que afectan a las unidades antes mencionadas permitió la formación de depresiones adicionales que fueron cubiertas por la Formación Matatlán, cuya deposición debió ocurrir muy poco después del emplazamiento de la Toba y la Unidad Afanítico-Porfirítica.

Las intercalaciones de tobas silícicas observadas en la Formación Matatlán indican que la actividad volcánica ocurrió de manera intermitente contemporáneamente a la deposición. El fallamiento/fracturamiento de ésta última unidad indica actividad tectónica que cesó antes del Pleistoceno en vista de que los depósitos cuaternarios no se encuentran afectados estructuralmente.

Finalmente, en algún momento entre el Mioceno Medio y el Cuaternario terminó de la deposición de la Formación Matatlán, todas las unidades litoestratigráficas precuaternarias quedaron expuestas a la acción de la erosión y denudación; este hecho queda atestiguado parcialmente por los depósitos cuaternarios.

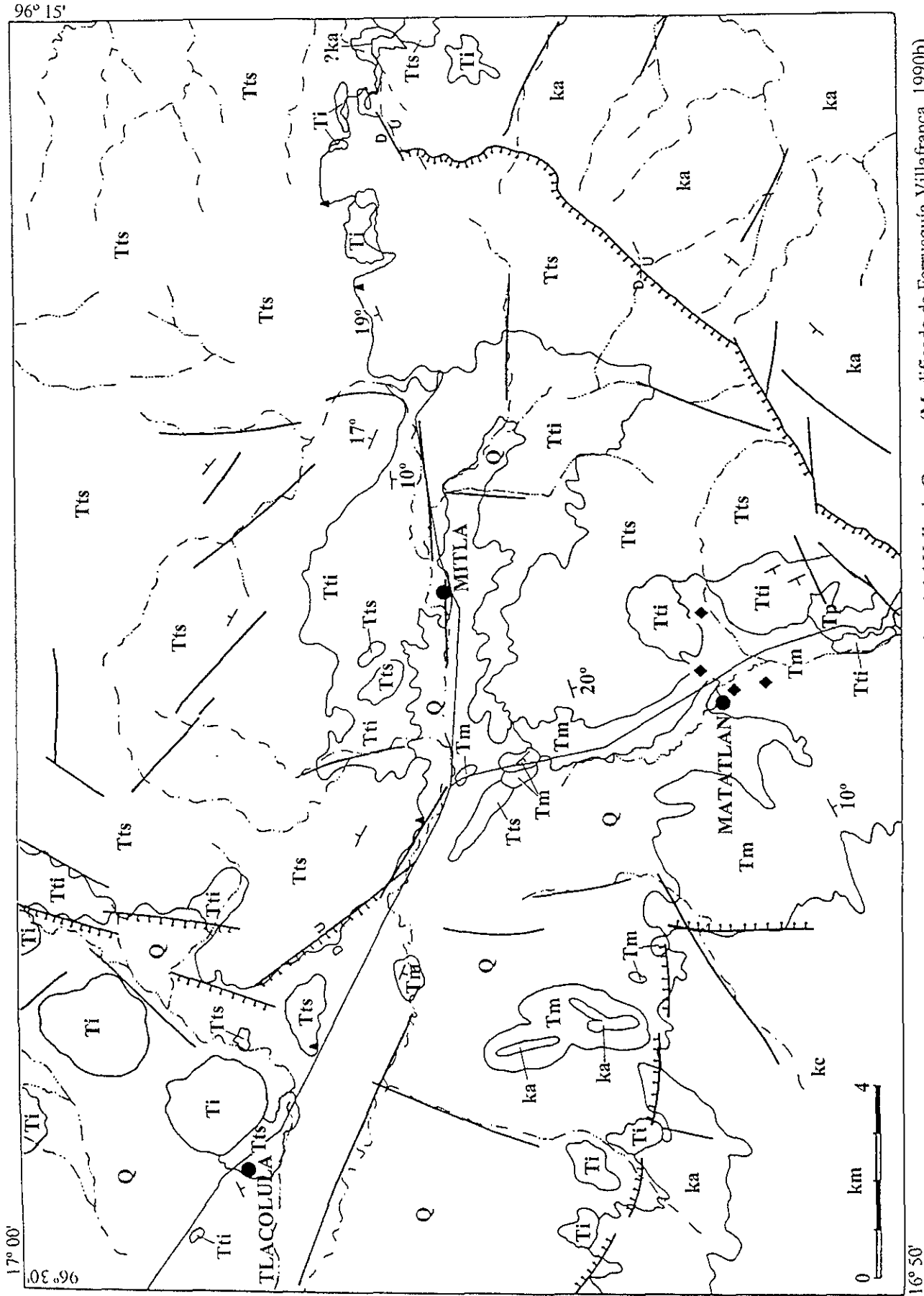
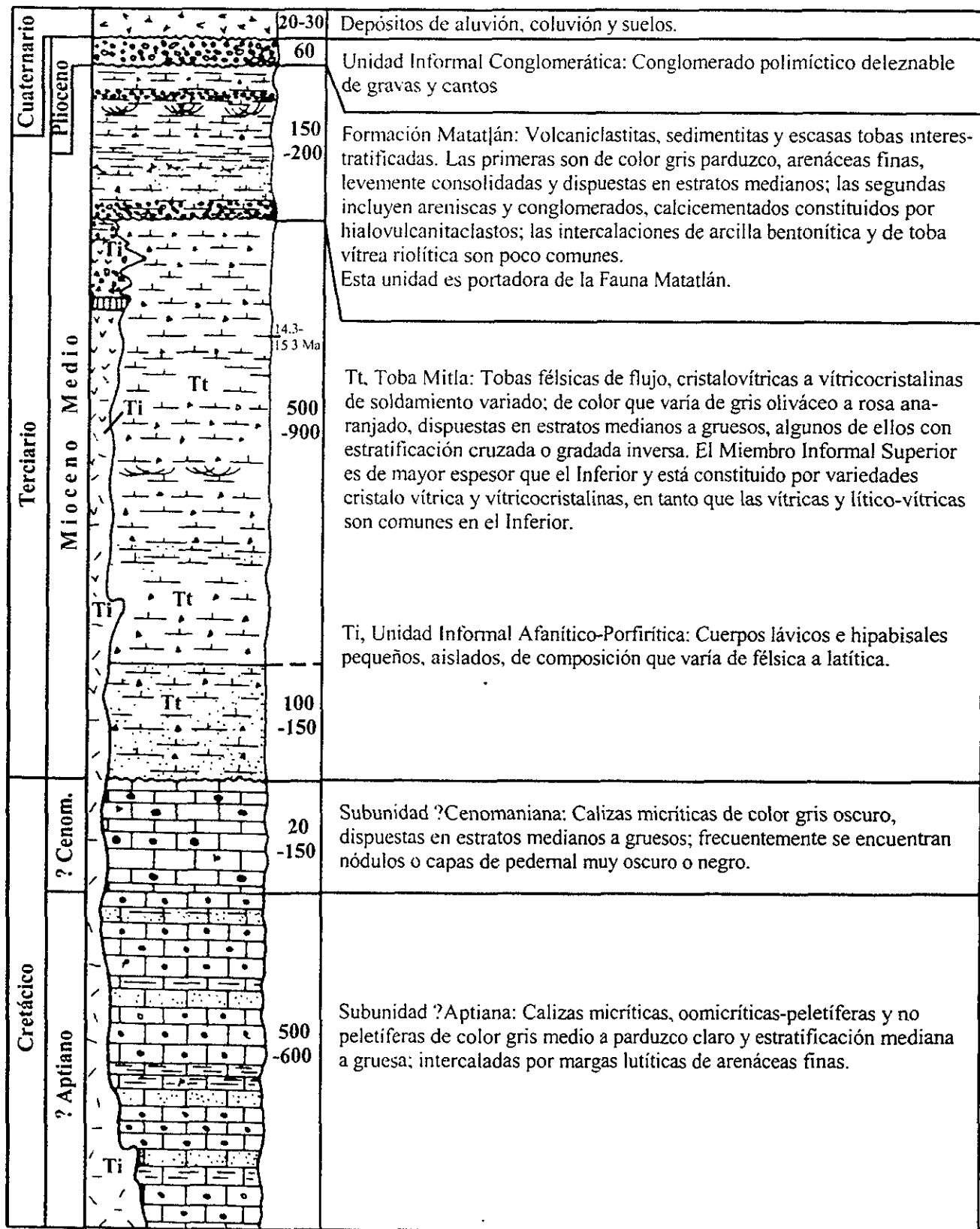


Figura 6. Mapa Geológico del Area Tlacolula-Mitla-Matatlán, región suroriental del Valle de Oaxaca (Modificado de Ferrusquía-Villafranca, 1990b).



EL AREA NEJAPA, BARSTOVIANO MEDIO DEL ESTADO DE OAXACA.

MARCO GEOGRAFICO.

Localización.

El Area Nejapa se encuentra ubicada en la región occidental del Istmo de Tehuantepec (Figura 2), parte centro-meridional del Estado de Oaxaca entre los 16°30'-16°40' Lat. N y los 95°55'-96°10' Long. W (Figura 8); tiene forma rectangular con su lado mayor en dirección este oeste con 26.8 km de longitud, por 18.5 km en su lado menor, que cubren una extensión de 479.8 km². Político-administrativamente incluye a los municipios de San Pedro Totolapan, Santa María Zaquitlán, San Carlos Yautepec, Nejapa de Madero, y San Juan Lajarcia.

Acceso.

La Carretera Federal 190 entre los kilómetros 110 y 154 tramo Oaxaca-Tehuantepec es la principal vía de acceso. Los diferentes poblados incluidos en el área se encuentran comunicados al través de caminos de terracería bien conservados que parten de la Carretera Panamericana; del kilómetro 125 sale el Camino Las Animas-La Mancornada-Soledad Salinas; el Camino El Gramal-Nejapa de Madero-Santa Ana Tavela, sale del kilómetro 126, se dirige al este para llegar a Nejapa y de ahí al noreste para comunicarse con Santa Ana; del kilómetro 133.4 parte el Camino El Camarón-San Carlos Yautepec; el Camino a San Juan Lajarcia parte del kilómetro 152.3; el último camino es el del Servicio de la Torre de Microondas que parte de kilómetro 144.9.

Población y Cultura.

La población más importante del área es El Camarón, donde se desarrolla la actividad económica principal, se estima que tiene de 3, 000 a 4, 000 habitantes. Los otros poblados presentes son Nejapa, Lajarcia, El Gramal, Las Animas, La Mancornada, Soledad Salinas, San José de Gracia y El Manguito. El número total de habitantes se encuentra entre 6, 550 a 9, 880.

La actividad económica principal es la agricultura de riego y de temporal, en las sierras se lleva a cabo la explotación forestal a menor escala, la ganadería de especies menores y el comercio completan la economía que se desarrolla en el área.

En la zona existen básicamente escuelas primarias, sólo en El Camarón hay secundaria.

Rasgos Geomórficos.

El Area Nejapa se encuentra en la Subprovincia Tierras Altas de Oaxaca y Puebla, subdivisión mayor de la Provincia Fisiográfica y Morfotectónica Sierra Madre del Sur (Ferrusquía-Villafranca, 1998).

Se reconocen dos geomorfos principales, una planicie que corresponde al Valle de Nejapa con una altitud de 600-650 m y ocupa una extensión de aproximadamente 112 kms²; el otro geomorfo es el montañoso, que se encuentra expresado por mesetas como las del Cerro de Microondas en la parte suroriental, o las del sur de San José (parte noroccidental) o del occidente de El Gramal (parte central), y cerros aislados como el presente en la parte centro-occidental del área. Estas elevaciones tienen un rango altitudinal de 800 a 2, 000 m.s.n.m.

Rasgos Hidrográficos.

El recurso hidrográfico principal es el Río Quiechapa, se encuentra ubicado en la parte septentrional del área, tiene un flujo hacia el este y drena en el Río Tehuantepec; su afluente principal es el Río de la Virgen, aunque existen otros como El Arroyo de la Mancornada y El Arroyo de las Salinas cerca de las poblaciones que les dan nombre, y la Barranca del Salado y el Arroyo Diniquini entre Nejapa y Santa Ana Tavela. El drenaje que se desarrolla es de tipo dendrítico.

Clima.

El clima que prevalece en el área es estepario cálido con invierno seco y otoño ligeramente lluvioso BS₁ (h') w" (w) (I') g (Ferrusquía-Villafranca, 1990c).

Biota.

En las serranías predomina el bosque de pino encino, mientras que en los niveles inferiores la selva baja en la actualidad se encuentra reemplazada por vegetación cultivada.

La mastofauna esta compuesta por mamíferos de talla pequeña como roedores, lagomorfos y quirópteros; la ornitofauna es más diversa que la anterior e incluye especies granívoras, insectívoras y frugívoras. La herpetofauna e ictiofauna son menos diversas (*op. cit.*).

MARCO GEOLOGICO.

Antecedentes.

Existen tres trabajos paleontológicos sobre del Area Nejapa (Stirton, 1954; Wilson, 1967; Ferrusquía-Villafranca, 1990d), en los cuales se trata someramente la geología. Otros trabajos describen de manera muy general la geología de la región (Pesquera & Martínez, 1956; Olivares, 1956; López-Ramos, 1974; INEGI, 1982b).

Sólo el Trabajo Geológico de Ferrusquía-Villafranca [1990c, 1995 (en prensa)] describen de manera detallada la geología del Area Nejapa, por lo que constituyen la base utilizada en la presente investigación.

Litoestratigrafía.

Eratema Precenozoico.

El basamento precenozoico incluye a la Unidad Informal Tobácea Lajarcia y a la Unidad Informal Lávica (Ferrusquía-Villafranca, 1990c).

La Unidad Informal Tobácea Lajarcia incluye un cuerpo litoestratigráfico que aflora en el rincón suroriental del área en las inmediaciones del poblado San Juan Lajarcia (Figura 8), se expresa geomórficamente como una loma alargada en sentido NNW-SSE, y tiene una extensión de 2.64 km². Este cuerpo se encuentra constituido por una toba vítrica a cristalovítrica de composición riolítica; la coloración varía de gris pardusco claro a gris oliváceo claro que intemperiza a gris verdoso claro, anaranjado amarillento oscuro o a anaranjado moderado rojizo.

La Unidad Tobácea Lajarcia muestra metamorfismo incipiente que se expresa en cloritización y foliación, ésta última define un plano inclinado 20° al N70°W.

Las relaciones estratigráficas y la edad se desconocen, sólo con base en el metamorfismo que se presenta se da una asignación precenozoica (Figura 9).

La Unidad Informal Lávica está constituida por tres cuerpos de diversos tamaños, el más grande se ubica al noreste de San José de Gracia, el segundo aflora entre los kilómetros 148 a 150 de la vía de acceso principal, y el último que es el más pequeño se encuentra en el kilómetro 151; en conjunto ocupan una extensión de aproximadamente 4.16 km² (Figura 8).

El cuerpo San José de Gracia está constituido por las siguientes variedades líticas:

una andesita ligeramente microporfirítica, epidotizada, de color gris verdoso que intemperiza a pardo amarillento moderado; una toba cristalina que tiene un color gris amarillento que intemperiza a pardo pálido; y una roca afanítica filitizada alterada, de color gris oliváceo que intemperiza a pardo amarillento pálido. Este cuerpo muestra metamorfismo incipiente.

Los otros dos cuerpos incluidos en esta unidad están constituidos por andesita basáltica epidotizada, afanítica, de color negro verdoso a verde grisáceo que intemperizan a pardo moderado; en algunas ocasiones se presenta foliación incipiente.

Las relaciones estratigráficas y edad de la Unidad Informal Lávica no se conocen con precisión, al igual que con la Unidad Tobácea Lajarcia la asignación precenozoica se basa en el metamorfismo que presentan los cuerpos incluidos (Figura 9).

Eratema Cenozoico.

La secuencia cenozoica ocupa la mayor parte del área, cubre una extensión de 473 km², que representan el 98.3% del total del área; incluye a las siguientes unidades: Conglomerado Limón, Toba Yautepec, Unidad Informal Afanítico-Porfirítica, Formación El Camarón y Depósitos Cuaternarios (Ferrusquía-Villafranca, 1990c).

El Conglomerado Limón se encuentra en la parte centro-oriental del área (Figura 8), ocupa una extensión de 10.71 km² (=2.21%), y se expresa geomórficamente en lomas pequeñas bajas y alargadas.

Está constituido por un conglomerado de filarenitas y calcilita de cantos y gravas, dispuesto en estratos gruesos a masivos, su coloración varía de rojo grisáceo a rojo pálido que intemperiza a abigarrado con base rojo pálido; presenta también intercalaciones de areniscas y limolitas de color y composición similar. El espesor estimado va de 800 a 1,000 m.

Los rasgos sedimentológicos y estructuras primarias de esta unidad indican depósitos de abanicos aluviales coalescentes, de pie de monte y fondo de canal cuya fuente no se encontraba muy alejada de la cuenca deposicional del conglomerado.

Estructuralmente, el Conglomerado Limón tiene una posición homoclinal con inclinación dominante de 30°-35° al N60°E; se encuentra afectado por un sistema de fallas y fracturas orientado N60°E-S60°W, existe también un sistema caracterizado por fracturas

que es perpendicular al anterior.

Las relaciones estratigráficas de esta unidad son imprecisas, dado que el contacto inferior no aflora. En la parte suroriental del cuerpo, la Toba Yautepec sobreyace de manera discordante al Conglomerado Limón, y con base en este hecho se interpreta la relación para toda la unidad *i.e.* subyace de manera discordante a la Toba Yautepec (Figura 9).

La edad del Conglomerado Limón se interpreta al través de su posición estratigráfica y se considera premiocénica media (Terciario Temprano).

Ferrusquía-Villafranca [1995(en prensa)] denominó Toba Yautepec al complejo volcánico inadecuadamente caracterizado por Pesquera y Martínez (1956), que aflora en el Area Nejapa.

La Toba Yautepec está constituida por tobas félsicas fluidoemplazadas y aeroemplazadas vítricas, vítrico-cristalinas, lapílicas pumíticas de composición riolítica y soldamiento variable, el color varía de gris amarillento, gris verdoso claro, amarillo verdoso moderado, pardo pálido, gris rosado, rosa anaranjado grisáceo y rojo grisáceo; e intemperiza a pardo amarillento moderado, pardo amarillento oscuro o rojo pálido. Localmente se encuentra intrusionada por cuerpos subvolcánicos o hipabisales de composición andesítico-basáltica. El espesor estimado de esta unidad va de 1, 000 a 1, 200 m.

Ferrusquía-Villafranca [1995(en prensa)] subdividió a la Toba Yautepec en tres Miembros Informales (Inferior, Medio y Superior), ubicados en el Camino a la Torre de Microondas, Camino El Camarón-Yautepec y Camino al Rancho el Chihuiro (Figura 8), y que se expresan geomórficamente en mesetas. El Miembro Informal Inferior está constituido por una toba vitricolítica ligeramente pumítica de color gris amarillento verdoso; el Miembro Informal Medio sobreyace al anterior y está constituido principalmente por toba vítrica y vítrico lapílica pumítica, de color variable; el Miembro Informal Superior sobreyace al anterior y debido a su posición altitudinal (por arriba de los 1, 200 m) no se conoce con precisión.

Los atributos texturales y de composición de las rocas que constituyen a esta unidad indican un origen piroclástico a partir de un magma silíceo; la baja relación espesor:extensión que muestra la Toba Yautepec es sugestiva de erupciones de intensidad moderada a baja. La presencia de cuerpos subvolcánicos o hipabisales asociados, indican

que la cámara magmática generadora de esta formación, se encontraba próxima y a una profundidad relativamente baja.

Estructuralmente, la Toba Yautepec se encuentra afectada por cuatro sistemas de fallas y fracturas que se intersectan perpendicularmente. El primer sistema se orienta N65°W-S65°E y sus principales elementos son la Zona de Fallas Los Cantiles-Río Quiechapa en el km 118.4 de la Carretera Federal 190 y la zona de fallas de la subárea de la Carretera Panamericana entre los km 138-148; el segundo sistema tiene una orientación dominante N25°E-S25°W y sus elementos son las Zonas de Fallas El Chihuiro-El Camarón-Tavela y El Camarón-El Gramal-La Mancornada-Salinas que definen el Graben Nejapa.

El otro par de sistemas presenta orientación cizallada, uno de ellos esta dispuesto en sentido N20°W-S20°E y el otro N20°E-S20°W, los principales elementos del primero son la Zona de Fallas Lajarcia entre los kilómetros 148-152.5 de la Carretera Panamericana y la falla al este de la Torre de Microondas; por su parte, los elementos del segundo son la falla occidental del pilar tectónico formado por el Conglomerado Limón y una barranca de 6 kilómetros de profundidad ubicada en la porción suroccidental del área.

Cabe señalar que los cuerpos subvolcánicos o hipabisales que intrusionan localmente a la Toba Yautepec, se encuentran asociados a las fallas principales.

La Toba Yautepec sobreyace en discordancia al Conglomerado Limón y se encuentra a su vez sobreyacida de modo discordante por la Formación El Camarón [Figura 9 (Ferrusquía-Villafranca, 1990c)].

El fechamiento radiométrico de muestras líticas de la Toba muestra edades radioisotópicas K-Ar de 14.96 a 16.47 Ma [Ferrusquía-Villafranca, 1990c, 1990d y 1995 en prensa; Ferrusquía-Villafranca & MacDowell, 1996(en prensa)], que indican que la unidad se generó en el Mioceno Medio.

La Unidad Informal Afanítico-Porfirítica está integrada por un conjunto de cuerpos lávicos y porfiríticos de tamaño pequeño a mediano, de composición intermedia a riolítica. Estos cuerpos incluyen un subconjunto de cuatro elementos (Subconjunto Carretera) y dos entidades aisladas (Cuerpo Tavela y Cuerpo el Chihuiro); todos ellos ocupan una extensión de 18.8 km², correspondientes al 13.9% del total del área de estudio (Figura 8).

El Subconjunto Carretera esta integrado por cuatro cuerpos de tamaño pequeño de configuración ovoide, que se expresan geomórficamente en lomas bajas. Tres de estos cuerpos afloran asociados a la Zona de Fallas Carretera Panamericana, están constituidos por rocas lávicas o hipabisales, afaníticas a finamente porfíricas de color gris parduzco; existe también otra variedad lítica que es una latitandesita microporfírica de color gris oliváceo que intemperiza a amarillo negrusco-verdoso. El cuarto cuerpo conocido como Portillo Nejapa, está constituido por una riolita de textura fluidal, expresada en bandas alternadas claras y oscuras, el color oscuro es rojo grisáceo que intemperiza a pardo amarillento pálido y el claro es blanco a gris muy claro.

El Cuerpo El Chihuiro es de tamaño pequeño de contorno elipsoidal, aflora unos 2 kilómetros al N65°W del Rancho el Chihuiro y se expresa como una loma baja; está constituido por un basalto microporfírico a afanítico, de color negro verdoso que intemperiza a pardo amarillento oscuro.

El Cuerpo Tavela es el mayor de todos los que se incluyen en la Unidad Afanítico Porfírica. Aflora en la porción nororiental del área de estudio formando una loma baja. Está constituido por andesita-basáltica porfírico-afanítica de color gris oscuro medio que intemperiza a gris oliváceo claro. Asociada a esta roca se encuentran una latitandesita de color rojo púrpura pálido que intemperiza a rojo púrpura grisáceo, y una riolacita de color gris parduzco claro que intemperiza a rosa pálido; ambas variedades tienen textura porfírico-afanítica.

Los atributos texturales y de composición de los elementos que integran a esta unidad sugieren cuerpos de origen subvolcánico o hipabisal, se encuentran asociados a fallas, lo que sugiere que se hayan emplazado a favor de ellas mediante procesos volcánicos, intrusivos subvolcánicos o intrusivos hipabisales.

Las relaciones estratigráficas de la Unidad Informal Afanítico Porfírica no se conocen con precisión (Ferrusquía-Villafranca, 1995, en prensa). La edad tentativa de los cuerpos que componen a esta unidad es miocénica media; la estrecha relación que presentan con la Toba Yautepec es el argumento sobre el cual se sustenta dicha asignación.

La Formación El Camarón aflora en la porción central del área, en el Valle de Nejapa entre los poblados de Nejapa, El Gramal y El Camarón. Existen también otros

cuerpos menores ubicados en el Valle Salinas-La Mancornada, aledaños a los poblados de Salinas, Nejapa y Tavela así como en el Cerro de Microondas (Figura 8). Cubre una extensión de 38.2 kms² que equivale al 9.2% del total del área de estudio.

La Formación Camarón está constituida básicamente por dos variedades de volcanoclastitas pobremente consolidadas y dispuestas en estratos laminares a gruesos, la primera variedad es de color gris verdoso claro que no se modifica con la intemperización. Los clastos que la integran son de tamaño de arena fina a muy fina; mientras que la segunda es de color verde oliva pálido que no cambia con la intemperización. Está formada por arcillita bentonítica y volcanoclastos de granularidad limoarenosa fina. Intercalando a estas volcanoclastitas se encuentra un conglomerado de color gris amarillento, constituido por tobaclastos que van desde gránulos hasta cantos derivados de la Unidad Informal Afanítico-Porfirítica, dispuestos en estratos gruesos y que frecuentemente muestran estratificación cruzada festonada. El espesor estimado de la Formación Camarón es de aproximadamente 750 m.

Con base en los atributos líticos, Ferrusquía-Villafranca [1990c y 1995 (en prensa)] dividió a la Formación El Camarón en dos Miembros Informales. El Miembro Informal Inferior esta constituido por tobarenita arcillo-limosa y limo-arcillosa, de coloración verde olivácea, estratificación laminar y en menor grado estratificación cruzada, incluye restos de vegetación acuática y moldes de invertebrados (?ostrácodos y micromoluscos dulceacuícolas); de estratos de esta composición proceden los restos de vertebrados fósiles. El Miembro Informal Superior está en contacto gradual con el Inferior, se encuentra constituido por tobarenita y conglomerado dispuestos en estratos medianos a gruesos, también se aprecia estratificación cruzada de tipo festón.

El material volcanoclástico que constituye esta formación, procede principalmente de la Toba Yautepec, y una fracción menor de la Unidad Informal Afanítico Porfirítica. Las estructuras primarias son indicativas de ambientes fluviales y lacustres (planos de inundación, charcas, *et cet.*), con un régimen fluidal de baja energía. El emplazamiento del material incluye procesos epiclásticos de intemperización, erosión y arrastre superficial.

Esta unidad litoestratigráfica se encuentra afectada por uno o varios sistemas de fallas y fracturas, que la subdividen en numerosos bloques basculados con inclinaciones

variables en intensidad y dirección.

La Formación El Camarón sobreyace de modo discordante a la Toba Yautepec y a su vez se encuentra sobreyacida discordantemente por los depósitos cuaternarios (Figura 9).

Las edades radioisotópicas de la parte superior de la Toba Yautepec (14.96 a 16.47 Ma) indican de una edad miocénica media (Barstoviano Medio), por lo que está es la edad máxima de la Formación El Camarón; ésta asignación se confirma por la composición taxonómica de los mastofósiles recuperados con anterioridad (Ferrusquía-Villafranca, 1990d).

Finalmente, el Sistema Cuaternario incluye depósitos aluviales, coluviales y suelos.

Por otro lado, en la secuencia cenozoica las fallas y fracturas incluyen un doble sistema, posiblemente conjugados y con una cierta relación de cizallamiento. El primer par tiene direcciones dominantes N65°W-S65°E y de N25°E-S25°W respectivamente, sus elementos principales son las Zonas de Fallas Los Cantiles-Río Quiechapa, Carretera Panamericana, El Gramal-La Mancornada-Las Salinas y El Chihuiro-El Camarón-Tavela; son de tipo normal de ángulo elevado. El segundo par tiene direcciones N20°W-S20°E y N20°E-S20°W respectivamente, e incluye las Zonas de Fallas Lajarcia, El Gramal-El Camarón, la margen occidental del Conglomerado Limón y la barranca innominada al suroeste del área.

La combinación de estos rasgos permitió el desarrollo del Graben Nejapa y el Horst Limón, así como también puso en contacto los cuerpos del Basamento Precenozoico con las unidades terciarias y el emplazamiento de los cuerpos de la Unidad Informal Afanítico-Porfirítica.

El proceso de fallamiento/fracturamiento que se observa en el área ocurrió en dos fases o pulsos, que se pueden distinguir por su relación con la Formación Camarón, uno de ellos anterior y el otro posterior a ésta. El primer evento afectó a la Toba Yautepec hace aproximadamente 15 Ma, edad que corresponde a los datos de fechamiento radiométrico de la parte superior de esa unidad; esta fase a su vez es coetánea al emplazamiento de los cuerpos lávico-hipabisales de la Unidad Informal Afanítico-Porfirítica que muestran una estrecha relación con los sistemas de fallas y fracturas que afectan a la Toba. El segundo evento corresponde al fallamiento que acusa la Formación Camarón, ocurrido en el lapso

pre-Mioceno Medio y pre-Cuaternario.

El marco de esfuerzos de los rasgos estructurales observados es tensional, con componentes orientados en sentido WNW-ESE.

La historia geológica cenozoica puede resumirse de la siguiente manera: El Basamento Precenozoico estaba ocupado por cuerpos lávicos y silícicos que fueron eventualmente afectados por metamorfismo, sobre este basamento se depositó el Conglomerado Limón indicativo de sedimentación fluvial, el cuál se encontraba asociado a cuerpos de metamorfitas y micritas bien litificadas que sufrieron fallamiento en bloque y levantamiento durante el Terciario Temprano.

Durante el Mioceno ocurrió actividad volcánica silícica explosiva evidenciada por la Toba Yautepec, seguida de una fase menos violenta que generó los cuerpos lávico-hipabisales de la Unidad Informal Afanítico Porfirítica; concomitante a un primer pulso de fallamiento/fracturamiento. El emplazamiento de los productos las unidades antes mencionadas permitió su acumulación local para constituir la Formación Camarón, depositada por procesos fluviales, lacustres y arrastre superficial en una zona de relieve contrastado. La sedimentación cesó en el Barstoviano y posteriormente ocurrió el segundo pulso de fallamiento/fracturamiento, definiendo en la Formación Camarón un patrón estructural similar al de la Toba Yautepec; este proceso, ocurrido en el intervalo postBarstoviano-preCuaternario generó de igual forma el Graben Nejapa y el Horst Limón.

Finalmente, en el Cuaternario se formaron los depósitos aluviales, coluviales y suelos.

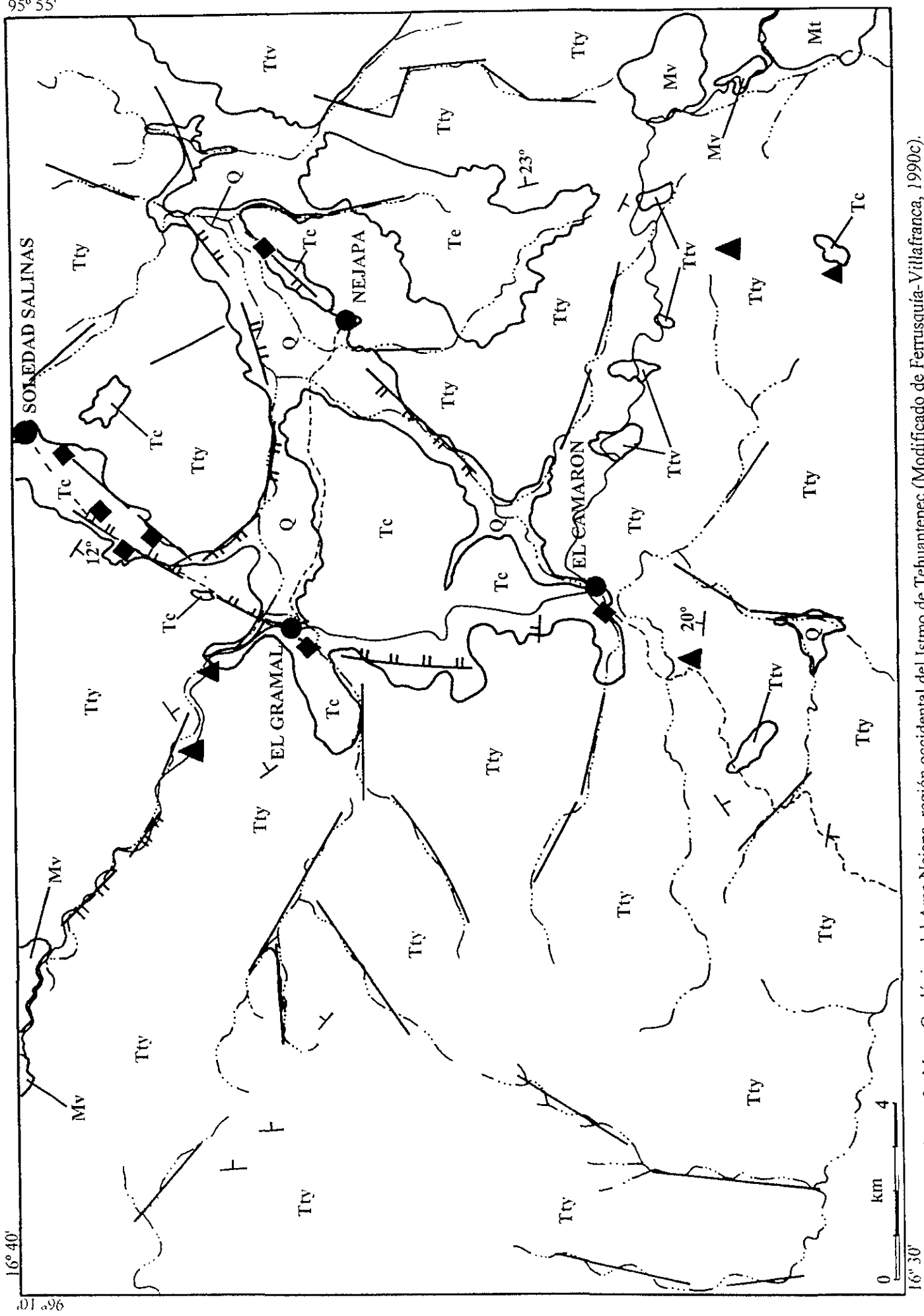
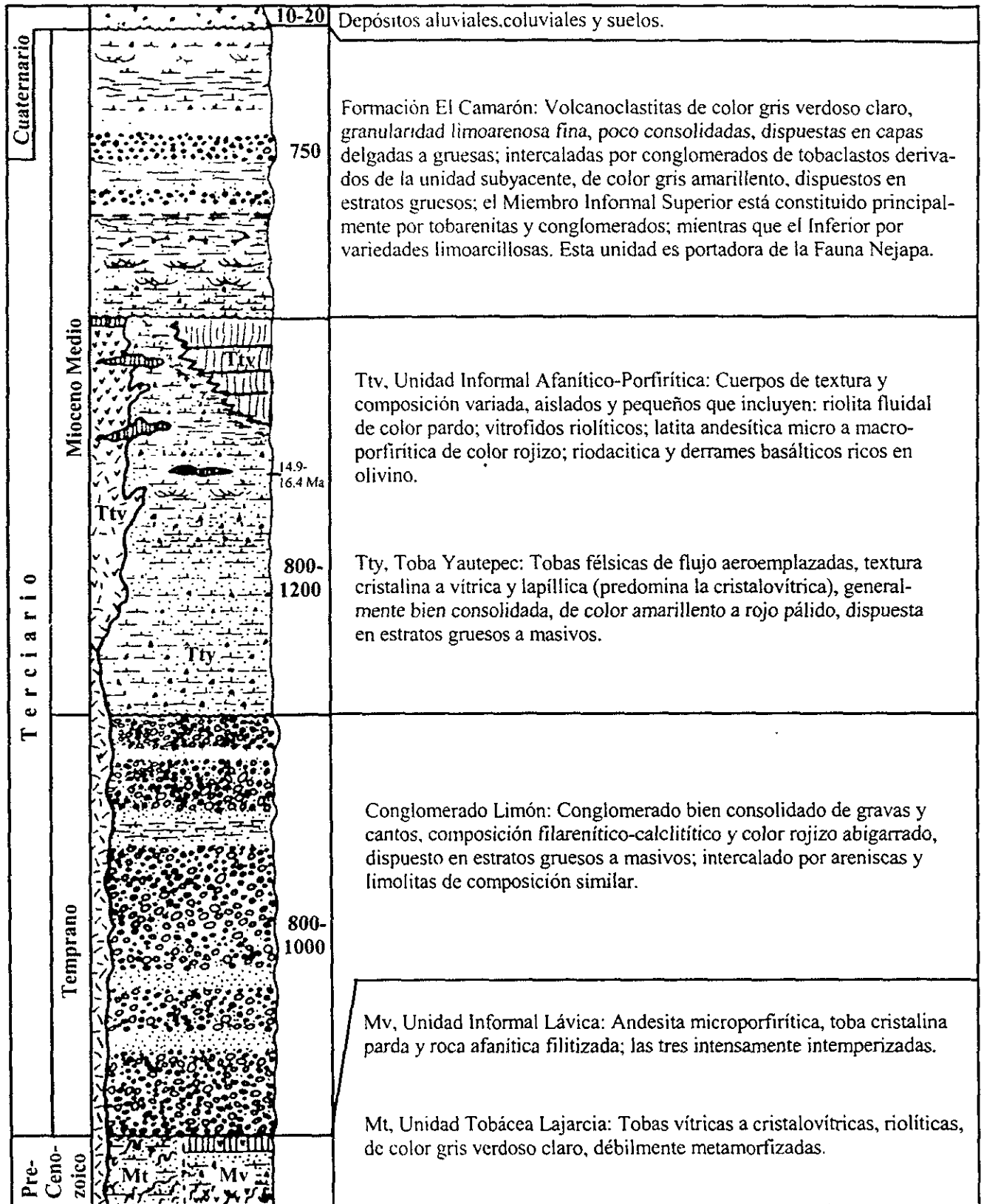


Figura 8 . Mapa Geológico del Area Neajapa, región occidental del Istmo de Tehuantepec (Modificado de Ferrusquia-Villafranca, 1990C).



PALEONTOLOGIA SISTEMATICA

Orden Carnivora Bowdich, 1821
Familia Felidae Gray, 1821
Género & especie indet.
(Tabla 3; Lámina I, Figuras 1-3)

Material Referido.- FV92-157c, porción proximal de un metacarpal II derecho, localidad Matatlán, Area Matatlán.

Alcance Geocronológico.- Hemingfordiano Temprano-Reciente de Norteamérica.

Distribución Geográfica.- Sus restos se han recuperado de diversas formaciones norteamericanas.

Descripción.- La porción proximal presenta un contorno triangular, con su vértice mayor dirigido posteriormente; en la parte dorsal se observa una faceta algo estrecha y ligeramente convexa dirigida antero-posteriormente; en su porción posterior, se halla un surco inclinado que parece ser el producto de una mordedura. La cara lateral es casi plana, y la mesial presenta una apófisis moderadamente desarrollada en la porción anterior. La parte basal de la diáfisis tiene una sección transversa casi circular.

Discusión.- La morfología observada en el ejemplar esencialmente es la misma que la de los metacarpales II de *Panthera tigris* y *Puma concolor*, por lo que no es necesario enumerar los rasgos que comparten, ya que fueron descritos en el apartado precedente. En cuanto al tamaño y proporciones, el elemento de Matatlán es más próximo al de *Panthera tigris*. Con base en lo anterior, se asigna el ejemplar a la Familia Felidae.

Asignación Taxonómica.- Al igual que en el resto de los carnívoros, los rasgos diagnósticos que permiten discriminar entre los diversos géneros y especies de félidos, se encuentran en el cráneo y series dentales, por lo que no es posible realizar una identificación del elemento oaxaqueño más allá del nivel Familia. Sin embargo, cabe señalar que *Pseudaelurus* es el único género Barstoviano de talla grande (Henshaw, 1942; Dalquest, 1969; Turner, 1997), comparable con el del ejemplar de Matatlán, por lo que posiblemente, podría haber pertenecido a dicho género.

Infelizmente, no fue posible obtener datos métricos sobre los metacarpales de este género, ni de ningún otro género de félido Barstoviano, por lo que con fines de

comparación, se presentan los de *Panthera tigris* y *Puma concolor* (Tabla 3).

Tabla 3. Medidas de metacarpales II pertenecientes a félidos actuales.

	Ejemplar oaxaqueño FV92-157c	<i>Panthera tigris</i>	<i>Puma concolor</i>
Longitud	26.4	27.0	18.2
Anchura	16.4	16.1	11.0
Diámetro de la diáfisis	13.6	14.2	9.1

Los valores de *Panthera* y *Puma* fueron obtenidos a partir de 2 ejemplares pertenecientes a la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la UNAM.

Consideraciones Biogeográficas.- La presencia de un félido en el Area Matatlán, representa el registro más antiguo de esta familia en México, el primero para el Sureste del país, y extiende la distribución del taxon durante el Barstoviano más de 2, 000 km, desde la región septentrional de Estados Unidos, hasta la porción suroriental del Valle de Oaxaca.

Significación Filogenética.- La naturaleza del ejemplar, no permite realizar alguna consideración al respecto.

Consideraciones Ecológicas.- Dado que el tamaño del elemento oaxaqueño es semejante al de *Panthera tigris*, se infiere que el organismo al que perteneció debió ser de talla grande y con una masa corporal semejante, es decir, más de 100 kg. (Van Valkenburgh, 1990). Con esta talla, el félido en cuestión posiblemente fue capaz de cazar presas de tamaño mediano y grande, tales como camélidos y équidos, así que probablemente constituyó uno de los mayores depredadores en la sabana del Barstoviano oaxaqueño.

Familia Mustelidae Swaison, 1835

Subfamilia Leptactine Gazin, 1936

Leptarctus Leidy, 1857

cf. *Leptarctus* sp.

(Tabla 4; Lámina I, Figuras 8-10)

Material Referido.- FV97-65, fragmento mandibular izquierdo con las raíces del P₂-P₃, P₄ casi completo y M₁, localidad Matatlán Sur, Area Matatlán.

Alcance Geocronológico.- Hemingfordiano Temprano-Henfiliano Medio de Norteamérica.

Distribución Geográfica.- Barstoviano Medio de la porción suroriental del Valle de Oaxaca; Hemingfordiano Temprano-Barstoviano Medio de la porción centro-septentrional

de Nebraska, EE UU A; Hemingfordiano Temprano de la porción suroriental de California, EE UU A; Barstoviano Temprano de Montana, EE UU A; Barstoviano Medio-Clarendoniano Tardío de la región centro-septentrional de Oregon, EE UU A; Clarendoniano Tardío de Florida, EE UU A; Henfiliano Temprano de la porción centroccidental de Kansas, EE UU A; Henfiliano Medio de la parte septentrional de Texas, EE UU A (Tedford *et al.*, 1987).

Descripción.- Los premolares 2 y 3 se encuentran perdidos, sólo se preservaron sus raíces, las cuales son cilíndricas, y por la disposición espacial que presentan, se infiere que existió un pequeño diastema entre el P₂ y el P₃. Los otros dos molariformes están fuertemente desgastados; el P₄ es ligeramente más ancho en su porción posterior y un pequeño fragmento de la porción anterior está perdida, presenta un protocónido bien desarrollado, y en su porción posterolateral se halla una cúspide accesoria bien definida y más pequeña que la principal. En el M₁, una pequeña porción correspondiente al trigónido se encuentra perdida, pero es posible observar que las cúspides del trigónido eran bajas, el protocónido ocupa la mayor parte de éste, y que el paracónido y metacónido eran más bajos que la cúspide principal. El talónido es más bajo que el trigónido, está bien desarrollado, es ligeramente cóncavo y en él se observan las porciones basales del entocónido, hipocónido e hipoconúlido, de ellas, los dos primeros, eran los más desarrollados.

La mandíbula es robusta, el foramen mentoniano se encuentra por debajo del P₃. En la porción lateral del elemento se observan marcas de pequeñas mordeduras, bajo los premolares y el M₁. Estas mordeduras consisten en delgados surcos paralelos entre sí, de no más de 5 mm de longitud y con un patrón bien definido. Lo diminuto de las marcas y su carácter no azaroso, indican que fueron producidas por un organismo de pequeño tamaño, probablemente un roedor. Marcas semejantes han sido reconocidas en restos fósiles recuperados del Area Nejapa, y se han atribuido a roedores (Ferrusquía-Villafranca, 1990d).

Discusión.- El elemento oaxaqueño fue comparado con mandíbulas de los mustélidos recientes *Mustela* sp, *Taxidea taxus*, *Conepatus mesoleucus* y con el prociónido *Nasua narica*; de ellos, la morfología del ejemplar es más semejante a la de *Taxidea*, dado que comparten estos rasgos:

- El P₄ presenta una cúspide accesoria bien definida
- Las cúspides del trigónido son bajas
- El talónido está bien desarrollado y es más bajo que el trigónido
- El contorno de los M₁ es semejante
- Las mandíbulas son robustas

Evidentemente, el elemento mandibular no pudo haber pertenecido a este género de tejón (*Taxidea*), dado que sus registros más antiguos son del Plioceno Tardío de Norteamérica, y aún no se encontraba presente en América del Norte durante el Mioceno Medio (Mckenna & Bell, 1997).

Asignación Taxonómica.- Durante el Mioceno Medio de Norteamérica, existió un grupo de mustélidos con caracteres semejantes a los de *Taxidea*, pertenecientes a la Subfamilia Leptarctinae. De los géneros incluidos en este taxon (*Craterogale* y *Leptarctus* de Norteamérica; y *Trocharion*, europeo), el elemento mandibular comparte diversos rasgos con material referible a *Leptarctus* (Matthew, 1924; Dorr, 1954; Olsen, 1957; Webb, 1969), los cuales incluyen:

- Un pequeño diastema presente entre el P₂ y P₃, con el resto de los molariformes fuertemente unidos
- Las cúspides de los molariformes son bajas
- El P₄ tiene una cúspide accesoria bien definida más pequeña que la principal, y ubicada posterolabialmente con respecto a ella
- Talónido amplio y ligeramente cóncavo, con tres cúspides, de las que el hipoconúlido es la menos desarrollada
- Mandíbula robusta
- Foramen mentoniano ubicado por debajo del P₃.

Leptarctus se encuentra representado en América del Norte por cuatro especies: *L. primus*, *L. ancipidens*, *L. oregonensis* y *L. progressus*. La revisión de la literatura disponible reveló que sólo las dos primeras cuentan con material mandibular y de molariformes inferiores, con los cuales el ejemplar oaxaqueño fue comparado. Empero, dado que los molariformes del ejemplar estudiado se encuentran fuertemente desgastados, y

presentan algunas áreas perdidas, no fue posible observar algunos de los rasgos que permiten discriminar entre estas especies, por lo que se prefirió asignar de manera tentativa el ejemplar al género, y esperar a contar con mayor cantidad de material y con un mejor grado de preservación, para llevar al cabo una asignación taxonómica unívoca al nivel genérico y/o específico.

Cabe resaltar, que el tamaño del elemento de Matatlán, es aproximadamente un 30 % mayor que el de otras especies de *Leptarctus* (Tabla 4), lo cual podría deberse a variación intragenérica, o a que el ejemplar probablemente representase una nueva especie de leptarctine. Con el material disponible no es posible discriminar entre estas hipótesis.

Por otro lado, se descarta la posibilidad de que el ejemplar hubiese pertenecido a *Trocharion*, ya que su registro es exclusivamente europeo; igualmente, es poco probable que fuese *Craterogale*, dado que es el más primitivo y pequeño de la subfamilia, además de que su registro está restringido al Hemingfordiano Temprano, y proviene sólo de una localidad en Nebraska (Wagner & Reynolds, 1983; Tedford *et al.*, 1987; Mckenna & Bell, 1997).

Tabla 4. Parámetros métricos dentales y mandibulares de *Leptarctus*.

	Ejemplar oaxaqueño	<i>Leptarctus primus</i> ¹		<i>L. ancipidens</i> ²
	FV97-65	CM9574	AMNH18270	FGS V-5655
Longitud P ₄	8.6	6.2	5.6	6.3
Anchura P ₄	4.5	3.3	2.9	3.2
Longitud M ₁	16.7	10.7	9.9	10.1
Anchura M ₁	6.7	5.0	4.0	5.4
Altura mandibular	15.0	13.8	10.2	15.0

Datos tomados de: 1. Dorr, 1954; 2. Olsen, 1957, valores obtenidos a partir de las ilustraciones. La **Altura mandibular** se tomó al nivel del M₁.

Consideraciones Biogeográficas.- El registro más antiguo de *Leptarctus* en Norteamérica proviene del Hemingfordiano Temprano de Nebraska y California E.E. U. U. También se le ha reconocido en varias localidades barstovianas, clarendonianas y henfilianas de Estados Unidos (Savage & Russell, 1983). De tal forma que el registro de cf. *Leptarctus* en Matatlán, constituye el más austral de la subfamilia, y posiblemente del género en Norteamérica, representa el primero para México y extiende la distribución de la Subfamilia Leptarctinae durante el Mioceno más de 2, 000 km, desde la porción sur de

California, hasta la región suroriental del Valle de Oaxaca.

Significación Filogenética.- Los leptarctines son un taxon de mustélidos bien representado y ampliamente distribuido en Norteamérica (Baskin, 1998). Se ha propuesto, que constituyen un grupo inmigrante de Asia, con los registros más antiguos en el Subcontinente Norteamericano procedentes del Hemingfordiano Temprano (Tedford *et al.*, 1987). Estos mustélidos constituyen un grupo monofilético integrado por tres géneros: *Craterogale*, el más primitivo y antiguo, *Leptarctus*, que tiene un amplio alcance geocronológico en Norteamérica, y *Trocharion*, género exclusivamente europeo. Se ha propuesto que todas las especies terciarias de leptarctines norteamericanos son endémicas, y que *Craterogale* probablemente dio lugar a *Leptarctus*, empero, esto es poco probable si se considera que este último género también está presente en Asia (Baskin, 1998).

Con respecto a las especies conocidas de *Leptarctus*, se considera que algunas probablemente no sean válidas, y que es necesario realizar una revisión taxonómica profunda de ellas, lo cual queda fuera del objetivo de este trabajo. Finalmente, se ha sugerido que la extinción de *Leptarctus* ocurrió cuando se dio la diversificación de los tejones norteamericanos (*op. cit.*).

Consideraciones Ecológicas.- La morfología dental observada en *Leptarctus* es intermedia entre la de los mustélidos estrictamente carnívoros y la de los prociónidos (*vgr.* mapaches) omnívoros (Matthew, 1924), misma que se observa en el ejemplar. De lo anterior, se puede inferir que los organismos pertenecientes a este grupo, probablemente tenían hábitos alimenticios omnívoros, con una cierta preferencia por la carroña, con la posibilidad de triturar elementos óseos con médula y carne, por medio de sus molares, más que cortarlos finamente, como en el caso de los félidos. Con base en los datos de regresión lineal simple obtenidos por Van Valkenburgh (1990), para mustélidos, y utilizando el valor de longitud del M_1 (Tabla 4), se estimó una masa corporal probable para el ejemplar de Matatlán de 16.4 kg., lo cual indica un mustélido de talla grande. Con esta masa corporal, los individuos de este taxon, podrían haberse desplazado sin gran dificultad en la sabana barstoviana del Valle de Oaxaca en busca de alimento, ya que no tendrían gran número de depredadores, si acaso, sólo los cánidos y félidos de talla mediana y grande presentes en la zona, pero si presentaban una conducta semejante a los glotones, tal vez ni los depredadores

antes mencionados los molestasen.

Plionictis Matthew, 1924
Plionictis oaxaquensis Ferrusquía, 1990
?Plionictis oaxaquensis
(Tabla 5; Lámina I, Figuras 4-7)

Material Referido.- FV84-16a, dos falanges II, porción distal de una falange, porción distal de un metapodial, dos centros vertebrales, porción proximal y media de una ulna, localidad El Camarón, Area Nejapa.

Alcance Geocronológico.- Barstoviano Medio de Oaxaca.

Distribución Geográfica.- Barstoviano Medio de la porción occidental del Istmo de Tehuantepec.

Descripción.- La porción articular proximal de las falanges II, presenta dos facetas cóncavas dorsoventralmente, de contorno ovoide y separadas por una cresta sagital moderadamente desarrollada. Las diáfisis están comprimidas dorsoventralmente, y su sección transversa es ovoide. Los cóndilos articulares distales son redondeados, se encuentran separados por un surco amplio y moderadamente profundo; en la porción lateral de cada uno, se encuentra una fosa casi circular y poco profunda (Lámina I, Figura 6).

El cóndilo distal del metapodial es globoso, y presenta una cresta sagital bien desarrollada en su porción ventral; el fragmento de diáfisis presente, tiene una sección transversa circular (Lámina I, Figura 7).

Los centros vertebrales están comprimidos dorsoventralmente, tienen dos caras articulares, una de ellas es ligeramente convexa, y la otra es plana, y tienen un contorno ovoide. En la parte dorsal-media de los elementos, se ubican dos pequeños orificios (Lámina I, Figura 5).

En el fragmento proximal de la ulna, el olécranon está bien desarrollado, es cóncavo en su porción anterior, y en la posterior existe un tubérculo ligeramente desarrollado. El cuerpo de la ulna se encuentra comprimido lateralmente, y en su porción anterior, presenta una faceta cóncava próximo-distalmente para la articulación con el húmero. Por su parte, la faceta del fragmento de la porción media de ulna, está desplazada lateralmente, tiene un contorno ovoide y es plana; el cuerpo del fragmento esta también comprimido lateralmente, y en su porción lateral y mesial, existe un surco dirigido próximo-distalmente.

moderadamente profundo y ancho (Lámina I, Figura 4).

Discusión.- los elementos estudiados fueron comparados con un esqueleto de los mustélidos *Mustela* sp. y *Taxidea taxus*, y presentan la morfología típica de estos carnívoros, tales como:

- Las diáfisis falángicas están comprimidas dorsoventralmente y son relativamente cortas
- Los cuerpos vertebrales presentan una cara articular ligeramente cóncava, y otra plana o casi plana, y se hallan comprimidos dorsoventralmente
- El olécranon de la ulna está bien desarrollado y su porción anterior es cóncava
- La faceta distal para la articulación con el húmero está desplazada lateralmente y de contorno ovoide
- Existe un surco en ambos márgenes del cuerpo de la ulna, que es moderadamente amplio y algo profundo.

Con base en estos rasgos es que se asignan los elementos a la Familia Mustelidae.

Asignación Taxonómica.- El reconocimiento de los diversos géneros y especies de mustélidos fósiles, se basa en rasgos craneales y dentales (Matthew, 1924; Riggs, 1945; Storer, 1975), por lo que en principio, no sería posible conocer la identidad taxonómica de los elementos oaxaqueños; empero, los ejemplares fueron recuperados de sedimentos muy cercanos (algunos metros) a donde se recolectó *Plionictis oaxaquensis*, y el tamaño de los ejemplares, se corresponde bien con el de esta especie, por lo que probablemente, pertenecieron a ella, pero al tratarse de elementos no diagnósticos, se prefiere asignarlos con duda a esta.

Es más parsimonioso pensar que probablemente los ejemplares pudieron pertenecer a *Plionictis oaxaquensis*, que invocar la presencia de dos especies y/o géneros de mustélidos cuyos restos fósiles fueron recuperados de sedimentos separados sólo algunos metros entre sí, y del mismo nivel estratigráfico.

Consideraciones Biogeográficas.- El material de *Plionictis oaxaquensis*, corrobora la existencia de mustélidos en Nejapa, y junto con los elementos estudiados por Ferrusquía Villafranca (1990d), extienden el rango geográfico de la familia más de 2.000 km, desde Nuevo México y Florida, hasta la porción occidental del Istmo de Tehuantepec.

Significación Filogenética.- El material estudiado, no permite realizar ninguna

consideración al respecto.

Tabla 5. Parámetros métricos de *Plionictis oaxaquensis*

Falanges	Ejemplar A	Ejemplar B	Ulna		
Longitud	6.7	6.7	Porción Proximal	Longitud del olécranon	6.2
Ap	2.9	2.8		Anchura del olécranon	3.2
Ad	2.0	2.2	Porción Distal	Longitud	4.7
				Anchura	3.0
Metapodial			Cuerpos vertebrales		
Anchura distal	3.0		Longitud	Ejemplar A	Ejemplar B
Altura	2.8			7.4	7.0
			Anchura	6.3	6.6

Longitud: se refiere a la distancia entre la porción más proximal de la cara articular y la más distal de la tróclea; **Ap,** Anchura Proximal: se refiere a la distancia entre la porción más lateral y la más medial de la cara articular; **Ad,** Anchura distal: se refiere a la distancia entre la porción más lateral y la más medial de la tróclea.

Consideraciones Ecológicas.- Los individuos pertenecientes a esta especie, eran organismos de tamaño pequeño y de hábitos carnívoros. Con base en los datos de regresión simple de Van Valkenburgh (1990) para mustélidos, y el valor de longitud del M_1 de *Plionictis oaxaquensis* (Ferrusquía Villafranca 1990d), se estimó una masa corporal probable para la especie de 1.95 kg. Con este peso, se infiere que el organismo podría haberse alimentado de pequeños roedores y reptiles, así como de vermes presentes en la zona.

Familia Canidae Gray, 1821
 Género & especie indet.
 (Tabla 6; Lámina I, Figuras 11-13)

Material Referido.- FV88-645, porción distal de un húmero izquierdo, localidad La Mancornada, Area Nejapa.

Alcance Geocronológico.- Chadroniano Temprano-Reciente de Norteamérica.

Distribución Geográfica.- Sus restos fósiles se han recolectado de múltiples formaciones norteamericanas.

Descripción.- El cóndilo mesial es estrecho transversalmente y más alto que el lateral, se halla separado de éste por un surco que es poco profundo en la región dorsal y que aumenta su profundidad hacia la ventral. El cóndilo lateral está elongado transversalmente, y en su parte media presenta un ligero reborde sagital. Ambos cóndilos se encuentran ligeramente

inclinados hacia la porción media del elemento. Los epicóndilos mesial y lateral son prominentes, éste último es el más desarrollado. El olécranon es amplio transversalmente y profundo. La base de la diáfisis tiene una sección transversa burdamente triangular.

Discusión.- La morfología observada en el ejemplar oaxaqueño es muy cercana a la de los húmeros de *Canis familiaris*, y tiene un tamaño semejante al de un húmero de pastor alemán, con el que fue comparado; sólo difieren en que el elemento de Nejapa es ligeramente más robusto. Con base en esta estrecha semejanza de rasgos es que se asigna a la Familia Canidae

Asignación taxonómica.- Los cánidos fueron un grupo diverso durante el Mioceno Medio, con alrededor de 8 géneros presentes en Norteamérica (Carroll, 1988; Mckenna & Bell, 1997); de ellos, por lo menos dos (*Aelurodon*, *Tomarctus*), fueron organismos de talla mediana, comparables con el individuo al que perteneció el ejemplar oaxaqueño. Dado que la identificación de los distintos géneros y especies de cánidos se basa en rasgos craneales y dentales, el ejemplar de Nejapa no puede ser asignado taxonómicamente de manera objetiva más allá del nivel de familia.

La revisión de la literatura reveló que los elementos postcraneales de este taxon (y en general de los carnívoros), son escasos en el registro fósil; de hecho, no se encontraron datos sobre parámetros métricos de húmeros referibles a cánidos barstoviano medios, por lo cual, con fines de comparación, se tomaron las medidas del húmero del género tardimiocénico *Osteoborus*, de un cánido sin identificar del Barstoviano Medio de California (Tabla 6).



1



2



3



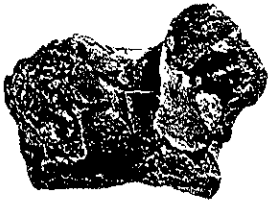
4



11



5



12



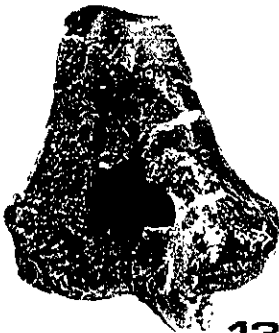
6



8



9



13



7



10

Tabla 6. Parámetros Métricos de húmeros pertenecientes a cánidos.

	Ejemplar oaxaqueño	<i>Osteoborus cyonoides</i> ¹	Gen & sp indet ²	<i>Canis familiaris</i> (Pastor alemán) ³
	FV88-645	Rango observado	Nº19468	
Anchura condílar	24.0	33.4*	18.0	24.9
Anchura máxima	36.4	45.1-52.0	24.0	36.8

Datos tomados de: 1. Dalquest, 1969; 2. Merriam, 1919; 3. Ejemplar de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootectia, UNAM.

* Valor estimado a partir de la ilustración de Matthew & Stirton, 1930.

La **Anchura máxima** se tomó de la porción más lateral, a la más medial de la tróclea distal humeral, incluyendo los epicóndilos medial y lateral.

Consideraciones Biogeográficas.- La presencia de un fragmento humeral de cánido en el Area Nejapa, extiende el rango de distribución de la familia durante el Mioceno Medio más de 2, 000 km, desde la región septentrional de Estados Unidos, hasta la porción occidental del Istmo de Tehuantepec; representa el primer registro del grupo en Mesoamérica Septentrional, y es el más austral para Norteamérica durante el Barstoviano.

Significación Filogenética.- La naturaleza del ejemplar, no permite llevar a cabo ninguna consideración al respecto.

Consideraciones Ecológicas.- Debido a que el ejemplar tiene un tamaño similar al de un pastor alemán, se cree que podría haber tenido una masa corporal semejante, *i.e.*, 25-35 kg., y una talla mediana, tal como la de esta raza de cánido. Con este tamaño, los individuos de este taxon, podrían haberse alimentado de presas de pequeña y mediana talla, y posiblemente, fuesen capaces de cazar en grupos organizados.

Orden Artiodactyla Owen, 1848
Suborden Suina Gray, 1868
Familia Tayassuidae Palmer, 1897
Prosthennops Gidley, 1904
cf. Prosthennops sp.
(Tabla 7; Lámina II, Figuras 1-6)

Material Referido.- FV94-221, porción anterior de premaxila izquierda y derecha con dos incisivos 1, y los alvéolos para los incisivos 2, FV94-222, fragmento de un canino superior derecho, ambos provenientes de la localidad Salinas, Area Nejapa; FV88-665, M¹ y M₁?, localidad La Mancornada, Area Nejapa.

Alcance Geocronológico.- Barstoviano Medio-Henfiliano Tardío de Norteamérica.

Distribución Geográfica.- Barstoviano Medio de la porción occidental del Istmo de Tehuantepec; Henfiliano de la región meridional de Hidalgo; Henfiliano de la parte central de Guanajuato; Henfiliano de la porción noroeste de Chihuahua; Barstoviano Medio-Henfiliano de la parte central de California, EE UU A; Barstoviano Medio-Tardío de la porción centromeridional de California, EE UU A; Barstoviano Tardío-Clarendoniano de la porción meridional de Dakota del Sur y septentrional de Nebraska, EE UU A; Henfiliano Temprano de la porción noroccidental de Honduras (Savage & Russell, 1983; Tedford *et al.*, 1987; Miller & Carranza-Castañeda, 1984; Carranza-Castañeda, 1992).

Descripción.- El elemento FV94-221, corresponde a la porción anterior del hocico, en el que se observa la porción anterior de ambas premaxilas, cuyo contorno es convexo hacia la porción posterior, en donde se observa un estrechamiento de ambas premaxilas hacia la parte media del hocico, lo que indica la existencia de un diastema. Los I¹ se hallan rotos en su porción media, son ovoides y están fuertemente desgastados, los alvéolos para los I² son redondeados. En la parte anterior de cada una de las premaxilas existe una faceta cóncava latero-medialmente y de contorno burdamente trapezoidal. En la porción palatina del elemento, se encuentra la porción anterior de las fisuras palatinas, las que tienen un contorno ovoide (Lámina II, Figuras 2-3).

El ejemplar FV94-222, corresponde a la porción media del canino, el cual es un poco curvo y ovoide en sección transversa. En la parte media de su cara lateral existe un surco poco profundo y moderadamente amplio, dirigido próximo-distalmente a todo lo largo del canino. La cara laterodistal del elemento está desgastada, y la dentina se halla expuesta (Lámina II, Figura 1).

El M¹ es cuadrangular, está fuertemente desgastado, presenta cuatro raíces, las dos laterales son rectas, y las dos mediales son moderadamente procumbentes. En la superficie oclusal, lo único que se discierne es una cresta que divide la zona protoconal de la paraconal (Lámina II, figuras 4-6). El M₁? está roto, sólo se halla presente la mitad, su raíz es recta y burdamente cilíndrica.

Discusión.- Los elementos estudiados fueron comparados con un ejemplar de *Tayassu tajacu*, perteneciente al Museo de Paleontología del Instituto de Geología UNAM, con el cual comparten diversos rasgos, por lo que se asignan a la Familia Tayassuidae.

Las premaxilas de ambos pecaríes son cóncavas en su parte anterior, y se dirigen hacia la parte media para formar un diastema en su porción posterior, y los I¹ son ovoidales.

La sección transversa del canino en los dos es ovoide, y el patrón de desgaste presente en la porción distal es semejante.

Por su parte, los molares presentan un contorno similar al de los de *Tayassu tajacu*, y las raíces tienen la misma disposición que en éste.

Asignación Taxonómica.- De los géneros de tayasúidos del Mioceno Medio, los ejemplares comparten varios rasgos con elementos correspondientes referibles a *Prosthennops* (Matthew & Gidley, 1904; Matthew, 1924; Colbert, 1935; Gregory, 1942; Schulz & Martin, 1975) tales como:

En el caso de FV94-221:

- Sólo se presentan en la premaxila los I¹ e I², el I³ se encuentra ausente
- El contorno de las premaxilas presenta el mismo grado de convexidad, y el diastema está bien definido
- Tamaño similar (Tabla 7)

En FV92-222 comparten:

- La sección transversa es ovoide
- Los caninos son curvos
- La cara lateral del canino presenta un surco bien definido
- Tamaño semejante (Tabla 7)

Aún cuando los rasgos observados en los M1 se presentan en varios géneros de tayasúidos, el hecho de que se hubiesen recolectado en la misma área que el resto de los elementos, y que provengan además de una localidad adyacente, hace más probable que representen a individuos pertenecientes al mismo género y/o especie que los otros ejemplares, ya que formarían parte de la misma población y/o comunidad.

Debido a que en los tayasúidos los caracteres que permiten una asignación unívoca genérica y/o específica se encuentran en el cráneo y molariformes poco desgastados, se prefirió asignar de forma tentativa a *Prosthennops* sp los ejemplares estudiados. Pero cabe resaltar que las proporciones y el tamaño de los I¹ del ejemplar oaxaqueño son más parecidos a los de *Prosthennops niobrarensis* (Tabla 7). especie conocida en el Barstoviano

Medio norteamericano (Wright, 1998), que a los de *P. serus*, lo cual indicaría que los elementos estudiados posiblemente podrían haber pertenecido a esta especie.

Se descarta la posibilidad de que el conjunto de ejemplares oaxaqueños perteneciesen a *Cynorca* o *Dyseohyus*, debido a que los elementos comparables son entre 30 y 40% más pequeños, y presentan un I³ bien desarrollado. Resulta igualmente poco probable que hubiesen pertenecido a *Hesperhyus*, dado su alcance estratigráfico (Arikareano-Barstoviano más Temprano), a que también presentan un I³, y a que es un tayasúido de talla grande (Matthew, 1924; Woodburne, 1969).

Tabla 7. Medidas de elementos pertenecientes a *Prosthennops*.

	Ejemplar oaxaqueño	<i>P. mobrarensis</i> ¹	<i>P. serus</i> ¹	<i>Prosthennops</i> sp. ²
Premaxilares	FV94-221.1	Neb.Mus. 206729CM	AMNH 17582	Nº 25475
Anchura	27.9	--	--	--
Altura	11.5	10.0	--	--
Longitud I ¹	7.5	7.0	8.5	--
Anchura I ¹	10.0	9.8	7.0	--
Longitud I ²	7.4	--	--	--
Anchura I ²	9.6	--	--	--
Canino	94-222			
Longitud	17.8	7.5	18.0	16.2
Anchura	11.4	3.5	10.5	10.0
M¹	88-665			
Longitud	11.4	12.5	13.0	--
Anchura	12.0	16.0	13.0	--

Datos Tomados de: 1. Colbert, 1935; 2. Gregory, 1942. *Valor obtenido a partir de la Ilustración de Matthew & Gidley, 1904.

La **Anchura** de ambos premaxilares (hocico), se tomó al nivel de los alvéolos del I², y la **Altura** al nivel del I¹. Las medidas del **canino** se tomaron en su porción media.

Consideraciones Biogeográficas.- La presencia de cf. *Prosthennops* sp en Oaxaca, constituye el registro más austral de la Familia Tayassuidae en el Subcontinente Norteamericano durante el Barstoviano, extiende su distribución más de 2, 000 km, desde la región del Desierto de Mohave en California, hasta la porción occidental del Istmo de Tehuantepec, y representaría el registro más antiguo del género en México. cuando se compruebe de manera unívoca su presencia en el Barstoviano oaxaqueño.

Significación Filogenética.- En el país, la Familia Tayassuidae se encuentra representada por *Dyseohyus*, cf. *D. stirtoni* (*Dyseohyus stirtoni* es reconocida ahora como sinónimo de *Prosthennops xiphodonticus*, Wright, 1998), del Hemingfordiano Medio de Aguascalientes (Dalquest & Mooser, 1974), y por *Prosthennops* sp., del Henfiliano de Chihuahua, Guanajuato e Hidalgo (Lindsay, 1984, Miller & Carranza-Castañeda, 1984; Carranza-Castañeda, 1992). De tal forma que el registro oaxaqueño, permite cubrir un hiato de aproximadamente 11 Ma, y constituye parte de un linaje que se encontró representado en México la mayor parte del Mioceno.

Los tres taxa reconocidos en México, forman parte de un grupo monofilético (Tayassuinae) bien conocido en Norteamérica (Wright, 1998). De ellos, *Prosthennops xiphodonticus* constituye el grupo hermano de diez géneros de tayasúidos, incluidos *P. serus* y *P. niobrarensis*, los cuales están más relacionados entre sí que con *P. xiphodonticus*, ya que entre otros rasgos, comparten la ausencia del I³ (*op. cit.*). Dado que el ejemplar oaxaqueño no presenta este incisivo, y que las proporciones y tamaño de los I¹ son más semejantes a *P. niobrarensis*, puede decirse que probablemente esté más relacionado con *P. serus* que con *P. xiphodonticus*.

Consideraciones Ecológicas.- Con base en análogos actuales, se ha inferido que *Prosthennops* era un organismo con hábitos herbívoros mixtos (Webb, 1983), que probablemente se alimentaría de monocotiledóneas poco fibrosas, hojas, frutos de la parte baja del dosel, así como de tubérculos, dependiendo de su disponibilidad a lo largo del año.

La probable masa corporal de este género de pecarí, se ha estimado entre 40-50 kg (Janis, 1982; Webb, 1983; Macfadden & Hulbert, 1990), que corresponde a un organismo de tamaño mediano. Dado los hábitos alimenticios inferidos para el género, podría suponerse que existiera competencia por alimento con los camélidos de Nejapa, los que tienen hábitos similares, empero, este pecarí es más pequeño que los tilópodos antes citados, por lo cual, la competencia entre ellos sería mínima, debido a que probablemente forrajeaban a diferentes niveles del dosel, además de que se podrían haber alimentado también de tubérculos, lo que disminuiría aún más la competencia.

Suborden Tylopoda Illiger, 1811
Familia Camelidae Gray, 1821
Subfamilia Camelinae Zittel, 1893
Tribu Camelini Webb, 1965
Procamelus Leidy, 1858
cf. *Procamelus* sp.
(Tablas 8-10, Lámina II, Figuras 7-9)

Material Referido.- FV96-27, M² izquierdo, localidad El Camarón, Area Nejapa; FV88-641, P₁ derecho?, localidad La Mancornada, Area Nejapa.

Alcance Geocronológico.- Barstoviano Medio-Henfiliano Temprano de Norteamérica.

Distribución Geográfica.- Barstoviano Medio de la porción occidental del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca; Henfiliano de la porción meridional de Hidalgo; Barstoviano de la región occidental de Montana, EE UU A; Barstoviano Tardío-Clarendoniano de la porción meridional de Dakota del Sur y septentrional de Nebraska, EE UU A; Clarendoniano de la porción central de Wyoming, EE UU A; Barstoviano Medio-Clarendoniano Temprano de la región meridional de California, EE UU A; Henfiliano Medio de la porción nororiental de Texas y centroccidental de Oklahoma, EE UU A; Clarendoniano de la porción centro-oriental de Texas, EE UU A; Clarendoniano de la región occidental de Florida EE UU A; Barstoviano Tardío de la porción meridional de Saskatchewan, Sur de Canadá; Henfiliano Temprano de la región noroccidental de Honduras y nororiental del Salvador (Merriam, 1919; Storer, 1975; Savage & Russell, 1983; Miller & Carranza-Castañeda, 1984; Webb & Perrigó, 1984; Tedford *et al.*, 1987).

Descripción.- El ejemplar FV96-27 es un molar selenodonte, hipsodonte (con una altura de la corona de 21.6mm), con submoderado grado de desgaste, de selenes simétricos y con forma de “U”, el parastilo y mesostilo se encuentran bien desarrollados, el metastilo está poco desarrollado, las costillas presentes en el ectolofoson redondeadas. la costilla paraconal es más prominente que la metaconal, y el surco interlobular tiene forma de “V” (Lámina II, Figuras 8-9).

El ejemplar FV88-641 es un premolar con forma foliar (blade-like), comprimido lateralmente, recurvado hacia la porción posterior, con pequeñas crenulaciones en su borde anterior y posterior; presenta una sola raíz dirigida posteriormente (Lámina II, Figura 7).

Discusión.- La odontografía observada en el ejemplar FV96-27 es la de un molar

típicamente camélido; la presencia de un fuerte mesostilo, el carácter hipsodonte y la mayor longitud del elemento respecto a su anchura, permiten ubicarlo dentro de la Subfamilia Camelinae (Webb, 1965, 1969; Honey & Taylor, 1978; Harrison, 1979, 1985).

Los géneros barstovianos norteamericanos incluidos en esta subfamilia son *Procamelus* perteneciente a la Tribu Camelini; *Tanymycter*, *Michenia*, y *Protolabis* pertenecientes a la Tribu Protolabidini; y *Pliauchenia*, perteneciente a la Tribu Lamini (Simpson, 1945; Webb, 1965; Honey & Taylor, 1978; Harrison, 1979, 1985; Carroll, 1988).

La asignación taxonómica de estos géneros ha estado basada principalmente en rasgos craneales; relaciones alométricas de las series dentales mandibulares, maxilares, craneales y metapodiales; y algunos rasgos de los molares, tales como tamaño, grado de hipsodoncia, presencia/ausencia de un pilar basal medio, y grado de desarrollo de los estilos y costillas. La evaluación de estos caracteres dentales permitió discriminar entre los géneros antes mencionados, ya que en conjunto varían de un género a otro (Tablas 8 y 9).

Por su parte, la configuración de FV88-641 es similar a la de los P₁ presentes en algunos grupos de camélidos *vgr.* *Procamelus*, y la Subfamilia Stenomylinae (Leidy, 1858; Wortman, 1898; Gregory, 1942; Webb, 1969; Frick & Taylor, 1968), los cuales son los únicos unglados del Mioceno Medio que desarrollaron premolares 1 con forma foliar, ya que en otros taxa estos son caniniformes, molariformes o se hallan ausentes (Frick, 1937; Schultz & Falkenbach, 1968; Patton, 1969; Patton & Taylor, 1971; Stevens, 1977).

Asignación Taxonómica.- Con respecto a FV96-27, la odontografía de este M² es similar a la observada en *Procamelus* (Tablas 8 y 9; Wortman, 1898; Merriam, 1919; Gregory, 1942; Webb, 1969; Frick & Taylor, 1971), ya que comparten los siguientes rasgos:

- Molares hipsodontes
- Selenes simétricos y con forma de “u”
- Molares superiores más largos (50% o más), que anchos
- Mesostilo y parastilo bien desarrollado
- Metastilo poco desarrollado
- Costilla paraconal redondeada y más desarrollada que la metaconal

Con relación a los premolares uno, dentro de los camélidos, sólo los géneros *Procamelus* (Subfamilia Camelinae), *Stenomylus* y *Blickomylus* (Subfamilia Stenomylinae), presentan P_1 con forma foliar y comprimidos lateralmente (Leidy, 1858; Gregory, 1942; Green, 1956; Frick & Taylor, 1968; Webb, 1969; Honey & Taylor, 1978), como es el caso del ejemplar 88-641.

El elemento oaxaqueño comparte varios rasgos con los P_1 de *Procamelus* (Tabla 5; Leidy, 1858; Green, 1956; Webb, 1969; Honey & Taylor, 1978), los cuales incluyen los siguientes:

- Son de forma foliar
- comprimidos lateralmente
- recurvados posteriormente
- presentan una sola raíz inclinada hacia la porción posterior
- un tamaño semejante (Tabla 10)

Aun cuando los rasgos presentes en ambos elementos dentales son muy semejantes a los observados en *Procamelus*, se tomó la decisión de asignarlos tentativamente al género, y esperar a tener un mayor tamaño de muestra que permita evaluar otros conjuntos de caracteres (no sólo dentales), que corroboren de manera definitiva la existencia del género en Oaxaca.

Por otro lado, resulta poco probable que el ejemplar FV96-27 pertenezca a algún género de Protolabidini, ya que los molares de estos son más pequeños, generalmente mesodontes, casi cuadrangulares, y en ellos el protocono siempre es más angosto antero-posteriormente que el metacono (Tablas 8 y 9; Frick & Taylor, 1971; Honey & Taylor, 1978). De igual manera, se descarta la posibilidad de que el ejemplar pertenezca a *Plianchenia* (Tribu Lamini), ya que en los molares superiores de este género se observa un pilar basal medio, los bordes anterior y posterior (parastilo y metastilo), tienden a unirse hacia la base del diente (en el molar oaxaqueño estos bordes son paralelos), lo que resulta en un molar con configuración trapezoidal en vista labial, y los estilos están moderadamente desarrollados al igual que las costillas (Gregory, 1942; Webb, 1965).

Debido al alcance estratigráfico de los stenomilines, es poco probable que el premolar oaxaqueño pertenezca a algún género de estos, ya que dos de los tres géneros

incluidos en esta subfamilia (*Stenomylus*, *Blickomylus*), se encuentran solamente durante el Arikareano-Hemingfordiano Temprano, sus P₁ son más pequeños y en general tienen dos raíces; además, *Rakomylus*, el único género que se halla en el Barstoviano, ha perdido el P₁ (Frick & Taylor, 1968).

Ferrusquía-Villafranca (1990d), reconoció un fragmento molariforme foliar, procedente de la localidad El Gramal, Area Nejapa, el cual fue asignado a Camelidae Género & especie indet. Su revisión, reveló que el ejemplar IGM 3974A, corresponde a la porción anterolateral de un P₁ de forma foliar, con una configuración muy semejante a la del elemento 88-641. Con base en esta estrecha semejanza morfológica, se considera que el ejemplar indeterminado, pertenece también a cf. *Procamelus* sp.

Tabla 8. Caracteres dentales observados en los géneros barstovianos pertenecientes a la Subfamilia Camelinae

	Grado de hipsodoncia	Desarrollo de estilos y costillas	Forma de lóbulos	Forma del surco interlobular
Ejemplar Oaxaqueño	Hipsodonte	Para- y mesostilo bien desarrollados, costilla paraconal mejor desarrollada.	Simétricos	“V”
<i>Protolabis</i>	Meso- a hipsodonte	Para- y mesostilo fuertemente desarrollados, costillas poco desarrolladas.	Lóbulo anterior más pequeño antero-posteriormente que el posterior.	“V” cerrada
<i>Tanymycter</i>	Braquidonte	Fuertemente desarrollados	<i>idem</i>	“V”
<i>Michenia</i>	Braquidonte	Fuertemente desarrollados	<i>idem</i>	“V”
<i>Pliauchenia</i>	Hipsodonte	Estilos moderadamente desarrollados, ambas costillas moderadamente desarrolladas.	Casi simétricos, entre ellos existe un pilar basal medio.	“V”
<i>Procamelus</i>	Hipsodonte	Para- y mesostilo bien desarrollados, costilla paraconal más prominente que la metaconal.	Simétricos	“V”

Tabla 9. Medidas y relación l/a de M² de los géneros barstovianos pertenecientes a la Subfamilia Camelinae

	Ejemplar oaxaqueño	<i>Protolabis heterodontus</i> ¹		<i>Michenia agatensis</i> ²		<i>Tanymyktter brachydontus</i> ³		<i>Pliauchenia magnifontis</i> ⁴	<i>Procamelus grandis</i> ⁵	<i>P. robustus</i> ⁶	<i>P. gracilis</i> ⁷
		FV96-27	Nº32575	AMNH 8296	AMNH 14255	AMNH 14261	CM: 664	F:AM3 6594	Nº 33014	Nº 32864	Fig. 2
Longitud	30.0	28.5	28.2	24.0	25.5	17.8	18.8	24.4	28.5	24.4	29.7
Anchura	17.0	21.0	21.5	18.0	19.5	17.0	17.6	16.6	16.2	14.2	17.0
l/a	1.76	1.35	1.31	1.33	1.30	1.04	1.06	1.38	1.75	1.72	1.74

Datos tomados de: 1,2. Honey & Taylor, 1978; 3. Frick & Taylor, 1971; 4,5 Gregory, 1942; 6. Douglass, 1909; 7. Wortman, 1898.

Tabla 10. Medidas y relación l/a de P₁, en géneros selectos pertenecientes a la Subfamilia Stenomylinae y *Procamelus*.

	Ejemplar oaxaqueño	<i>Procamelus grandis</i> ¹		<i>Procamelus occidentalis</i> ²	<i>P. robustus</i> ³	<i>Stenomylus gracilis</i> ⁴	<i>Blickomylus galushai</i> ⁵
		Nº 32286 ^a	Nº 32864 ^b	UTBEG 31081-665	Figs. 1, 2.	F:AM 43609	F:AM 50865
Longitud	8.00	9.00	11.4	8.5	9.3	5.5	5.0
Anchura	5.00	6.00	6.5	5.2	6.0	--	--
l/a	1.60	1.5	1.75	1.63	1.55	--	--

Datos tomados de: 1a. Webb, 1969; 1b. Gregory, 1942; 2. Patton, 1969; 3. Douglass, 1909; 4, 5. Frick & Taylor, 1968.

Consideraciones Biogeográficas.- La presencia de cf. *Procamelus* sp en el Sureste de México, específicamente en el Area Nejapa, representa en la actualidad el registro más austral de la Tribu Camelinae, y tentativamente del género en Norteamérica; extiende su rango de distribución durante el Barstoviano unos 3280 km aproximadamente, desde el suroeste de Estados Unidos, hasta la porción occidental del Istmo de Tehuantepec.

La probable presencia de este género en Oaxaca no resulta extraña, ya que la información geológica disponible, indica que durante el Terciario Medio las grandes barreras orográficas (Sierra Madre Occidental, Faja volcánica Transmexicana) no se encontraban plenamente desarrolladas (Ferrusquía-Villafranca, 1998), por lo que las diversas poblaciones de *Procamelus* podrían haberse desplazado a lo largo del territorio mexicano más sencillamente de lo que lo harían en la actualidad.

Por otro lado, la sobrerrepresentatividad del registro de *Procamelus* en latitudes altas, más que reflejar de manera objetiva su distribución geográfica, refleja un sesgo hacia

la región del Subcontinente Norteamericano donde se ha realizado la mayor parte del trabajo paleontológico; ya que en las faunas tarditerciarias y pleistocénicas (mejor estudiadas en México respecto a las mesomiocénicas), los camélidos de otros géneros están igualmente representados que en Estados Unidos (Montellano, 1989; Lindsay, 1984; Miller & Carranza-Castañeda, 1984).

Significación Filogenética.- Previo a este estudio, *Procamelus* había sido reconocido en el Henfiliano de Tehuichila, Hidalgo (Montellano, 1989; Miller & Carranza-Castañeda, 1984), por lo que el registro de Oaxaca es hasta ahora el más antiguo del País. Ambos registros testifican la presencia del género durante la mayor parte del Mioceno Medio-Tardío en México, tal como ocurre en el resto de Norteamérica. Debido a la proximidad geográfica entre el registro oaxaqueño y el hidalguense, puede hipotetizarse que tal vez la población oaxaqueña probablemente fue parte del conjunto ancestral del que se derivaron los procamélidos que posteriormente se encuentran presentes en el Henfiliano de México.

Consideraciones Ecológicas.- Las especies incluidas en el género, eran animales de tamaño mediano a grande (Leidy, 1858; Harrison, 1979), y con una masa corporal entre los 450 a los 550 kg., según la especie de que se tratase (Fortelius, 1990; MacFadden & Hulbert, 1990). Con base en estudios de morfología funcional y comparación con análogos actuales (Webb, 1983), se ha establecido que *Procamelus* tenía hábitos herbívoros mixtos, *i.e.*, que se alimentaban tanto de pastos como de hojas de arbustos y árboles. Estos organismos ocupaban el nicho de consumidores secundarios, y eran más bien generalistas, ya que eran capaces de alimentarse de más de un recurso, dependiendo de su disponibilidad en el ambiente. El carácter de herbívoro generalista puede explicar de cierta forma la gran distribución del género en el Subcontinente Norteamericano, ya que al no depender de un cierto tipo de alimento que se encontrase sólo en algunas regiones, pudo haberse desplazado más sencillamente a lo largo de toda Norteamérica que otros taxa.

Tribu Lamini Harrison, 1979
Plianchenia Cope, 1875
cf. *Plianchenia* sp.
(Tablas 11 y 12; Lámina II, Figuras 10-12;
Lámina III, Figuras 1-3)

Material Referido.- FV92-144.22, falange I, localidad El Cordoncillo, Area Nejapa; FV92-138.3, Porción distal de una falange I, localidad El Cordoncillo, Area Nejapa; FV87-167B, porción central de un astrágalo izquierdo, localidad La Mancornada, Area Nejapa.

Alcance Geocronológico.- Barstoviano Medio-Clarendoniano Temprano de Norteamérica.

Distribución Geográfica.- Barstoviano Medio de la porción occidental del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca; Barstoviano Medio-Clarendoniano Temprano de la porción meridional de California, EE UU A; Barstoviano Tardío-Clarendoniano Temprano de la porción meridional de Dakota del Sur, EE UU A; Clarendoniano Temprano de la región occidental de Nevada, EE UU A (Merriam, 1916, 1919; Savage & Russell, 1983).

Descripción.- El elemento FV92-144.22 corresponde a una falange I; en su porción proximal presenta una cara articular cóncava dorso-ventralmente con forma de media luna, de la porción media de esta cara articular, parte hacia la porción palmar el canal carinal, el cual es amplio, algo profundo, y termina en el primer tercio de la superficie para el ligamento suspensor, que se ubica en la porción proximal de la cara palmar o ventral; ésta superficie del ligamento tiene una forma de “W” no simétrica con los bordes posterolaterales elevados, uno de los cuales alcanza el primer tercio de la diáfisis. En las caras laterales de la porción proximal se hallan dos apófisis rugosas bien desarrolladas. En la porción distal, están los dos cóndilos articulares que forman la tróclea, los cuales corren de la parte media dorsal hacia fuera y hacia abajo hasta la porción ventral; los cóndilos están separados por un canal intercondilar amplio y poco profundo; en la porción lateral de cada cóndilo existe una fosa redondeada y algo profunda. La diáfisis del elemento es redondeada en su cara dorsal y casi plana en la ventral (Lámina II, Figuras 10-11). El elemento FV92-138.3 presenta los mismos rasgos que FV92-144.22 en su porción troclear, sólo que es un poco menor (9 % aproximadamente) [Lámina II, Figura 12].

Por su parte, el elemento FV87-167B, corresponde a la porción central de un astrágalo izquierdo, en el que se hallan ausentes la mayor parte de los cóndilos de la tróclea

proximal y la totalidad de la naviculo-cuboidal. El ejemplar representa aproximadamente el 50% de la totalidad de un astrágalo completo, y se infiere que pudo haber alcanzado como longitud máxima 60-65 mm. Los cóndilos de la tróclea proximal son asimétricos, el lateral es más angosto que el medial, y se hallan separados por un canal intertroclear amplio y profundo. La fosa interarticular es redondeada y también profunda. La faceta sustentacular es convexa y amplia. En la porción lateral se observa parte de la faceta fibular, que es amplia y se encuentra delimitada por una saliente fibular bien desarrollada; opuesto a éstas, está la faceta parasustentacular, la cual es un poco más estrecha que la fibular, y distalmente se encuentra una fosa redondeada y profunda. En la porción medial, se halla una faceta alargada y más o menos amplia que corre de la porción dorsal a la ventral y que se articula con el maleolo medial de la tibia; frente a ella, se encuentra la superficie para el ligamento tibial, la cual es amplia (Lámina III, Figuras 1-3).

Discusión.- La configuración general de estos tres elementos es típica del Suborden Tylopoda (Patton & Taylor, 1971; Carroll, 1988). De las familias pertenecientes a este suborden sólo los camélidos y protocerátidos presentan falanges I y astrágalos con rasgos semejantes a los antes descritos.

Aun cuando los elementos podiales son más o menos conservativos, existen algunas diferencias morfológicas que permiten ubicarlas como pertenecientes a una u otra familia de las antes mencionadas.

En numerosos trabajos, la descripción de los elementos podiales y manuales de camélidos se realiza comparando el material fósil con los de *Lama* y *Camelus*, dada la similitud existente dentro de la Familia Camelidae respecto a éstos (Peterson, 1904; Merriam, 1919; Maxon, 1930; Henshaw, 1939, 1942; Gregory, 1942; Webb, 1965; Stevens, 1977; Honey & Izett, 1988).

El ejemplar FV92-144.22 comparten varios rasgos con las falanges I de *Lama glama* y *L. guanicoe*. Tales similitudes incluyen:

- La cara proximal articular presenta la misma forma y grado de concavidad en ambos.
- El surco carinal inicia y finaliza en la misma zona de la cara articular, aunque en *Lama glama* éste es un poco más profundo.
- Los cóndilos que forman la tróclea corren de la parte media dorsal hacia fuera y hacia

abajo hasta la porción ventral, y están separados por un canal intercondilar amplio y poco profundo; sólo que en *Lama* las fosas laterales son menos profundas.

- La superficie del ligamento suspensor tiene forma de “W” con los bordes laterales elevados, pero en FV92-144.22 esta “W” se extiende más distalmente que en *Lama*.

El ejemplar de Oaxaca difiere substancialmente respecto a *Lama* en el grado de desarrollo de las apófisis próximo-laterales, ya que en el primero están bien desarrolladas y en *Lama* están poco desarrolladas.

Los rasgos antes mencionados han sido igualmente observados en diversos géneros extintos de camélidos, aunque con alguna variación, tal como la existente en el material de Oaxaca. Los caracteres que varían con mayor frecuencia son: el grado de desarrollo de las apófisis próximo-laterales, el grado de robustez de la diáfisis y la configuración de la superficie del ligamento suspensor.

Con referencia a este último rasgo, Harrison (1979) lo utilizó en su revisión de la Subfamilia Camelinae, y observó que en la condición primitiva, la superficie del ligamento suspensor de las falanges I está muy próxima a la cara articular proximal y es plana, tal como ocurre en los géneros de la Tribu Protolabidini y en *Procamelus*; por el contrario, en la condición derivada, esta superficie del ligamento se alarga hacia la porción distal y sus bordes laterales se elevan formando una “W” no simétrica, tal como se presenta en los géneros de las tribus Lamini y Camelini, *sensu* su arreglo taxonómico.

De acuerdo con lo anterior, el ejemplar FV92-144.22 puede pertenecer a algún género de las dos tribus antes mencionadas, dado que comparte con ellos el carácter derivado de esta estructura. Por su tamaño, es más probable que el ejemplar pertenezca a un organismo de la Tribu Lamini, ya que sus dimensiones se hallan dentro de los rangos observados en algunos géneros de esta tribu, como por ejemplo *Plianchenia* o *Alforjas* (Tabla 11); por el contrario, los organismos de la tribu Camelini, fueron individuos de gran talla (giant camels) y con falanges gruesas y masivas (Matthew & Cook, 1909; Webb, 1965; Harrison, 1979; 1985), por lo que es poco probable que haya pertenecido a esta tribu.

Se descarta la posibilidad de que el ejemplar pueda pertenecer a *Lama*, dado su tamaño (15% mayor en el elemento oaxaqueño), su alcance estratigráfico y su distribución (Plioceno Tardío-Pleistoceno de Sudamérica).

Debido a que el ejemplar FV92-138.3 solamente difiere de FV92-144.22 en su menor tamaño (lo cual puede ser atribuido a variación intraespecífica o sexo), se asume que pertenece también a la Tribu Lamini.

Por su parte, el astrágalo de Oaxaca fue comparado con el de *Lama glama*, y presenta la morfología típica de un camélido (Peterson, 1904; Merriam, 1919; Webb, 1965; Honey & Izett, 1988), ya que comparte diversos caracteres con éstos, tales como:

- El canal intertroclear y la fosa interarticular son profundos
- La faceta fibular está bien desarrollada
- La faceta sustentacular es amplia y convexa
- Uno de los cóndilos de la tróclea proximal es más estrecho y alto que el otro

El tamaño del elemento sugiere que perteneció a un organismo de talla mediana, y los camélidos barstovianos con un tamaño similar eran *Procamelus*, *Aepycamelus* y los pertenecientes a la Tribu Lamini (Tabla 12). Es más probable que el astrágalo oaxaqueño haya pertenecido a un lamini dado que comparte varios caracteres con ellos (Webb, 1965, 1969; Breyer, 1974; Benett, 1979; Harrison, 1979; Montellano, 1989), tales como:

- El cóndilo mesial es más ancho y más bajo que el lateral
- El margen medial de la faceta sustentacular se continúa -formando una curva suave- con el margen medial de la tróclea navicular
- El canal intertroclear es amplio, tal como sucede en la mayoría de los lamini (a excepción de *Hemiauchenia*)
- La faceta medial articular y la superficie del ligamento tibial son paralelas al eje mayor del astrágalo
- El tamaño inferido del elemento oaxaqueño queda incluido dentro del rango de los lamini (Tabla 12)

Con base en lo anterior, se asigna el ejemplar a la Tribu Lamini.

Asignación Taxonómica.- A pesar de que los elementos bajo estudio no son plenamente diagnósticos al nivel genérico y/o específico, cabe señalar que las dimensiones tanto de las falanges I, como del astrágalo, son más cercanas a las de *Pliauchenia*, ya que la diferencia en tamaño entre los elementos oaxaqueños y los asignados a dicho taxon no excede el 9 % (Tablas 11 y 12), tal como se observa entre las diferentes especies del género

(Merriam, 1916; Gregory, 1942; Webb, 1965). Esta modesta variación puede atribuirse a variación intragenérica, sexual o geográfica. Por otro lado, *Pliauchenia* es el único género dentro de los lamini que tiene un alcance estratigráfico que corresponde con la edad establecida para los estratos portadores de la paleomastofauna oaxaqueña (la cual es Barstoviano Medio, y fue obtenida a partir de fechamiento radiométrico), ya que el resto de los géneros incluidos en la tribu, aparecen posteriormente en el registro fósil (Webb, 1965; Carroll, 1988). Estos hechos sugieren que muy probablemente los ejemplares de Oaxaca hayan pertenecido a *Pliauchenia*. Sin embargo, debido a su carácter poco diagnóstico, se prefiere asignarlos tentativamente al género.

Tabla 11. Medidas de falanges I pertenecientes a géneros selectos de la Tribu Lamini.

	Ejemplares Oaxaqueños		<i>Pliauchenia</i> ¹	<i>Alforjas</i> ²	<i>Hemiauchenia</i>	
	FV92-144.22	FV92-138.3	Rango Observado	Rango Observado	Medias Observadas ³	Rango Observado ⁴
Longitud	84.5	--	70.0-84.4	88.2-88.4	96; 110	101-108
Ap	28.8	--	23.7-26.5	26.8-30.4	28; 34	--
Ad	22.9	20.9	21.0-23.6	--	--	22.1-26.0

Datos tomados de: 1. Gregory, 1942; 2. Harrison, 1979; 3. Breyer, 1974; 4. Montellano, 1989.

Longitud: se refiere a la distancia entre la porción más proximal de la cara articular y la más distal de la tróclea; **Ap,** Anchura Proximal: se refiere a la distancia entre la porción más lateral y la más medial de la cara articular, sin incluir las apófisis rugosas próximo-laterales; **Ad,** Anchura distal: se refiere a la distancia entre la porción más lateral y la más medial de la tróclea.

Aún cuando el astrágalo oaxaqueño pudo haber tenido una longitud similar a los astrágalos de *Procamelus* o *Aepycamelus*, es poco probable que haya pertenecido a alguno de ellos, ya que el canal intertroclear en estos géneros es estrecho, caso contrario a lo observado en el elemento de Oaxaca (Merriam, 1919; Gregory, 1942; Webb, 1965), y en estos géneros, el margen distal de la faceta sustentacular parece surgir de la superficie posterior de la tróclea navicular, *i.e.*, no se continúa una faceta con la otra (Breyer, 1974).

Finalmente, se descarta la posibilidad de que los ejemplares pertenezcan a un protocerátido, ya que las falanges I de éstos se diferencian de las de los camélidos en que son más robustas; más cortas antero-posteriormente; la diáfisis es en general más ancha; en algunos géneros la faceta articular proximal lateral se encuentra más elevada que la medial;

el surco carinal en algunos géneros se extiende más anteriormente (no se inicia de la porción media de la cara proximal, sino antes); el canal intertroclear es en general más profundo y la cresta troclear está poco desarrollada. Por su parte, en los astrágalos de este grupo, la faceta sustentacular es más larga, transversalmente más estrecha que en los camélidos, es menos convexa, y son elementos más pequeños y delgados (Patton & Taylor, 1971, 1973), que el ejemplar oaxaqueño.

Consideraciones Biogeográficas.- El material de cf. *Pliauchenia* sp. presente en el Area Nejapa, extiende la distribución del género más de 2000 km, desde la Región del Desierto de Mohave en Estados Unidos, hasta la porción occidental del Istmo de Tehuantepec; representa hasta ahora el registro más austral de la Tribu Lamini y tentativamente del género, en Norteamérica.

Significación Filogenética.- En 1980, Dalquest y Mooser asignaron material dental y un astrágalo, procedentes de Rancho El Ocote, Henfiliano de Guanajuato a *Pliauchenia*; éste constituía el único reporte del género para México en aquellos años (Miller & Carranza-Castañeda, 1984). Tiempo después, Montellano (1989) en su descripción de los camélidos de Rancho El Ocote, menciona que la asignación taxonómica realizada por los autores antes mencionados es errónea, y que lo más probable es que el material asignado a *Pliauchenia*, en realidad pertenezca a *Alforjas*. Este argumento parece correcto, ya que Dalquest y Mooser mencionan que el material dental de Guanajuato es semejante al de Coffee Ranch en Texas, que originalmente había sido asignado por Dalquest (1980) a *Pliauchenia*, y que posteriormente, se reveló que se trataba de *Alforjas* (Dalquest, 1983). Debido a lo anterior, en el presente estudio, se prefiere seguir el planteamiento de Montellano, y considerar el material de Rancho El Ocote descrito por Dalquest y Mooser en 1980, como perteneciente a *Alforjas*.

Por lo antes expresado, el material de Oaxaca probablemente representa el primer registro de *Pliauchenia* en México, y constituye hasta ahora el registro más antiguo de la Tribu Lamini en el país, cuyos representantes son abundantes y diversos en las faunas del Henfiliano de México (Lindsay, 1984; Miller & Carranza-Castañeda, 1984; Montellano, 1989).

Tabla 12. Medidas de astrágalos pertenecientes a géneros de la tribu Lamini, *Procamelus* y *Aepycamelus*.

	<i>Pliauchenia</i>			<i>Alforjas</i>	<i>Procamelus</i> o <i>Aepycamelus</i>	<i>Aepycamelus</i>	<i>Hemitauchenia</i>		
	Ejemplar Oaxaqueño	Nº32106 ¹	MWSU 11240 ²				Nº23125 ³	Medias observadas ⁷	IGCU6268 ⁸
Longitud lateral	FV87-167B	57.0	65.5	65.7	Rango Observado ⁴ 63.8-69.3	Rango Observado ⁵ 61.0-62.2	F:AM 68577 ⁶ 58.6	Medias observadas ⁷ 59.0; 57.0; 64.0	62
Longitud medial	--	51.4	--	62.0	60.2-63.2	53.9-56.6	52.6	--	59.2
Anchura transversa	37.5	32.0	--	44.3	----	38.1-39.9	38.2	--	--

Datos tomados de: 1. Gregory, 1942; 2, 8 Montellano, 1989; 3. Merriam, 1919; 4. Harrison, 1979; 5, 6. Honey & Izett, 1988; 7. Breyer, 1974.

Longitud lateral se refiere a la distancia entre la porción más proximal del cóndilo lateral de la trotea proximal y la más distal del cóndilo para la articulación con el cuboide; **Longitud medial** es la distancia entre la porción más proximal del cóndilo medial de la trotea proximal y la más distal del cóndilo para la articulación con el navicular; **Anchura transversa** se refiere a la distancia entre la porción más medial y la más lateral del astrágalo al nivel de la fosa interarticular.

*Dado que la longitud máxima que puede alcanzar un astrágalo se ve reflejada en la longitud lateral, es que se coloca esta medida estimada en dicho parámetro.

Por otro lado, la coexistencia de *Pliauchenia* (Lamini) y *Procamelus* (Camelini) en Nejapa, indica que la coexistencia de las tribus Lamini y Camelini en Norteamérica durante el Barstoviano (Merriam, 1916, 1919; Savage & Russell, 1983), se extiende también al Sureste Mexicano, lo cual sugiere que en esta región tropical (Mesoamérica), se encontraba ya bien establecido el linaje ancestral de los camélidos sudamericanos (Tribu Lamini).

Consideraciones Ecológicas.- Los organismos pertenecientes al género, eran animales de tamaño mediano-grande, más gráciles y poco más pequeños que los procamélidos (Gregory, 1942). Aún cuando en la literatura consultada no se encontró ninguna estimación de la masa corporal que pudo haber tenido algún ejemplar asignado a *Pliauchenia*, a partir de los datos de la longitud del M_1 de *P. magnifontis* (Gregory, 1942), y con base en los datos de regresión lineal simple obtenidos por Janis (1990) para estimar la masa corporal en ungulados, se estimó que los individuos incluidos en el género pudieron haber tenido una masa corporal entre 250 a los 350 kg., según la especie a la que perteneciesen.

Tampoco existen datos sobre los hábitos alimenticios de *Pliauchenia*, pero se considera que pudo haber sido de hábitos herbívoros mixtos, ya que las cinco especies de camélidos actuales tienen este tipo de dieta (Janis, 1990), y tres de ellas pertenecen de la Tribu Lamini.

La coexistencia de camélidos de un tamaño similar (*Pliauchenia*, *Procamelus*) en una zona particular, no es exclusiva del Area Nejapa, ya que ha sido igualmente observada en otras faunas de Norteamérica, como por ejemplo en las faunas del Mohave Desert en California, las de la Región de Cedar Mountain en Nevada y las de Big Spring Canyon, Dakota del Sur (Merriam, 1916; Gregory, 1942; Montellano, 1989). Esta coexistencia puede explicarse si se considera el hábito alimenticio de estos organismos, ya que al ser herbívoros mixtos, tendrían acceso a una mayor variedad y abundancia de recursos con respecto a los pacedores y/o ramoneadores, por lo que es posible que existiese poca competencia entre ambos géneros. En el caso específico del Sureste de México, la diversidad de hábitats presente durante el Barstoviano Medio (selva baja, sabana), habría posibilitado aún más la convivencia de ambos taxa, ya que la competencia sería menor que en un área con un sólo tipo de hábitat.



1



2



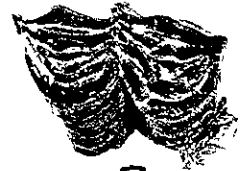
3



4



5



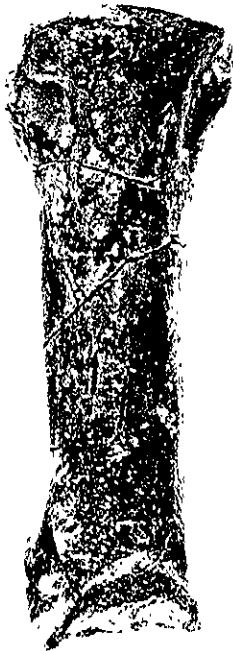
8



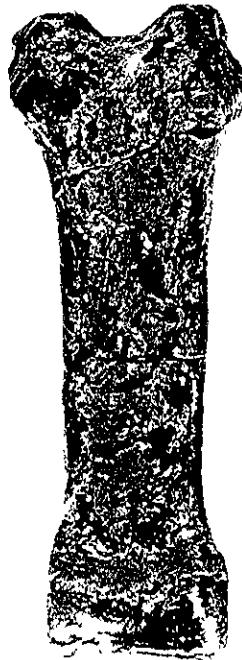
6



7



10



11



9



12

Tribu Protolabidini Zittel, 1895
Protolabis Cope, 1876
cf. *Protolabis* sp.
(Tablas 13-16; Lámina III, Figuras 4-5;
Lámina IV, Figuras 1-7)

Material Referido.- FV97-36, porción proximal de un metacarpal derecho, localidad Salinas, Area Nejapa; FV90-133, porción proximal de una falange I, FV94-201.1, ectomesocuneiforme derecho, ambos procedentes de la localidad La Mancornada, Area Nejapa; FV92-138.8, fragmento de la porción distal de un húmero derecho articulado con la porción proximal de la radio-ulna, localidad El Cordoncillo, Area Nejapa.

Alcance Geocronológico.- Hemingfordiano Temprano-Clarendoniano de Norteamérica.

Distribución Geográfica.- Barstoviano Medio de la porción occidental del Istmo de Tehuantepec; Hemingfordiano Medio de la parte central de Wyoming, EE UU A; Hemingfordiano Temprano-Barstoviano Medio de la porción nororiental de Colorado, EE UU A; Barstoviano Tardío-Clarendoniano de la parte septentrional de Nebraska, EE UU A; Clarendoniano de la porción meridional de Texas, EE UU A; Clarendoniano de Arizona, EE UU A; Clarendoniano Temprano de la parte central de Nevada, EE UU A; Henfiliano Temprano de la región noroccidental de Honduras y nororiental del Salvador (Webb & Perrigó, 1984; Tedford *et al.*, 1987; Honey & Izett, 1988).

Descripción.- El elemento FV97-36 corresponde a la porción proximal de un metacarpal derecho en el que se encuentran representadas las caras articulares de los huesos carpales y una pequeña fracción de la diáfisis. Los metacarpos III y IV se hallan coosificados, (*i.e.*, es posible observar la línea de sutura o de unión entre ambos metacarpos); la cara articular proximal del metacarpo III está un poco más elevada que la del IV; ambas caras están separadas en la parte anterior por una diferencia de altura, y en la posterior por una fosa. La faceta para el magnum es amplia, ligeramente cóncava antero-posteriormente y ocupa aproximadamente 2/3 de la superficie articular. Detrás de esta faceta, se encuentra otra más pequeña, que corresponde a la trapezoidal, ésta es plana y reniforme, y se encuentra delimitada de la faceta del magnum por una cresta poco desarrollada. La superficie articular del metacarpo IV se halla ocupada en su totalidad por la faceta para el unciforme.

En la parte ventral de la diáfisis se encuentra un canal más o menos amplio y

profundo (Lámina IV, Figuras 1-3).

El elemento FV90-133 es el fragmento proximal de una falange I, en el que se encuentra representada la cara articular y una pequeña porción de la diáfisis. Es muy similar en la configuración de la cara articular proximal a FV92-144.22, ya que en ambas tiene forma de media luna, es cóncava dorsoventralmente, el canal carinal tiene la misma profundidad, inicia en la parte media de la cara articular y finaliza en el primer tercio de la cara ventral. Difiere de FV92-144.22 en que las apófisis rugosas de las caras laterales proximales están poco desarrolladas, y la superficie del ligamento suspensor de la cara ventral proximal tiene una configuración trapezoidal, es plana y no se encuentra elevada. Además, este elemento tiene un tamaño 20% menor (Lámina IV, Figuras 6-7).

El ectomesocuneiforme tiene un margen ovoide; su faceta navicular es plana, ocupa toda la mitad anterior y se prolonga posteromedialmente hacia atrás, donde queda delimitada por una fosa poco profunda en su parte lateral. Existen dos facetas para la articulación con el cuboides en la parte anterolateral, que se encuentran separadas por un surco inclinado que corre de la porción ventral-anterior a la dorsal-posterior; de estas dos facetas, la anterior es mayor y tiene forma triangular. En la parte posterior del elemento, está una faceta pequeña e inclinada antero-posteriormente para la articulación con el entocuneiforme, y se encuentra en contacto con la proyección posterior de la faceta navicular. En la porción distal, se halla la faceta para la articulación con el metatarsal III, ésta es reniforme y ligeramente convexa (Lámina IV, figuras 4-5).

Por su parte, en el ejemplar FV92-138.8, se encuentra representada la tróclea distal del húmero y la parte basal de su diáfisis, así como la porción proximal del radio, que incluye la superficie articular humeral, una pequeña fracción de la base de la diáfisis, y la porción proximal de la ulna, en la que se halla ausente parte del proceso del olécranon. Cabe señalar que el elemento se encuentra moderadamente deformado, dado que existe una estructura que parece ser una callosidad y que le da una configuración anómala (Lámina III, Figuras 4-5).

El cóndilo mesial de la tróclea del húmero es más ancho y grande que el lateral, y presenta en su porción posterior una prominencia con forma de “talón”. El cóndilo lateral, que es más pequeño, presenta una cresta poco desarrollada hacia su parte medial, dicha

cresta corre de manera sagital desde la parte proximal a la distal del cóndilo. Ambos cóndilos trocleares se hallan separados por un canal amplio y algo profundo, que corre también de manera sagital a lo largo de la tróclea.

La ulna y el radio se encuentran bien fusionados; la superficie articular humeral de este último se encuentra dividida por una cresta prominente, que delimita dos caras articulares cóncavas antero-posteriormente, de ellas, la medial es la mayor; la rugosidad basipital está bien desarrollada y es algo profunda (Lámina III, Figuras 4-5).

Discusión.- Todos los elementos fueron comparados con ejemplares de *Lama glama* y *Camelus dromedarius*, tras lo cual, se reveló que los rasgos y configuración de estos elementos son semejantes a los que presentan diversos géneros de camélidos (Peterson, 1904; Gregory, 1942; Henshaw, 1942; Webb, 1965; Honey & Taylor, 1978; Harrison, 1979; 1985), incluidos los actuales, por lo que se les asigna a la Familia Camelidae.

En el caso del metacarpal comparten (Gregory, 1942; Henshaw, 1942; Webb, 1965; Honey & Taylor, 1978) los siguientes rasgos:

- La mayor elevación del metacarpo III respecto al IV
- La faceta del magnum es mayor que la del trapezoide, y están separadas por una cresta que presenta un grado de desarrollo variable
- En la porción posteromedial existe una fosa que separa los metacarpos III y IV
- La porción ventral de la diáfisis presenta un canal mas o menos profundo
- Existe un grado de fusión variable entre los metacarpos III y IV

Al igual que los elementos falángicos de cf. *Plianchenia* sp., la configuración y tamaño del ejemplar FV90-133 son típicamente camélidas (Peterson, 1904; Gregory, 1942; Webb, 1965; Harrison, 1979; 1985).

El elemento falángico comparte con FV92-144.22 los siguientes rasgos:

- La configuración de la cara articular proximal
- El grado de desarrollo y disposición del canal carinal
- La configuración en corte transversal de la porción proximal de la diáfisis, que en ambos elementos es triangular.

Con *Lama* comparte:

- El poco desarrollo de las apófisis próximo-laterales
- El tamaño, ya que en ambos la anchura proximal es semejante

El ejemplar FV90-133 difiere de ambos en la configuración de la superficie del ligamento suspensor, el cual es trapezoidal y es mas bien plano.

Por otro lado, el análisis de la literatura pertinente, reveló que la configuración y rasgos del ectomesocuneiforme en los diversos linajes de camélidos (incluidos los actuales) esencialmente es la misma que la observada en FV94-201.1, y que varían solamente respecto al tamaño; por ello no es necesario repetirlos.

El fragmento de húmero y radio-ulna articulados comparten los siguientes rasgos con los camélidos:

- El cóndilo mesial es más prominente que el lateral
- Existe un canal amplio y más o menos profundo que delimita el cóndilo mesial y lateral de la tróclea distal
- Existe una cresta en la porción medial del cóndilo lateral que corre de manera sagital y recta a lo largo del cóndilo
- El margen distal de cada uno de los cóndilos presenta una fuerte angulación, lo que le da la apariencia a la tróclea de un “reloj de arena”
- La ulna y el radio están fusionados
- La presencia de una cresta bien desarrollada en la superficie articular humeral del radio
- La rugosidad basipital está bien desarrollada y es profunda.

De todos los elementos esqueléticos descritos con anterioridad, el metacarpal es el que presenta una mayor cantidad de rasgos que permiten discriminar entre los diversos géneros miocénicos de camélidos (Breyer, 1974; Honey & Izett, 1988). Estos incluyen el tamaño, proporción, grado de fusión de los metacarpos III y IV, y presencia/ausencia de caras articulares laterales en los metacarpos III y IV.

El ejemplar de Oaxaca, presenta los metacarpos III y IV fusionados, rasgo presente en los géneros de la Subfamilia Camelinae, lo cual permite ubicarlo en dicho taxon (Webb, 1965; Harrison, 1985). Su tamaño sugiere que correspondió a un organismo de talla mediana (un poco mayor que una llama), y los camelines de una talla similar son los de la

Tribu Protolabidini, por lo que muy probablemente perteneció a este grupo (Honey & Taylor, 1978).

Asignación Taxonómica.- De los géneros incluidos en esta tribu, el metacarpal de Oaxaca se asemeja más a los de *Protolabis*, ya que comparten:

- El grado de fusión entre los metacarpos III y IV
- Son moderadamente robustos
- El tamaño, ya que el ejemplar de Nejapa se halla dentro del rango de los metacarpales asignados a este género (Tabla 13)

Aun cuando el resto de los elementos podiales y manuales no permiten *per se* realizar una asignación taxonómica al nivel genérico y/o específico, su tamaño corresponde bien con el del metacarpal (Honey & Izett, 1988), lo que sugiere que todos pertenecieron a un mismo taxon. Además, si se toma en cuenta que todos los ejemplares provienen de una misma área (Nejapa), es más parsimonioso suponer que formaban parte de la misma población y por ende, pertenecían al mismo grupo taxonómico (*i.e.*, género y/o especie).

El tamaño de estos ejemplares es muy cercano al de los elementos asignados a *Protolabis* (Tablas 13, 14, 15 y 16; Merriam, 1916; Honey & Taylor, 1978; Honey & Izett, 1988), ya que su rango de variación, no excede en ningún caso el 4 %, por lo que es bastante probable que hayan pertenecido a este género. La modesta variación observada, puede ser el resultado de variación intragenérica/específica, sexual o geográfica.

Se tomó la decisión de asignar tentativamente estos ejemplares a *Protolabis*, y no de manera definitiva al género, ya que la mayor parte de los elementos bajo estudio no son plenamente diagnósticos al nivel genérico (con excepción del metacarpal –que se halla incompleto-), además, el tamaño de la muestra es muy reducida, por lo que no es posible evaluar con plena objetividad la variación presente en ellos.

Por otro lado, es poco probable que los ejemplares pertenezcan a cualquiera de los otros dos géneros restantes de protolabidines, ya que son organismos más pequeños; en *Tanymyktekter* los metacarpales no están fusionados, y en *Michenia* son más esbeltos, delgados (Honey & Taylor, 1978), y en promedio un 17% menores que el elemento oaxaqueño.

Se descarta la posibilidad de que los ejemplares pertenezcan a algún género de procamélido, ya que en ellos, los metapodiales se encuentran completamente fusionados, y forman una sola entidad en la que no se percibe la línea de sutura (Harrison, 1985), caso contrario a lo observado en el ejemplar oaxaqueño; además, son organismos más grandes que *Protolabis* (Honey & Taylor, 1978).

De igual forma, no pueden pertenecer a la Subfamilia Stenomylinae, ya que sus metacarpos III y IV, tienen facetas articulares pequeñas para los metacarpales II y V, o incluso presentan rudimentos de éstos (Frick & Taylor, 1968). Además, son camélidos de pequeña talla, con metacarpales en promedio un 35% más pequeños que el de Oaxaca.

Los metacarpales de los organismos de la Subfamilia Floridatragulinae no están fusionados, presentan un metacarpo V reminicente, y eran organismos de tamaño pequeño (Maglio, 1966; Stevens, 1977). Por su parte, los aepycamelines (Subfamilia Aepycamelinae) de mediano tamaño, presentan un rango stratigráfico que es más antiguo (Carroll, 1988; Tedford *et al.*, 1987), que los estratos portadores de la fauna de Nejapa (vease Marco Geológico del Area Nejapa), los metapodiales no están fusionados; y en los que si lo están, los organismos tienen una gran talla (Henshaw, 1942; Honey & Izett, 1988; Harrison, 1985), por lo que los ejemplares oaxaqueños tampoco pueden pertenecer a alguno de estos grupos.

Finalmente, se descarta la posibilidad de que los elementos perteneciesen a algún protocerátido, ya que en estos, los metacarpos III y IV no están fusionados, los metacarpos II y V siempre están presentes y se hallan moderadamente desarrollados. Por las razones aducidas en el taxon anterior (Tribu Lamini, cf. *Pliauchenia* sp., este mismo apartado) el fragmento proximal de falange tampoco pudo pertenecer a ellos. De forma similar, la configuración del ectomesocuneiforme en este grupo es distinta (similar a una "T"), la faceta navicular es ovoide y ocupa toda la porción proximal, la faceta metatarsal es redondeada, y en la porción lateromedial del ectomesocuneiforme existe un proceso bien desarrollado. Finalmente, en los protocerátidos, el margen distal de los cóndilos del húmero presenta una menor angulación que en los camélidos, ambos cóndilos son de tamaño similar, la ulna y el radio no están fusionados y la rugosidad basipital está poco desarrollada (Patton & Taylor, 1971, 1973).

Tabla 13. Anchura proximal de los metacarcales de algunos géneros de la Subfamilia Camelinae.

	Ejemplar oaxaqueño	<i>Protolabis coartatus</i> ¹	<i>Michenia yavapansis</i> ¹	<i>Tanymykter brachyodontus</i> ¹	<i>Procamelus grandis</i> ²	<i>Alforjas Taylori</i> ³	<i>Lama glama</i> ⁴
	FV97-36	Rango Observado	Rango Observado	F:AM36597	Rango Observado	Rango Observado	IGCU
Anchura	35.8	35-41.0	27.5-32	20	54.2-61.0	47.7-61	32

Datos tomados de: 1. Honey & Taylor, 1978; 2. Gregory, 1942; 3. Harrison, 1979; 4. Ejemplar del Museo de Paleontología, Instituto de Geología, Univ. Nal. Autón. México.

Tabla 14. Anchura proximal de falanges I de algunos géneros miocénicos de camélidos y de *Lama*.

	Ejemplar Oaxaqueño	<i>Michenia exilis</i> ¹	<i>Oxydactylus longipes</i> ²	<i>Protolabis coartatus</i> ³	<i>Rakomykter raki</i> ⁴	<i>Lama glama</i> ⁵
	FV90-133	AMNH12997	Nº918	F:AM73416	F:AM30984	FMVZUNAM
Ap	22.6	17.00	22.0	23.2*	16.3*	20.0-23.0

Datos tomados de: 1. Matthew & Macdonald, 1960; 2. Peterson, 1904; 3. Honey & Taylor, 1978; 4. Frick & Taylor, 1968; 5. Ejemplares de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia y Museo de Paleontología, Instituto de Geología, Univ. Nal. Autón. México. * Valor estimado a partir de la anchura troclear de metapodiales.

Tabla 15. Medidas de ectomesocuneiformes de algunos géneros miocénicos de camélidos y de *Lama*.

	Ejemplar oaxaqueño	<i>Alforjas taylori</i> ¹	<i>Pliauchenia magnifontis</i> ²	<i>Protolabis coartatus</i> ³	<i>Oxydactylus longipes</i> ⁴	<i>Lama glama</i> ⁵
	FV94-201.1	F:AM101587	Nº32106	F:AM73416	Nº918	
Longitud	24.4	32.0	--	--	--	19.0-21.0
Anchura	20	26.0	26.2*	17.0*	21.1	9.6-9.8
Altura	12.4	14.4	15.0*	--	14.0	12-14

Datos tomados de: 1. Harrison, 1979; 2. Gregory, 1942; 3. Honey & Taylor, 1978; 4. Peterson, 1904; 5. Ejemplares de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia e Instituto de Geología, Univ. Nal. Autón. México. * Valor estimado a partir de las ilustraciones.

Longitud se refiere a la distancia entre la parte más anterior y la más posterior del elemento; **Anchura**, a la distancia entre la parte más lateral y más medial y la **Altura** a la distancia entre la parte más proximal y la más distal.

Tabla 16. Anchura humeral de algunos géneros pertenecientes a la Subfamilia Camelinae.

	Ejemplar Oaxaqueño	cf. <i>Protolabis</i> sp. ¹	<i>Protolabis coartatus</i> ²	<i>Procamelus grandis</i> ³	<i>Pliauchenia magnifontis</i> ⁴	<i>Lama glama</i> ⁵
	FV92-138.8	Rango Observado	Nº19820	Sin número de catálogo	Sin número de catálogo	IGCU
Anchura máxima	45.3	42.3-43.6	46.6	63.0	59.5	40.5

Datos tomados de: 1. Honey & Izett, 1988; 2. Merriam, 1916; 3, 4. Gregory, 1942; 5. Ejemplar del Museo de Paleontología, Instituto de Geología, Univ. Nal. Autón. México.

La anchura se tomó bajo los mismo parámetros que en el caso del cánido

Para el Area Matatlán, Ferrusquía-Villafranca (1990d), reconoció un astrágalo derecho con rasgos de la Subfamilia Camelinae, empero, lo asignó a Camelidae Género & especie indet. La revisión de IGM 3965, permitió reconocer que la morfología y dimensiones del ejemplar son muy cercanas a *Protolabis* (Honey & Izett, 1988). Dado que en el Area Nejapa se reconocieron restos muy semejantes a este género, se asigna también tentativamente a este taxon.

Consideraciones Biogeográficas.- La presencia de material referido a *Protolabis* en el Area Nejapa, representa hasta ahora el registro más austral en el Subcontinente Norteamericano de la Tribu protolabidini, tentativamente es el primer registro del género en México, extendiendo su distribución durante el Mioceno Medio unos 3280 km aproximadamente, desde la parte sur de California en los Estado Unidos, hasta la porción occidental del Istmo de Tehuantepec.

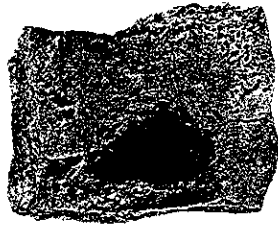
Significación Filogenética.- Los registros más antiguos de *Protolabis* en Norteamérica, proceden del Hemingfordiano Temprano de Colorado y del Hemingfordiano Medio de Wyoming, en los Estados Unidos. En México hasta el momento, en ninguna de las tres localidades hemingfordianas conocidas (Tubutama, Sonora; Zoyatal, Aguascalientes y Suchilquitongo, Oaxaca; Dalquest & Mooser, 1974; Ferrusquía-Villafranca, 1990d), se han recolectado restos fósiles asignables a algún protolabidini, aún cuando existen registros de camélidos pertenecientes a la Subfamilia Stenomylinae en Tubutama y a la Subfamilia Floridatragulinae en el Zoyatal (*op. cit.*). En Suchilquitongo, no se han recuperado hasta la fecha restos de camélidos.

Los hechos antes expuestos, sugieren que probablemente la población barstoviana de *Protolabis* presente en Oaxaca se derivó de las poblaciones hemingfordianas ubicadas en la parte central de Estados Unidos, algunas de las cuales, se habrían desplazado paulatinamente hacia el sur durante los 3-4 Ma que separan temporalmente a ambas regiones. De suponerse que la población oaxaqueña se derivó de protolabidines presentes en el Hemingfordiano mexicano, sus restos fósiles debían haberse reconocido en las localidades antes mencionadas, lo cual no es así, ya que los linajes de camélidos presentes en éstas, no están directamente relacionados con los protolabidines, ni aún con los camelines, y de hecho, constituyen subfamilias distintas; además, en Suchilquitongo, que es

la localidad más cercana a Nejapa, y que podría contener a algún protolabidino, no se han reconocido camélidos hasta ahora, por lo que la primera hipótesis parece ser la más probable.

Por otro lado, si se considera que durante el Terciario Medio la Sierra Madre Occidental era altitudinalmente más baja que en la actualidad, y que la Faja Volcánica Transmexicana comenzó a desarrollarse en su parte occidental durante este lapso (Ferrusquía-Villafranca, 1998), el desplazamiento de algunas poblaciones de *Protolabis* desde Estados Unidos, hacia el sur, habría sido relativamente sencillo; esto aunado al gran lapso de tiempo que separa a la población oaxaqueña de las de los Estados Unidos, refuerza la hipótesis de que *Protolabis* probablemente representa un inmigrante en el Barstoviano del Sureste de México.

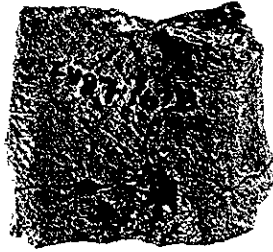
Consideraciones Ecológicas.- Los organismos incluidos en el género eran de talla mediana, más pequeños que los procamélidos y laminis; lo que es evidente dadas las dimensiones de sus restos óseos (Honey & Taylor, 1978; Honey & Izett, 1988), y con una masa corporal estimada entre 100 a 200 kg. (Webb, 1983). Con base en la morfología funcional craneal y dental, se ha inferido que *Protolabis* tenía hábitos herbívoros mixtos, lo cual, aunado al hecho de ser un camélido de menor tamaño respecto a los otros dos géneros presentes en Nejapa, tal vez posibilitó que la competencia entre ellos fuese mínima, dada la abundancia de recursos alimenticios en la zona, y a la partición de éstos debido a su tamaño.



1



3



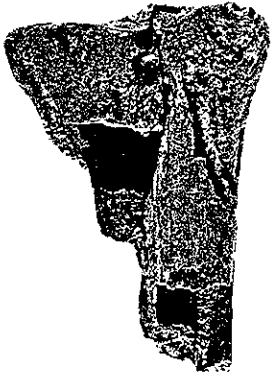
2



4



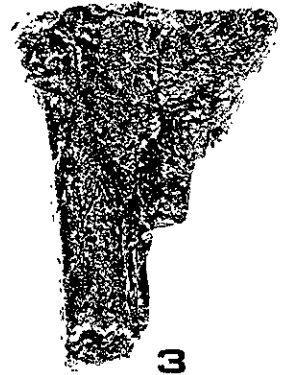
5



1



2



3



4



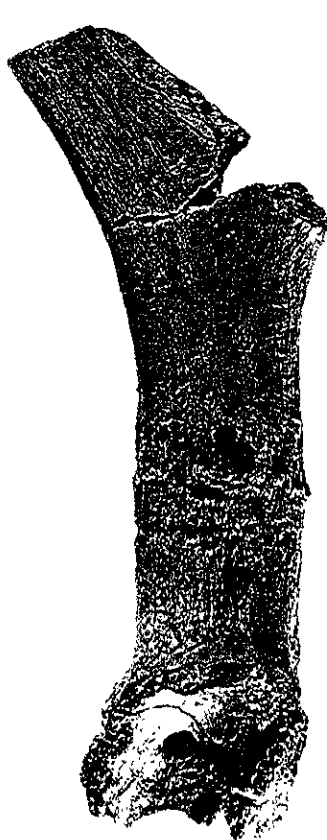
5



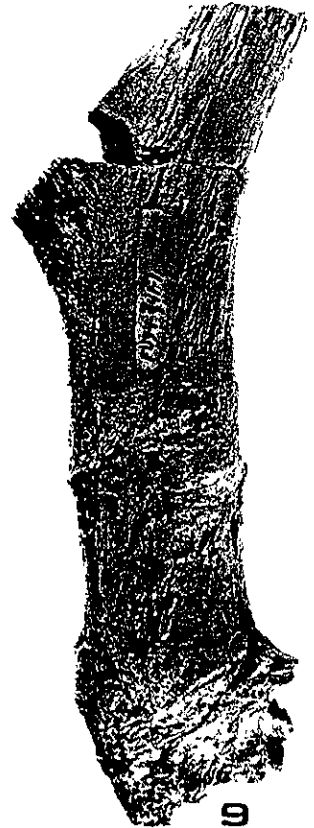
6



7



8



9

Familia Protoceratidae Marsh, 1891
Subfamilia Synthetoceratinae Frick, 1937
Tribu Kryptoceratini Webb, 1981
Género C nuevo

Distribución Geográfica.- Porción noroccidental del Valle de Oaxaca, Oaxaca, Sureste de México.

Alcance Estratigráfico.- Sólo se conoce en el Hemingfordiano Medio de Oaxaca Central.

Especies Incluidas.- Especie C1 nueva.

Diagnosis.- Protocerátidos synthetoceratines hemingfordianos que se caracterizan por: Talla grande; la extrema hipsodoncia de los molares; molares elongados antero-posteriormente, en promedio 60% más largos que anchos; ausencia de cíngulos linguales; P² no funcional; DP² ausente.

Especie C1 nueva
(Tablas 17-20, Láminas V-VIII)

Localidad y Unidad Estratigráfica.- El material fósil fue recuperado de areniscas tobáceas finas y limolitas arcillosas, pertenecientes a la Formación Suchilquitongo; el afloramiento se encuentra unos 300 m al NE del kilómetro 167.5 de la Carretera Panamericana, Tramo Huajuapán-Oaxaca, en las márgenes de un campo de fútbol.

Alcance Estratigráfico.- El mismo del género.

Diagnosis.- La misma del género.

Holotipo.- FV88-787, dos fragmentos rostrales que consisten en: una maxila izquierda con P² no funcional, DP³, DP⁴, M¹, M²; una maxila derecha casi completa con P² no funcional, DP³, DP⁴, M¹, M², articulada con la premaxila y la región palatina del maxilar, todo el material perteneciente a un mismo individuo (Láminas V y VI).

Descripción.- La maxila izquierda es elongada antero-posteriormente, ligeramente cóncava en la región donde se alojan los premolares decíduos y los molares. El foramen infraorbitario está bien desarrollado, y se halla inmediatamente por delante del P² no funcional.

La maxila derecha se encuentra rota por detrás del M², y presenta un desplazamiento hacia la porción mesial de 15° aproximadamente, lo que produjo que el M² se encuentre

ligeramente curvado hacia la parte media en su porción posterior. Por detrás del M^2 se halla el alvéolo que corresponde al selene anterior del M^3 . La premaxila tiene forma triangular, es corta antero-posteriormente, tiene una inclinación (pendiente) dorsal suave, y su región anterior se curva medialmente para formar el cuerpo del premaxilar.

En ninguna de las dos maxilas se observan evidencias de los procesos maxilares dorsales que dan lugar a los cuernos frontales (Patton & Taylor, 1971), lo que sugiere que el ejemplar probablemente fue hembra.

Por delante del DP^3 , existe una marcada inflexión de la maxila de aproximadamente 40° hacia la porción mesial.

Dado que la región palatina del maxilar derecho está completa, y que ambas son simétricas en los artiodáctilos, se procedió a estimar la anchura rostral total del individuo, por detrás del foramen infraorbitario, cuyo valor es 125 mm (62.5 mm x2). Así mismo, se midió la longitud del rostro, desde el metastilo del M^2 , hasta la punta de la premaxila, para obtener la relación anchura rostral: longitud rostral, que fue útil para realizar comparaciones con diversos géneros *synthetoceratines*; dicho valor es 273 mm. La relación resultante fue 1:2.1, *i.e.*, la anchura rostral representa el 46% de la longitud rostral, lo que denota un hocico ancho y relativamente corto.

A cada una de las maxilas se les tomaron varias radiografías en un aparato Panorex para Rx extraorales, perteneciente al Departamento de Imagenología de la División de Estudios de Postgrado e Investigación de la Facultad de Odontología de la UNAM. Las de mejor resolución se tomaron bajo los siguientes parámetros: mA1/2, kV60, 0.1seg. Con ellas, se reveló la existencia del P^2 definitivo en la zona de inflexión del maxilar (Lámina VII, Figuras 2-3; Lámina VIII, Figuras 2-3), el cual se halla embebido en el hueso maxilar.

Se considera que dicho premolar definitivo no era funcional, dado que no existe espacio para su ubicación en las maxilas ni en la serie dental si estuviese eructado. Además, si hubiese sido funcional, se localizaría en la zona de inflexión del maxilar, en una posición angulada por fuera de la línea dental, lo cual, dificultaría severamente la masticación. Es de destacar que en el protocerátido *synthetoceratine* *Synthetoceras tricornatus*, del Clarendoniano de Florida, Texas y Alabama, no existe P^2 , sólo P^3 y P^4 . De hecho, la zona donde debía estar el P^2 corresponde a la región de inflexión del maxilar (que tiene

aproximadamente 42° de inclinación hacia la porción mesial), tal como sucede en el ejemplar oaxaqueño (*cf.*, Patton & Taylor, 1971, Figs. 29-30). También vale la pena resaltar que suponiendo que el P² hubiese eruptado, la posición en que se encontraría obligaría a que en las mandíbulas, al nivel del P₂, existiese una inflexión hacia la parte media, para que ambos premolares se encontrasen en una posición adecuada y pudieran ocluir entre sí. Esta hipotética morfología mandibular es sumamente inadecuada, ya que no sería capaz de soportar el gran estrés mecánico producto de la masticación, y el hueso mandibular se rompería; además, en todos los artiodáctilos (y en general en los mamíferos), los huesos mandibulares son rectos y no presentan ningún tipo de inflexión. Los hechos anteriores refuerzan el argumento de que en el ejemplar estudiado el P² era no funcional, y que nunca eruptaría. Por lo anterior, se considera que la fórmula dental de estos protocerátidos era I⁰, C¹, P³-P⁴, M¹-M³.

Por otro lado, el análisis radiológico y superficial realizado, muestra que objetivamente no existe DP², ya que no hay restos de cemento y/o esmalte en la zona donde debía estar presente, ni restos de sus raíces, como en el caso de los otros premolares decíduos, las cuales se observan en las radiografías. Resulta igualmente poco probable que en el ejemplar el DP² se halla perdido como producto de la edad, en cuyo caso el P² debía estar eruptando, y debía ser observable superficialmente, lo cual no ocurre. Además, si el premolar decíduo se hubiese perdido completamente (con todo y raíces), debía quedar alguna evidencia de su existencia, como algún orificio donde hubiesen estado las raíces, o una zona con sedimento que hubiera cubierto tales orificios, pero no hay tal. Por lo anterior, se considera que en el ejemplar el DP² nunca estuvo presente.

Por debajo de cada uno de los DP³ y DP⁴ existen 2 estructuras cilíndricas orientadas dorsoventralmente, casi paralelas, las cuales corresponden a las raíces de estos premolares (Lámina VII Figuras 2-3; Lámina VIII Figuras 2-3), por lo que se considera que el individuo debió ser juvenil.

La descripción de los molariformes se basó principalmente en la serie dental de la maxila izquierda, ya que presenta una mejor preservación que la derecha (Lámina VII Figura 1; Lámina VIII, Figura 1).

Los premolares decíduos son molariformes, más largos que anchos, con estilos y

costillas moderadamente desarrollados, aproximadamente 20% más pequeños que los molares, y presentan un fuerte grado de desgaste.

Los molares son de tipo selenodonte, están ligeramente desgastados, son más largos que anchos, con estilos prominentes, y los bordes anterior y posterior (parastilo y metastilo) son paralelos entre sí a todo lo largo de su altura. El paracono y metacono en su porción labial presentan una costilla bien desarrollada; entre el paracono y metacónulo se halla un pilar basal medio bien desarrollado; y los selenes tienen forma de “U” abierta.

La altura de la corona estimada para el M² es de 54.5 mm, y dado que éste es el molar que presenta el menor grado de desgaste de la serie dental, se infiere que esta fue la altura que pudieron haber alcanzado los molares, por lo que éstos son extremadamente hipsodontes respecto al resto de los taxa de protocerátidos que habitaron durante el Hemingfordiano Medio en Norteamérica.

En los DP³ los selenes están menos desarrollados que en los DP⁴, los cuales tienen un grado de desarrollo semejante al de los molares; en ambos premolares, las fosetas anterior y posterior están elongadas antero-posteriormente, y comprimidas transversalmente. El pilar basal medio se halla ausente en el DP³, y el del DP⁴ es el más desarrollado de la serie dental.

Las fosetas de los molares son semejantes a las de los premolares, sólo que son más amplias transversalmente. La foseta posterior del M¹ izquierdo se encuentra abierta en su porción anterior, al nivel del mesostilo, a diferencia del resto, en las que están completamente cerradas.

Antes de comenzar con la discusión y asignación taxonómica, es necesario aclarar que se está utilizando al ejemplar no tipológicamente, sino como un representante de una población, y a partir de él, se hacen extrapolaciones sobre rasgos presentes en la población, pero dichas extrapolaciones son cuidadosas, eliminando la especulación, para evitar mezclar atributos individuales con poblacionales.

Discusión.- El ejemplar juvenil de Suchilquitongo comparte varios rasgos con los protocerátidos pertenecientes a la Subfamilia Synthetoceratinae (Patton, 1969; Patton & Taylor, 1971; Webb, 1981), tales como:

- P¹ ausente

- Molares con estilos y costillas bien desarrollados
- Pilar basal medio bien desarrollado
- Molares hipsodontes
- Premolares decíduos muy semejantes en morfología (*cf.*, Patton & Taylor, 1971, Fig. 24 y Lámina VII, Figura 1 en este trabajo).
- Series dentales casi rectas

Con base en estos caracteres es que se asigna el ejemplar a esta subfamilia.

La sistemática propuesta para la Subfamilia Synthetoceratinae, sugiere la existencia de dos linajes, expresados taxonómicamente al nivel de Tribu (Webb, 1981): la Kryptoceratini, que incluye a *Syndyoceras* y *Kyptoceras*, y la Synthetoceratini, en la que se encuentran *Prosynthetoceras*, *Lambdoceras* y *Synthetoceras*.

El rostro amplio, el hocico relativamente corto y la ligera inclinación dorsal (pendiente) de la premaxila, son rasgos que el ejemplar comparte con los kryptoceratinis (Figura 10), lo cual indica que se encuentra más relacionado con los géneros incluidos en esta tribu, que con los synthetoceratinis, en los cuales ocurre la condición inversa (*i.e.*, rostro angosto, hocico largo, mayor pendiente de la premaxila). Estos caracteres permiten ubicarlo en la Tribu Kryptoceratini.

Asignación Taxonómica.- El protocerátido oaxaqueño presenta diversos rasgos que lo diferencian de los dos géneros synthetoceratines hemingfordianos presentes en el registro fósil (Figura 10), tales como: P² no funcional, 4% mayor que en el resto de los synthetoceratines (Tabla 19); la ausencia del DP², premolar decíduo que se encuentra presente en los organismos juveniles de *Syndyoceras* y *Prosynthetoceras*; la ausencia del cíngulo lingual en los molares, que también se halla presente en estos géneros; la elongación antero-posterior de los molares, los cuales son en promedio 60% más largos que anchos (Tabla 17), y además del 30% al 40% más grandes, mientras que en los géneros hemingfordianos los molares son ligeramente más anchos que largos (Tabla 19) y más pequeños; un alto grado de hipsodoncia, ya que los molariformes de *Syndyoceras* y *Prosynthetoceras* son de tipo braqui- o mesodonte; y el tamaño, ya que a pesar de ser un individuo juvenil, en el ejemplar de Suchilquitongo la longitud desde la parte inicial de la inflexión de la maxila a la punta de la premaxila es aproximadamente 30% mayor (Tabla

18) que en los géneros antes citados, en los que esta longitud es cercana a los 90 mm (Patton & Taylor, 1971).

Individualmente los caracteres mencionados permitirían asignar al ejemplar oaxaqueño a una especie de protocerátido Hemingfordiano diferente a las conocidas al presente (*Syndyoceras cooki*, *Prosynthetoceras texanus*, y *Lambdoceras hessei*). Tomados en conjunto, constituyen una combinación de caracteres que no corresponde a ningún género de protocerátido conocido, por lo cual, parsimoniosamente se interpreta que deben corresponder a un género nuevo.

Tabla 17. Medidas dentales del protocerátido Gen & sp. nov.

	P ² (no funcional)	DP ³	DP ⁴	M ¹	M ²	M ^{3*}
Longitud	25.0*	27.7	28.0	35.0	36.4	37.0
Anchura	--	17.3	18.4	21.0	23.0	24.0

*Valores estimados. ♦Valor obtenido a partir de las radiografías.
Las medidas fueron tomadas a partir de la serie dental izquierda, la cual presenta un mejor grado de preservación.

Tabla 18. Parámetros métricos del protocerátido Gen. & sp. nov.

Longitud de la serie dental izquierda (DP ³ -M ²)	128.2
Longitud de la premaxila-maxila derecha, por delante del DP ³	155.0
Altura de la maxila al nivel del DP ³	97.2

Tabla 19. Datos y parámetros de los protocefalinos synthetoceratines.

	Ejemplar oaxaqueño	<i>Prosynthetoceras</i> <i>texanus</i> †	<i>Prosynthetoceras</i> <i>francisi</i> †	<i>Lambdoceras</i> <i>hessei</i> †	<i>Lambdoceras</i> <i>trinitensis</i> †	<i>Lambdoceras</i> <i>siouxensis</i> †	<i>Synthetoceras</i> <i>tricornatus</i> †	<i>Kryptoceras</i> <i>amatorum</i> †
Longitud P ²	25.0	7.0	9.0-9.5	--	9.8-11.2	11.0	No existe	--
Anchura P ²	--	5.0	5.5-5.6	--	6.0-8.6	8.4	No existe	--
Longitud P ¹	--	6.4-9.7	10.2-11.5	--	11.3-12.8	12.2	12.7-15.5	--
Anchura P ¹	--	7.2-8.0	6.5-8.3	--	8.0-11.7	11.0	8.7-12.1	--
Longitud P ³	--	8.7-9.7	10.7-11.0	--	11.5-12.6	12.2	14.0-16.0	--
Anchura P ³	--	10.0-12.2	11.3-13.2	--	14.3-15.5	16.5	15.0-19.0	--
Longitud M ¹	35.0	13.5-16.7	16.1-20.8	--	18.0-20.8	22.0	21.0-27.3	24.4
Anchura M ¹	21.0	14.5-17.0	16.8-19.6	--	20.0-21.0	21.8	21.8-24.5	22.3
Longitud M ²	36.4	16.0-18.6	20.5-23.3	--	21.5-28.0	27.0	25.0-32.0	28.6
Anchura M ²	23.0	16.4-19.9	18.4-22.8	--	22.2-25.3	25.2	23.0-27.0	25.8
Longitud M ³	37.0*	16.2-20.0	21.0-24.0	22.4	22.5-25.5	26.0	28.8-32.8	--
Anchura M ³	24.0*	15.4-22.0	16.6-23.8	22.7	21.0-24.5	24.0	24.0-27.3	--
Long. Rostral	273.0	--	183.5	--	196.0	--	388	250.0
Anch. Rostral	125.0	--	55.6	--	69.0	--	73	118.0
Long P2-M2	148.7	56.7	69	--	78.7	84.4	--	--
% LP ² † L(P ² -M ²)	16.8%	12.3%	13.3%	--	13.3	13.0%	---	--

Datos Tomados de: 1. Patton & Taylor, 1971; 2. Webb, 1981.

Abreviaturas: Long., Longitud; Anch., Anchura; % LP² † L(P²-M²), porcentaje de la longitud del premolar dos con respecto a la longitud desde el premolar dos hasta el molar dos.

Nota: *Prosynthetoceras texanus* se encuentran en el Hemingfordiano Medio-Tardío de Texas y el Hemingfordiano Medio de Florida, *Lambdoceras hessei* en el Hemingfordiano Medio de Dakota del Sur; el resto de las especies son barstovianas.

Cabe señalar que *Synthetoceras cooki* es el synthetoceratinae más antiguo, con un rango geocronológico que va del Arikareano Medio al Hemingfordiano Temprano, desafortunadamente, no fue posible encontrar valores de sus molariformes, pero Patton & Taylor (1971), mencionan que se encuentran dentro del rango inferior de valores de *P. texanus*.

Es de resaltar, que en un principio se identificó al ejemplar como *Synthetoceras tricornatus* (Jiménez-Hidalgo, 1998), un protocerátido synthetoceratine del Clarendoniano de la Planicie Costera del Golfo de Texas y en Henfiliano Temprano de Florida y Alabama, debido a su semejanza morfológica, empero, con la ayuda de las radiografías y una preparación ulterior del material, se revelaron significativas diferencias, por lo que la asignación taxonómica realizada con anterioridad fue errónea.

Consideraciones Biogeográficas.- El registro de un protocerátido Gen. & sp. nov. en el Hemingfordiano Medio de la porción Noroccidental del Valle de Oaxaca constituye el primero en toda Norteamérica.

Aún cuando el registro fósil de mamíferos del Terciario Medio de Estados Unidos y Canadá ha sido ampliamente estudiado, no existe en la literatura ningún reporte de algún protocerátido con una combinación de rasgos semejantes a los del taxon oaxaqueño, lo cual, sugiere que probablemente este nuevo taxon estuviese restringido a las zonas tropicales del Subcontinente Norteamericano.

Significación Filogenética.- Dentro de los synthetoceratines, el ejemplar oaxaqueño parece estar más estrechamente relacionado con *Kyptoceras*, el protocerátido más tardío en el registro fósil, del Henfiliano más Tardío de Florida Central (Webb, 1981). Debido a que ambos presentan un elevado grado de hipsodoncia, los cíngulos linguales se encuentran ausentes en los molares, éstos son más largos que anchos, y la proporción anchura rostral : longitud rostral desde el metastilo del M² hasta la punta de la premaxila, es muy semejante (1: 2.1), ya que en ambos la anchura representa alrededor del 46% de la longitud del rostro (Tabla 19, Figura 10). En *Prosynthetoceras* y *Lambdoceras* dicha anchura representa entre el 30%-33% de la longitud, y en *Synthetoceras* es el 19% respecto a la longitud rostral.

Podría pensarse que el protocerátido Gen. & sp. nov. no fuese en realidad un nuevo género, sino que fuese *Kyptoceras*, empero, es de destacar que el ejemplar de Suchilquitongo, a pesar de ser un individuo juvenil, presenta un tamaño semejante al de un *Kyptoceras* adulto, de tal forma que al estar completamente desarrollado, muy probablemente tendría una mayor talla. Aun cuando los molares de ambos géneros son más largos que anchos, los de *Kyptoceras* son en promedio 10 % más largos, mientras que en el protocerátido oaxaqueño son en promedio 60 % más largos, y sus molares son

extremadamente hipsodontes (Figura 10). Además, ambos géneros se encuentran separados temporalmente por una diferencia de alrededor de 14 Ma (Figura 10), y ningún género de protocerátido (ni de artiodáctilo alguno), presenta un alcance geocronológico tan amplio (Savage & Russell, 1983; Tedford *et al.*, 1987). También se hallan separados geográficamente por alrededor de 13° de Latitud, habitando regiones biogeográficas muy distintas, con condiciones ambientales diferentes.

Webb (1981), menciona que *Kyptoceras* debió derivar de un ancestro no conocido cercano a *Syndyoceras*, que probablemente hubiese habitado las sabanas subtropicales de Mesoamérica durante el Hemingfordiano, dado que no existía evidencia alguna de un protocerátido semejante a *Kyptoceras* en todo el registro de Estados Unidos, durante los 16 Ma que lo separan de *Syndyoceras*. El protocerátido nuevo satisface estas dos condiciones, ya que se encuentra en el Hemingfordiano Medio de Oaxaca, donde muy probablemente se desarrolló una sabana boscosa; de tal manera que se podría considerar como un probable ancestro, empero, las diferencias antes señaladas, y la falta de otros rasgos con valor taxonómico (cuernos) en el ejemplar oaxaqueño, no permiten decidir si efectivamente representa el ancestro directo de *Kyptoceras* o sólo su grupo hermano más cercano.

De lo anterior, puede concluirse que el ejemplar oaxaqueño forma parte del linaje kyptoceratini, y que está más relacionado con *Kyptoceras* que con ningún otro protocerátido synthetoceratine (Figura 10).

Consideraciones Ecológicas.- La configuración de los dientes del ejemplar oaxaqueño es típica de un organismo herbívoro. De las categorías reconocidas en esta clase trófica (*i.e.*, pacedor, ramoneador o de hábitos mixtos), es probable que haya tenido hábitos herbívoros mixtos, consumiendo diferentes recursos vegetales a lo largo del año, dependiendo de su disponibilidad.

La posesión de molares en promedio 60% más largos que anchos, indica que estos organismos tenían una elevada eficiencia masticatoria para procesar la materia vegetal fibrosa, la cual, estaría presente durante cierta época del año, como resultado de la marcada estacional que se dio durante el Mioceno Medio (Janis, 1989). La extrema hipsodoncia de los molares y su tamaño -respecto a otros ungulados hemingfordianos- probablemente representa una estrategia para tratar de disminuir su desgaste, producto de la ingesta de

alimento fibroso.

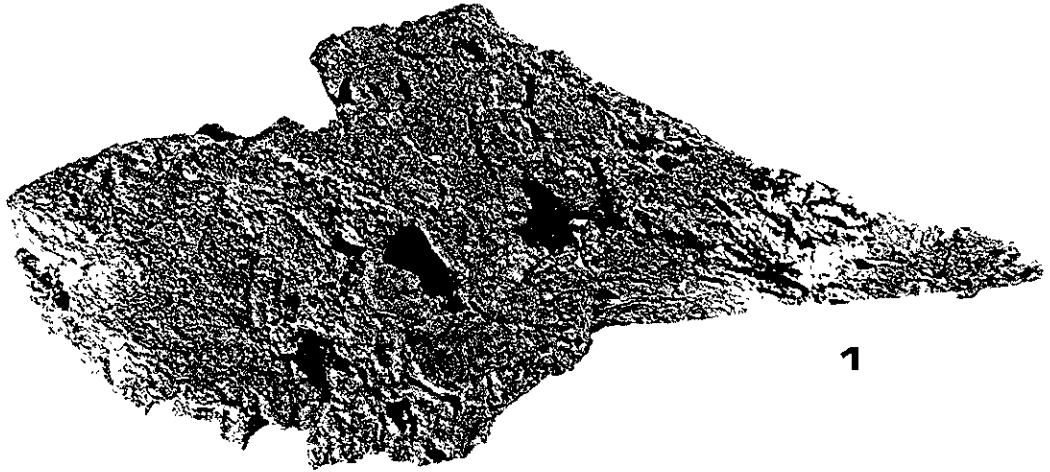
La masa corporal de una especie, está íntimamente relacionada con un conjunto de variables metabólicas y fisiológicas (Damuth & Macfadden, 1990), tales como tipo de dieta, fisiología digestiva, y área de forrajeo, entre otras. Para llevar al cabo la estimación de la probable masa corporal del ejemplar, se utilizó el área oclusal del M¹ y la del M², y los valores del análisis de regresión de Damuth (1990), para todos los ungulados, todos los selenodontes, y selenodontes no ramoneadores (Tabla 20).

Los resultados obtenidos muestran una diferencia de 113 kg. entre el mayor y menor peso estimado, por lo que estos valores extremos no se tomaron en cuenta, y se considera que la masa corporal que pudieron haber alcanzado los individuos pertenecientes al taxon oaxaqueño, osciló entre los 250 y 350 kg., dependiendo de la edad y sexo del ejemplar. Estos datos son congruentes con los reportados para los protocerátidos de talla grande (Janis, 1982).

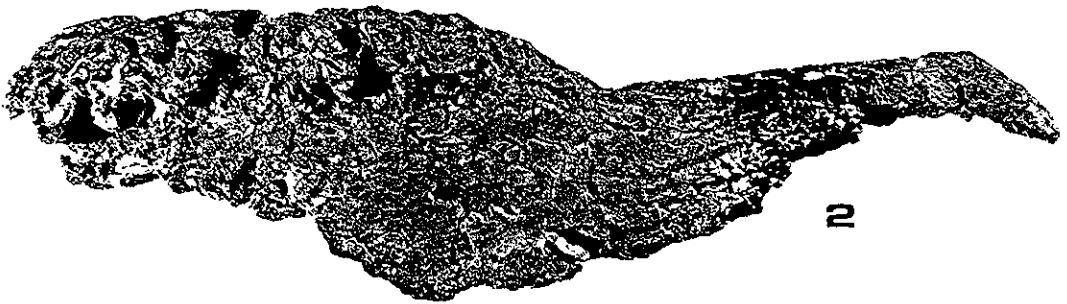
Los protocerátidos con una masa corporal semejante, realizaban una fermentación completa de la materia vegetal y rumiaban (Janis, 1989), por lo que se considera que los individuos de esta nueva especie, probablemente tendrían una fisiología digestiva semejante a la de éstos.

Tabla 20. Valores de masa corporal estimada para el protocerátido Gen. & sp. nov.

	Area del Molar 1	m	b	Masa estimada (Kg.).
Todos los ungulados	6.65	1.50	1.33	366
Todos los selenodontes		1.60	1.13	279
Selenodontes no ramoneadores		1.57	1.20	310
	Area del Molar 2			
Todos los ungulados	7.64	1.48	1.23	344
Todos los selenodontes		1.60	0.99	253
Selenodontes no ramoneadores		1.54	1.14	316



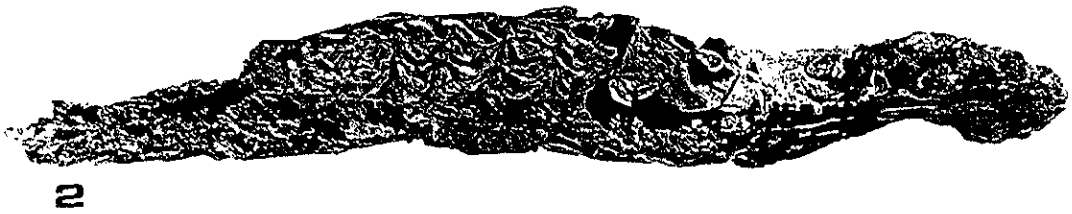
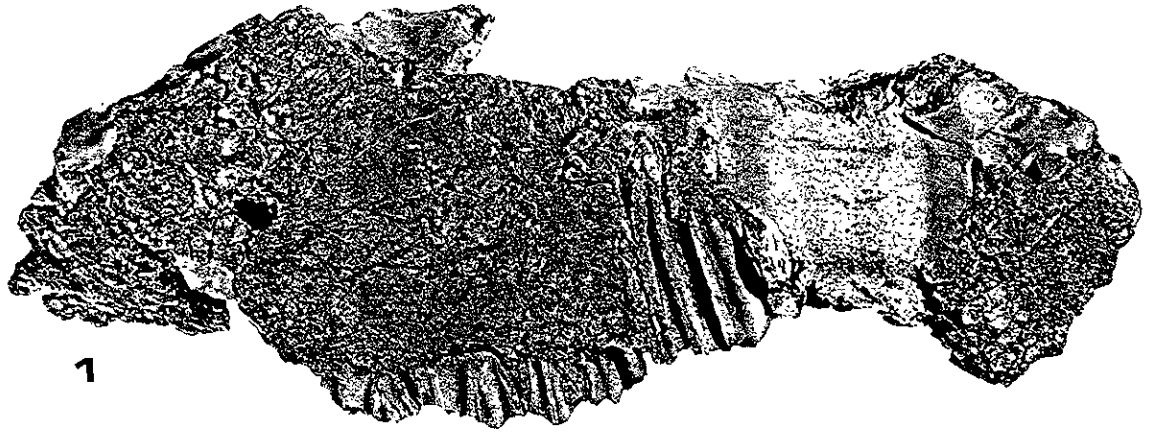
1

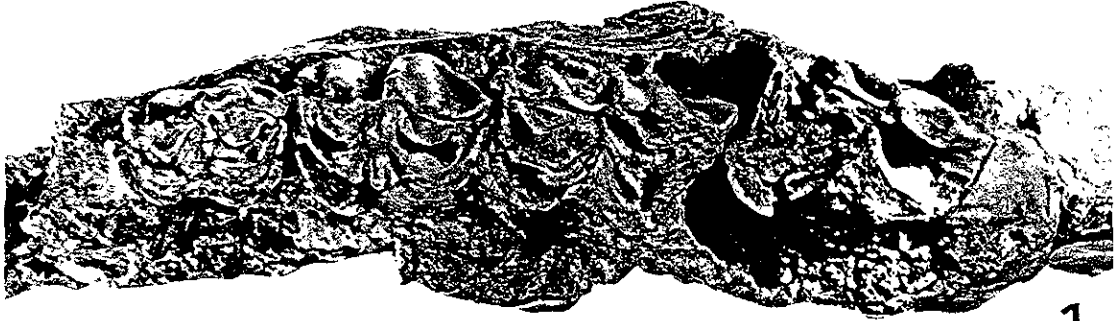


2



3





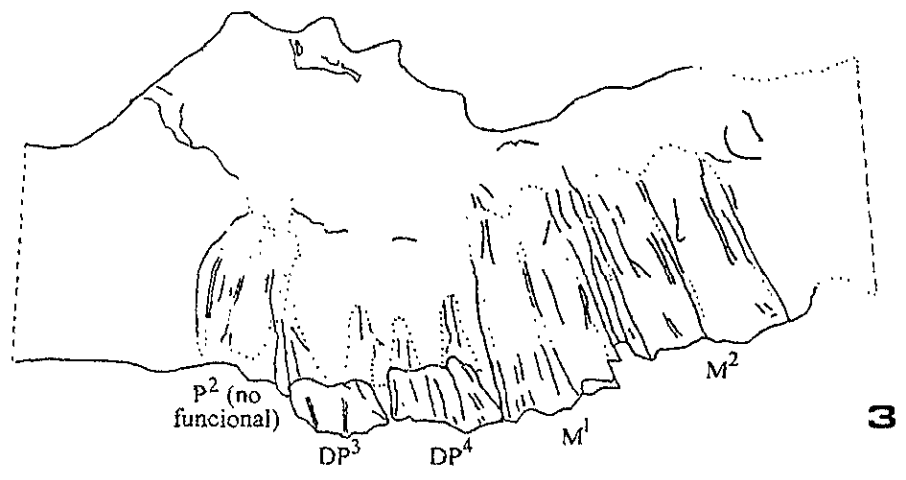
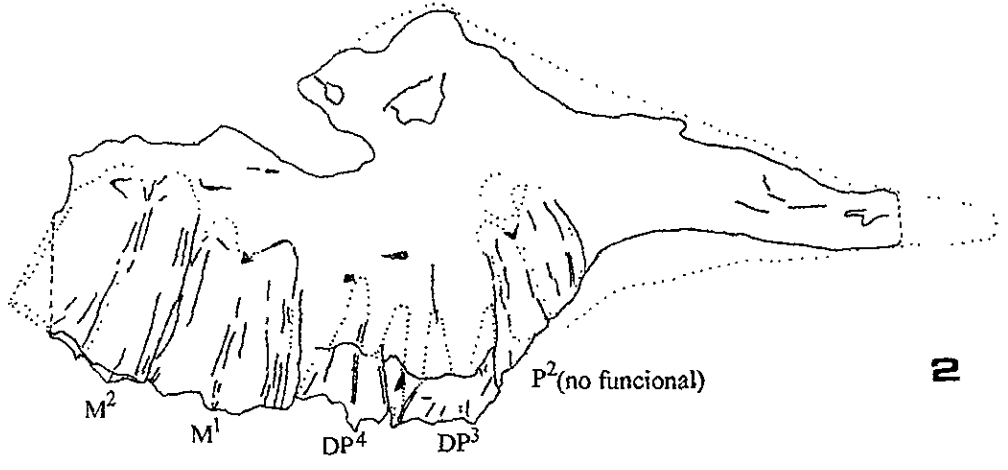
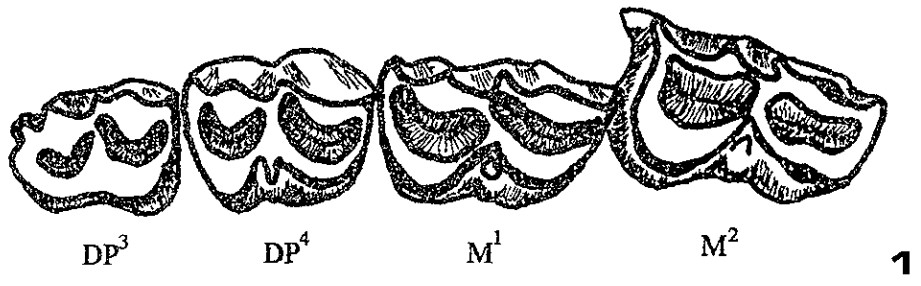
1



2



3



Suborden Ruminantia Scopoli, 1777
Infraorden Traguloidea Gill, 1872
Familia Leptomerycidae Zittel, 1893
Pseudoparablastomeryx Frick, 1937
?Pseudoparablastomeryx sp
(Tabla 21; Lámina IX, Figuras 1-4)

Material Referido.- FV97-62, Astrágalo derecho, localidad Matatlán Sur, Area Matatlán.

Alcance Geocronológico.- Hemingfordiano Tardío-Barstoviano Medio de Norteamérica.

Distribución Geográfica.- Barstoviano Medio de la porción suroriental del Valle de Oaxaca, Hemingfordiano Tardío-Barstoviano Temprano de la región nororiental de Nebraska, EE UU A; Barstoviano Medio de la parte suroriental de Texas (Savage & Russell, 1983; Tedford *et al.*, 1987).

Descripción.- El ejemplar corresponde a un astrágalo derecho de un tamaño muy pequeño, en el que se encuentra perdida la mayor parte de la tróclea proximal. En su porción basal, la faceta navicular es más estrecha latero-medialmente que la cuboidal, y está separada de ésta por un surco moderadamente amplio y algo profundo que se inicia en la base de la fosa interarticular y termina en la porción media basal de la faceta sustentacular. La fosa interarticular es redondeada y moderadamente profunda.

En la porción medial, la superficie para el ligamento tibial está bien desarrollada y es perpendicular a la faceta sustentacular, la cual se continúa casi imperceptiblemente con la cuboidal. Por su parte, la faceta navicular está bien separada de la sustentacular por un surco inclinado dirigido de la porción laterodorsal a la media basal de la faceta sustentacular (Lámina IX, Figuras 1-4).

En la porción laterobasal se halla la faceta distal para el calcáneo, que está bien desarrollada y tiene un contorno semicircular.

Aún cuando la mayor parte de la tróclea está perdida, es posible observar que ambos cóndilos eran simétricos y paralelos a los de la tróclea distal.

Discusión.- El ejemplar presenta la morfología típica del astrágalo de un artiodáctilo, y dado su pequeño tamaño es que se asigna al Infraorden Tragulina, que es donde se encuentran representados los artiodáctilos mesomiocénicos más pequeños.

Asignación Taxonómica.- Las familias norteamericanas con representantes de tan pequeña talla durante el Barstoviano son Hypertragulidae y Leptomerycidae, y de ellas, el ejemplar oaxaqueño comparte con la segunda varios rasgos (Scott, 1940; Webb & Taylor, 1980), tales como:

- La faceta navicular es más estrecha que la cuboidal
- La faceta sustentacular se continúa casi imperceptiblemente con la cuboidal
- La tróclea distal es relativamente corta y redondeada en vista lateral
- La tróclea distal y proximal son paralelas
- Tamaño muy pequeño

Con base en estos rasgos, se asigna a la Familia Leptomerycidae.

Los leptomerícidos norteamericanos fueron más diversos durante el lapso Chadroniano Temprano-Arikareano Temprano, y para el Barstoviano, sólo sobrevive *Pseudoparablastomeryx* (Tedford *et al.*, 1987).

La edad estimada de los estratos portadores de la Mastofauna Matatlán, indican una edad barstoviana media, la cual es congruente con el alcance geocronológico del género antes mencionado, por lo que el elemento podía haber sido asignado definitivamente a éste; empero, dado que sólo se trata de un ejemplar y que no es plenamente diagnóstico al nivel genérico y/o específico, se prefirió referirlo con duda a *Pseudoparablastomeryx*.

Se descarta la posibilidad de que el ejemplar hubiese pertenecido a un hipertragúlido, ya que en este grupo el astrágalo es más elongado dorsoventralmente que el elemento de Oaxaca, las facetas navicular y cuboidal son simétricas, y la faceta sustentacular está separada de la cuboidal por una escotadura profunda (Scott, 1940).

Tabla 21. Medidas del astrágalo oaxaqueño, *Leptomeryx* e *Hypertragulus*.

	Ejemplar oaxaqueño	<i>Leptomeryx evansi</i>	<i>Hypertragulus calcaratus</i>
	FV97-62		
Longitud lateral	11.6	11.0	10.5
Anchura transversa	7	6.1	5.2

Medidas tomadas bajo los mismos parámetros que en los camélidos.

Valores obtenidos a partir de las figuras y Láminas de Scott, 1940.

No se han recuperado astrágalos de *Pseudoparablastomeryx*, por lo que se tomó a *Leptomeryx* para la comparación, ya que ambos géneros tienen una talla semejante (cf., Taylor & Webb, 1976).

Consideraciones Biogeográficas.- El astrágalo de Matatlán constituye el primer registro mesomiocénico de la Familia Leptomerycidae en México, y es también el más meridional del Subcontinente Norteamericano, dado que extiende la distribución geográfica de la familia durante el Barstoviano unos 1,400 km, desde la Planicie Costera del Golfo en Texas, hasta la porción suroriental del Valle de Oaxaca; y constituye uno de los registros más recientes, junto con los texanos.

Significación Filogenética.- El único registro de la Familia Leptomerycidae en el país era el de cf. *Leptomeryx*, del Chadroniano de Chihuahua (Tabla 1), que es unos 20 Ma más antiguo (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 1997). Por lo anterior, se considera que el registro de Oaxaca constituye la porción final de un linaje, que fue exitoso durante la primera parte del Terciario Medio, y que para el Barstoviano estaba ya en plena extinción.

Consideraciones Ecológicas.- Los leptomerícidos eran organismos herbívoros, de probables hábitos mixtos, que consumirían cierto tipo de pastos o alguna de sus partes, con bajo contenido fibroso, y además hojas y ramas de los estratos bajos de arbustos.

Dado que el tamaño del astrágalo oaxaqueño se corresponde bien con el de los metatarsales FBAM33764 y F:AM95491 (Taylor & Webb, 1976), que han sido asignados a *Pseudoparablastomeryx*; se estimó la probable masa corporal del individuo de Oaxaca con base en la longitud promedio del M_1 (6.1mm) de ejemplares referidos a las dos especies reconocidas, utilizando la ecuación de regresión propuesta por Janis (1990), y presentada por Macfadden & Hulbert, (1990, Tabla 15.4, Ecuación [1]). La masa corporal resultante fue de 4.3 Kg., lo que indica un artiodáctilo de tamaño muy pequeño, en comparación con los reconocidos en las faunas oaxaqueñas.

Debido a su talla, el organismo oaxaqueño evitaría la competencia con el resto de los ungulados, empero, ésta sería mayor con otros organismos herbívoros de talla semejante, tales como lagomorfos grandes, algunos esciúridos terrestres y probablemente ciertos reptiles.

Infraorden Pecora Linnaeus, 1758
Familia, género & especie indet.
Taxon A
(Tabla 22; Lámina IX, Figuras 5-10)

Material Referido.- FV69-2 Falange II, localidad El Gramal, Area Nejapa; FV88-663, porción proximal de una falange II, localidad La Mancornada, Area Nejapa; FV94-199 I.1, fragmento condilar femoral distal izquierdo, localidad La Mancornada, Area Nejapa; FV88-712B, fragmento de la porción distal de una escápula derecha, localidad Matatlán, Area Matatlán.

Alcance Geocronológico.- Arikareano Tardío-Reciente de Norteamérica.

Distribución Geográfica.- Los restos fósiles de estos organismos han sido reconocidos en diversas localidades del Subcontinente Norteamericano.

Descripción.- El ejemplar FV69-2 corresponde a una falange II; en su porción distal presenta dos cóndilos que parten de la porción dorsal media hacia los extremos laterales y hacia abajo, y terminan en la porción palmar; a excepción de la porción dorsal, ambos cóndilos se hallan separados por un surco profundo y amplio. En la cara lateral de los cóndilos existe una fosa redondeada y relativamente profunda. La diáfisis es corta, robusta, con su porción dorsal convexa y la palmar casi plana. La porción proximal de la falange presenta un contorno ovoide, con 2 caras articulares cóncavas dorso-ventralmente y separadas por una cresta baja; en la porción basal de cada una de estas facetas, se observa una apófisis dirigida hacia la porción palmar, y una de ellas se encuentra más desarrollada que la otra (Lámina IX, Figuras 5-7). El elemento FV88-663, tiene los mismos rasgos que los que presenta el ejemplar antes descrito en su porción proximal, y un tamaño semejante.

La porción distal de escápula derecha presenta una cavidad glenoidea cóncava y de contorno ovoide; la tuberosidad está poco desarrollada y la apófisis glenoidea se curva anteromedialmente y se encuentra bien desarrollada. La base de la espina es ancha y se va adelgazando hacia la porción proximal del elemento; el cuello es relativamente corto y grueso (Lámina IX, Figuras 9-10).

El ejemplar FV94-199I1 corresponde a la tróclea y al cóndilo posteromedial de un fémur izquierdo. La tróclea está formada por dos cóndilos estrechos de sección transversa triangular, separados por un surco profundo y anguloso; el cóndilo troclear mesial, se

continúa con el cóndilo posteromedial, el cual está un poco elongado antero-posteriormente (Lámina IX, Figura 8).

Discusión.- El conjunto de elementos oaxaqueños fue comparado con los de un Pecora cérvido, *Odocoileus virginianus*. La morfología y configuración general son muy semejantes entre sí.

Los dos elementos falángicos poseen los mismos rasgos que las falanges II del cérvido, y han sido descritas ya con anterioridad.

Por su parte, FV88-712b y FV94-19911, presentan ligeras diferencias respecto a la escápula y fémur de *O. virginianus*, tales como: La cavidad glenoidea en el cérvido es de configuración redondeada y su cuello es estrecho y algo elongado; y la base del canal intertroclear de su fémur es redondeada.

Con base en la semejanza morfológica general observada entre los elementos oaxaqueños y un individuo perteneciente al Infraorden Pecora, se asigna a éste taxon el material referido en este apartado. Las diferencias observadas, se deben a que obviamente los ejemplares oaxaqueños no pertenecen a la misma familia que *O. virginianus*.

Asignación Taxonómica.- El patrón estructural básico del esqueleto de los organismos pertenecientes al Infraorden Pecora es muy semejante, y existe además una intergradación de tallas entre los representantes de las familias incluidas en el taxon, por lo que no es posible llevar al cabo una asignación taxonómica más precisa.

Durante el Mioceno Medio, los pécora estaban representados en Norteamérica por las Familias Palaeomerycidae, Moschidae y Antilocapridae, con organismos de talla pequeña y mediana (Janis, 1990; Scott, 1990; Macfadden & Hulbert, 1990). El tamaño de los elementos oaxaqueños puede corresponder adecuadamente con alguna especie de estos taxa, y la edad estimada de los estratos portadores de las mastofaunas Matatlán y Nejapa (Barstoviano Medio), hacen más probable que los ejemplares oaxaqueños hubiesen pertenecido a cualquiera de estas familias.

Tabla 22. Medidas de los diferentes elementos óseos asignados al Taxon A.

Falanges II.		Escápula.	
FV69-2	Longitud 25.0 Ap 11.8 Ad 9.0	FV88-712B	Longitud anteroposterior de la cavidad glenoidea 24.9 Longitud anteroposterior del cuello 20.8
FV88-663	Ap 11.4		Anchura del cuello 11.0

Medidas tomadas con los mismos parámetros que en los camélidos.

Ap, Anchura proximal; Ad, Anchura distal.

Consideraciones Biogeográficas.- Los pécora fueron un grupo diverso durante el Barstoviano en el Subcontinente Norteamericano, por lo cual no es extraño que también se hallen presentes en el Sureste de México en este lapso.

Significación Filogenética.- Con el material disponible, no es posible realizar consideración alguna al respecto.

Consideraciones Ecológicas.- Los elementos estudiados son ligeramente más pequeños que los del cérvido utilizado en la comparación, el cual es un organismo subadulto, a juzgar por el grado de desgaste de los molariformes. Para *O. virginianus*, se ha reconocido una masa corporal que oscila entre 45-60 kg. (Janis, 1990; Scott, 1990), dependiendo de la edad y sexo del individuo; en el caso del ejemplar del Instituto de Geología, se estima que pudo haber alcanzado un peso de 45-50 kg. Dado que los elementos oaxaqueños son ligeramente menores, se cree que los organismos a los que pertenecieron pudieron tener una masa corporal de entre 40-50 kg. y que eran de talla mediana.

Se sabe que los individuos incluidos en las familias a las que pudieron pertenecer los ejemplares, eran (y son) herbívoros, por lo que los organismos pertenecientes a la población del Barstoviano de Oaxaca, debieron tener estos mismos hábitos, y dado su tamaño, probablemente fueron pacedores, ya que tienen una masa corporal que permitiría un procesamiento adecuado de materia vegetal relativamente fibrosa.

La talla inferida para estos organismos, es intermedia entre la de los équidos pacedores y *Merycodus*, lo cual podría haber disminuido la competencia por alimento entre estos grupos.

Taxon B
(Tabla 23; Lámina IX, Figuras 11-20)

Material Referido.- FV94-225.1 Falange I, FV94-223.5.1 porción distal de un metatarso derecho, FV94-223.5.2 calcáneo izquierdo, los 3 elementos probablemente pertenecientes a un sólo individuo, localidad Salinas, Area Nejapa; FV87-140k, porción distal de una falange I, localidad El Camarón, Area Nejapa; FV97-72.2 Falange II, localidad Matatlán Sur, Area Matatlán.

Alcance Geocronológico.- Arikareano Tardío-Reciente de Norteamérica.

Distribución Geográfica.- Los restos fósiles de estos organismos han sido reconocidos en diversas localidades del Subcontinente Norteamericano.

Descripción.- El elemento falángico presenta en su porción distal dos cóndilos articulares que se dirigen de la parte dorsal a la ventral, son redondeados y están separados por un surco amplio y poco profundo. En la cara lateral de los cóndilos existe una fosa redondeada y relativamente profunda. La diáfisis es gruesa, sus caras lateral y medial están comprimidas, su cara dorsal es convexa, y la palmar casi plana; la sección transversa de la diáfisis tiene forma de "U" invertida. La porción articular proximal se halla perdida en este elemento (Lámina IX, Figuras 11-12).

En el metatarsal se encuentra presente el cóndilo articular del metatarso IV y parte de la diáfisis. El cóndilo, tiene una cresta sagital bien desarrollada que lo divide en dos porciones, de ellas, la mesial tiene un mayor diámetro que la lateral; en las porciones lateral y mesial el cóndilo presenta una fosa redondeada y algo profunda. La diáfisis tiene una sección transversa ovoide, y en su porción dorsal presenta un canal más o menos profundo en su parte media, que corre próximo-distalmente (Lámina IX, Figuras 19-20).

Al calcáneo sólo le falta la porción distal del cuerpo. La tuberosidad es globosa, el cuerpo está comprimido lateralmente y es grácil, el sustentáculo del talón es estrecho y corto, y en su porción ventral se halla una faceta articular ovoide para la articulación con el astrágalo (Lámina IX, Figuras 13-15).

El ejemplar FV87-140k, es la porción distal de una falange I en el que se hallan representados ambos cóndilos, los cuales presentan las mismas características que el ejemplar anterior y un tamaño semejante.

En el ejemplar FV97-72.2, sólo se encuentra preservado uno de los cóndilos distales; la morfología de este elemento es muy semejante a la de FV69-2 (Taxon A), sólo que es aproximadamente un 34% menor que ella (Lámina IX, Figuras 16-18).

Discusión.- Los ejemplares fueron también comparados con el cérvido *O. virginianus*; la morfología es muy cercana a la de este grupo, y prácticamente no existen diferencias entre ellos, a excepción del tamaño, ya que los ejemplares oaxaqueños son un 40 % más pequeños. De tal forma que con base en el argumento expresado en el Taxon A, son también asignados al Infraorden Pecora.

Asignación Taxonómica.- Estos ejemplares podrían corresponder a cualquiera de las especies de tamaño pequeño de las Familias Moschidae, Antilocapridae o Palaeomerycidae, y dado que son elementos no diagnósticos para realizar una asignación taxonómica al nivel genérico y/o específico, sólo se asignan al nivel de Infraorden.

Tabla 23. Medidas de los diferentes elementos óseos asignados al Taxon B.

Falanges I.		Metatarsal.	
FV94-225.1	Longitud 18.00	FV94-223-5.1	Anchura distal de la diáfisis 14.7
	Ad 6.7		Altura distal de la diáfisis 9.0
FV87-140k	Ad 6.3		
Falange II.			
FV97-72.2	Longitud 16.3		
	Ap 7.6		

Medidas tomadas bajo los mismos parámetros que en los camélidos.
Ap, Anchura proximal; Ad, Anchura distal.

Consideraciones Biogeográficas.- Al igual que en el taxon anterior, no resulta extraña la presencia de pécora en Oaxaca, dada su diversidad durante el Barstoviano.

Significación Filogenética.- La escasez y naturaleza de material, no permite realizar inferencia alguna al respecto.



1



2



3



4



5



6



7



8



9



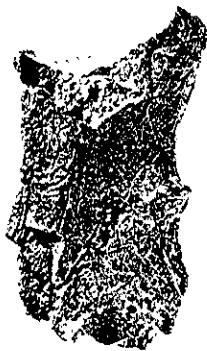
11



12



13



10



19



16



14



20



17



18



15

Consideraciones Ecológicas.- La masa corporal de los organismos representados por los elementos oaxaqueños es de 20 kg. aproximadamente, la cual es muy cercana a la estimada para *Merycodus sabulonis*, el cual se halla presente en el Barstoviano de Oaxaca, por lo que en principio podrían haber sido asignados a esta especie. Empero, *M. sabulonis* es sólo una de las especies de rumiantes pécora presentes en el Barstoviano norteamericano con una masa corporal semejante a la estimada para los elementos referidos al Taxon B, por lo que no necesariamente, los ejemplares podiales pudieron haber pertenecido a dicho género y especie.

Los representantes de las familias mencionadas con anterioridad eran de hábitos herbívoros y algunos pacedores, por lo que se infiere que los organismos de la población oaxaqueña, probablemente tuviesen este mismo tipo de hábitos, dado que los pacedores en el Barstoviano son diversos. De pertenecer los elementos a un taxon diferente a *M. sabulonis*, la competencia por alimento entre estos grupos debió ser fuerte.

Familia Antilocapridae Gray, 1886
Merycodus Leidy, 1854
Merycodus sabulonis Matthew & Cook, 1909
(Tabla 24; Lámina IV, Figuras 8-9)

Material Referido.- FV94-341, asta derecha casi completa; FV87-140b, fragmento de asta, localidad El Camarón, Area Nejapa; FV88-695, localidad La Mancornada, Area Nejapa; FV69.1, fragmento de asta, localidad El Gramal, Area Nejapa; FV94-242, Fragmento de asta, localidad Las Animas, Area Nejapa.

Alcance Geocronológico.- Hemingfordiano Medio-Clarendoniano Tardío de Norteamérica.

Distribución Geográfica.- Barstoviano Medio de la parte occidental del Istmo de Tehuantepec, Hemingfordiano Medio de la región central de Wyoming, EE UU A; Barstoviano Tardío-Clarendoniano de Montana, EE.UU.A; Hemingfordiano Medio-Clarendoniano Tardío de la porción septentrional de Nebraska EE.UU.A; Barstoviano Tardío de la porción meridional de Saskatchewan, Sur de Canadá (Savage & Russell, 1983; Tedford *et al.*, 1987).

Descripción.- El ejemplar FV94-341 es el más completo del lote, y en él se basó la descripción. En el asta se reconoce una base, un pedicelo, la base de la bifurcación de las ramas anterior y posterior, y un fragmento de esta última rama. La base, en su porción lateral, se encuentra sobre el margen dorsal posterior de la órbita ocular, y en la porción medial, descansa sobre el parietal, del cual, sólo se observa su unión en el ejemplar oaxaqueño. El pedicelo es moderadamente elongado, se curva ligeramente hacia la porción lateral, y en su parte media (entre la base y la bifurcación), existe una callosidad que lo rodea; es cilíndrico en su parte basal (Diámetro lateromedial 21 mm), en la zona de la bifurcación es redondeado (cóncavo) en su porción medial y comprimido en la porción lateral (Lámina IV, Figuras 8-9).

Toda el asta se encuentra cubierta por pequeños canales nutricios que se anastomosan entre sí.

El pedicelo se divide en dos ramas, en un ángulo aproximado de 76°; la base de la rama anterior está comprimida lateralmente y parece que fue procumbente; la rama posterior es cilíndrica en sección transversa y se curva hacia la porción posterior con una magnitud menor que la de la otra rama (Lámina IV, Figuras 8-9).

Por su parte, FV87-140B, parece corresponder a la base de un pedicelo; FV88-695 corresponde a la zona de bifurcación de las ramas anterior y posterior; FV94-242 y FV69-1 representan fragmentos de alguna de las 2 ramas.

Discusión.- El ejemplar FV94-341, comparte con los antilocápridos los siguientes rasgos (Matthew, 1924):

- Se ramifica sólo una vez
- Presenta una callosidad que rodea al pedicelo
- Tiene una posición supraorbital
- Se encuentra cubierto por pequeños canales que se anastomosan.

Con base en estos caracteres, se asigna a la Familia Antilocapridae.

Asignación Taxonómica.- De los géneros barstovianos incluidos en esta familia, el ejemplar es muy semejante a *Merycodus*, y específicamente a *M. sabulonis* (Matthew, 1924; Skinner & Taylor, 1967; Storer, 1975), debido a que en ambos se observa que:

- El pedicelo se bifurca en una rama anterior procumbente y otra dirigida hacia atrás

- La callosidad que rodea al pedicelo se encuentra en su porción media
- Los pedicelos son moderadamente elongados (Tabla 24), casi rectos y tienen una sección transversa circular
- El ángulo de divergencia estimado, se halla dentro del rango observado dentro de la especie (Tabla 24).

Aún cuando el resto de los elementos están representados sólo por fragmentos de asta, su morfología y dimensiones son semejantes a FV94-341, además, todos proceden de una misma área; por lo anterior, se considera que también pertenecen a *M. sabulonis*.

Los ejemplares oaxaqueños difieren de *M. necatus*, en que su pedicelo es de una mayor longitud que el de ésta especie (Tabla 14; Skinner & Taylor, 1967; Storer, 1975); de *Meryceros* en que el pedicelo de éste género es más corto, comprimido lateralmente, y la callosidad tiene una posición basal (Skinner & Taylor, 1967; Honey & Izett, 1988); y difieren de *Cosoryx* en que el pedicelo del género mencionado es extremadamente largo, y la callosidad que lo rodea también presenta una posición basal (Skinner & Taylor, 1967; Munthe, 1988).

Tabla 24. Medidas de astas de los antilocápridos barstovianos.

	Ejemplar oaxaqueño	<i>Merycodus sabulonis</i>			<i>M. necatus</i>	<i>Meryceros warreni</i>	<i>Cosoryx furcatus</i>
		ROM	F:AM	AMNH	F:AM	USNM149 ⁴	F:AM51081 ⁴
	FV94-341	7487 ¹	51259 ²	17339 ²	51127 ²		
Longitud del pedicelo	70	70	56	50	30	40	102
Angulo de divergencia de las ramas	76°	78°	73°	68°	60°	55°	56°

Datos tomados de: 1. Storer, 1975; 2. Skinner & Taylor, 1967.

Las medidas fueron estimadas a partir de las ilustraciones. El ángulo de divergencia entre las ramas se tomó marcando una línea que une el ápice de cada una de las ramas con su porción basal media, donde se inicia la bifurcación. En el caso de que las ramas estuviesen incompletas, se trazó una línea virtual por su cara interna hasta la zona donde inicia la bifurcación, y se consideró que las ramas eran casi rectas.

Consideraciones Biogeográficas.- *Merycodus* se encontraba ampliamente distribuido a lo largo de Norteamérica durante el lapso Hemingfordiano Medio-Clarendoniano Tardío (Tedford *et al*, 1987). En México, se ha reconocido de forma tentativa en la Región de la Cañada Oaxaqueña, en el Hemingfordiano del Area Cuicatlán

(Ferrusquía-Villafranca, 1990d); de tal forma que de comprobarse su presencia en el área antes mencionada, el registro de Nejapa extendería la distribución del género durante el Mioceno Medio hasta la porción occidental del Istmo de Tehuantepec. Además, representa el registro más austral en el Subcontinente Norteamericano (Jiménez-Hidalgo & Ferrusquía-Villafranca, 1998).

La presencia de *M. sabulonis* en el Area Nejapa, constituye el primer registro de esta especie en el país y extiende su distribución durante el Barstoviano más de 2,500 km, desde la región norte de las Grandes Planicies de Estados Unidos, hasta la porción occidental del Istmo de Tehuantepec, y constituye el registro más austral para Norteamérica.

Significación Filogenética.- La información disponible sobre el género en el país no permite realizar ninguna consideración por el momento.

Consideraciones Ecológicas.- Con base en estudios de anatomía funcional, se ha inferido que *Merycodus* tenía hábitos herbívoros de pacedor, *i.e.*, se alimentaba principalmente de pastos a lo largo del año (Webb, 1983).

Merycodus sabulonis era un antilocáprido de talla pequeña, con una masa corporal estimada entre los 12.5-18.8 kg. (Janis, 1990), que probablemente habitó las zonas bajas y abiertas del Area Nejapa, donde se alimentaría de un cierto tipo o porción de pastos, tal como lo hacen las gacelas actuales en el Africa (Cumming, 1982), y con esto, aunado a su tamaño, reduciría la competencia por alimento con los équidos pacedores, los cuales eran diversos y abundantes durante el Barstoviano en Oaxaca (Bravo-Cuevas 2000).

Orden Perissodactyla Owen, 1848
Suborden Ceratomorpha Wood, 1937
Familia Rhinocerotidae Owen 1845
Género & especie indet.
(Tabla 25; Láminas X y XI)

Material Referido.- FV8-722, fragmento molariforme con esmalte, localidad Matatlán, Area Matatlán; FV88-63, FV92-135, FV92-149.8 y FV92-149.14, cuatro fragmentos molariformes con esmalte, FV92-129, fragmento proximal de un radio izquierdo, localidad La Mancornada, Area Nejapa; FV94-317, porción proximal de un radio derecho, FV94.315B, fragmento de la porción distal de una escápula izquierda, localidad el Camarón, Area Nejapa; FV94-342, fragmento costal, localidad Salinas, Area Nejapa; FV94-234, porción distal de un húmero izquierdo, localidad Las Animas, Area Nejapa.

Alcance Geocronológico.- Chadroniano Medio-Irvingtoniano de Norteamérica.

Distribución Geográfica.- Sus restos se han recuperado de diversas formaciones norteamericanas.

Descripción.- El elemento FV88.722, probablemente corresponde a un fragmento de parastilo (parastílido), con un grosor del esmalte de 3.0 mm; por su parte, los elementos dentales de Nejapa FV92-149.8 y FV92-149.14 posiblemente corresponden a un fragmento de metalofo (metalófido) o de protolofo (protolófido), con un grosor de esmalte de 2.9 mm y de 3.0 mm, respectivamente. Los otros dos restos, son fragmentos molariformes con esmalte y algo de dentina asociada, y con un grosor de esmalte de 2.6 mm en el ejemplar FV88-63 y de 2.7 mm en el caso de FV92-135 (Lámina X, Figuras 5-6).

El elemento FV94-317, corresponde a la porción proximal de un radio derecho, en el que se halla representada la cara articular humeral y la porción basal de la diáfisis. El ejemplar está comprimido antero-posteriormente; la cara articular humeral está constituida por dos facetas cóncavas, separadas por una cresta sagital amplia y moderadamente desarrollada. La faceta medial es burdamente ovoide, y aproximadamente un 20% mayor que la lateral, la cual presenta un contorno circular truncado en la porción posterior. En la parte antero-basal de la diáfisis existe una fosa ovoide y moderadamente profunda (Lámina X, Figuras 1-2).

Por su parte, en el elemento FV92-129, sólo se halla preservada la faceta humeral

lateral, la cresta sagital, una pequeña parte de la faceta medial y una pequeña parte de la diáfisis. Este ejemplar, presenta los mismos rasgos que el descrito anteriormente, sólo que es un 20% menor, por lo que se infiere que probablemente correspondió a un organismo juvenil.

En el ejemplar FV94-315B, se halla presente parte de la cavidad glenoidea, que es amplia, profunda y de posible contorno circular; también se observa la porción basal de la diáfisis, en cuya porción lateral está la base de la espina, la cual es amplia y baja.

La cara dorsal del fragmento costal es ligeramente cóncava, su cara medial es plana en la porción proximal y ligeramente cóncava en la distal; la sección transversa del elemento es triangular, y los bordes anterior y posterior se estrechan ligeramente hacia la parte distal (Lámina X, Figuras 3-4).

En el ejemplar FV94-234, se encuentra representada la porción distal del húmero, que incluye los cóndilos mesial y lateral, la cresta supinatoria y una pequeña porción de la diáfisis. El cóndilo medial es más grande en su parte mesial y disminuye en tamaño hacia su parte lateral, lo que le da la apariencia de cono truncado, es mayor y 1.5 veces aproximadamente más ancho que el mesial, y se halla separado de éste por un canal amplio y moderadamente profundo. El cóndilo mesial es estrecho transversalmente y también presenta forma de cono truncado, cuyo ápice virtual estaría dirigido hacia la parte media del organismo. La cresta supinatoria es amplia, se origina en la parte posterior de la diáfisis, se curva hacia la parte lateral del elemento y termina en la porción externa del cóndilo lateral. El olécranon es de contorno ovoide y profundo (Lámina XI, Figuras 1-2).

Discusión.- El grosor del esmalte de los fragmentos molariformes recuperados de las Areas Matatlán y Nejapa, es semejante al de restos encontrados por Ferrusquía-Villafranca (1990d) previamente, los cuales fueron asignados a la Familia Rhinocerotidae con base en el hecho de que los rinocerontes miocénicos *Menoceras* y *Diceratherium* presentan un rango en el grosor de esmalte de 2.8-3.0 mm. Por lo anterior, los elementos estudiados, también se asignan a esta familia, siguiendo el mismo argumento.

Por su parte, los elementos postcraneales son masivos y robustos, e indican un organismo de tamaño mediano y graviportal, cuyos elementos soportarían un peso elevado. Los rinocerontes del Mioceno Medio presentaban estas características (Osborn, 1898;

Prothero *et al.*, 1986), por lo que los elementos esqueléticos oaxaqueños, se asignan también a esta familia. Además, cabe señalar que el tamaño de los ejemplares se encuentra dentro del rango de variación observado en los diversos géneros presentes en el Mioceno de Norteamérica (Tabla 25); aún cuando las dimensiones de los ejemplares son más cercanas a la de *Telecoceras*, sería poco objetivo asignarlos a este género con base en la evidencia disponible.

Asignación Taxonómica.- La naturaleza y grado de preservación de los elementos recuperados, no permite realizar una identificación más allá del nivel familiar, dado que los rasgos diagnósticos al nivel genérico y específico, se encuentran en el cráneo y series dentales.



1



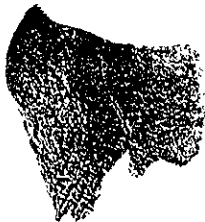
2



3



4



5



6





2



1

Tabla 25. Medidas de algunos elementos esqueléticos pertenecientes a la Familia Rhinocerotidae.

	Ejemplares oaxaqueños		<i>Teleoceras</i> sp ¹		<i>T. fossinger</i> ¹	<i>Aphelops</i> sp ¹	<i>Aphelops mutilus</i> ²
Radio	FV94-317	FV92-129	N° 32300		N° 22552	N° 31114	N°31511
Anchura proximal	83.6	65.0*	85.0	82.0	90.0	106.0	122.0
Húmero	FV94-234						
Anchura máxima	87.0		--	--	--	--	108.0
Anchura del olécranon	42.0		--	--	--	--	60.0

Datos tomados de: 1. Gregory, 1942; 2. Matthew, 1931, a partir de la ilustración.

Medidas tomadas bajo los mismos parámetros que en el cánido.

*Valor estimado.

Consideraciones Biogeográficas.- La existencia de un fragmento molariforme de rinocerótido en Matatlán, corrobora la presencia de este taxón en la porción suroriental del Valle de Oaxaca; y los registros de Nejapa, representan el primer reporte de rinocerótidos para la parte suroccidental del Istmo de Tehuantepec. Además, se evidencia que este grupo se encontraba presente a todo lo largo del sureste mexicano.

Significación Filogenética.- El carácter de los elementos estudiados, no permite realizar alguna consideración al respecto.

Consideraciones Ecológicas.- Los rinocerontes mesomiocénicos, eran organismos de talla mediana-grande, con una masa corporal estimada entre 1500-2000 kg., dependiendo de la especie, y de hábitos pacedores (Janis, 1982; Webb, 1983). Los organismos del sureste de México, probablemente habitaron las zonas abiertas y bajas, donde los pastos serían abundantes y fácilmente accesibles.

Orden Proboscidea Illiger, 1811
 Familia Gomphotheriidae Hay, 1922
 Género & especie indet.
 (Tablas 26 y 27; Láminas XII y XIII)

Material Referido.- FV87-158a2, tres fragmentos molariformes con esmalte, localidad El Camarón, Area Nejapa; FV96-56, lote de fragmentos molariformes con esmalte, localidad Piedras Negras, Area Nejapa; FV96-71, fragmento de la porción posterior de una mandíbula izquierda, fragmento de la porción posterior de una mandíbula derecha y tres

fragmentos de molares, todo de un sólo individuo, localidad Piedras Negras, Area Nejapa; FV94-205, lote de fragmentos molariformes con esmalte, localidad Salinas, Area Nejapa; FV88-646, lote de molariformes con dentina y esmalte asociados, FV88-693, metatarsal II derecho, localidad La Mancornada, Area Nejapa.

Alcance Geocronológico.- Barstoviano Medio-Blancano de Norteamérica.

Distribución Geográfica.- Sus restos fósiles se han recuperado de diversas formaciones norteamericanas.

Descripción.- El esmalte de los fragmentos molariformes presenta en algunos de ellos dentina asociada, tiene un grosor que varía entre 6-9 mm, y presenta el característico bandeo transversal de los proboscídeos (Lámina XII, Figuras 1-2).

En la porción dorsal del fragmento mandibular izquierdo se observa el alvéolo del M_3 , el cual presenta fragmentos de dentina, que representan la base de este molar; la parte mesial de la mandíbula es ligeramente cóncava, la porción ventral y lateral son redondeadas, y en la parte dorso-lateral, adyacente al alvéolo del M_3 , se halla una zona cóncava lateromedialmente, que se dirige de la porción anterior a la posterior del elemento (Lámina XIII, Figuras 1-2). En el fragmento mandibular derecho sólo se encuentra preservada la parte más posterior del M_3 , que corresponde al talón, y presenta los mismos rasgos que su contraparte izquierda. Dos de los tres fragmentos molariformes pertenecientes también a este individuo, están constituidos exclusivamente de dentina, el otro, presenta esmalte en la superficie oclusal, en la que se observa que el molar al que perteneció estaba fuertemente desgastado (Lámina XIII, Figura 3).

En la porción proximal del metatarsal II se encuentra una faceta ligeramente cóncava latero-medialmente y de contorno triangular, en su extremo lateral, se halla otra faceta más elevada y rectangular, ambas se articulan con el cuboides. En la parte lateral y medial de la porción proximal, se encuentran 2 facetas alargadas dorsoventralmente para la articulación con el metatarsal I y III. Los cóndilos articulares distales son redondeados y están separados por un surco amplio y poco profundo. La diáfisis es corta, robusta y de sección transversa burdamente cuadrangular (Lámina XII, Figuras 3-5).

Discusión.- El grosor del esmalte de los fragmentos molariformes es similar al observado en proboscídeos (Tabla 26; Merriam, 1919; Henshaw, 1939; Ferrusquía-Villafranca,

1990d), y presentan el bandeado transversal característico de este grupo de vertebrados (Carranza-Castañeda, com. pers. Mayo, 1998). Por su parte, los restos esqueléticos son de gran tamaño (Tabla 27), y presentan los rasgos de los proboscídeos norteamericanos. Los fragmentos mandibulares fueron comparados con una mandíbula completa de *Cuvieronius* sp, del Pleistoceno de Tepexi de Rodríguez, Pue. (Montellano-Ballesteros, com. pers. Noviembre, 1999), que actualmente se encuentra en los laboratorios de preparación del Instituto de Geología, UNAM; y con una mandíbula de *Rhynchotherium* sp, del Museo de Paleontología, de este mismo instituto. Ambos presentan rasgos en común con el material de Oaxaca, tales como:

- El alvéolo del M₃ tiene un contorno lobulado
- La porción ventral de las mandíbulas es redondeada
- La parte latero-dorsal adyacente al M₃ es cóncava

Por su parte, el metatarsal II fue comparado con uno perteneciente a *Elephas maximus*, y la configuración de ambas es similar, incluso en el tamaño.

Con base en lo anterior, el conjunto de elementos se asigna al Orden Proboscidea.

Asignación Taxonómica.- Los proboscídeos más antiguos que aparecen en el registro norteamericano pertenecen a la Familia Gomphotheriidae, y hacen su aparición en Norteamérica durante el Barstoviano Medio (Tedford *et al.*, 1987). Dado que la edad estimada de los estratos portadores de la Mastofauna Nejapa es barstoviana media, se considera que es muy probable que los ejemplares oaxaqueños pertenecieran a esta familia, que es la más antigua en el subcontinente. Cabe señalar también, que en Nejapa, ya se habían reconocido restos de gonfoterios (Wilson, 1967; Ferrusquía-Villafranca, 1990d).

Debido a que las asignaciones genéricas y/o específicas en este grupo, se basan en los rasgos craneales, de los molariformes completos (especialmente M₃), y de las defensas, no es posible llegar más allá del nivel familiar, pero cabe resaltar que el género que arribó primero al continente fue *Gomphotherium* (Tedford *et al.*, 1987), por lo que posiblemente estos elementos pertenecieron a dicho género.

Tabla 26. Grosor del esmalte de algunos proboscídeos norteamericanos.

	Ejemplares oaxaqueños	<i>Trilophodon cf Simplidens</i> ¹	? <i>Tetrabelodon</i> ²	<i>Mastodon</i> sp ³
	Rango observado	CIT1984	s/n	AMNHs/n
Grosor	6.0-9.0	7.0	8.0	6.0-8.0

Datos tomados de: 1. Henshaw, 1939; 2. Merriam, 1919; 3. Ferrusquía-Villafranca, 1990d.

Trilophodon y *Tetrabelodon* actualmente están en sinonimia con *Gomphotherium* (Carroll, 1988).

Tabla 27. Medidas de elementos pertenecientes a la Familia Gomphotheriidae.

	Ejemplares oaxaqueños		<i>Amebelodon</i> sp ¹	<i>Trilophodon</i> sp ²
	FV96-71		Nº33577	Nº 120 CIT
Mandíbulas	Izquierda	Derecha		
Anchura	107.0	110.6	107.1 [†]	--
Longitud alveolar	160.0*	--	205	156.5
Anchura alveolar	74.7	--	86	73.2
Metatarsal	FV88-693			
Longitud	110.3		--	--
Anchura proximal	58.4		--	--
Anchura distal	61		--	--

Datos tomados de: 1. Gregory, 1942; 2. Maxon, 1930.

La **Anchura** mandibular se tomó al nivel del protolófidio del M3. Las medidas del metatarsal fueron tomadas bajo los mismos parámetros que en los camélidos.

*Valor estimado. † Valor estimado a partir de la ilustración.

Consideraciones Biogeográficas.- El registro de gonfoterios en Nejapa, corrobora la presencia de este taxón en el área, y la existencia de poblaciones bien establecidas durante el Bastoviano Medio en el sureste mexicano.

Significación Filogenética.- Las poblaciones de gonfoterios presentes en Nejapa e Ixtapa, Chiapas, posiblemente constituyen parte del conjunto ancestral que dio origen a los proboscídeos que se encuentran posteriormente en el registro centroamericano y sudamericano (Hoffstetter, 1952; Simpson & De Paula, 1957; Madden, 1980; Webb & Perrigo, 1984).

Consideraciones Ecológicas.- Los gonfoterios eran organismo de talla grande, pesados, con una masa corporal estimada entre 2500-3500 kg. (Webb, 1983; Macfadden & Hulbert, 1990), de acuerdo con el género y especie a la que hubiesen pertenecido. Se ha inferido que los gonfoterios eran organismos con hábitos herbívoros ramoneadores (*op. cit.*), que probablemente contribuyeron a la creación de hábitats más abiertos en Norteamérica, con un efecto similar al que tienen los proboscídeos actuales en la sabana arbolada (Janis, 1982).



1



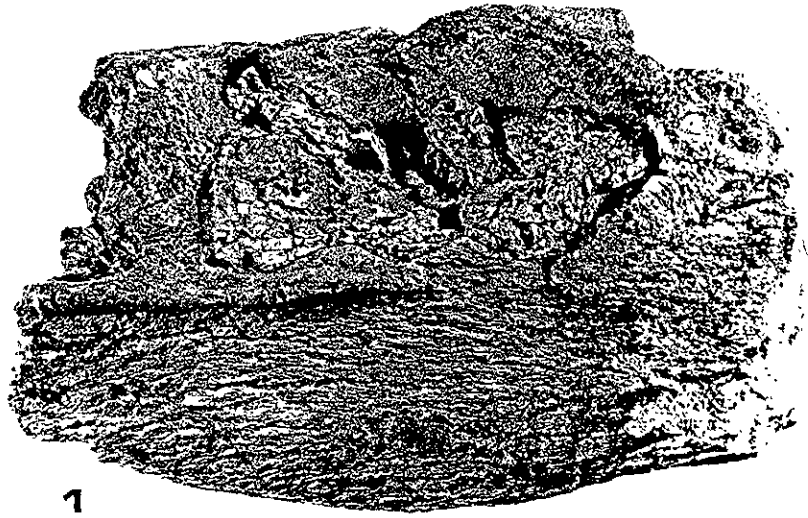
2



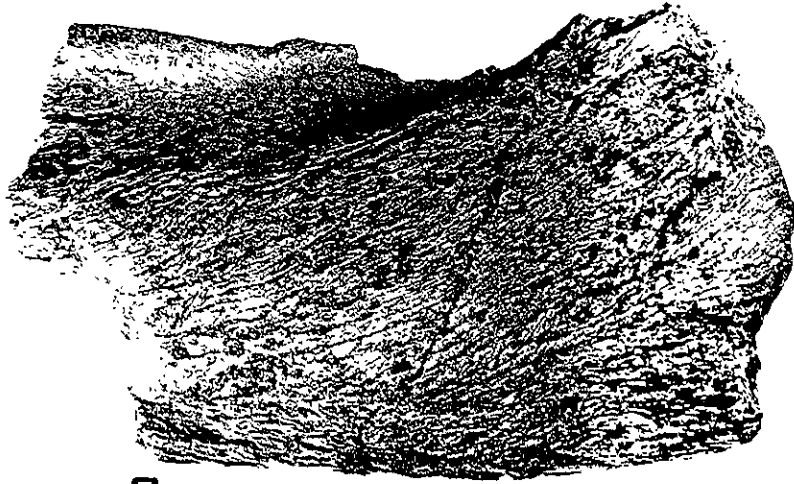
3

4

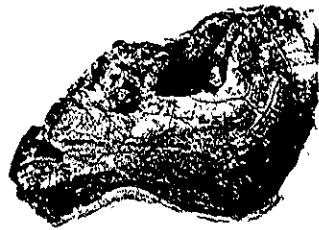
5



1



2



3

Gomphotherium Burmeister, 1837

Gomphotherium sp.

(Tabla 28, Lámina XIV)

Material Referido.- FV97-54, Dp⁴ izquierdo casi completo y porción posterior del Dp⁴ derecho; FV97-55, dos postritos o pretritos y diversos fragmentos de molariformes decíduos, localidad Arroyo El Zapote, Area Nejapa.

Alcance Geocronológico.- Barstoviano Medio-Henfiliano de Norteamérica.

Distribución Geográfica.- Barstoviano Medio de la porción occidental del Istmo de Tehuantepec, Barstoviano Medio de la parte centroseptentrional de Chiapas, Barstoviano Medio de la región centromeridional de California, EE UU A; Barstoviano Medio-Henfiliano Tardío de Florida, EE UU A; Barstoviano Tardío-Clarendoniano de la porción septentrional de Nebraska (Savage & Russell, 1983; Tedford *et al.*, 1987).

Descripción.- Los dos premolares mejor conservados son muy semejantes en morfología a los M¹, por lo que en principio, podrían haberse determinado como este tipo de elementos; empero, son huecos, no existe dentina asociada al esmalte –que generalmente se halla en los molariformes permanentes-, y el grosor de éste es de 4 mm en promedio, lo cual hace más probable que se trate de premolares decíduos, y por su morfología y tamaño DP⁴; además, la semejanza morfológica es debida a que los premolares decíduos cumplen la función de los molares durante un cierto periodo, por lo que deben ser semejantes en morfología para funcionar eficientemente.

La descripción se basa en el DP⁴ izquierdo, que es el más completo. Los premolares son bunolofodontes, se hallan muy ligeramente desgastados, están constituidos por tres lófos que se hallan inclinados hacia la porción anterior, su parte delantera es ligeramente cóncava, y la trasera, ligeramente convexa. Los mamelones linguales presentan dos cúspides accesorias, una anterior y otra posterior. Los surcos transversos son profundos, amplios, y se hallan interrumpidos por las cúspides accesorias de los pretritos. Los postritos del protolof y metalof son bicúspides, y el del tritolofo es tricúspide. En la porción anterior y posterior de los premolares, existen 2 cíngulos constituidos por tres cúspides principales, que se elevan consecutivamente hacia la porción lingual (Lámina XIV, Figuras 1-4).

Discusión.- Los dos premolares deciduos presentan la configuración típica de los molariformes referibles a la Familia Gomphotheriidae (Frick, 1933; Osborn, 1936), por lo que se asignan a ella.

Asignación Taxonómica.- En la literatura consultada, no fue posible encontrar algún DP⁴ asignado a *Gomphotherium*, por lo que se optó por comparar los ejemplares oaxaqueños con los M¹ de este género, dado su gran parecido morfológico; y en la Tabla 27 presentar valores de DP⁴ asignados a la Familia Gomphotheriidae.

El patrón oclusal de los elementos es muy semejante al de los M¹ de *Gomphotherium* (Osborn, 1936; Webb, 1969; Storer, 1975, Ferrusquía-Villafranca, 1990d), ya que en ellos se observa que:

- Se encuentran constituidos por tres lófos
- El surco transversal se halla interrumpido por las cúspides accesorias en la porción labial del premolar y es amplio
- Las cúspides accesorias de los pretriticos con el desgaste, formarían un trifolio simple, característico del género
- Los molariformes son mesodontes

Con base en estos rasgos, se asignan los ejemplares a *Gomphotherium* sp. Debido a que los caracteres diagnósticos al nivel específico se ubican en el cráneo, defensas y M3, los elementos de Nejapa no pueden ser confiablemente asignados a especie alguna.

Tabla 28. Medidas de molariformes pertenecientes a La Familia Gomphotheriidae.

Elemento	Ejemplares oaxaqueños		Gen & sp indet. ¹	<i>Anacus bensoensis</i> ¹	<i>Serbelodon barborensis</i> ¹	<i>Gomphotherium</i> sp ²
	Dp ⁴ Izquierdo	Dp ⁴ Derecho	Dp ⁴	Dp ⁴	Dp ⁴	M ¹
	FV97-54	FV97-55	F:AM25714	F:AM23331*	F: AM25737	Nº 35753
Longitud	93.0	--	75.0	76.2	60.0	94.0
Anchura	58.5	59.6	--	--	--	57.0
Altura	46.0	45.0	32.0	30.4	--	61.0

Datos tomados de: 1. Frick, 1933, a partir de sus ilustraciones; 2. Webb, 1969.

*Asignación taxonómica errónea, dado que este género de gomfoterio no llegó a Norteamérica.

Consideraciones Biogeográficas.- Los ejemplares estudiados, confirman la presencia de *Gomphotherium* en Nejapa, y constituyen el primer registro de premolares decíduos en Mesoamérica (Jiménez-Hidalgo & Ferrusquía-Villafranca, 1998), además, indican que este género estaba bien representado en el Sureste de México.

Significación Filogenética.- Se ha propuesto que *Gomphotherium* es el ancestro de los mastodontes sudamericanos (Madden, 1980), por lo que el registro oaxaqueño, junto con el de Ixtapa Chiapas, podrían haber formado parte del conjunto ancestral, que posteriormente dio lugar a dicho grupo, que fue tan diverso en la parte meridional del Continente.

Consideraciones Ecológicas.- Los gonfoterios eran organismos grandes y de hábitos ramoneadores. En el caso específico de los ejemplares estudiados, los premolares decíduos, por su tamaño y grado de desgaste, indican que pertenecieron a un individuo infantil, que probablemente, se alimentó de materia vegetal poco abrasiva de la parte baja del dosel.



1



2



3



4

SIGNIFICACION PALEOBIOLOGICA DE LAS MASTOFAUNAS ESTUDIADAS.

LA MASTOFAUNA SUCHILQUITONGO.

Con excepción de los équidos, para esta fauna se habían reconocido con anterioridad al oreodonte *Merychyus* aff. *M. minimus*, al protocerátido cf. *Paratoceras* sp y restos de Rhinocerotidae género & especie indet. (Wilson & Clabaugh, 1970; Ferrusquía-Villafranca, 1990d). El presente reporte permitió reconocer la existencia de un nuevo género y especie de protocerátido synthetoceratine.

Implicaciones Biogeográficas.

La mastofauna Suchilquitongo tiene una afinidad biogeográfica netamente norteamericana, ya que los taxa que la integran, se encuentran presentes en diversas faunas hemingfordianas de Estados Unidos y Canadá [vgr. Sheep Creek y Boxbutte, Nebraska; Burkeville y Garvin Gully, Texas; Thomas Farm, Florida; (Tedford *et al.*, 1987)], así como en Galliard Cut, Panamá, la única fauna de esta edad reconocida en Centroamérica (Whitmore & Stewart, 1965). La presencia de estos grupos de mamíferos en el Sureste Mexicano, atestigua la continuidad faunística a lo largo del Subcontinente Norteamericano durante el Hemingfordiano.

Esta mastofauna es importante dado que enlaza las bien conocidas faunas hemingfordianas de Estados Unidos con la fauna panameña, llenando un hiatus de varios miles de kilómetros (Ferrusquía-Villafranca, 1990d).

El caso del nuevo protocerátido es interesante, ya que parece constituir un taxón endémico de la zona tropical del subcontinente, dado que no se había reconocido con anterioridad un synthetoceratine con esas características en el extenso registro Hemingfordiano norteamericano de zonas templadas.

Consideraciones Ecológicas.

Los organismos pertenecientes a los taxa ya mencionados eran de hábitos herbívoros, de ellos, se ha propuesto que *Merychyus* y *Paratoceras* eran ramoneadores (Janis, 1982), con una masa corporal estimada para ambos de alrededor de 50 kg. (Janis, 1990); por su parte, se ha inferido que los rinocerontes eran pacedores y con una probable masa corporal de entre 1500-2000 kg. (Janis, 1982; Webb, 1983). Para el protocerátido Gen. & sp. nov., se estimó una masa de 250-350 kg., y se considera que probablemente

tenía hábitos herbívoros mixtos.

La ausencia de carnívoros en Suchilquitongo, muy probablemente es producto de un sesgo en el muestreo, y no a que en realidad no habitasen la zona.

Con respecto a los herbívoros, si se incluye al équido ya reconocido en el área *Merychippus* sp., (Ferrusquía-Villafranca, 1990d), se tiene que los pacedores y los ramoneadores representan en su conjunto el 80 % de esta fauna. Esto sugiere que el marco paleoambiental de Suchilquitongo probablemente correspondió a una sabana arbolada próxima a un bosque tropical, en la que los pacedores se hallarían en las zonas cubiertas con hierbas y pastos, y los ramoneadores en las zonas arbustivas y arboladas aledañas. Por su parte, los organismos con hábitos mixtos, se encontrarían en una u otra zona, dependiendo de la competencia y disponibilidad de los recursos.

Consideraciones Filogenéticas.

Los restos de rinocerótidos y oreodontes presentes en Suchilquitongo, testifican por una parte, la presencia en el Sureste Mexicano de un linaje (Rhinocerotidae) que fue exitoso durante la mayor parte del Terciario en Norteamérica (Carroll, 1988), y por otra, corrobora el patrón observado en la reducción de la diversidad de los oreodontes durante el Hemingfordiano, dado que su climax evolutivo se dio en el Oligoceno (Janis, 1982; Potts & Behrensmeyer, 1992); de hecho, no se han reconocido hasta ahora restos de este grupo en las mastofaunas barstovianas de la porción meridional del país.

Por otro lado, la coexistencia de dos protocerátidos relacionados filogenéticamente (*Paratoceras* & el protocerátido Gen. & sp. nov.), pertenecientes a distintas subfamilias (Protoceratinae & Synthetoceratinae), con diferentes distribuciones geográficas en América del Norte y adaptaciones alimentarias, sugiere que posiblemente durante el Mioceno Medio, existieron algunos taxa que diversificaron en Mesoamérica.

LA MASTOFAUNA MATATLAN.

En esta fauna, habían sido reconocidos con anterioridad (exceptuando a los équidos), los taxa siguientes: Rhinocerotidae género & especie indet., Camelidae género & especie indet., y ?Tylopoda. El presente trabajo adiciona a esta mastofauna registros de Felidae género & especie indet., cf. *Leptarctus* sp, ?*Pseudoparablastomeryx*, dos taxa de Pecora, uno de talla mediana (Taxón A) y uno de talla pequeña (Taxón B), y material

adicional de Rhinocerotidae (Tabla 2B). Es de señalar, que diversos elementos óseos presentan marcas de mordeduras de roedor, lo cual evidencia la presencia de micromamíferos en el área.

Este estudio, permitió incrementar la diversidad taxonómica registrada en un 62.5%, respecto a lo conocido con anterioridad.

Implicaciones Biogeográficas.

Los registros de carnívoros, así como el del leptomerícido, constituyen los primeros para el Mioceno Medio de Mesoamérica Septentrional, y son los más australes para el Subcontinente Norteamericano durante el Barstoviano. Por su parte, la presencia de dos taxa de Pecora, representan el primer reporte del grupo para Matatlán.

En conjunto, esta mastofauna presenta una afinidad netamente norteamericana, con grupos que se han reconocido en diversas localidades barstoviano medias de Estados Unidos y Canadá (vgr. Barstow y las faunas de la región del Mohave Desert en California; Cold Spring y Trinity River en Texas; Battle Creek, Oregon; Valentine, Nebraska). Dado que el registro fósil del área es escaso, y que no fue posible reconocer géneros y especies de manera precisa, debido a la naturaleza del material estudiado, resultaría fútil tratar de realizar una comparación específica con algunas faunas de latitudes templadas, pero es importante señalar que tal vez se trate se especies distintas, debido a la amplia separación latitudinal entre ellas.

Consideraciones Ecológicas.

Sin tomar en cuenta a los équidos, la Mastofauna Matatlán está conformada por ocho taxa; dos de estos carnívoros, representados por un félido de talla grande, de más de 100 kg. de peso, y cf. *Leptarctus* sp., un mustélido de talla grande con una masa corporal estimada en 16.4 kg., ambos representan el 25% de la totalidad de la fauna. El resto de los taxa son organismos herbívoros, de los cuales tres tienen hábitos herbívoros mixtos, y tres son herbívoros pacedores, que en conjunto representan el 75% de la fauna.

Los organismos de hábitos herbívoros mixtos son el camélido reconocido como cf. *Protolabis* sp. (considerado como Camelidae gen. & sp. indet. por Ferrusquía-Villafranca, 1990d), con una masa probable de 100-200 kg., ?Tylopoda de talla mediana, y el pequeño artiodáctilo ?*Pseudoparablastomeryx* sp, con una masa estimada en 4.3 kg. Por su parte, los

pacedores están integrados por los rinocerótidos, con un peso de entre 1500-2000 kg., y los dos taxa de Pecora, uno de talla mediana (Taxón A, 40-50 kg.), y uno de talla pequeña (Taxón B, 20 kg.). La ausencia de herbívoros ramoneadores posiblemente se deba a un sesgo en el muestreo, y no a que efectivamente no se hallen presentes en el área.

Si se incluye a los tres taxa de équidos pacedores reconocidos en Matatlán (*Merychippus* cf. *M. sejunctus*, *M. cf. primus* y *Pliohippus* aff. *P. pernix*; Bravo-Cuevas, 2000), se tiene que los carnívoros representan el 18.1% de la fauna, los herbívoros de hábitos mixtos el 27.2%, y los pacedores el 54.5% del total de la mastofauna.

De lo expresado anteriormente, se tiene que el registro fosilífero de Matatlán sugiere en lo general una asociación faunística con un patrón semejante al de las comunidades actuales, en la que la mayor parte de la biomasa está constituida por los herbívoros, y sólo una pequeña fracción por los carnívoros (Eisenberg, 1990). La presencia de los taxa pacedores en el área, indica que en ella existieron zonas abiertas con pastos, al igual que los organismos de hábitos herbívoros mixtos indican zonas arboladas, de tal forma, se infiere que el marco paleoambiental de Matatlán fue una sabana asociada a un bosque tropical, con un mosaico de estos dos tipos principales de vegetación. Este escenario paleoambiental es congruente con lo inferido para el Barstoviano norteamericano, en el se da la gran expansión de los pastos y del bioma sabana a todo lo largo del subcontinente (Janis, 1982; Webb, 1983).

Consideraciones Filogenéticas.

Los registros de la Mastofauna Matatlán reflejan la presencia en el Valle de Oaxaca, de linajes bien conocidos durante el Barstoviano en diversas localidades de Estados Unidos y Canadá.

LA MASTOFAUNA NEJAPA.

En el Area Nejapa se han reconocido diversas localidades portadoras de restos fósiles, las cuales se hallan muy próximas entre sí. De ellas, El Camarón y El Gramal se habían considerado con anterioridad como faunas locales, y habían sido tratadas de manera independiente (Stirton, 1954; Wilson, 1967; Ferrusquía-Villafranca, 1990d). Debido a la proximidad geográfica de dichas localidades -la cual no rebasa los 10 Km de distancia entre estas- y a que los estratos portadores forman parte de una misma unidad litoestratigráfica

(Formación El Camarón), se considera que el material estudiado perteneció a organismos que formaron parte de una misma asociación faunística, y por ende, se tratan de manera conjunta, conformando la Mastofauna Nejapa.

En esta mastofauna se habían reconocido restos de *Plionictis oaxaquensis*, ?Rodentia, Camelidae género & especie indet., ?Protoceratidae, Antilocapridae género & especie indet., y de *Gomphotherium* así como de la familia a la que pertenece (*op. cit.*). El presente estudio agrega a la fauna registros de Canidae género & especie indet., cf. *Prosthennops* sp., cf. *Procamelus* sp., cf. *Plianchenia* sp., cf. *Protolabis* sp., dos taxa de Pecora, uno de talla mediana (Taxon A) y uno de talla pequeña (Taxon B), *Merycodus sabulonis*, Rhinocerotidae género & especie indet., y material adicional de *Gomphotherium* sp., así como de su familia. El presente trabajo incrementa la diversidad taxonómica registrada para la fauna en un 57.1%, si se considera que Pecora Taxon B es distinto a *M. sabulonis*, y en un 53.8%, si es que perteneció al mismo grupo.

Implicaciones Biogeográficas.

Con excepción de *Gomphotherium* sp y ?*Plionictis oaxaquensis*, los taxa reconocidos en Nejapa constituyen los primeros registros de las familias y/o géneros para el área, y representan los más australes para el Subcontinente Norteamericano.

La mastofauna en conjunto, presenta una afinidad biogeográfica netamente norteamericana; en lo general, es semejante a las faunas barstovianas de la Región del Mohave Desert de California, y a las barstoviano-clarendonianas de la porción meridional de Dakota del Sur y septentrional de Nebraska, con las que comparte algunos taxa. Empero, es necesario realizar mayor cantidad de trabajo paleontológico para poder conocer de manera más precisa la relación y semejanza de esta mastofauna con otras de Estados Unidos y Canadá.

Consideraciones Ecológicas.

En la mastofauna Nejapa se reconocieron dos carnívoros, ?*Plionictis oaxaquensis*, mustélido de talla pequeña, con una masa corporal estimada en 1.95 kg., y un cánido de talla mediana, con un peso estimado de entre 25-35 kg.; ambos representan el 14.2% del total de la fauna. El resto (85.7%), son organismos herbívoros, de los cuales, los ramoneadores están representados por ?Protoceratidae, que debió ser de talla mediana, y los

gonfoterios, organismos de talla grande y con una masa estimada en 2 500-3 500 kg., los que al igual que los carnívoros representan el 14.2% de la fauna. Los herbívoros de hábitos mixtos son Camelidae Género & Especie indet, con una masa estimada de 500-600 kg., en el caso de que efectivamente fuese un Aepycamelinae (Ferrusquía-Villafranca, 1990d), cf. *Procamelus* sp., con un peso de entre 450-500 kg., cf. *Pliauchenia* sp., con un peso de entre 250-350 kg., ambos de talla mediana-grande, cf. *Protolabis* sp., de talla mediana con un peso probable de 100-200 kg., y cf. *Prosthennops* sp., con una masa corporal estimada en 40-50 kg. Estos taxa representan el 37.5% del total de la mastofauna. Los pacedores están integrados por los Pecora Taxon A y Taxon B, con una masa corporal estimada de 40-50 kg., y 20 kg., respectivamente; Antilocapridae género & especie indet., de talla pequeña y con peso probable de entre 15-20 kg., *Merycodus sabulonis*, con una masa estimada de 12.5-18 kg., y de talla pequeña, Rhinocerotidae Género & Especie indet, con una masa probable de entre 1 500-2 000 kg. Este tipo de herbívoros representan en conjunto el 37.5% del total de la fauna.

Si se toman en cuenta a los seis taxa de équidos presentes en Nejapa (*Merychippus* cf. *M. sejunctus*, *M. cf. M. californicus*, *M. cf. M. primus*, *Calippus* sp., *Pliohippus* aff. *P. pernix*, y *Neohipparion* aff., *N. trampasense*; Bravo-Cuevas, 2000), se tiene que los carnívoros y herbívoros ramoneadores representan cada uno el 10% del total de la mastofauna, los herbívoros de hábitos mixtos el 25%, y los pacedores el 55% del total de la Mastofauna Nejapa.

El registro fósil de esta área, refleja en lo general una asociación faunística con patrones semejantes a los observados en las comunidades de macromamíferos presentes en la sabana africana actual y ciertas regiones tropicales, en las que sólo una pequeña fracción está representada por los carnívoros, y los herbívoros representan casi la totalidad de la biomasa (Cumming, 1982; Eisenberg, 1990). Al igual que en el caso de la Mastofauna Matatlán, el registro es congruente con el marco paleoambiental inferido para el Barstoviano en Norteamérica, en el que el bioma predominante es la sabana (Janis, 1982; Webb, 1983; Potts & Berhensmeyer, 1992), pero en el caso de Oaxaca en general, y de Nejapa en particular, estaría asociado a un bosque tropical ocupando las montañas del territorio, como lo demuestra la evidencia geológica. Los taxa pacedores indican zonas

abiertas con pastos, los cuales serían predominantes en las planicies, donde tendrían una mayor probabilidad de fosilización, propiciando un posible sesgo en la composición del conjunto fósil, a favor de los pacedores. En lo general, el marco ambiental de Nejapa probablemente correspondió al de una sabana próxima a un bosque tropical. La primera ocuparía planicies donde se hallarían la mayor parte de los pacedores, y el bosque, ocupando laderas de montañas y un mosaico de lomeríos. Se trataría posiblemente de selva baja caducifolia, en donde se encontrarían los ramoneadores y herbívoros de hábitos mixtos.

Consideraciones Filogenéticas.

Los registros de Nejapa confirman la presencia de ciertos linajes de mamíferos en el Sureste de México, así como la existencia de otros no conocidos con anterioridad (Canidae, cf. *Procamelus* sp., cf. *Pliauchenia* sp., cf. *Protolabis* sp., dos taxa de Pecora y *Merycodus sabulonis*) en el área.

Por otro lado, la coexistencia de *Pliauchenia* (Lamini) y *Procamelus* (Camelini) en Nejapa, indica que la coexistencia de las tribus Lamini y Camelini en Norteamérica durante el Barstoviano (Merriam, 1916, 1919; Savage & Russell, 1983), se extiende también al Sureste Mexicano, lo cual sugiere que en esta región tropical (Mesoamérica), se encontraba ya bien establecido el linaje ancestral de los camélidos sudamericanos (Tribu Lamini).

PERSPECTIVA BIOGEOCRONOLOGICA DE LAS FAUNAS ESTUDIADAS.

Las mastofaunas miocénicas mexicanas ocupan una posición geográfica intermedia entre las de Estados Unidos-Suroeste de Canadá y las de Centroamérica, enlazando estas distantes regiones. El Subcontinente Norte-Centromericano incluye faunas hemingfordianas en Centroamérica, México y Estados Unidos, faunas barstovianas en México y Estados Unidos-Suroeste de Canadá, faunas clarendonianas en Estados Unidos, y faunas henfilianas en Centroamérica, México y Estados Unidos [Figura 11b (Ferrusquía-Villafranca, 1978; Savage & Russell, 1983; Tedford *et al.*, 1987; Webb & Perrigó, 1984; Miller & Carranza-Castañeda, 1984; Carranza Castañeda, 1992)], las cuales reflejan gran parte de la evolución y biogeografía de los mamíferos presentes ahí durante la mayor parte del Mioceno.

Desde una perspectiva biogeográfica y geocronológica general, puede decirse que la

mastofauna miocénica de este subcontinente se extendía casi ininterrumpidamente desde Canadá hasta la Zona del Canal de Panamá en Centroamérica, y que no tenía relación alguna con la fauna sudamericana, dado que la composición taxonómica de las mastofaunas antes mencionadas excluye cualquier taxon sudamericano (*op. cit.*). Así mismo, a pesar de que existen algunos hiatus en México y Centroamérica, donde no se conoce registro Clarendoniano y Barstoviano-Clarendoniano respectivamente, en su conjunto se encuentra presente gran parte de éste durante el Mioceno (Figura 11b); estas ausencias parciales de registro, probablemente reflejan un artificio debido a un muestreo insuficiente, o a que no existieron las condiciones propicias para que quedase preservado.

Por otro lado, el estudio de la evolución mastofaunística norteamericana, condujo a Tedford (1970) a proponer el concepto de cronofauna, que está basado en faunas procedentes de diversas regiones con una composición taxonómica semejante, que formaron parte de una región zoogeográfica específica, caracterizada por un conjunto de taxa que persistieron por un intervalo geocronológico significativo, y con un cierto rango de especiación y variación geográfica de las diferentes poblaciones. Para el Mioceno, se han reconocido tres cronofaunas: la arikareana tardía-hemingfordiana temprana, con un intervalo que va de 24-18 Ma, la hemingfordiana tardía-barstoviana temprana, que duró desde los 18 Ma hasta los 14.5 Ma, y la clarendoniana, que va de los 11.5 a los 9.0 Ma (Potts & Behrensmeyer, 1992).

La composición taxonómica de las cronofaunas sugiere que es probable que los componentes taxonómicos de éstas, se hubiesen desarrollado a partir de taxa emparentados presentes en las cronofaunas anteriores. De hecho, el estudio de las faunas barstovianas del Sureste Mexicano, refuerza la hipótesis de que la cronofauna clarendoniana tuvo su origen durante el Barstoviano (Webb, 1983), ya que algunos de los géneros presentes en ellas (*vgr. Protolabis, Procamelus, Prosthennops*), se encuentran también en la cronofauna del Clarendoniano (Figura 11a); algo semejante ocurre en las localidades barstovianas estadounidenses.

Extendiendo este concepto al caso de la mastofauna henfiliana de México, parsimoniosamente podría pensarse que ésta tiene su origen en la cronofauna clarendoniana aún no encontrada de este país, dado que el registro mastofaunístico del Sureste Mexicano

(*c.a.* 15 Ma), incluye algunos taxa presentes en el Henfiliano del Centro de México (Tabla 2B, Figura 11a). Esto sería más probable que suponer que la fauna de mamíferos henfiliana del país, se hubiera desarrollado a partir de taxa inmigrantes de Estados Unidos y/o Suroeste de Canadá.

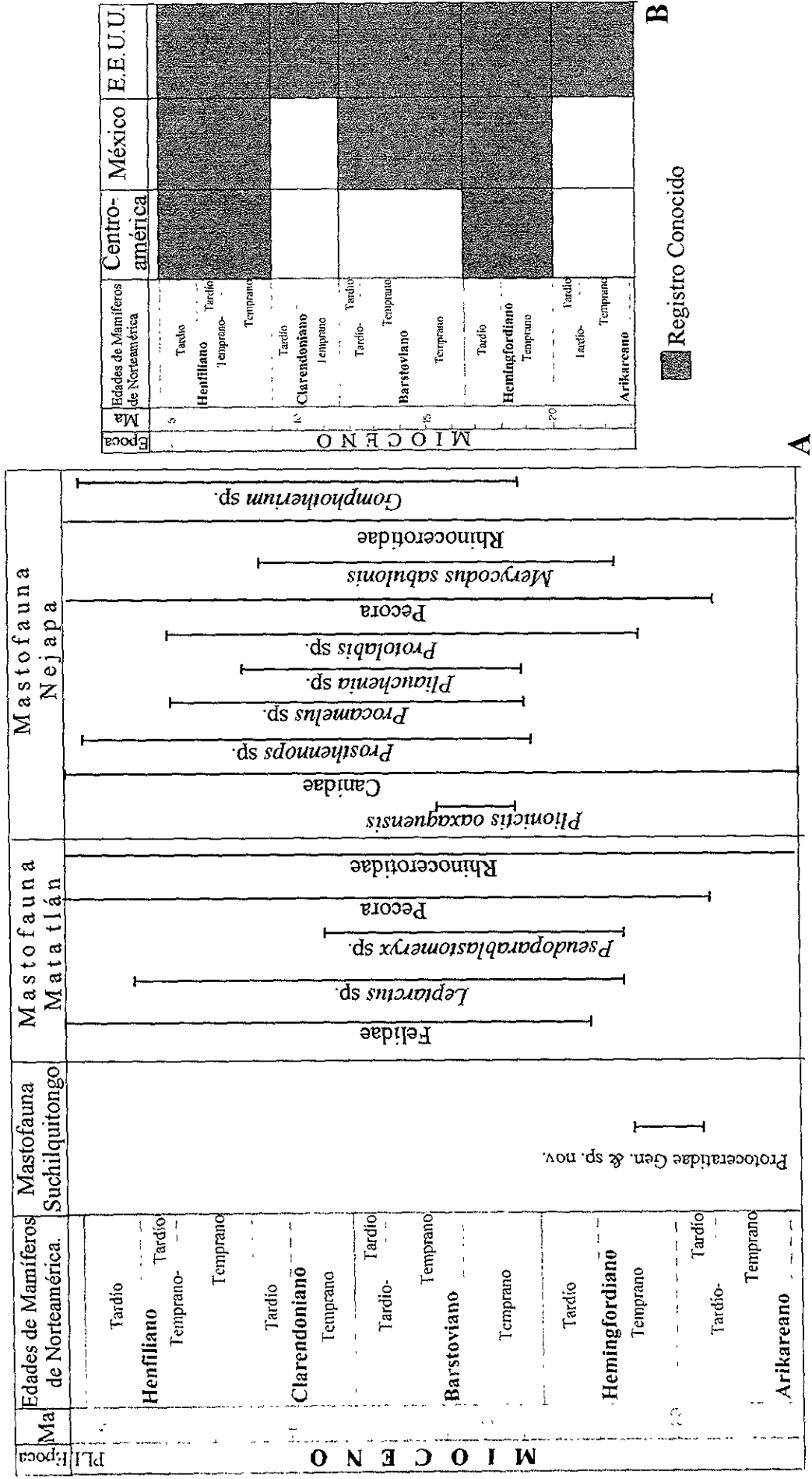


Figura 11. A. Alcance Geocronológico de los taxa estudiados. B. Registro cronoestratigráfico miocénico de las mastofaunas de Centroamérica, México y Estados Unidos.

SUMARIO Y CONCLUSIONES.

La presente investigación permitió conocer los hechos siguientes:

1. En el Area Suchilquitongo, se reconoció un nuevo protocerátido de probable afinidad tropical estricta, y se confirmó que las afinidades faunística y biogeográfica de esta mastofauna son netamente norteamericanas.
2. En el Area Matatlán, se aumentó la diversidad mastofaunística en un 62.5 %, respecto a lo conocido antes, se reconocieron taxa no registrados con anterioridad, y se confirmó su afinidad norteamericana
3. En el Area Nejapa, se aumentó la diversidad mastofaunística alrededor de un 55.45%, y al igual que en el caso anterior, se reconocieron taxa no registrados con anterioridad en el área, además de que se confirmó su afinidad faunística norteamericana.
4. Las mastofaunas estudiadas evidencian la continuidad biogeográfica del área de distribución de diversos taxa a lo largo del Subcontinente Norteamericano durante el Mioceno Medio.
5. Los grupos presentes en las áreas estudiadas, representan datos factuales que corroboran la hipótesis de que la Cronofauna del Clarendoniano tuvo su origen durante el Barstoviano Temprano-Medio.
6. Las asociaciones faunísticas reconocidas, presentan patrones ecológicos generales semejantes a los observados en las comunidades actuales.
7. A partir de los taxa reconocidos fue posible reconstruir de manera indirecta el probable paleoambiente de cada una de las áreas.
8. La presencia de ciertos grupos, sugiere que probablemente en Mesoamérica habría ocurrido la diversificación de ciertos taxa durante el Terciario, por lo cual es necesario realizar mayor cantidad de trabajo paleontológico para poder corroborar esta hipótesis.
9. Las mastofaunas estudiadas constituyen datos objetivos que deben ser incorporados en los modelos de evolución paleogeográfica y tectónica del territorio mexicano.
10. La mayor parte de los taxa reconocidos, constituyen en la actualidad los registros más australes del Subcontinente Norteamericano durante el Mioceno Medio.

11. El presente estudio representa uno de los pocos trabajos paleontológicos realizados en zonas de carácter netamente tropical, por lo cual aporta datos significativos sobre la historia natural de áreas presentes en latitudes bajas.

BIBLIOGRAFIA.

- Anderson, T. H. & Silver, L. T. 1971. Age of granulite metamorphism during the Oaxaca orogeny, Mexico. *Geol. Soc. Amer. Abstr.* N° 7, p. 492.
- Barrera, T. 1946. *Guía geológica de Oaxaca*. Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geol. 101 pp.
- Baskin, J. A. 1998. Mustelidae. *In*: Janis, C. M., Scott, K. M. & Jacobs. L. L. Eds. *Evolution of Tertiary mammals of North America*. V.1. Cambridge Univ. Press. p. 152-173.
- Benett, D. K. 1979. The fossil fauna from Lost and Found Quarries (Hemphillian: Latest Miocene), Wallace County, Kansas, *Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas Occass. Papers*, v. 79, p. 1-24.
- Black, C. C. & Stephens, J.J. 1973. Rodents from the Paleogene at Guanajuato, México. *Texas Tech. Univ. Mus. Occasional Papers* N° 14, p. 1-10.
- Bowdich, T. E. 1821. *Analysis of the natural classifications of Mammalia for the use of students and travelers*. Paris, J. Smith, 115 p.
- Bravo-Cuevas, V. M. 1999. Los équidos mesomiocénicos del Estado de Oaxaca: Taxonomía e implicaciones paleobiológicas. Tesis de Maestría. 180 pp. (Inédita).
- Breyer, J. A. 1974. Examination of selected postcranial elements in Pleistocene camelids. *Contrib. Geol.* v.13, p. 1-24.
- Burmeister, H. 1837. *Handbuch der naturgeschichte*. Berlin. 70 pp.
- Carranza-Castañeda, O. 1992. Una nueva localidad del Henfiliano Tardío en la Mesa Central de México. *Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geol. Revista*. v. 10, p. 179-196.
- Carranza-Castañeda, O. & Ferrusquía-Villafranca, I. 1978. Nuevas investigaciones sobre la fauna Rancho el Ocote Plioceno Medio de Guanajuato, México. *Univ. Nal. Autón. Mexico, Inst. Geol. Revista* N° 2, p. 163-166.

- Carranza-Castañeda, O. & Espinosa-Arrubarrena, L. 1994. Late Tertiary equids from the State of Hidalgo, México. Univ. Nal. Autón. Mexico, Inst. Geol. Revista. v. 11, p. 182-192.
- Carranza-Castañeda, O. & Miller, W. E. 1998. Importance of Late Tertiary carnivores and equids from the Transmexican Volcanic Belt. Revista Mex. Ciencias Geol. v. 15, p. 161-167.
- Carroll, L. R. 1988. Vertebrate paleontology and evolution. W.H. Freeman Company, New York, 698 pp.
- Clabaugh, S. E. 1972. Geologic road-log Durango Mazatlán. Soc. Geol. Mexicana. II Conv. Nal. Mem. p. 80-96.
- Colbert, E. W. 1935. A new fossil peccary, *Prosthennops niobrarenensis*, from Brown County, Nebraska. Nebr. State Mus. Bull. v.1, p. 419-430.
- Comité de la Carta Geológica de México, 1976. Carta Geológica de la República Mexicana. Esc. 1: 2,000,000, 4° Edición, México.
- Cope, E. D. 1875. On some new fossil ungulata. Acad. Nat. Sci. Phil. Proc. v. 25, p. 258-262.
- _____. 1876. On a new genus of Camelidae. *Idem*. v. 28, p. 144-147.
- Cumming, D. H. M. 1982. The influence of large herbivores on savanna structure in Africa. *In*: Huntley, B. J. & Walker, B. H. Ecology of tropical savannas. Ecological studies 42. Springer-Verlag, Berlin, p. 217-245.
- Dalquest, W. W. 1969. Pliocene carnivores of the Coffe Ranch. Texas Mem. Mus. Bull., 15, p. 1-44.
- Dalquest, W. W. 1983. Mammals of the Coffee Ranch local fauna, Hemphillian of Texas. *Idem*, n° 38, p. 1-41.
- Dalquest, W. W. & Mooser, O. B. 1974. Miocene vertebrates from Aguascalientes, Central México. Texas. Mem. Mus. Pearce Sellards Series, n° 21, p. 1- 10.
- _____. 1980. Late Hemphillian mammals of the Ocote local fauna, Guanajuato, Mexico. *Idem*, n° 32, p. 1-25.
- Damuth, J. 1990. Problems in estimating body masses of archaic ungulates using dental measurements. *In*: Damuth, J & Macfadden, J. B. Eds. Body size in mammalian

- paleobiology, Cambridge Univ. Press. p. 229-253.
- Damuth, J. D. 1992. Taxon-free characterization of animal communities. *In*: Behrensmeier, A. K.; Damuth, J. D.; DiMichele, W. A.; Potts, R.; Sues, Hans-Dieter & Wing, S.L. Eds. *Terrestrial ecosystems through time*. Chicago Press, p. 183-203.
 - Damuth, J. & Macfadden, J. B. 1990. Introduction: Body size and its estimation. *Idem*. P. 1-10.
 - Demant, A. 1981. Interpretación geodinámica del volcanismo del Eje Neovolcánico Trans-Mexicano. Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geol. Rev. 2. p. 217-222.
 - Dorr, J. A. 1954. *Hypsoparia bozemanensis*, a new geus and species of leptarctine mustelid from the Late Miocene Madison Valley Formation of Montana. Carnegie Mus. Ann. v. 33, art. 9, p. 452-454.
 - Eisenberg, J. F. 1990. The behavioral/ecological significance of body size in the Mammalia. *In*: Damuth, J. & Macfadden, B. J. Eds. *Body size in mammalian paleobiology*. p. 25-37.
 - Ferrusquía-Villafranca, I. 1975. Mamíferos miocénicos de México: Contribución al conocimiento de la paleozoografía del continente. Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geol. Revista N° 1, p. 12-18.
 - _____ 1976. Estudios geológico-paleontológicos en la Región Mixteca, Parte1: Geología del Area Tamazulapan-Teposcolula-Yanhuitlán, Mixteca Alta, Estado de Oaxaca. Univ. Nal. Autón. México, Bol. 97, 160 pp.
 - _____ 1978. Distribution of Cenozoic vertebrate faunas in Middle America and problems of migration between North and South America. *In*: Ferrusquía-Villafranca, I. Ed. *Conexiones terrestres entre Norte y Sudamérica*, Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geol. Bol. 101, p193-321.
 - _____ . 1984. A review of Early and Middle Tertiary mammal faunas of Mexico. *Journ. Vert. Paleont.* N° 2, p. 187-198.
 - _____ . 1987a. Reubicación geocronológica del Conglomerado Guanajuato basada en nuevos mamíferos. Univ. Nal. Autón. México. Inst. Geol. Simposio sobre la Geología de la Región de la Sierra de Guanajuato, Programa,

Resúmenes y guía de la excursión. p. 21-22.

- _____ . 1987b. Una sinopsis sobre los mamíferos miocénicos de Oaxaca y su significación geológico-Paleontológica. Soc. Mexicana Paleont. Rev. N° 1 p. 176-191.
- _____ . 1989. A new rodent genus from Central Mexico and its bearing on the origin of the Caviomorpha. *In:* Black, C.C. & Dawson, M. R. Edits. Papers on fossil rodents in honor of Albert Elmer Wood. Los Angeles Co. Nat. Hist. Mus. Sci. Ser. 33 pp.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1990a. Geología Cenozoica del Area Suchilquitongo, Estado de Oaxaca. Informe Técnico final del Proyecto CONACyT N° 50992, titulado "Contribución a la diferenciación del Terciario Continental de México: Estudios geológico-paleontológico-geocronométrico-magnetoestratigráficos en los Estados de Aguascalientes, Guanajuato, Oaxaca y Chiapas". Parte III. 160 pp.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1990b. Geología Cenozoica del Area Tlacolula-Mitla-Matatlán, Estado de Oaxaca. *Idem.* Parte IV. 182 pp.
- _____ . 1990c. Geología Cenozoica del Area Nejapa, Estado de Oaxaca. *Idem.* Parte V, 237 pp.
- _____ . 1990d. Biostratigraphy of the Mexican continental Miocene: Part I. Introduction and the Northwestern and Central faunas; Part II, The Southeastern (Oaxacan) faunas; Part III. The Southernmost (Chiapas) fauna and concluding remarks on the discussed vertebrate record. *Paleontología Mexicana* N° 56, 149 pp.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1995 (en prensa). Contribución al conocimiento geológico del Estado de Oaxaca, México, En el Area Nejapa de Madero. Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geol. Bol. 111.
- _____ . 1996(en prensa). The Cenozoic magmatic and sedimentary record of seven selected areas across Southeastern Mexico. Its bearing to better understand the geologic evolution of this region. *GSA Bull.*
- _____ . 1998. Geología de México: Una sinopsis. *In:* Ramamoorthy, T. P.; Bye, R.; Lot, A. & Fa, J. Diversidad biológica de México. p. 3-108.
- Ferrusquía-Villafranca, I. & McDowell, W. F. 1996. (en prensa). The Cenozoic magmatic

- and sedimentary record of seven selected areas across Southeastern Mexico. Its bearing to better understand the geologic evolution of this region. GSA Bull.
- Ferrusquía-Villafranca, I.; Galindo-Hernández, C. & Barrios-Rivera, H. 1997. Los mamíferos oligocénicos de México; Revisión y adición a la fauna local Rancho Gaitán, Formación Prietos, Chadroniano de Chihuahua Nororiental. *In:* Arroyo-Cabrales, J. & Polaco O. J. Coords. Homenaje al Profesor Ticúl Álvarez. México DF Inst. Nal. Antropol. Hist. Colecc Cient. p. 97-134.
 - Fortelius, M. 1990. Problems using fossil teeth to estimate body sizes of extinct mammals. *In:* Damuth, J. & Macfadden, B. J. Eds. Body size in mammalian paleobiology. Cambridge Univ. Press, p. 207-228.
 - Frick, C. 1933. New remains of trilophodont-tetrabelodon mastodonts. Am. Mus. Nat. Hist. Bull. V. 59. P. 505-652.
 - _____ 1937. Horned ruminants of North America. Am. Mus. Nat. Hist. Bull. v. 69. 669 pp.
 - Frick, C. & Taylor, B. E. 1968. A generic review of Stenomyline camels. Am. Mus Nat. Hist. N° 2353, p. 1-51.
 - _____ 1971. *Michenia*, a new protolabine (Mammalia, Camelidae) and a brief review of the early taxonomic history of the genus *Protolabis*. Am Mus. Novitates, N° 2444, p.1-24
 - Fries, C. C; Hibbard C. W. & Dunkle, D. H. 1955. Early Cenozoic vertebrates in the red conglomerate at Guanajuato, Mexico. Smithsonian Mis. Collec. N° 123, p. 1- 25.
 - Fries, C. C.; Jr., Schmitter, E.; Damon, P. E. & Livingston, D. E. 1962. Rocas precámbricas de edad grenvilliana de la parte central de Oaxaca en el sur de México. Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geol. Bol. 64, p 45-53.
 - Fries, C. C; Jr., Schlaepfer, C. J. & Rincón-Orta, C. 1966. Nuevos datos geocronológicos del Complejo Oaxaqueño. Soc. Geol. Mex. Bol. N° 1, p 59-66.
 - Gazin, C. L. 1936. A new mustelid carnivore from the Neocene beds of northwestern Nebraska. Washington Acad. Sci. Journ. v. 26, p. 199-207.
 - Gidley, J. W. 1904. New or little known mammals from the Miocene of South Dakota; American Museum Expedition of 1903. Am. Mus. Nat. Hist. Bull. v. 20, p. 241-268.

- Gill, T. 1872. Arrangement of the families of mammals with analytical tables. Smithsonian Misc. Coll. v. 11, p. 1-98.
- Gray, J. E. 1821. On the natural arrangement of vertebrate animals. London Med. Reposit. v. 15, pt. 1, p. 296-310.
- _____. 1868. Synopsis of the species of pigs (Suidae) in the British Museum. Zool. Soc. London Proc. p. 17-49.
- _____. 1886. Notes on the pronghorn buck (*Antilocapra*) and its position in the system. Ann. Mag. Nat. Hist. v. 3, p. 323-326.
- Green, M. 1956. The Lower Pliocene Ogalla-Wolf Creek vertebrate fauna, South Dakota. Journ. of Paleont. v. 30, p. 146-169.
- Gregory, J. T. 1942. Pliocene vertebrates from Big Spring Canyon, South Dakota. Dept. Biol. Sci. Univ. California Publ. Bull. v. 26, p. 307-446.
- Harrison, A. J. 1979. Revision of the Camelinae (Artiodactyla, Tylopoda) and a description of the new genus *Alforjas*. Paleontol. Contrib. Univ. Kansas. v. 95, p. 1-20.
- _____. 1985. Giant camels from the Cenozoic of North America. Smithsonian Contrib. Paleobiol. v. 57, p. 1-29.
- Hay, O. P. 1922. Further observations on some extinct elephants. Biol. Soc. Washington Proc. v. 35, p. 97-102.
- Hewshaw, C. P. 1939. A Tertiary mammalian fauna from the Avawats Mountains, San Bernardino County, California. Carnegie Inst. Publ. N° 514, p. 1-30.
- _____. 1942. A Tertiary mammalian fauna from the San Antonio Mountains near Tonopah Nevada. *Idem*. N° 530, p 77-168.
- Hernández-Láscaraes, D. 1981. Estratigrafía de la Región Central de Aguascalientes, Ags., México. La Gaceta Geol. México, N° 31, p 17-40.
- Hoffstetter, R. 1952. Les mammifères pleistocènes de la République de l' Equator. Soc. Geol. France. n° 66, 391 pp.
- Honey, G. J. & Izett, G. L. 1988. Paleontology, taphonomy, and stratigraphy of the Browns Park Formation (Oligocene and Miocene) near Maybell, Moffat County, Colorado. U.S. Geol. Surv. Prof. Papers. N° 1358, 52 pp.

- Honey, G. J. & Taylor, B. E. 1978. A generic revision of the Protolobidini (Mammalia, Camelidae), with a description of two new protolabidines. *Am. Mus. Nat. Hist. Bull.* v. 161, p. 371-423.
- Honey, G. J., Harrison, A. J., Prothero, R. D. & Stevens, S. M. 1998. Camelidae. *In: Janis, C. M., Scott, K. M. & Jacobs. L. L. Eds. Evolution of Tertiary mammals of North America.* v.1. Cambridge Univ. Press. p. 439-462.
- Illiger, C. 1811. *Prodromus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis.* Berlin, C. Salfeld, 301 pp.
- INEGI, 1982a. Hoja Zachila E14-12, Carta Geológica Esc. 1: 250,000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México D.F.
- _____ 1982b. Hoja Juchitán E15-10, Carta Geológica Esc. 1: 250,000. *Idem.*
- _____ 1986. Hoja Oaxaca E 14-9, Carta Geológica Esc. 1: 250,000. *Idem*
- Janis, C. M. 1982. Evolution of horns in ungulates: Ecology and paleoecology. *Biol. Rev.* v. 57, p. 261-318.
- _____ 1989. A climatic explanation for patterns of evolutionary diversity in ungulate mammals. *Paleontology*, v. 32, p. 463-481.
- _____ 1990. Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodids. *In: Damuth, J. & Macfadden, B. J. Eds. Body size in mammalian paleobiology.* Cambridge Univ. Press, p. 255-299.
- Jiménez-Hidalgo, E. 1998. First record of *Synthetoceras* (Tylopoda, Protoceratidae) from Oaxaca, Southeastern Mexico. 58th Annual Meeting of the Society of Vertebrate paleontology, Abstracts of Papers, v. 18, suppl. N° 3, p.54^a.
- Jiménez-Hidalgo, E. & Ferrusquía-Villafranca, I. 1998. Las mastofaunas mesomiocénicas del Estado de Oaxaca. *Soc. Mex. Paleont., VI Congreso Nacional de Paleontología, Memoria.* p. 34-35.
- Leidy, J. 1854. On *Bison latifrons*, *Arctodus pristinus*, *Hippodon speciosus* and *Merycodus sabulonis*. *Acad. Nat. Sci. Phila. Proc.* v. 7, p. 89-90.
- _____. 1857. Notice of extinct vertebrata discovered by Dr. F. V. Hayden, during the expedition to the Sioux County under the command of Lieut. G. K. Warren. *Idem.* v. 8, p. 199-207.

- _____. 1858. Notice of remains of extinct vertebrata from the Valley of the Niobrara River, collected during the exploring expedition of 1857 in Nebraska, under the command of Lieut. G. K. Warren. *Idem.* v. 10, p. 20-29.
- Lindsay, E. H. 1984. Late Cenozoic mammals from Northwestern Mexico. *In:* Macfadden, B. J. Ed. Origin and evolution of the Cenozoic vertebrate fauna of Middle America. *Journ. Vert. Paleont.* N° 2, p. 208-215.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis.* Editio decima, reformata. Stockholm, 824 pp.
- López-Ramos, E. 1974. Carta geológica del Estado de Oaxaca Esc. 1: 500 000. Univ. Nal. Autón. México. Inst. Geol. Serie Cartas Estatales.
- López-Rubio, J. M. 1956. Geología a lo largo de la Carretera Cristóbal Colón, Entre Oaxaca, Oax. y México D. F. XX Congreso Geol. Internal. México, Libreto-Guía, Excursión C-15B, p 17-28.
- Macfadden, B. J. & Hulbert, R. C. 1990. Body size estimates and size distribution of ungulate mammals from the Late Miocene Love Bone Bed of Florida. *In:* Damuth, J & Macfadden, J. B. Eds. *Body size in mammalian paleobiology*, Cambridge Univ. Press. p. 337-363.
- Madden, C. T. 1980. *Zygodon* from Subsaharan Africa, with observations on the systematics on paleomastodontid proboscideans. *Journ. Paleont.* v. 54, p. 57-64.
- Maglio, V. J. 1966. A revision of the fossil selenodont artiodactyls from the Middle Miocene Thomas Farm, Gilchrist County, Florida. *Breviora*, N° 255, p. 1-27.
- Marsh, O. C. 1891. A horned artiodactyl (*Protoceras celer*) from the Miocene. *Am. Journ. Sci.* v. 41, p. 81-82.
- Matthew, W. D. 1924. Third contribution to the Snake Creek fauna. *Am. Mus. Nat. Hist. Bull.* v. 50, p. 59-210.
- Matthew, W. D. & Gidley, J. W. 1904. New or little known mammals from the Miocene of South Dakota. *Am. Mus. Nat. Hist. Bull.* v.20, p. 241-268.
- Matthew, W. D. & Cook, H. J. 1909. A Pliocene fauna from western Nevada. *Am. Mus. Nat. Hist. Bull.* v. 26, p. 361-414.

- Mathhew W. D. & Stirton, R. A. 1930. Osteology and affinities of *Borophagus*. Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. v. 19, p. 171-216.
- Matthew W. D. & Macdonald, J. R. 1960. Two new species of *Oxydactylus* from the Middle Miocene Rosebud Formation in western South Dakota. Am. Mus. Novitates. n° 2003, p. 1-7.
- Maxon, J. H. 1930. A Tertiary mammalian fauna from the Mint Canyon Formation of Southern California. Carnegie Inst. Publ. N° 404, p. 77-112.
- Mckenna, M. & Bell, K. 1997. Classification of mammals above species level. Columbia Univ. Press. 631 pp.
- Meléndez, B. 1977. Paleontología. Paraninfo, Madrid, 270 pp.
- Merriam, J. C. 1916. Tertiary vertebrate fauna from the Cedar Mountain Region of Western Nevada. Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. Bull. v. 9, p. 161-198.
- _____. 1919. Tertiary mammalian faunas of the Mohave Desert region *idem*, v.11, p.437-585.
- Miller, W. E. 1980. The Late Pliocene Las Tunas local fauna from Southeasternmost Baja California, Mexico. Journ. Paleont. N° 54, p. 762-805.
- Miller, W. E. & Carranza-Castañeda, O. 1984. Late Cenozoic mammals from Central México. *In*: Macfadden, B. J. Ed. Origin and evolution of the Cenozoic vertebrate fauna of Middle America. Journ. Vert. Paleont. N°2, p. 216-236.
- Montellano, M. 1989. Pliocene Camelidae of Rancho El Ocote, Central Mexico. Journ. Mamm. v.2. p.359-369.
- Moore, R. G. 1966. On dental nomenclature, short notes. 20 pp. (inérito).
- Munthe, J. 1988. Miocene mammals of the Split Rock Area, Granite Mountains Basin, central Wyoming. Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. v. 126, p. 1-136.
- Novaceck, J. M.; Ferrusquía-Villafranca, I; Flynn, J. J.; Wyss, R. A. & Norell, A. M. 1991. Wasatchian (Early Eocene) mammals and other vertebrates from Baja California, Mexico: The Lomas las Tetas de Cabra fauna. Am. Mus. Nat. Hist. Bull. N° 208, 88 pp.
- _____ &
- Olivares-Ramírez, M. 1956. Geología a lo largo de la carretera entre Tuxtla Gutiérrez,

- Chis. y México D. F., Ruta: Tuxtla Gutiérrez, Chis.-Oaxaca, Oax. XX Congr. Geol. Internal., México D. F., Libreto-Guía, Excursión C-15B, p. 27-35.
- Olsen, S. J. 1957. The lower dentition of *Mephititaxus ancipidens* from the Florida Miocene. Journ. Mamm. v. 38, p. 452-454.
 - Osborn, H. F. 1898. A complete skeleton of *Teleoceras fossingeri*, notes upon the growth and sexual characters of this species. Am. Mus. Nat. Hist. Bull. V.10, p. 51-59.
 - _____ 1936. Proboscidea: A monograph of the discovery, evolution migration and extinction of the mastodons and elephants of the world. vol. I. Moeritherioidea, Deiotherioidea & Mastodontoidea. Am. Mus. Nat. Hist. 802 pp.
 - Owen, R. 1845. Odontography. Part III, London, Hippolyte Bailliere. 655 pp.
 - _____. 1848. Description of teeth and portions of jaws of two extinct anthracotherioid cuadrupeds discovered by the Marchioness of Hasting in the Eocene deposits of the Island of Wright. Geol. Soc. London Quat. Journ. v. 4, p. 103-141.
 - Palmer, T. S. 1897. Notes on the nomenclature of four genera of tropical American mammals. Biol. Soc. Washington Proc. v. 11, p. 173-174.
 - Patton, H. T. 1969. Miocene and Pliocene Artiodactyls, Texas Gulf Coastal Plain. Florida State Mus. Bull. v. 14, p. 115-226.
 - Patton, H. T. & Taylor, B. E. 1971. The Synthetoceratinae (Mammalia, Tylopoda, Protoceratidae). Am. Mus. Nat. Hist. Bull. v. 145, p. 119-218.
 - Patton, H. T. & Taylor, B. E. 1973. The Protoceratinae (Mammalia, Tylopoda, Protoceratidae) and the systematics of the Protoceratidae. *Idem.* v. 150, p. 235-272.
 - Pesquera-Velázquez, R. & Martínez-Bermúdez, J. J. 1956. Geología a lo largo de la Carretera Panamericana entre México D. F. y Tehuantepec, Oax., Ruta: Oaxaca, Oax.-Tehuantepec, Oax. XX Congr. Geol. Internal., México D. F., Libreto-Guía, Excursión A-6, p. 35-40.
 - Peterson, O. A. 1904. Osteology of *Oxydactylus*. Carnegie Mus. Ann. v. 2, p. 434-476.
 - Potts, R. & Behrensmeyer, A. K. 1992. Late Cenozoic terrestrial ecosystems. *In:* Behrensmeyer, A. K.; Damuth, J. D.; DiMichele, W. A.; Potts, R.; Sues, Hans-Dieter & Wing, S. L. Eds. Terrestrial ecosystems through time. Chicago Press, p. 419-541.

- Pough, F. H., Heiser, J. B. & Mcfarland, W. N. 1989. Vertebrate life. Mcmillan Publ. Co., New York, 903 pp.
- Prothero, D. R., Manning, E. & Hanson, B. C. 1986. The phylogeny of the Rhinocerotoidae (Mammalia, Perisodactyla). Zool. Journ. Linnean soc. v. 87, p. 341-366.
- Riggs, E. S. 1945. Some Early Miocene carnivores. Field Mus. Nat. Hist. Series, v. 9, p. 181-205.
- Salas, G. P. 1949. Bosquejo geológico de la cuenca sedimentaria de Oaxaca. Asoc. Mex. Geol. Petrol. Bol. v. 1, p 79-156.
- Savage, D. E. & Russell, D. E. 1983. Mammalian paleofaunas of the world. Massachusetts, Addison-Wesley Publish. Co. 432 pp.
- Scopoli, G. A. 1777. Introductio ad historiam naturalem, sistens genera lapidum, plantarum et animalium hactenus detecta, caracteribus essentialibus donata, in tribus divisa, subinde ad leges naturae. Prague, 506 pp.
- Scott, W. B. 1940. The mammalian fauna of the White River Oligocene. Part IV. Artiodactyla. Trans. Amer. Phil. Soc. New Ser. v. 4, 250 pp.
- Scott, K. M. 1990. Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass. In: Damuth, J. & Macfadden, B. J. Eds. Body size in mammalian paleobiology. Cambridge Univ. Press, p. 301-336.
- Simpson, G. G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. Am. Mus. Nat. Hist. Bull. v. 85, 350 pp.
- Simpson, G. G. & De Paula, C. 1957. The mastodons of Brazil. Am. Mus. Nat. Hist. Bull., v. 112, p. 1-189.
- Shultz, C. B. & Falkenbach, C. H. 1968. The phylogeny of the oreodonts. Parts 1 & 2. Am. Mus. Nat. Hist. Bull. v. 139, p. 1-498.
- Shultz, C. B. & Martin, L. D. 1975. A new kimballian peccary from Nebraska. Univ. Nebr. State Mus. Bull. v. , p. 35-46.
- Skinner, M. F. & Taylor, B. E. 1967. A revision of the geology and paleontology of the Bijou Hills, South Dakota. Am. Mus. Novitates, Nº 2300, p. 1-53.
- Stevens, S. M. 1977. Further study of Castolon Local Fauna (Early Miocene) Big Bend

- National Park, Texas Mem Mus. Pierce Sellards Series. N° 28, p. 1-69.
- Stirton, R. A. 1954. Late Miocene mammals from Oaxaca, Mexico. Journ. Sci. Ser. 4, p. 634-638.
 - _____ 1967. Relationships of the protoceratid artiodactyls, and a description of a new genus. Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. v. 72, p. 1-28.
 - Storer, J. E. 1975. Tertiary mammals of Saskatchewan, part III: The Miocene fauna. Royal Ontario Mus. Life Sci. Contr. N° 103, p. 1-134.
 - Taylor, B. E. & Webb, S. D. 1976. Miocene Leptomerycidae (Artiodactyla, Ruminantia) and their relationships. Am. Mus. Novitates, N° 2596, 22 p.
 - Tedford, R. H. 1970. Principles and practices of mammalian geochronology in North America. North American Paleont. Conv., part F, p. 666-703.
 - Tedford, R. H.; Skinner, M. F.; Fields, R. W.; Rensberger, J. M.; Whistler, D. P.; Galusha, T.; Taylor, B. E.; Macdonald, J. R. & Webb, S. D. 1987. Fauna succession and biochronology of the Arikarean through Hemphillian interval (Late Oligocene through Earliest Pliocene Epochs) in North America. In: Woodburne, M. O. Ed. Cenozoic mammals of North America. Univ. California Press. p. 153-210.
 - Tristán-González, M. 1986. Estratigrafía y tectónica del graben de Villa de Reyes, en los Estados de San Luis Potosí y Guanajuato, México. Univ. Autón. San Luis Potosí, Inst. Geol. Foll. Tec. n°107, p. 1-91.
 - Turner, A. 1997. The big cats and their fossil relatives. Columbia Univ. Press, New York, 234 pp.
 - Van Valkenburgh, B. 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. In: Damuth, J. & Macfadden, B. J. Eds. Body size in mammalian paleobiology. Cambridge Univ. Press, p. 181-205.
 - Wagner, H. M. & Reynolds, R. E. 1983. *Leptarctus ancipidens* (White) (Carnivora: Mammalia) from the Punch Bowl Formation, Cajon Pass, California. Southern Calif. Acad. Sci. Bull. v. 82, p. 131-137.
 - Webb, S. D. 1965. The osteology of *Camelops*. Los Angeles County Mus. Nat. Hist. Sci. Bull. v. 1 p. 1-54.
 - _____ 1969. The Burge and Minnechaduza Clarendonian mammalian faunas of

- North-Central Nebraska. Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. v. 78, p. 1-191.
- _____ . 1981. *Kyptoceras amatorum*, new genus and species from the Pliocene of Florida, the last protoceratid artiodactyl. Jour. Vert. Paleont. v. 1, p. 357-365.
 - _____ . 1983. The rise and fall of the Late Miocene ungulate fauna in North America. In: Coevolution, Matthew, H. N. Ed. Univ. Chicago Press, p. 267-306.
 - Webb, S.D. & Taylor, B. E. 1980. The phylogeny of hornless ruminants and a description of the cranium of *Archaeomeryx*. Am. Mus. Nat. Hist. Bull. v. 167, p 121-157.
 - Whitmore, F. C. & Stewart, R. H. 1965. Miocene mammals and Central American Seaways. Science, v. 148, p. 180-185.
 - Wilson, J. A. 1967. Additions to El Gramal local fauna, Nejapa, Oaxaca. Soc. Geol. Mexicana, Bol. N° 30, p. 1-4.
 - _____ 1974. Early Tertiary vertebrate faunas, Vieja Group and Buck Hill Group, Trans-Pecos Texas: Protoceratidae, Camelidae, Hypertragulidae. Texas Mem. Mus. Bull. 23, p. 1-34.
 - Wilson, J. A. & Clabaugh, S. E. 1970. A new Miocene formation and a description of volcanic rocks, Northern Valley of Oaxaca, State of Oaxaca. Soc. Geol. Mexicana, Libro Guía, Excursión México Oaxaca, p. 120-128.
 - Wood, H. E. 1937. Perissodactyl suborders. Journ. Mammal. v. 18, p. 106.
 - Woodburne, M. O. 1969. Systematics, biogeography and evolution of *Cynorca* and *Dyseohyus* (Tayassuidae). Am. Mus. Nat. Hist. Bull. v. 141, p. 275-355.
 - Wortman, J. L. 1898. The extinct Camelidae of North America and some associated forms. Am. Mus. Nat. Hist. Bull. v. 10, p. 93-143.
 - Wright, D. B., 1998. Tayassuidae. In: Janis, C. M., Scott, K. M. & Jacobs. L. L. Eds. Evolution of Tertiary mammals of North America. v.1. Cambridge Univ. Press. p. 439-462.
 - Zittel, K. A. 1893. Handbuch der palaeontologie. Abtheilung I. Palaeozoologie, Band IV, Vertebrata (Mammalia). Munich, 225 pp.
 - _____ , 1895. Paleontology and the biogenetic law. Nat. Sci. v. 6, p. 305-312.