



Universidad Autónoma de Querétaro  
Facultad de Ciencias Naturales  
Licenciatura en Biología



**Primer registro del género *Hesperotestudo* (Testudinidae) del Plioceno temprano en la  
Cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato, México**

Tesis Individual

Que parte de los requisitos para obtener el grado de  
**Licenciado en Biología**

**Presenta:**

Mauricio Jafet Nuñez de la Cruz

**Dirigido por:**

Director: Dr. Adolfo Pacheco Castro

**Sinodales**

Dr. Adolfo Pacheco Castro

Presidente

\_\_\_\_\_  
Firma

Dr. Raciél Cruz Elizalde

Vocal

\_\_\_\_\_  
Firma

M en C. Christopher Jessú Rivera Robles

Secretario

\_\_\_\_\_  
Firma

Dr. Óscar Carranza Castañeda

Suplente

\_\_\_\_\_  
Firma

Dr. José Alberto Cruz Silva

Suplente

\_\_\_\_\_  
Firma

Campus Juriquilla  
Querétaro, Qro.  
2025  
**México**

La presente obra está bajo la licencia:  
<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.es>



CC BY-NC-ND 4.0 DEED

Atribución-NoComercial-SinDerivadas 4.0 Internacional

### Usted es libre de:

**Compartir** — copiar y redistribuir el material en cualquier medio o formato

La licenciante no puede revocar estas libertades en tanto usted siga los términos de la licencia

### Bajo los siguientes términos:



**Atribución** — Usted debe dar [crédito de manera adecuada](#), brindar un enlace a la licencia, e [indicar si se han realizado cambios](#). Puede hacerlo en cualquier forma razonable, pero no de forma tal que sugiera que usted o su uso tienen el apoyo de la licenciante.



**NoComercial** — Usted no puede hacer uso del material con [propósitos comerciales](#).



**SinDerivadas** — Si [remezcla, transforma o crea a partir](#) del material, no podrá distribuir el material modificado.

**No hay restricciones adicionales** — No puede aplicar términos legales ni [medidas tecnológicas](#) que restrinjan legalmente a otras a hacer cualquier uso permitido por la licencia.

### Avisos:

No tiene que cumplir con la licencia para elementos del material en el dominio público o cuando su uso esté permitido por una [excepción o limitación](#) aplicable.

No se dan garantías. La licencia podría no darle todos los permisos que necesita para el uso que tenga previsto. Por ejemplo, otros derechos como [publicidad, privacidad, o derechos morales](#) pueden limitar la forma en que utilice el material.

## RESUMEN

El registro fósil de Testudines es poco conocido durante el Neógeno tardío de México, este linaje tiene una historia evolutiva desde el Oligoceno y géneros como *Hesperotestudo*, desaparecieron de los ecosistemas en el centro del país a finales del Pleistoceno. En este trabajo se identificó y describió el material más completo conocido de testudínidos de la Cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato. Consistió en la determinación taxonómica del ejemplar MPGJ-6782, resguardado en la Colección de Paleontología del Instituto de Geociencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). El material fósil fue asignado a la familia Testudinidae y al género *Hesperotestudo* con base en las características osteológicas del caparazón, que corresponden a las placas neurales, pleurales y el área pigal.

Este fósil representa a un ejemplar perteneciente al Plioceno temprano del centro de México, colectado en la localidad de GTO-6, Arrastracaballos y está asociado con el registro de los caballos *Nannippus peninsulatus*, *Equus simplicidens*, el cánido *Borophagus diversidens* y el felino *Miracinonyx studeri* entre otros. La localidad fósil presenta una edad de 3.68 millones de años obtenida con fechamientos radiométricos, por lo que su posición estratigráfica corresponde al Blancano temprano en Edad de Mamíferos de América del Norte (NALMA por sus siglas en inglés).

Este hallazgo complementa una reconstrucción de la paleofauna en la región central de México, área en la que los trabajos paleontológicos se han centrado principalmente en mamíferos. Por lo que en este trabajo se realizó un análisis de correlación biogeográfico/estratigráfico, para entender su contexto en la fauna del Plioceno temprano en Norteamérica.

Palabras clave: Testudinidae, Plioceno temprano, Blancano temprano, Cuenca de San Miguel de Allende, Biogeografía.

## ABSTRACT

The Testudine fossil record is poorly known from the Late Neogene of Mexico. This lineage has an evolutionary history that dates back to the Oligocene and genus as *Hesperotestudo* disappeared from the ecosystems in the center of the country at the end of the Pleistocene. In this study, the most complete known testudinid material from the San Miguel de Allende Basin, Guanajuato, was identified and described. This consisted of the taxonomic determination of the specimen MPGJ-6782, kept in the Paleontology Collection of the Institute of Geosciences of Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). The fossil material was assigned to the family Testudinidae and genus *Hesperotestudo*, according to the osteological characteristics of the shell, which correspond to the neural plates, pleural plates, and the pigal area.

This fossil represents a specimen belonging to the early Pliocene epoch in central Mexico, collected in the GTO-6, Arrastracaballos locality and associated with the records of the horses *Nannippus peninsulatus*, *Equus simplicidens*, the canid *Borophagus diversidens*, and the feline *Miracinonyx studeri*, among others. The fossil site is 3.68 million years old, as determined by radiometric dating and its stratigraphic position corresponds to the Early Blancan, North American Land Mammal Age (NALMA).

This finding complements a reconstruction of the paleofauna in central Mexico, an area where paleontological work has focused mainly on mammals. A biogeographic/stratigraphic correlation analysis was also performed to understand its context in the Pliocene fauna of North America.

Keywords: Testudinidae, Early Pliocene, Early Blancan, San Miguel de Allende Basin, Biogeography.

## **DEDICATORIAS**

A mis padres, hermano, abuelos y a todos aquellos  
seres amados que me apoyaron en esta travesía.

## AGRADECIMIENTOS

No puedo más que agradecerles de todo corazón todas las personas que me acompañaron durante esta etapa tan importante de mi vida, este logro les pertenece a todos sus esfuerzos en conjunto.

Muchas gracias a mi director y sensei, el Dr. Adolfo, aka Fito, por desenterrar el sueño que tuve desde niño y hacerme creer que la paleontología siempre estuvo cerca de mí. Gracias por compartir el conocimiento que ante ojos curiosos cambia completamente la percepción del mundo.

Muchas gracias al Dr. Carranza, por abrirme las puertas del laboratorio de paleontología, también por compartir todas las enseñanzas que no se ven en el aula y que el trabajo duro siempre tiene sus recompensas. Gracias también por su apoyo con el Proyecto PAPIIT IN102425.

Muchas gracias al Dr. Alberto, por facilitarme toda la literatura y el apoyo invaluable sobre tortugas, ya que, sin ellos la búsqueda en el mar de literatura se habría vuelto aún más difícil. Muchas gracias a mis asesores, Dr. Raciél y M. en C. Christopher, quienes revisaron el presente trabajo y ayudaron a la perfección del mismo. Gracias por los comentarios y avances para ayudarme a concluir.

Muchas gracias a todo del grupo del laboratorio de paleontología, a Leo, a Jorge y a Julio, sin ustedes toda esta travesía no habría tenido el mismo significado, que el tiempo nos de la posibilidad de buscar fósiles de alba a ocaso, el estómago siempre lleno y el panorama Jalpense a lo lejos.

Muchísimas gracias a todos mis amigos, por su apoyo incondicional y su amistad, sellada por arena coahuilense que pulió nuestra piel, unidos por el licor de caña en sandía y en la presencia de *Cephalocereus* hasta macollos a 4000 msnm. Gracias, porque en ustedes encontré un hogar.

Muchísimas gracias a Montserrat, por su magistral obra de arte y aún muchas más gracias por tu amor y paciencia en mis momentos de dificultad y por todas las ocasiones en los que disfrutamos el simple acto de vivir el momento, espero sean muchas muchas más.

Muchísimas gracias a mi familia, a mi mamá y a mi papá, por apoyarme siempre en mis decisiones y por todo el tiempo que han dedicado por mí. Gracias a mi hermano por su inmenso cariño y la curiosidad a mi labor. Gracias a mis abuelos, por interesarse en mi profesión y por cada llamada preguntándome en que parte del país estaba ahora. A muñe, solamente por existir.

Los amo, gracias, gracias, gracias.

## ÍNDICE

RESUMEN .....	2
ABSTRACT .....	3
DEDICATORIAS .....	4
AGRADECIMIENTOS .....	5
ÍNDICE .....	6
ÍNDICE DE TABLAS .....	7
INTRODUCCIÓN .....	8
ANTECEDENTES .....	9
Las tortugas terrestres: Testudinoidea y Testudinidae .....	9
El género Hesperotestudo .....	11
El género Hesperotestudo en México .....	12
La Cuenca de San Miguel de Allende y su fauna asociada .....	13
Área de estudio .....	17
Estratigrafía del área de estudio .....	17
OBJETIVOS .....	19
MATERIALES Y MÉTODOS .....	19
Preparación y catalogación .....	19
Determinación taxonómica y osteológica .....	20
Terminología del caparazón en tortugas .....	20
Medidas del espécimen .....	21
RESULTADOS .....	23
Localidad y edad geológica .....	23
Material referido .....	23
Diagnosis .....	23
Descripción .....	24
DISCUSIÓN .....	29
Discusión taxonómica .....	29
Discusión biogeográfica .....	33
Discusión paleoecológica .....	34
CONCLUSIONES .....	40
REFERENCIAS .....	42

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Correlación de las faunas del Blancano de la Cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato .....	16
Tabla 2. Abreviaturas anatómicas utilizadas para Testudínidos .....	20
Tabla 3. Lista de medidas tomadas (mm) para placas del caparazón de <i>Hesperotestudo</i> .....	27
Tabla 4. Listado de los alcances estratigráficos de <i>Hesperotestudo</i> en México y Estados Unidos durante el Plioceno y Pleistoceno .....	32

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Distribución estratigráfica de los taxones pantestudínidos válidos de Norteamérica ...	10
Figura 2: Mapa de ocurrencias de <i>Hesperotestudo</i> en Norteamérica durante el Plioceno .....	13
Figura 3: Mapa de las localidades fósiles de la cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato .	15
Figura 4: Columna bioestratigráfica de GTO-6, Arrastracaballos.....	17
Figura 5: Colecta en GTO-6, Arrastracaballos .....	18
Figura 6: Proceso curatorial del ejemplar MPGJ-6782.....	19
Figura 7: Terminología ósea y epidérmica de un caparazón de Testudínido .....	21
Figura 8: Procedimiento de las medidas tomadas en las placas del caparazón .....	22
Figura 9: Vista dorsal MPGJ-6782 .....	24
Figura 10: Vista lateral MPGJ-6782 .....	25
Figura 11: Vista posterior MPGJ-6782.....	26
Figura 12: Fórmula neural generalizada .....	29
Figura 13: Comparación entre los extremos de las placas pleurales .....	30
Figura 14: Patrones de osificación en el área pigal.....	31
Figura 15: Correlación del alcance estratigráfico de <i>Hesperotestudo</i> durante el Plioceno y Pleistoceno .....	33
Figura 16: Distribución (A) y riqueza (B) de los géneros <i>Terrapene</i> , <i>Gopherus</i> , <i>Hesperotestudo</i> y <i>Kinosternon</i> durante el Plioceno .....	37
Figura 17: Representación de la fauna del Blancano en el área de la Cuenca de San Miguel de Allende .....	39



## INTRODUCCIÓN

La historia de las tortugas en México es ampliamente conocida y ésta se remonta al Jurásico tardío (López-Conde, 2016), no obstante, sus restos más abundantes son posteriores al Plioceno y representan al grupo con el registro fósil más abundante entre toda la herpetofauna del país. Su diversidad incluye a las tortugas continentales y marinas que se adaptaron a los contextos geológicos y climáticos del Neógeno de México (como lo fue el surgimiento de la Faja Volcánica Transmexicana, el Gran Intercambio Biótico Americano, aridificación de Norteamérica, periodos glaciares, etc.) (Carbot-Chanona, 2020).

Cerca de la mitad de los Testudines se encuentra en el grupo Testudinoidea, compuesto por las familias Emydidae, Geoemydidae, Platysternidae y Testudinidae (Nájera Hernández, 2006; Balderas Valdivia, 2023). Debido a su amplio registro, se han podido estudiar los principales cambios morfológicos y etológicos de las tortugas continentales y su relación con el desarrollo de comunidades vegetales xéricas y la expansión de las condiciones templadas por todo el mundo (Auffenberg, 1974).

Respecto al material fósil de México, existen pocos registros de herpetofauna, quizás por la falta de interés hacia los estudios paleontológicos referentes a la herpetofauna y a las pocas revisiones osteológicas realizadas en el país (Cruz, 2009), junto con la deficiencia de trabajo en campo; no obstante, como se mencionó anteriormente, el grupo de los Testudines representa la mayor presencia entre toda la herpetofauna fósil, principalmente provenientes del Pleistoceno (Reynoso, 2006).

Dentro del recopilado de Carbot-Chanona (2020), los géneros identificados con mayor abundancia en México corresponden a las tortugas continentales *Kinosternon*, *Gopherus* y *Trachemys* además de taxones que aparecen en menor medida, como *Claudius*, *Terrapene*, *Staurotypus*, *Rhinoclemmys*, *Chrysemys*, *Pseudemys*, *Hesperotestudo* (= *Geochelone* / *Testudo*) y la tortuga marina *Chelonia*. Específicamente para el México durante el Plioceno, existen siete registros de tortugas terrestres que corresponden a: *Geochelone* sp. recuperada de Las Tunas, Santa Anita, Los Cabos, Baja California; *Gopherus berlandieri* de El Frontón, Atotonilco, Hidalgo; cf. *Gopherus* sp. de Yepomera, Chihuahua; *Gopherus* o *Hesperotestudo* de San José de Pimas, La Colorada, Sonora; *Testudo* sp. y *Kinosternon* sp. de La Goleta, Michoacán; *Kinosternon* sp. de La Viga de

Tula, Hidalgo; y un ejemplar no identificado por Brattstrom de la Villa de Río Vírgenes en Nuevo León. Todos estos ejemplares, se encontraron en localidades asignadas al Blancano.

Considerando lo anterior, el material estudiado en este trabajo se suma al registro de este género para el centro de México y como la primera descripción formal de Testudines en el área de Guanajuato. En distintas localidades presentes en la cuenca de San Miguel de Allende, no existe un registro preciso de tortugas, únicamente se menciona la presencia de la clase Reptilia en general, dichos registros corresponden a GTO-4, Arroyo el Tanque y GTO-12, La Pantera (Carranza-Castañeda, 2006); asimismo, no existe mención de registro alguno en todo el estado de Guanajuato, esto con base en la información de The Paleobiology Database (2025), por lo que el ejemplar estudiado constituye al material fósil de tortuga más completo y significativo conocido hasta la fecha para la cuenca y para el Plioceno temprano y el Blancano en México.

## ANTECEDENTES

### *Las tortugas terrestres: Testudinoidea y Testudinidae*

La familia Testudinidae, engloba a todas las tortugas terrestres. A dicho grupo se le considera como estrechamente emparentado con las tortugas de estanque de la familia Emydidae, por lo que a ambos grupos se les considera como una superfamilia: Testudinoidea (Fig. 1). Este grupo es descendiente de tortugas provenientes del Viejo Mundo durante el Eoceno temprano derivando de los geoemídidos (McCord, 2002) o de un grupo hermano que compartió ancestro con los mismos (Morafka & Berry, 2002). Los representantes conocidos de la familia, marcan su aparición más antigua en depósitos del Eoceno de Norteamérica y África y en sedimentos Oligocénicos tempranos de Asia y el occidente de Europa. Actualmente, la extinta *Hadrianus majusculus*, proveniente del Eoceno inferior (52 Ma) de la Willwood Formation en Wyoming (Meylan, 2006), es el registro más antiguo de un taxón cercano a la familia Testudinidae (Auffenberg, 1974; Vlachos, 2018).

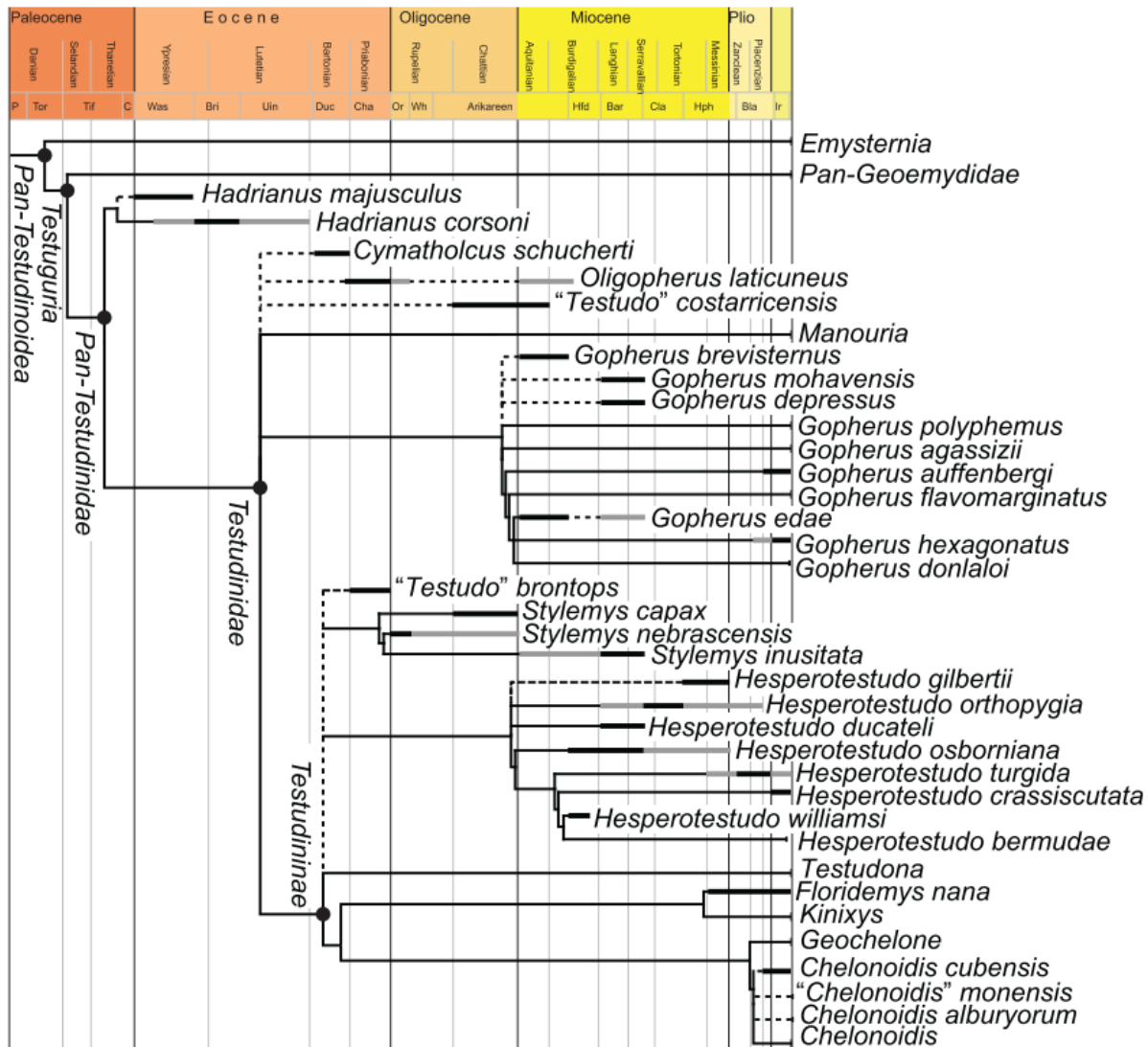


Figura 1. Distribución estratigráfica de los taxones pantestudínidos válidos de Norteamérica. Las líneas negras verticales indican la distribución temporal basada en el material tipo. Las líneas grises verticales indican la distribución temporal basada en el material referido (modificado de Vlachos, 2018).

Las condiciones ambientales de Norteamérica (como los climas cálidos y la disponibilidad de nichos ecológicos) fueron especialmente favorables para los testudínidos, lo que impulsó la aparición de varios linajes que dieron origen a diversos géneros conocidos como el caso de *Hesperotestudo*, *Stylemys*, *Chelonoidis* y *Gopherus*. No obstante, únicamente *Chelonoidis* y *Gopherus* han logrado persistir hasta la actualidad, manteniendo representantes vivientes en las Islas Galápagos, el Noroeste de Sudamérica y Norteamérica respectivamente (Nájera Hernández, 2006), a pesar de ello, casi todas sus especies vivas están amenazadas o en vías de extinción.

### *El género Hesperotestudo*

Este género de tortugas extintas que vivió durante el Cenozoico en América del Norte y América Central, pertenece a la familia Testudinidae y su primera aparición se remonta hace 46.2 - 39.7 Ma, durante el Eoceno, en la región de Uintah County en Utah, Estados Unidos (Adrian, et al., 2021; Smith H. F, et al., 2017). Fueron tortugas terrestres de tamaño variado, aunque descritas comúnmente como de talla grande a enorme, con caparazón proporcionalmente grueso “esculpido” con estrías simples, relacionado con el crecimiento y la forma de los escudos epidérmicos, es común en tortugas emydinas y testudinas (Auffenberg, 1962; Moodie & Van Devender, 1979), los miembros y cola están acorazados por osículos dérmicos (Auffenberg, 1963).

Su clasificación taxonómica y jerarquía ha ido cambiando a lo largo del tiempo, ya que estas tortugas eran incluidas dentro del género *Testudo*, posteriormente se les clasificó en el género *Geochelone*/*Caudochelys*, donde eran reconocidas diferentes categorías infragenéricas como subgénero y línea (Nájera Hernández, 2006). Actualmente según Vlachos (2018) y Weems (2023) se han sinonimizado los taxa *Testudo*, *Geochelone* y *Caudochelys* de Norteamérica en el género *Hesperotestudo*.

Este género es exclusivo de América del Norte (Meylan & Sterrer, 2000) ya que *Geochelone* es un género restringido a India, Pakistán, Sri Lanka y Myanmar (Carbot-Chanona, 2020). A nivel taxonómico se solían reconocer dos grupos: *Hesperotestudo* y *Caudochelys* y dentro de *Hesperotestudo* y se divide su diversidad en la “línea Osborniana” y la “línea Turgida” (Nájera Hernández, 2006). En cuanto a sus especies, Auffenberg (1963) propuso que *Hesperotestudo* contiene *H. angusticeps*, *H. equicomes*, *H. incisa*, *H. impensa*, *H. orthopygia*, *H. osborniana* (especie tipo), *H. pertenuis*, *H. riggsi*, *H. turgida*, y *H. wilsoni*. Por su parte, *Caudochelys* incluye a *C. arenivaga*, *C. crassiscutata* (especie tipo), *C. laticaudata*, *C. rexroadensis*, *C. tedwhitei*, y posiblemente *Testudo C. hayi*.

Actualmente, la mayoría de estos taxones son *nomina dubia* o sinónimos de otras especies del género, pero los análisis filogenéticos de Vlachos (2018), muestran que la mayoría de especies forman un grupo monofilético. En dicho estudio, todo el género dentro de Testudinidae no se resolvió por completo y como tal, el clado se muestra provisionalmente en una politomía basal con la subfamilia Testudininae, Meylan & Sterrer (2000), asignaron al género eventualmente a la

subfamilia Xerobatinae, lo que demuestra que la identificación taxonómica de estas tortugas supone una discusión aún no resuelta.

#### El género *Hesperotestudo* en México

Los restos más antiguos del país se descubrieron en yacimientos pertenecientes al Mioceno y corresponden a fragmentos de caparazón, posiblemente pertenecientes a *Hesperotestudo* (*Geochelone*), estos fueron encontrados en La Cuenca de los Gigantes en Nayarit por Carranza-Castañeda (2006).

Para los registros asignados al Plioceno, Brattstorm (1955) recuperó un ejemplar de *Testudo* sp. en la localidad de La Goleta, Michoacán; eventualmente Miller (1980) reportó restos de *Geochelone* en Las Tunas, Santa Anita en Los Cabos, Baja California Sur y AVECILLA-GUARDARRAMA (1980) en Bahía Tortugas, Baja California. No fue hasta tres décadas después que White y colaboradores (2010), reportaron un ejemplar de *Hesperotestudo/Gopherus* en San José de Pimas, La Colorada en Sonora.

El registro pleistocénico de *Hesperotestudo* (*Testudo* sp.) es el más numeroso, los registros del género comienzan con los hallazgos de Hibbard (1955) en la Barranca de Acatlán, Tequixquiac; Mooser (1958a) en El Cedazo, Aguascalientes y Güenther (1968) en Atepetzingo, Valsequillo, Puebla. Asimismo, se han documentado registros de *Geochelone* sp, en los trabajos de Mooser (1980) en El Cedazo, Aguascalientes; Barrios-Rivera (1985) en Arroyo San Francisco, Aguascalientes; Santa Anita en Los Cabos, Baja California Sur y en El Golfo Santa Clara, Sonora; Nájera Hernández y Castillo Cerón (2004) en la localidad de Barranca Jagüey Viejo, Hidalgo. Más recientemente se han reportado restos de *Hesperotestudo* por Castillo Cerón (2009) en Epazoyucan, Hidalgo y White et al. (2010) en San Ignacio, localidades de O'Neil Pass y Rancho Aigame, estado de Sonora. Los restos estudiados más recientemente son de Medina-Castañeda et al. (2022) en Barranca del Berrendo, Hidalgo.

Estos registros dan un total de 16 ocurrencias a lo largo de México, 12 de ellos son pertenecientes al Pleistoceno, cuatro solamente asignados al Plioceno (Fig. 2) y uno solo al Mioceno, dicha información pertenece principalmente al trabajo recopilatorio de Carbot-Chanona (2020).

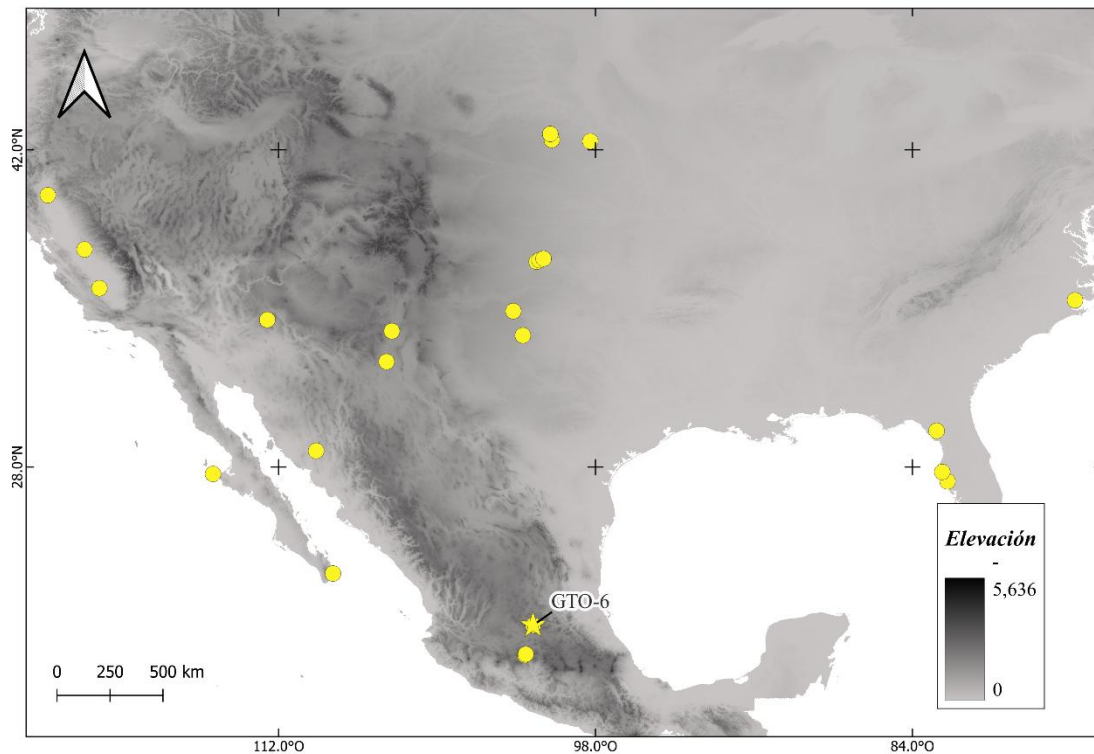


Figura 2. Mapa de ocurrencias de *Hesperotestudo* en Norteamérica durante el Plioceno (The Paleobiology Database, 2025). En círculos amarillos y se contrasta con la elevación continental (CEC, 2023), la estrella amarilla indica el hallazgo en GTO-6, Arrastracaballos, Guanajuato.

### *La Cuenca de San Miguel de Allende y su fauna asociada*

Se localiza en la región central de México, nombrada usualmente como el bajío, en el estado de Guanajuato, al noreste de la ciudad de San Miguel de Allende. Al este se encuentran los cerros de Rancho Viejo y al oeste los de Tequisquiapan (Fig. 3). Se conforma principalmente por sedimentos fluviales y lacustres. La cuenca cuenta con la secuencia estratigráfica y la diversidad de mastofauna más completa del Neógeno Tardío en todo México (Carranza-Castañeda, 2006, 2013).

El primer reporte que se realizó en el área, publicado por Arellano (1951), estableció a la Cuenca de San Miguel de Allende como la tercera localidad del Terciario (ahora Neógeno) conocida en el centro de México. En su trabajo, Arellano documentó la presencia de caballos en Rancho el Ocote y de gliptodontes en Rancho Viejo. Posteriormente, se realizaron una serie de trabajos dirigidos por Mooser (1958b, 1959, 1963, 1964, 1973) y Dalquest (1980). Estos estudios sugirieron que la fauna descrita en Rancho el Ocote corresponde al Henfiliano tardío, es decir, una fauna más joven que la encontrada en Yepómera, sitio crucial para la paleontología en México (Carranza-

Castañeda, 2006). Eventualmente Carranza-Castañeda y colaboradores han contribuido a un desarrollo mucho más completo y preciso del establecimiento de la sucesión faunística en diversas localidades dentro de la cuenca (Carranza-Castañeda, 2006, 2013; Carranza-Castañeda & Jiménez-Hidalgo, 2021; Carranza-Castañeda et al., 2022; Jiménez Hidalgo & Carranza-Castañeda, 2010, 2011; Pacheco-Castro, 2010, 2015, 2022; Frías-Díaz, 2024). El material fósil del área está representado principalmente por mamíferos, con una abundancia significativa de équidos, seguido por rinocerontes, camélidos, antilocápridos, proboscídeos, félidos, cánidos y pecarís aunque también microfauna como roedores, lagomorfos, aves, reptiles y anfibios, muchos de estos últimos aún no identificados (Tabla 1), haciendo sumamente rico el registro fósil de San Miguel de Allende (Carranza-Castañeda, 2006, 2013). Es por estos motivos, que se resalta la importancia de la cuenca, que representa épocas distintas: Henfiliano (Mioceno tardío) y el Blancano (Plioceno), además, la región también alberga localidades con restos del Irvingtoniano (Plioceno tardío – Pleistoceno temprano).

Teniendo en cuenta lo anterior, fueron establecidas tres zonas dentro de la cuenca: Rancho El Ocote-Los Corrales (Henfiliano tardío-Blancano temprano), área más importante en México de la fauna del Henfiliano, por la abundancia y diversidad fosilífera, además por tener una secuencia estratigráfica donde los límites Henfiliano-Blancano han sido delimitados; Los Galvanes (Henfiliano tardío-Blancano temprano), con la sección superpuesta más completa y la sección de Rancho Viejo (Henfiliano temprano-Irvingtoniano), teniendo la secuencia con la mejor representación de équidos que va desde el Mioceno tardío al Pleistoceno temprano. Para reforzar la datación, se realizaron fechamientos radiométricos utilizando el método de Fisión Track (Ar/Ar) y decaimiento Uranio/Plomo para conocer con precisión la determinación de los límites estratigráficos (Carranza-Castañeda, 2013).

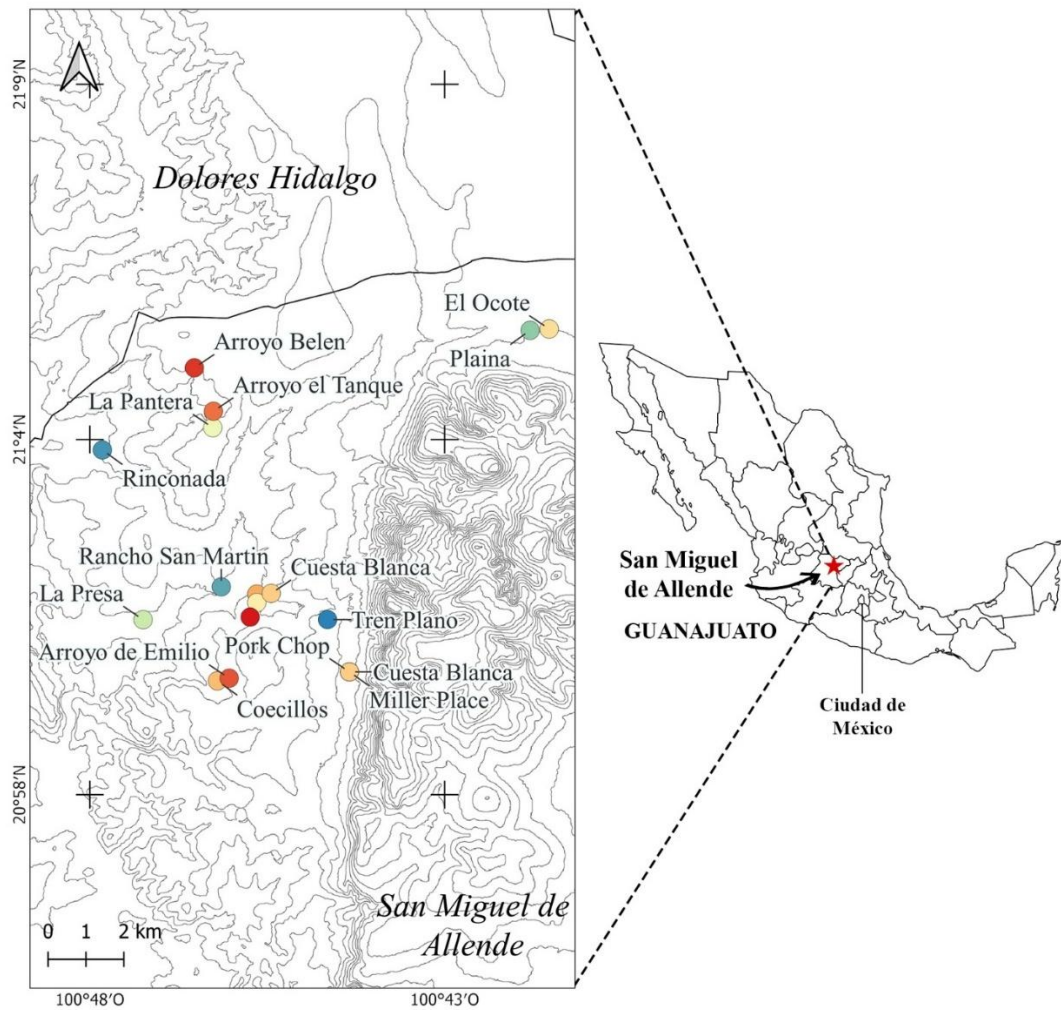


Figura 3. Mapa de las localidades fósiles de la cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato. Tomada de distintos trabajos de Carranza-Castañeda.

Los análisis radiométricos de las cenizas son herramientas esenciales para cotejar con eventos geocronológicos y biológicos en México, principalmente aquellos situados en la Faja Volcánica Transmexicana y Norteamérica. Estos estudios permiten precisar las edades de los mamíferos, identificar primeras apariciones de especies y correlacionar las faunas del centro de México con las de las Grandes Planicies de Estados Unidos. Estas zonas son de gran relevancia ya que con la información que nos brinda, es posible inferir que los inmigrantes sudamericanos son por lo menos un millón de años más antiguos que los descritos en las Grandes Planicies (Flynn et al., 2005; Carranza-Castañeda et al., 2013). De acuerdo con Woodburne (2010) establece que hubo varios eventos que permitieron el paso parcial de inmigrantes a través del puente panameño durante el



Henfiliano-Blancano entre las distintas faunas de América, por lo que se deduce que existieron numerosos ciclos de migración impulsados por los incrementos y descensos en el nivel del mar que cerraban y abrían de forma intermitente el paso a través del puente panameño (Carranza-Castañeda, 2013).

Tabla 1. Correlación de las faunas del Blancano de la Cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato (Carranza-Castañeda, 2006).

Lista faunística	Rancho el Ocote-LC	Los Galvanes	Rancho Viejo
<b>Orden Perissodactyla</b>			
<i>Nannippus peninsulatus</i>	X	X	X
<i>Equus simplicidens</i>	X	X	X
<b>Orden Artiodactyla</b>			
<i>Hemiauchenia blancoensis</i>		X	X
<i>Platygonus</i>		X	X
Cf. <i>Camelops</i>	-	-	-
<i>Blancocamelus meadei</i>	-	-	-
<i>Capromeryx</i>	-	-	-
<b>Orden Carnivora</b>			
<i>Borophagus diversidens</i>	X*		X
<i>Amphimachairodus alvarezi</i>	X*		X
<i>Miracinonyx studeri</i>			X
Cf. <i>Mustela</i>	-	-	-
Cf. <i>Trigonictis</i>	-	-	-
<i>Puma lacustris</i>	-	-	-
<b>Orden Pilosa</b>			
<i>Glossotherium</i>	X		X
<b>Orden Proboscidea</b>			
<i>Cuvieronius</i>		X	
Cf. <i>Rhyncoterium falconeri</i>			
<b>Orden Cingulata</b>			
<i>Plaina</i>	X	X	
<i>Glyptotherium</i>		X	
<b>Orden Rodentia</b>			
<i>Nechoerus cordobai</i>		X	X
<i>Thomomys</i>		X	
<i>Spermophilus matachiensis</i>	-	-	-
<i>Panaemarmota barbouri</i>	-	-	-
<b>Orden Lagomorpha</b>			
<i>Hypolagus mexicanus</i>			X
<i>Hypogalus vetus</i>	-	-	-
<i>Paranotogalus complicatus</i>	-	-	-
<i>Pratilepus kansasensis</i>	-	-	-
<b>Clase Anfibia</b>			
		X	
<b>Clase Reptilia</b>			
		X	

\*= Solamente registro del género

- = Sin localidad especificada

### *Área de estudio*

La localidad de Arrastracaballos o GTO-6 se encuentra en el área de Rancho Viejo, compartiendo locación con las localidades de La Presa (GTO-44), Rancho San Martín (GTO-42), Garbani (GTO-11), Arroyo Tepalcates (GTO-52) y Cuesta Blanca (GTO-14), que se encuentra en el área de los Galvanes.

La localidad GTO-6 cuenta con fauna asociada con fósiles índices, siendo los más importantes *Nannippus peninsulatus*, *Equus simplicidens*, *Borophagus diversidens*, *Miracinonyx studeri*, *Hexobelomeryx fricki*, *Pliotaxidea* sp., *Platygonus*, *Hemiauchenia blancoensis*, *Hypogalus vetus*, *Paenemarmota barbouri*, entre otros. Además, la localidad cuenta con dos fechamientos radiométricos de ceniza volcánica asegurando así con gran precisión su temporalidad

### *Estratigrafía del área de estudio*

Los sedimentos de Arrastracaballos se componen por una sucesión de lutitas o limolitas y areniscas intercaladas por varias capas de rocas carbonatadas o también llamadas “caliche”, además de una sección de lodolitas con raíces (Fig. 4).

Dentro de la columna se encuentra un estrato nombrado como “Nicki Place” (Fig. 5), caracterizado por una gran abundancia de microvertebrados. Por encima de dicha área, se encuentran dos capas de ceniza volcánica, la primera con una edad de  $3.68 \pm 0.18$  millones de años (Pacheco-Castro, Carranza-Castañeda & Wang, 2025 en proceso) y en la parte superior se encuentra la segunda, con edad de  $3.48 (+0.05, - 0.16)$  millones de años (Pacheco-Castro, 2015), ambas cenizas determinadas por estudios radiométricos. El ejemplar MPGJ-6782 se colectó en un estrato entre las dos capas de ceniza volcánica, en areniscas intercaladas con rocas carbonatadas.

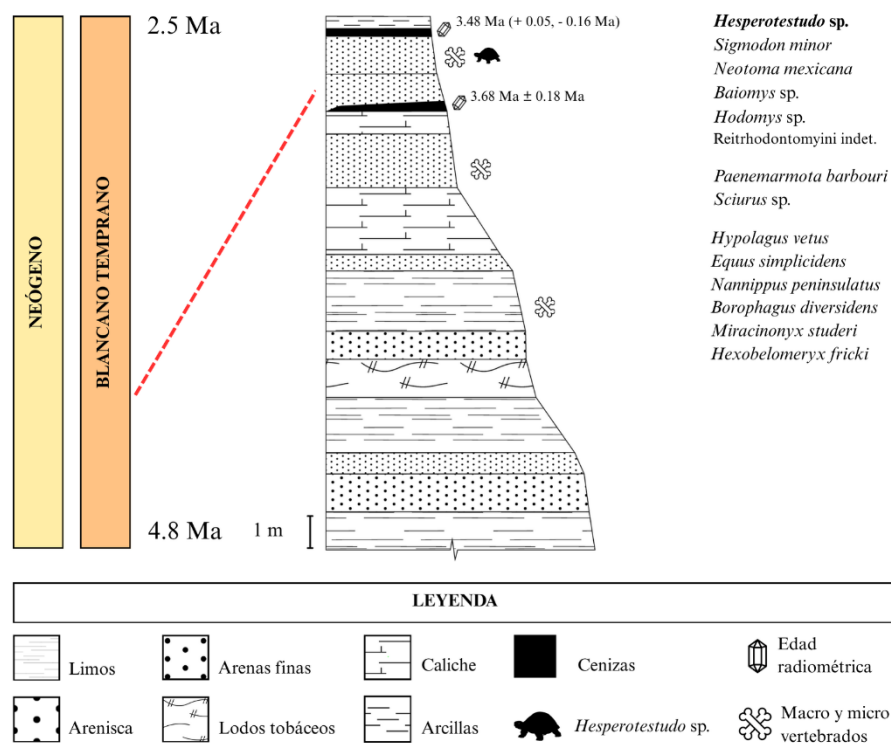


Figura 4. Columna bioestratigráfica de GTO-6, Arrastracaballos. Modificado de Adams (2006).



Figura 5. Colecta en GTO-6, Arrastracaballos: microfósiles en “Niki Place”.

## OBJETIVOS

### *Objetivo general*

- Determinar la sistemática taxonómica de un ejemplar fósil de testudínido perteneciente al Blancano temprano de la cuenca de San Miguel de Allende mediante análisis morfológico comparativo.

### *Objetivos particulares*

- Identificar y describir los caracteres diagnósticos del ejemplar de Testudinidae.
- Establecer la posición estratigráfica del ejemplar recolectado.
- Realizar una revisión paleobiogeográfica en el contexto de Norteamérica durante el Neógeno.
- Inferir la importancia del testudínido en las faunas del Blancano temprano.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Preparación y catalogación*

El ejemplar MPGJ-6782 fue colectado a través del proyecto de investigación que realiza el laboratorio de paleontología del Instituto de Geociencias, (proyecto PAPIIT IN102425). El material fósil fue colectado en la localidad de GTO-6 Arrastracaballos con edad se ha determinada por medio de isotopía y se obtuvo el resultado de 3.6 Ma que lo sitúa dentro de las localidades del Blancano temprano dentro de la Cuenca De San Miguel de Allende, Guanajuato.

El ejemplar fósil fue colectado por los métodos tradicionales y extraído por medio de una férula de yeso. Posteriormente se realizó la preparación, restauración y limpieza del ejemplar (Fig. 6).

### *Limpieza de material.*

Consistió en la remoción los sedimentos principalmente compuestos por arenas y arcillas finas. Se efectuó de manera mecánica, con el uso de puntas odontológicas finas y brochas de distintos grosores para la limpieza del ejemplar y el uso de pinzas de corte para reducir la férula de yeso. Los fragmentos que se encontraban fracturados fueron rearticulados con ayuda de acetato de celulosa (gliptol) y pegamento blanco.



Figura 6. Proceso curatorial del ejemplar MPGJ-6782; a) Vista dorsal del ejemplar sin limpieza, b) Vista dorsal del ejemplar tras limpieza.

Al término de la preparación del espécimen se le asignó el número de catálogo con el código MPGJ-6782 y se incorporó dentro de la Colección Paleontológica del Instituto de Geociencias de la UNAM.

#### *Determinación taxonómica y osteológica*

El ejemplar, se comparó directamente con los esquemas de los trabajos mencionados y el material de diversas colecciones públicas. También se utilizó material de referencia dentro del portal del Vertebrate Paleontology Collection del Florida Museum of Natural History (<https://specifyportal.floridamuseum.ufl.edu/vp/>), material constituido principalmente por fotografías de los caparazones de dos ejemplares distintos de *Hesperotestudo* (VP-18976 y VP-18974). La identificación de la composición ósea y epidérmica del caparazón se realizó siguiendo los trabajos de Auffenberg (1962, 1964, 1974), Nájera-Hernández (2006), Hay (1908) y Hutchison (1996).

#### *Terminología del caparazón en tortugas*

De acuerdo con los trabajos de Hay (1908), el caparazón de las tortugas es una estructura modificada para su defensa, este se divide en dos; la parte dorsal (caparazón) y la parte ventral (plastrón). Se conforma por varios huesos cubiertos por un número menor de escamas epidérmicas. En los caparazones, los elementos óseos son conocidos como placas y los elementos epidérmicos como escudos. Las uniones entre placas se denominan suturas y las marcas de las uniones entre escudos como surcos (Nájera-Hernández, 2006). La parte dorsal se compone por las placas óseas:

nucal, neurales, pleurales, periféricas, pigal y suprapigales; los escudos epidérmicos se componen por los escudos: cervical, marginales, vertebrales, costales y supracaudal (Hay, 1908) (Tabla 2, Fig. 7). En el caparazón las placas óseas pueden ser únicas, como la placa nucal y pigal, en pares, como la suprapigal uno y dos o parte de una serie de huesos, como lo son las neurales, pleurales y periféricas (Fig. 6), para estas últimas, se utilizan números para referirnos a una estructura seriada (ej. Neural 2 o II, periférica 5 o V).

Tabla 2. Abreviaturas anatómicas utilizadas para Testudínidos, basado en Nájera-Hernández (2006), Hay (1908) y Hutchison (1996).

Término	Abreviatura	Término	Abreviatura
Placas Óseas		Escamas / Escudos Epidérmicos	
Nucal	NU	Cervical	CV
Neural	N	Marginales	M
Pleurales	PL	Vertebrales	V
Periférica	PF	Costales	C
Pigal	P	Supracaudal	SC
Suprapigales	SP		

Aquellos huesos y escamas correspondientes a la parte ventral plastrón no fueron consideradas en la terminología ya que el ejemplar MPGJ-6782 cuenta solamente con su caparazón.

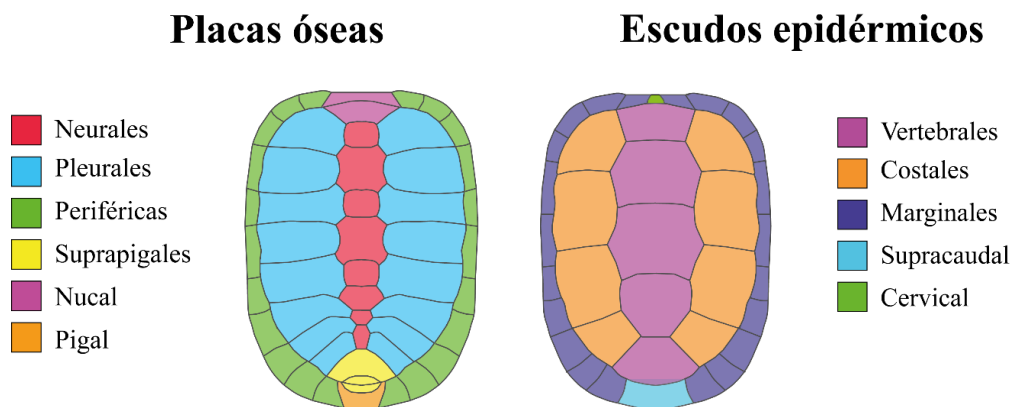


Figura 7. Terminología ósea y epidérmica dorsal del caparazón de Testudínido. A) Placas óseas B) escudos epidérmicos.

### *Medidas del espécimen*

Las mediciones del ejemplar MPGJ-6782 se tomaron siguiendo a Nájera-Hernández (2006) y Hay (1908). Las medidas que se proporcionan de cada una de las placas en este trabajo corresponden a

la longitud y anchura de las placas neurales, pleurales, periféricas y pigales. La longitud se mide en su parte anteroposterior a través de la línea media y las anchuras de los costados en un eje transverso, a excepción de la parte posterior, donde la anchura se toma en perpendicular a la línea media. Las medidas consisten en distintos parámetros, estos datos son tomados en una línea recta sin considerar la curvatura del ejemplar. Cabe mencionar que también se consideró una altura proximal y una distal, refiriéndose a la medida más larga o más corta de una estructura medida o parte de ella, según sea el caso (Fig. 8).

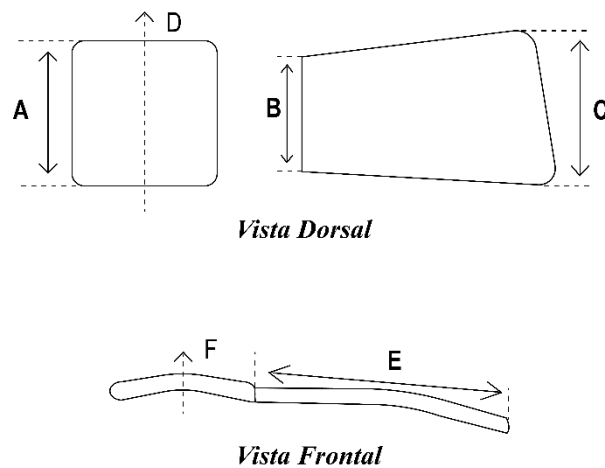


Figura 8. Procedimiento de las medidas tomadas en las placas del caparazón (Nájera-Hernández, 2006; Hay, 1908): A) Largo, B) Ancho proximal, C) Ancho distal, D) Línea media, E) Ancho, F) Plano sagital

## RESULTADOS

### SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Clase Reptilia Linnaeus 1758

Orden Testudines Batsch 1788

Familia Testudinidae Gray 1825

Subfamilia Xerobatinae Agassiz 1857

Género *Hesperotestudo* Williams 1950

#### *Localidad y edad geológica*

En la Cuenca de San Miguel de Allende, estado de Guanajuato, en la localidad GTO-6 Arrastracaballos, entre las localidades más importantes del Blancano temprano (3.68 y 4.75 Ma.), donde se colectó el espécimen descrito en este trabajo.

#### *Material referido*

MPGJ-6782 (Fig. 9, 10 y 11), representa un caparazón casi completo, consiste en las placas óseas: neurales 2-8, pleurales 2-8 izquierdas y derechas, periféricas 5-11 izquierdas, suprapigal 1 y 2 y pigal. Los escudos epidérmicos presentes son: Vertebral 2-5, fragmento del costal 1 izquierdo y derecho, costales 2-4 izquierdo y derecho, marginales 5-11 izquierdas y fragmento del supracaudal, el ejemplar tiene un largo total de 251 mm y un ancho de 198 mm (Tabla 3).

#### *Diagnosis*

Caparazón proporcionalmente grueso, esculpido con “surcos y crestas simples” relacionados con el crecimiento y la forma de los escudos epidérmicos, común en tortugas testudinas, particularmente las periféricas, rugosas (sobre todo en los machos). En Testudinidae existe un alto grado de diferenciación de los neurales, en el género *Testudo* (*Hesperotestudo*), la disposición predominante es la alternancia de neurales octogonales y tetragonales (Hay, 1908; Auffenberg, 1962, 1974; Vlachos, 2018), fórmula neural 4-8-4-8-6-6-6 (Auffenberg, 1962, 1974). En la mayoría de las especies de *Hesperotestudo*, los extremos proximales de la segunda, cuarta y sexta placa pleural son estrechos, mientras que los extremos distales son anchos. En cambio, los extremos proximales de la tercera y del quinta son anchos, mientras que los distales son estrechos, dichas placas tienden a ser rectangulares/ligeramente triangulares. La penúltima placa suprapigal (1) suele bifurcarse, con sus extremidades apoyadas en las periféricas posteriores y encerrando a



la suprapigal más posterior (2) la cual es pequeña y (en las formas posteriores al Eoceno) está atravesada cerca de su mitad por el surco entre la quinta vertebral y la supracaudal (Hay, 1908; Auffenberg, 1962, 1974). La placa pigal es subtriangular y está fusionada con la suprapigal 2 (Auffenberg, 1962). La cara externa de la tercera escama costal es de una longitud igual o superior a la de la cuarta (Auffenberg, 1974).

#### *Descripción*

**Placas neurales (N):** Placas ligeramente más anchas que largas, con una curvatura tenue, N2 presenta un contorno octagonal, N3 es cuadrangular, N4 es la más grande de la disposición siendo una placa octagonal, N5 es cuadrangular, N6-8 son hexagonales, N8 es la única placa de la sucesión que es más alta que ancha. Las placas N3, 5 y 8 son divididas por los surcos intervertebrales.

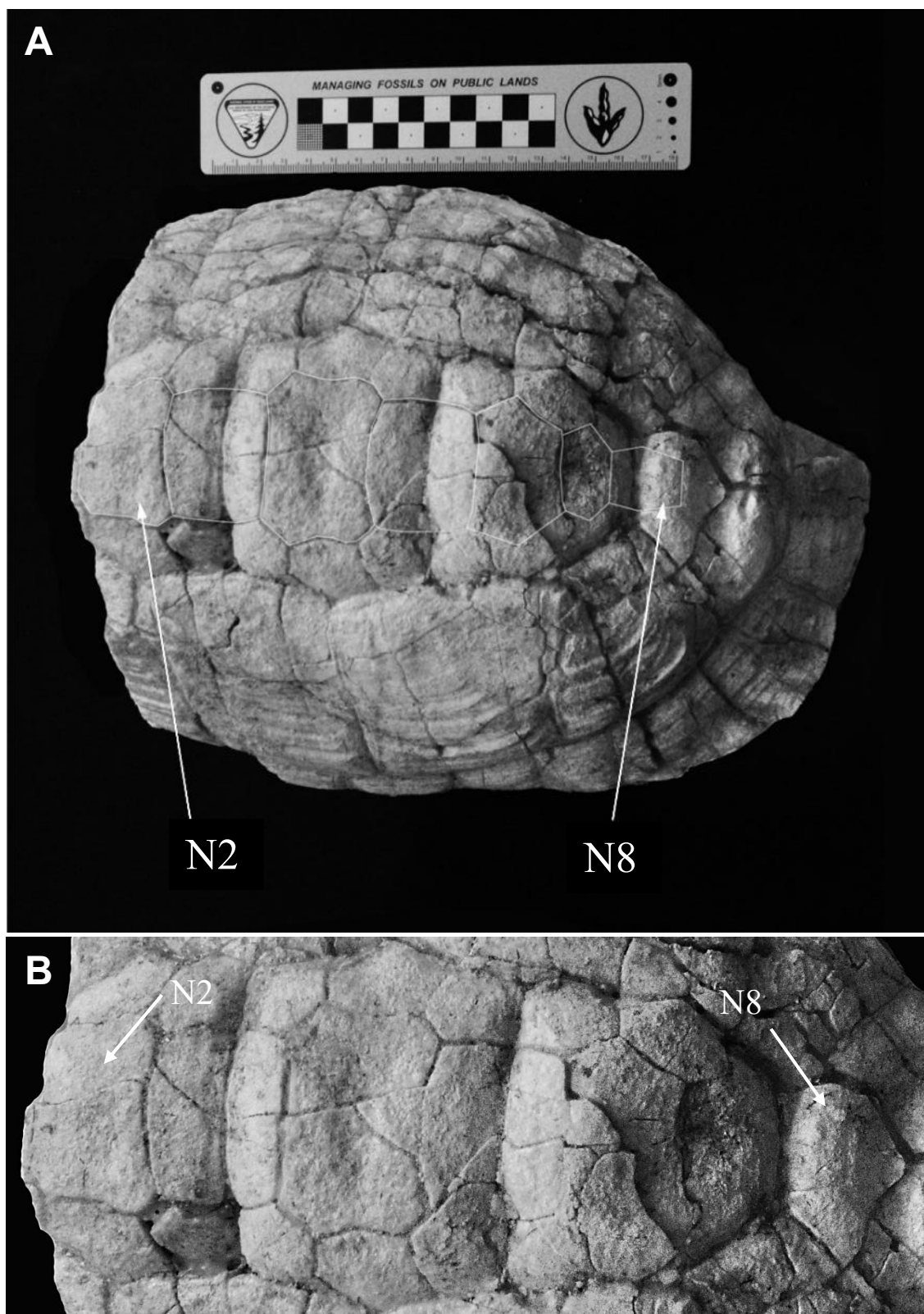


Figura 9. Vista dorsal MPGJ-6782. A) Se puede observar su fórmula neural a partir de la segunda placa neural: ?-8-3-8-4-6-6-6. B) Acercamiento sin líneas de referencia.

**Placas pleurales (PL):** Son amplias, convexas al caparazón, más anchas que largas. En su cara dorsal se pueden apreciar los surcos de crecimiento, con extremos proximales y distales dispuestos en alternancia, en PL2, PL4 y PL6, los proximales son estrechos y los distales son anchos. En PL3 y PL5 los extremos proximales son anchos y los distales son estrechos.

**Placas periféricas (PF):** Son placas de un tamaño mediano a largo en comparación con las pleurales, las placas PF5-8 se encuentran en un ángulo casi perpendicular a las pleurales y son las más anchas de la sucesión, PF9-11 se encuentran ligeramente inclinadas hacia el exterior del caparazón, siendo PF 9 y 10 aquellas con mayor inclinación.

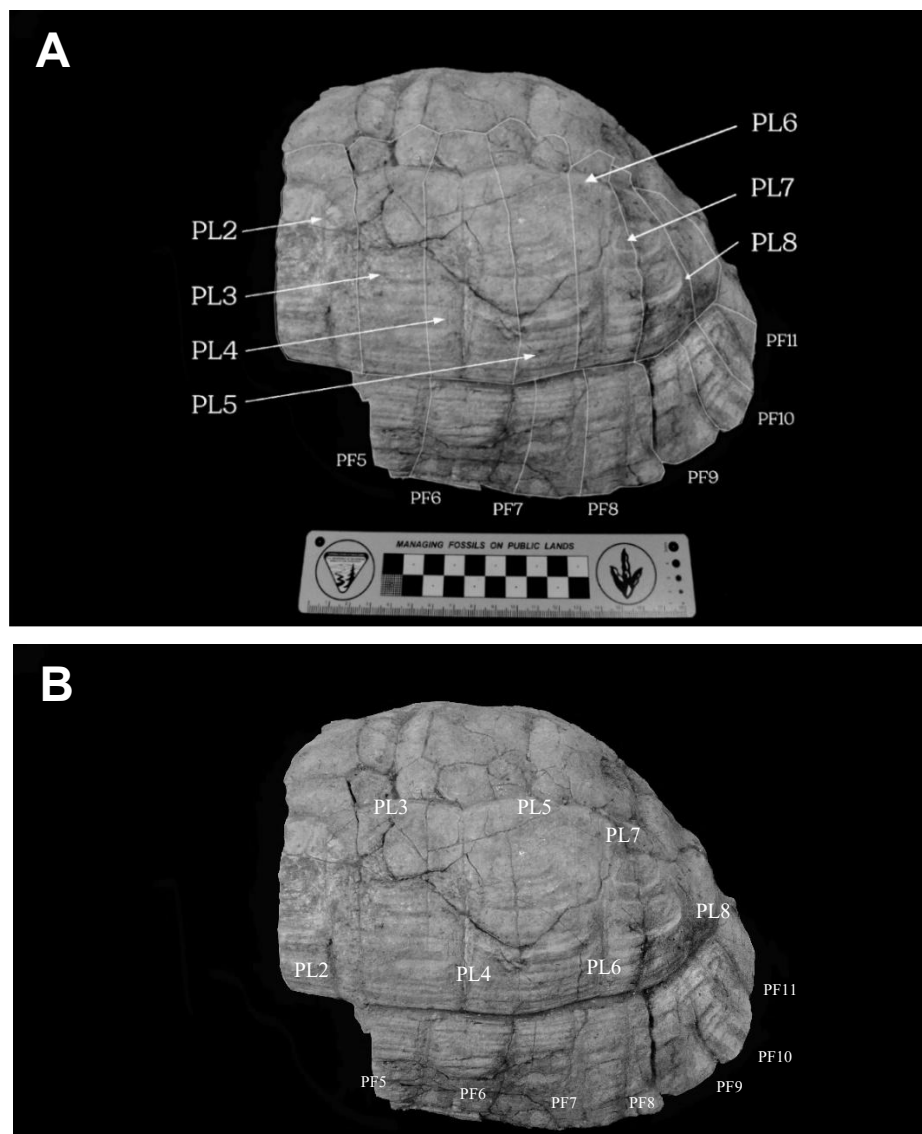


Figura 11: Vista lateral MPGJ-6782. A) Se aprecian las placas suprapigales 1 y 2 como también parte de las periféricas y su unión con la placa pigal. B) Acercamiento sin líneas de referencia.

**Suprapigales (SP) y pigal (P):** SP1 bifurcada, con sus extremos en contacto con las PF10 y 11, encierra a la SP2, que es de una placa de menor tamaño que su antecesora (SP1) y está en contacto con la placa pigal, SP2 está atravesada cerca de su mitad por el surco vertebro-supracaudal. P tiene una forma trapezoide a triangular, su lado más ancho es el proximal y está delimitada por las suturas perifero-pigales y la suprapigo-pigal.

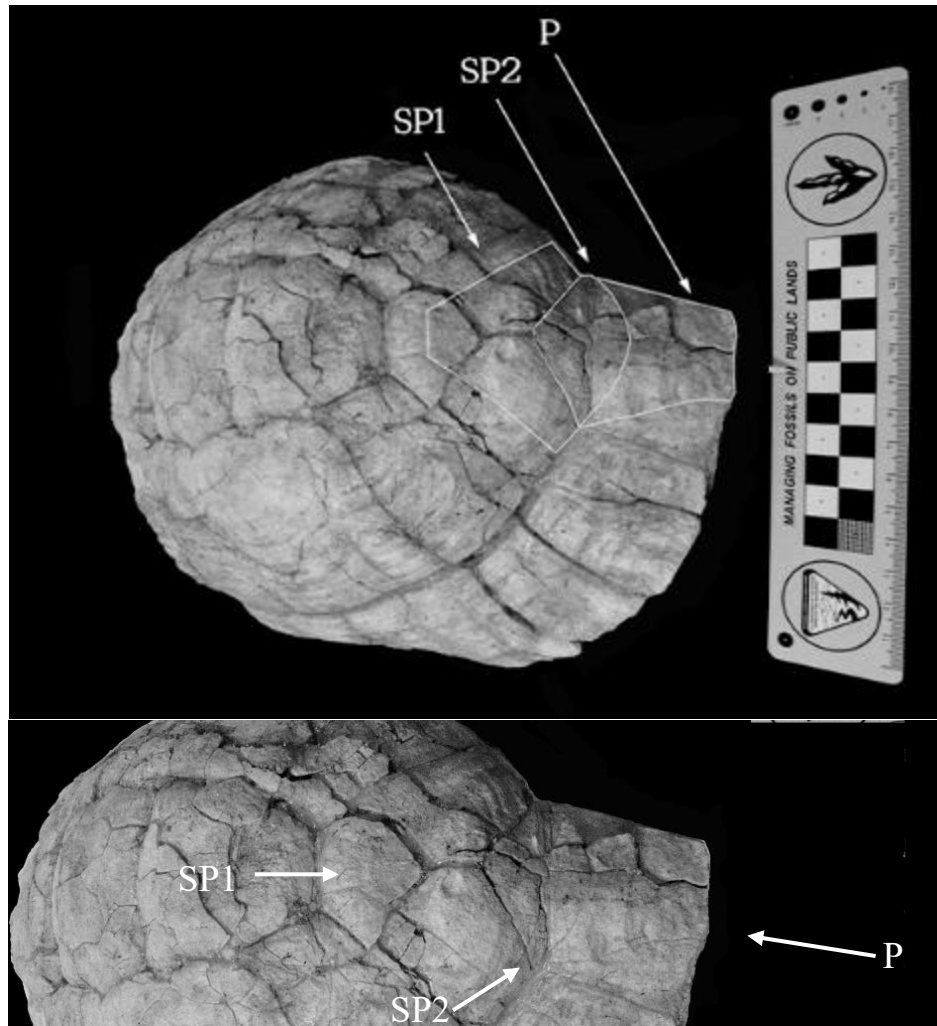


Figura 11. Vista posterior MPGJ-6782. A) Se aprecian las placas suprapigales 1 y 2 como también parte de las periféricas y su unión con la placa pigal. B) Acercamiento sin líneas de referencia.

Tabla 3. Lista de medidas tomadas (mm) para placas de caparazón de *Hesperotestudo* incluyendo el ancho y el largo, así como las longitudes proximales (P) y distales (D) de las placas que requieren dichas medidas.

Medidas (mm)			
	Ancho	Largo	
Caparazón	198	251	
	Ancho	Largo	
Neural 2	34	26	
Neural 3	32	28	
Neural 4	40	24	
Neural 5	31	24	
Neural 6	37	20	
Neural 7	23	13	
Neural 8	15	21	
Suprapigal 2	42	7	
	Proximal	Distal	Largo
Suprapigal 1	18	98	41
Pigal	61	35	40
	Ancho	Proximal	Distal
Pleural Izq 2	99	25	33
Pleural Izq 3	108	35	23
Pleural Izq 4	109	14	32
Pleural Izq 5	119	29	22
Pleural Izq 6	98	19	26
Pleural Izq 7	83	14	25
Pleural Izq 8	72	18	19
Pleural Der 2	101	20	23
Pleural Der 3	103	41	30
Pleural Der 4	123	20	44
Pleural Der 5	120	40	27
Pleural Der 6	113	26	35
Pleural Der 7	87	15	32
Pleural Der 8	71	14	19
Periférica Izq 5	46	15	40
Periférica Izq 6	53	28	33
Periférica Izq 7	55	24	34
Periférica Izq 8	65	32	39
Periférica Izq 9	71	22	36
Periférica Izq 10	77	30	35
Periférica Izq 11	76	42	34

## DISCUSIÓN

### *Discusión taxonómica*

El género *Hesperotestudo* ha tenido una historia taxonómica compleja, marcado por numerosos cambios en su clasificación, afectando su posición en diferentes categorías sistemáticas (Vlachos, 2018; Meylan & Sterrer, 2000; Auffenberg, 1963). Actualmente, al desarrollo de literatura especializada nos permite identificar con mayor precisión a los fósiles de testudínidos, mediante el análisis de ciertas características morfológicas clave, como la forma, tamaño y grosor del caparazón, y de características osteológicas, como las placas pleurales, neurales, periféricas y pigales. Este proceso, implica el descarte de otras posibles asignaciones taxonómicas fundamentadas en las diferencias morfológicas que distinguen a estos géneros (Vlachos, 2018).

En la familia Testudinidae, el acomodo de las placas neurales es importante, a diferencia de los registros posteriores al Eoceno, existe un alto grado de diferenciación, constando de una serie de ocho placas que alternan elementos octagonales (N-1,3,5), hexagonales (N-6,7,8) y tetragonales (N-2,4). Contrastando con familias como Emydidae, donde la serie consta de 7 placas con formas octagonales, cuadrangulares y hexagonales, estas últimas con el extremo más ancho dirigido anteriormente, a diferencia del número de placas (8) del espécimen que se describe en este trabajo (Fig. 12) (Auffenberg, 1962, 1974), aunque es posible la presencia de una octava neural en Emídidos como *Terrapene*, es muy inusual (Joyce et al., 2012).

Comparando al ejemplar MPGJ-6782 con las descripciones basadas en la literatura, el espécimen pertenece a la familia Testudinidae debido a que presenta ocho placas neurales que mantienen una alternancia de elementos que coinciden con la familia y con el género *Hesperotestudo*, como se ilustra en la figura 12.

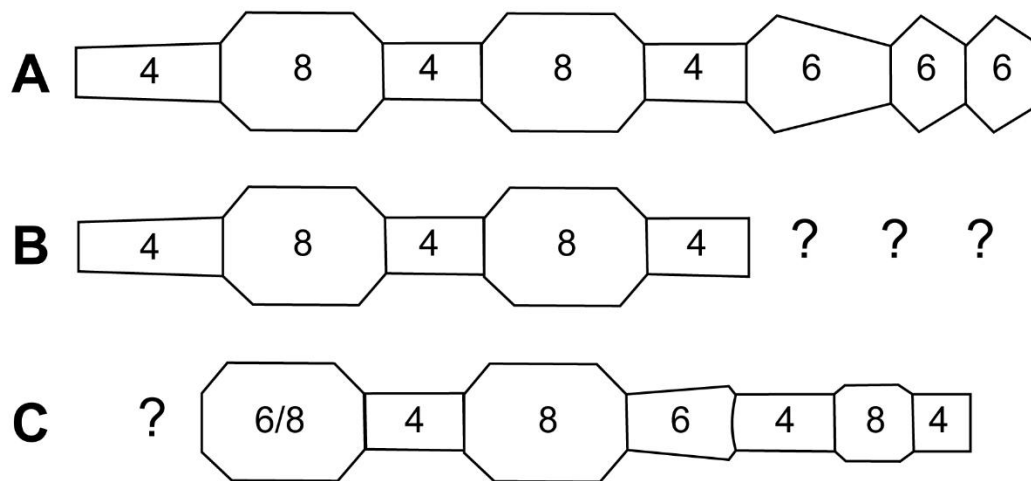
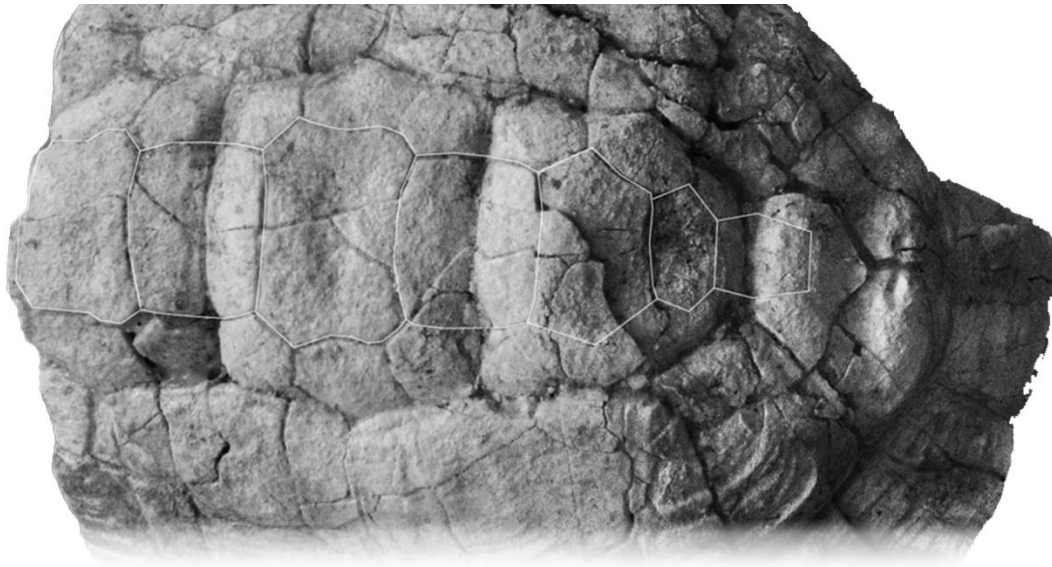


Figura 12. Fórmula neural generalizada. *Hesperotestudo* (A) *Gopherus* (B) y de *Terrapene* con formación inusual de N8 (C) (Auffenberg, W. 1974, 1976; Joyce et al., 2012).

Otra de las características determinantes en el género, es que los extremos proximales de las placas pleurales 2, 4 y 6 son mucho más estrechos que los extremos proximales de las placas 1, 3 y 7 en casi todas las especies de testudínidos. Esto produce una cúpula muy rígida (Auffenberg, 1974), característica que se puede observar en el ejemplar MPGJ-6782.

*Hesperotestudo* se distingue por su caparazón con relativo grosor, una superficie que presenta surcos y crestas rugosas que se relacionan con el crecimiento y la disposición de sus escudos epidérmicos. Este patrón es morfológicamente común entre la familia Testudinidae así como en

Emydidae, aunque difiere del patrón observado en los géneros *Terrapene* y *Pseudemys scripta*, (Auffenberg, 1962, 1963; Moodie & Van Devender, 1979). En el ejemplar MPGJ-6782 el patrón de surcos es bastante visible, sobre todo en las placas pleurales, patrón que es más sutil en ejemplares de *Terrapene* y *Pseudemys*. *Terrapene* presenta una quilla en las placas neurales que recorre lo largo del caparazón, *Hesperotestudo* carece de dicha quilla.

Otras diferencias taxonómicas importantes de *Hesperotestudo* respecto a otros géneros, son las formas de las placas pleurales, particularmente la tercera y la quinta, las cuales sus extremos proximales son más anchos y los distales más estrechos, con una forma rectangular ligeramente triangular. Esta configuración es contrastante con el género *Gopherus*, donde las diferencias de los extremos proximal y distal son más importantes (Fig. 13), de forma más triangular que rectangular (Hay, 1908; Nájera-Hernández, 2006), rasgo que no es observable en el ejemplar MPGJ-6782.

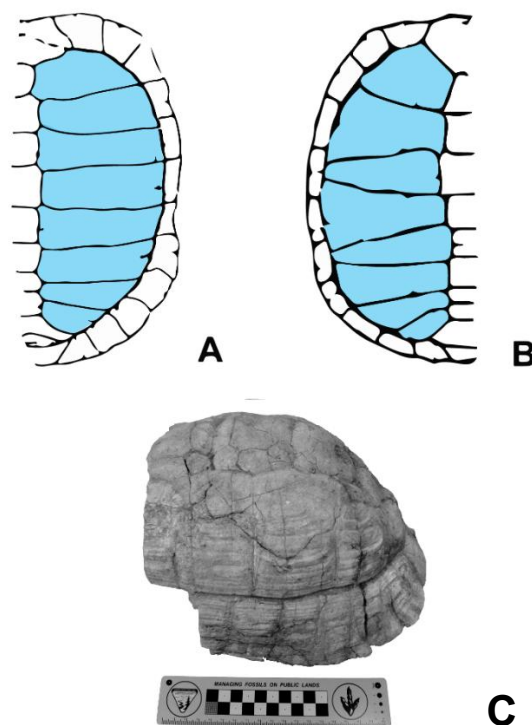


Figura 13. Comparación entre los extremos de las placas pleurales: A) *Hesperotestudo*, B) *Gopherus* (Auffenberg, 1963, 1976) C) ejemplar MPGJ-6782.

Por último, *Hesperotestudo* cuenta con dos placas suprapigales, la anterior más grande que la posterior. SP1 se bifurca para posteriormente para abrazar a la placa SP2 y en representantes post-



Eoceno, es atravesada por la mitad por el surco vertebro-supracaudal (Auffenberg, 1974). En *Gopherus* sucede un caso similar, pero puede diferir ligeramente en su osificación (Fig. 14). *Terrapene* se puede diferenciar a simple vista, debido a la ausencia de la suprapigal 2 (Joyce et al., 2012). En el caso del material proveniente de Arrastracaballos, el patrón de osificación corresponde al visto en el punto 2-B y comparándose lado a lado con el del ejemplar MPGJ-6782 en el punto 3, dentro del esquema de la figura 14.

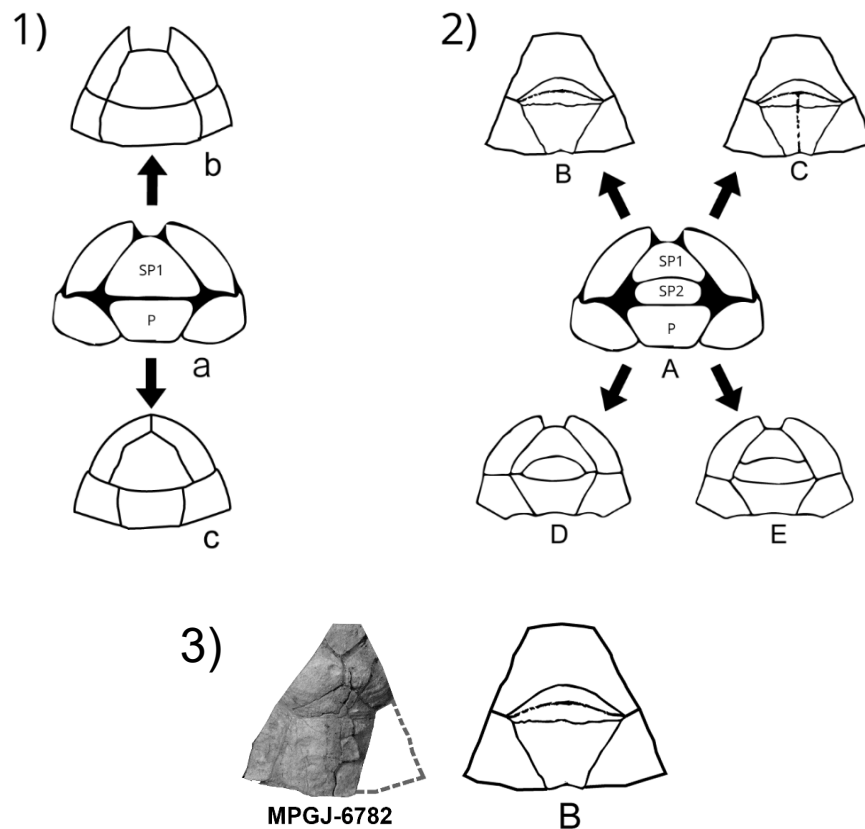


Figura 14. Patrones de osificación en el área pigal 1) a: condición neonatal en *Terrapene* con fenestras mostradas en negro, c: representa su patrón de osificación común, b: patrón anormal con octava neural 2) A: condición neonatal en Testudinidae, con fenestras mostradas en negro. B y C: representan los distintos patrones de osificación en *Hesperotestudo*; D y E: en *Gopherus* (Auffenberg, 1974, 1976; Joyce et al., 2012).

3) Comparación entre el ejemplar MPGJ-6782 y el patrón B de osificación

### Discusión biogeográfica

*Hesperotestudo* es un género extinto de tortugas con un amplio rango estratigráfico el cual se remonta al Eoceno, durante la etapa del Luteciano al Norte de Estados Unidos (Adrian et al., 2021). Si bien este género se distribuyó principalmente en Norteamérica, su registro más austral se encuentra hasta Centroamérica con un par de registros (Weems et al., 2025; Cisneros, 2005).

Tabla 4. Listado de los alcances estratigráficos de *Hesperotestudo* en México y Estados Unidos durante el Plioceno y Pleistoceno. Se muestra su abreviación, localidad, estado, máximo y mínimo en millones de años y su referencia principal.

Asignación	Localidad	Estado	Max Ma	Min Ma	Referencia principal
GTO-6	Arrastracaballos	Guanajuato	3.86	3.68	En este estudio; Carranza-Castañeda, 2006, 2013
	Las Tunas / Santa Anita	Baja California Sur	4.7	1.4	Miller, 1980, Barrios Rivera, 1985
	Bahía Tortugas	Baja California Sur	5.3	2.6	Avecilla-Guadarrama. 1980
HGO-28	Barranca del Berrendo	Hidalgo	0.2	0	Medina Castañeda, et al, 2022
HGO-42	Barranca Jagüey Viejo	Hidalgo	0.21	0.014	Nájera Hernández, L., Castillo Cerón, J.M., 2004
	San José de Pimas	Sonora	5	1.4	White, et al, 2010
	El Golfo de Santa Clara	Sonora	4.7	1.4	Barrios Rivera, 1985
	San Ignacio / O'Neil Pass / Rancho Aigame	Sonora	0.21	0.014	White, et al, 2010
	La Goleta	Michoacán	4.7	1.4	Brattstorm, 1955
	Tequixquiac	Estado de México	0.129	0.0117	Hibbard, 1955
	El Cedazo / Arroyo San Francisco	Aguascalientes	1.4	0.21	Mooser, 1958, 1980; Barrios Rivera, 1985
					Wagner and Prothero 2001
MCAGCC 7-14	Gypsum Ridge	California	1.4	0.21	
UCMP V6327	La Portera	California	3.6	1.8	Boessenecker and Poust 2015
	UCMP V-6878	California	5.333	2.58	Biewer et al. 2016
UNSM Ap-103	Big Springs Gravel Pit	Nebraska	4.7	1.4	Rogers 1984
UNSM Sand Draw	Sand Draw locality	Nebraska	4.7	1.4	Vlachos 2018
	Wilbur Magill	Nebraska	3.6	0.774	Holman 1972
TMM 30733	Friesenhahn Cave	Texas	0.129	0.0117	Milstead 1956
UCMP V-3721	Cita Canyon	Texas	4.7	1.4	Auffenberg 1962
	Gilliland	Texas	1.4	0.21	Auffenberg 1962
	Leisey Shell Pit 1A-3A / Coleman IIA	Florida	1.4	0.21	Meylan 1995; Auffenberg 1988
GI008	US 19 Bridge Site	Florida	4.7	1.4	Hulbert 2010
	Ocala	Florida	2.58	0.0117	Hay 1916
	Hatch / Arroyo de la Parida	New Mexico	4.7	1.4	Sealey et al. 2001; Morgan & Harris 2015
MNA 181	Clarkdale	Arizona	4.7	1.4	Czaplewski 1987
	Dry Cave	New Mexico	0.129	0.0117	Harris 1987

El registro más norteño corresponde a la localidad Wolf Creek en Yukon, Canadá (Eberle et al., 2019), correspondiente al Mioceno tardío, mientras que la más sureña se encuentra en la localidad

de Pedro Creek, Costa Rica del Henfiliano (Weems et al., 2025). El género se extingue durante el Pleistoceno tardío, época en la que se encuentra su mayor número registros. También existe un amplio registro durante el Plioceno, particularmente durante el Blancano (Tabla 4) (The Paleobiology Database, 2025).

La aparición de *Hesperotestudo* en la Cuenca de San Miguel de Allende no es casualidad, afirma que su desplazamiento fue de Norte a Sur desde Canadá a Costa Rica, esto podemos saberlo gracias al registro del género en la localidad de Pedro Creek del Henfiliano (Weems et al., 2025). Estados Unidos es el país con mayor registro del género, seguido por México, donde se han registrado ejemplares en localidades tanto pliocénicas como pleistocénicas (Fig. 15).

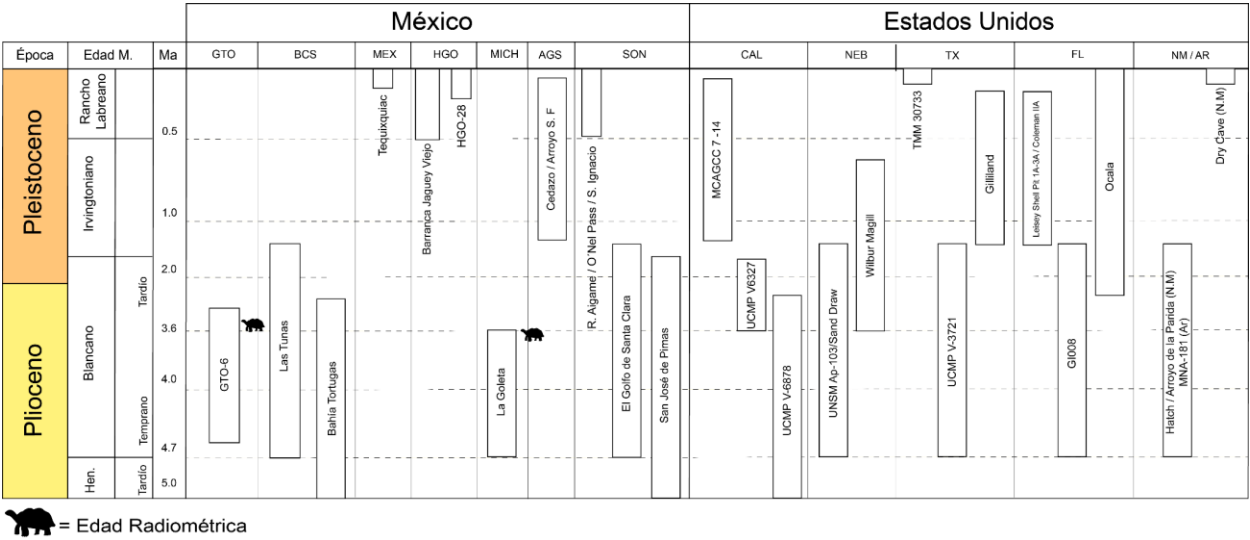


Figura 15. Correlación del alcance estratigráfico de *Hesperotestudo* durante el Plioceno y Pleistoceno (The Paleontology Database, 2025).

Caso del ejemplar MPGJ-6782, que es un fósil conformado por gran parte del caparazón exceptuando el plastrón, encontrado en sedimentos del Blancano (Plioceno temprano) compuestos por sucesiones de limos, areniscas, carbonatos y cenizas volcánicas que cuentan con determinación radiométrica de 3.68 Ma basada en las relaciones de Ur/Pb.

De la misma forma, anteriormente se han hecho hallazgos durante el Plioceno en México, específicamente en sedimentos del Blancano como en Las Tunas, Baja California Sur (Miller, 1980), con material de al menos cuatro individuos de *Hesperotestudo* conformados por 77 fragmentos incluyendo partes del caparazón y plastrón. La datación se dio mediante asociación

faunística con *Hypogalus* sp, *Equus simplicidens* y *Rhynchotherium* sp. No muy lejos latitudinalmente, en San José Pimas, Sonora (White et al., 2010), reportó un caparazón y un plastrón incompleto de *Hesperotestudo*/*Gopherus*, asociado faunísticamente con *Rhynchotherium browni* y finalmente en La Goleta, Michoacán (Brattstorm, 1955), solo se mencionan fragmentos de *Hesperotestudo* demasiado fragmentados para su identificación precisa; a dicha localidad se le indicó una edad radiométrica de 3.6 Ma (Carranza-Castañeda, 2006).

El que exista registro del género *Hesperotestudo* durante el Plioceno (Blancano) tanto en Baja California, Sonora y Michoacán como el reciente caso de Guanajuato nos reafirma una correlación entre la fauna de Baja California y el norte de México con la región central del mismo. Este hecho no solo demuestra la amplia distribución geográfica del género, también refuerza la correlación faunística de especies en un rango latitudinal de gran amplitud.

Asimismo, son varios los registros del *Hesperotestudo* en localidades del Pleistoceno, como San Ignacio, Rancho Aigame, O'Neil Pass y El Golfo de Santa Clara, todos ellos en Sonora (White et al., 2010) y el caso de Tequixquiac, en Estado de México (Hibbard, 1955), donde solamente se menciona presencia del género. De igual manera, en Hidalgo, en las localidades de Barranca Jagüey Viejo (Nájera-Hernández, Castillo Cerón, 2004) y Barranca del Berrendo (Medina Castañeda et al., 2022) se ha reportado *Hesperotestudo*, Nájera reporta al género a partir de un coracoides de la cintura escapular izquierda y Medina Castañeda reportó un registro de *Hesperotestudo* (aff. *Hesperotestudo*) a partir de dos placas periféricas, novena y décima respectivamente; mientras que, en el Cedazo, Aguascalientes (Mooser, 1958a, 1980; Barrios Rivera, 1985) se reporta material de caparazón y una placa periférica.

La edad de estos ejemplares se ha establecido principalmente por asociación faunística con especies índice del Pleistoceno, como *Equus* sp., *Mammuthus columbi* y *Bison* sp. Sin embargo, son más recientes que los ejemplares del Plioceno. Los registros del Pleistoceno ayudan a establecer similitudes en el rango geográfico a lo largo del tiempo y su distribución vista indica que era un habitante común en Norteamérica hasta el Pleistoceno (Medina Castañeda et al., 2022) incluyéndose a México central gracias a los registros de Hidalgo, Michoacán y Aguascalientes.

El registro de estas tortugas en latitudes más tropicales en relación con su distribución predominante en Estados Unidos, puede deberse a condiciones climáticas. Se ha discutido que esta

expansión pudo deberse a la predominancia de temperaturas más cálidas (2 a 3°C más altas de lo actual) y a los mares alrededor de 25 metros más elevados durante el Plioceno (Dwyer & Chandler, 2009). Sin embargo se argumenta que *Hesperotestudo* no estaba limitado a climas cálidos y pudo haber poseído diversas adaptaciones para tolerar el frío; conceptos que presenta Moll & Brown (2017) que sugieren que las tortugas gigantes fósiles de Norteamérica podrían haber desarrollado adaptaciones necesarias, incluyendo una morfología adaptada al frío, termorregulación conductual, excavación y uso de cuevas como refugios, tolerancia prolongada del consumo de agua y alimentos, crioprotección, superenfriamiento y gigantotermia (termorregulación metabólica y estructural) para sobrevivir a los inviernos.

Es plausible que *Hesperotestudo* pudiera haber excavado cuevas como refugio, similar a lo observado en tortugas actuales como *Centrochelys sulcata*, excavadora nata que puede cavar túneles de más de 30 m de longitud y 15 m de profundidad (Branch, 2008) y los adultos del género *Gopherus* las cuales son hábiles excavadoras (Woodbury & Hardy, 1948) (género colocado posteriormente junto con *Hesperotestudo* en la subfamilia Xerobatinae por Meylan & Sterrer [2000]); A pesar de sus adaptaciones, la causa exacta de su extinción es indeterminada y se conoce que hubo contacto con los primeros humanos en Norteamérica (Rhodin et al., 2015). En contraste, *Gopherus* y *Terrapene* son géneros que sobreviven hoy en día, *Gopherus* logró adaptarse de manera excepcional, desde ambientes áridos y semiáridos (U.S. Geological Survey, 2002) a sabanas de pinos en tierras altas (Whitfield et al., 2022). Mientras que *Terrapene* habita principalmente bosques abiertos mixtos y caducifolios (Marchand et al., 2004), por lo que la extinción de *Hesperotestudo* aún se mantiene como una interrogante.

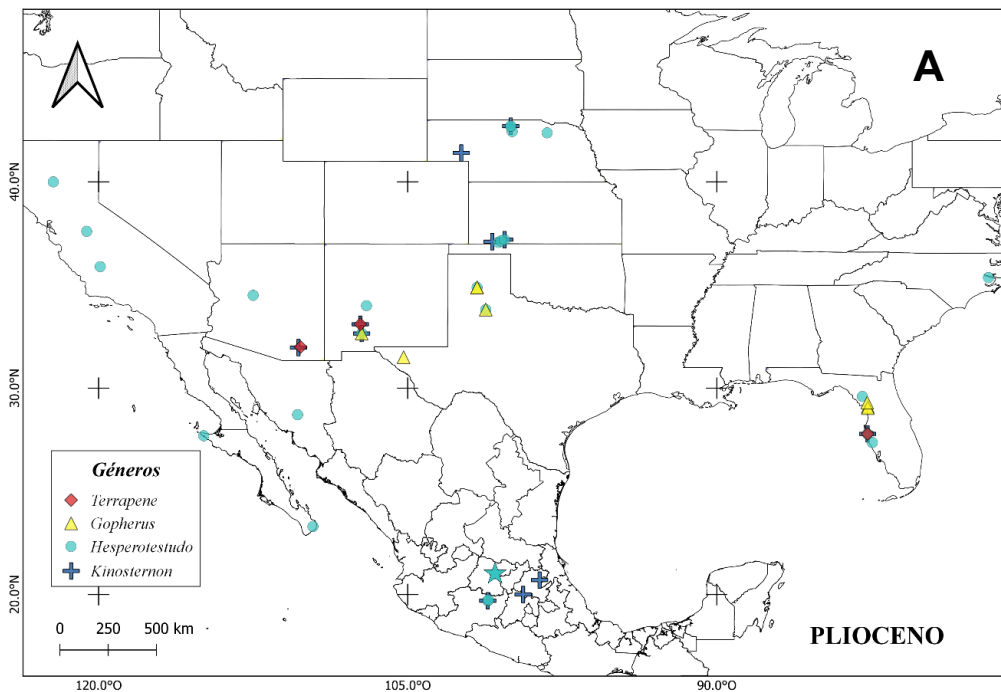
El hallazgo de *Hesperotestudo* en San Miguel de Allende, Guanajuato, durante el Plioceno, representa un eslabón fundamental que permite enriquecer la evidencia de las posibles adaptaciones de estos animales a las condiciones ambientales durante el Plioceno.

### *Discusión paleoecológica*

Los reptiles al ser organismos ectotermos, son altamente sensibles a las temperaturas ambientales y a factores como la humedad, esto bajo un contexto paleobiológico, los convierte en valiosos *proxies* para simular climatología y ambientes antiguos (Cruz et al., 2024); en el caso de las tortugas en general, la variación de las paleotemperaturas a lo largo del tiempo no tuvo una influencia significativa en el tamaño corporal del grupo. Aunque se sugiere que existe una

correlación significativa entre las temperaturas ambientales y el tamaño corporal durante el Cenozoico, dónde las bajas temperaturas pudieron haber limitado la disponibilidad de nichos e impulsado la especialización de tamaños corporales más grandes o más pequeños para evitar la competencia (Farina et al., 2023). Aunado con la presencia de tortugas de barro (*Kinosternon* spp.) en localidades fosilíferas es un fuerte indicador de ambientes lacustres o fluviales, inferencia que es apoyada en la ecología del taxón. El hallazgo simultaneo de *Kinosternon* y *Hesperotestudo* (Fig. 15) en diversas localidades como Sand Draw, Nebraska (McGrew, 1944); la Formación Rexroad, Kansas (Hibbard, 1964; Oelrich, 1957); Hatch, Nuevo México (Morgan & Harris, 2015); la Formación Taimami, Florida (Morgan & Ridgway, 1987) y La Goleta, México (Repenning, 1962) podría sugerir un ambiente con presencia lacustre o proximidad a ambientes de mayor humedad.

El registro de *Hesperotestudo* y *Kinosternon* (Fig. 16) en mismas áreas apoya dicha hipótesis aplicable en la región central de México gracias a la asociación vista en La Goleta, localidad no muy lejana a la Cuenca de San Miguel de Allende, que a pesar de esta última no contar con registro de *Kinosternon*, la presencia del capibara *Neochoerus* es comparable y un hallazgo de *Kinosternon* en Guanajuato reafirmaría dicha hipótesis además de ofrecer una evidencia más sólida de las condiciones ambientales en el área de Guanajuato.



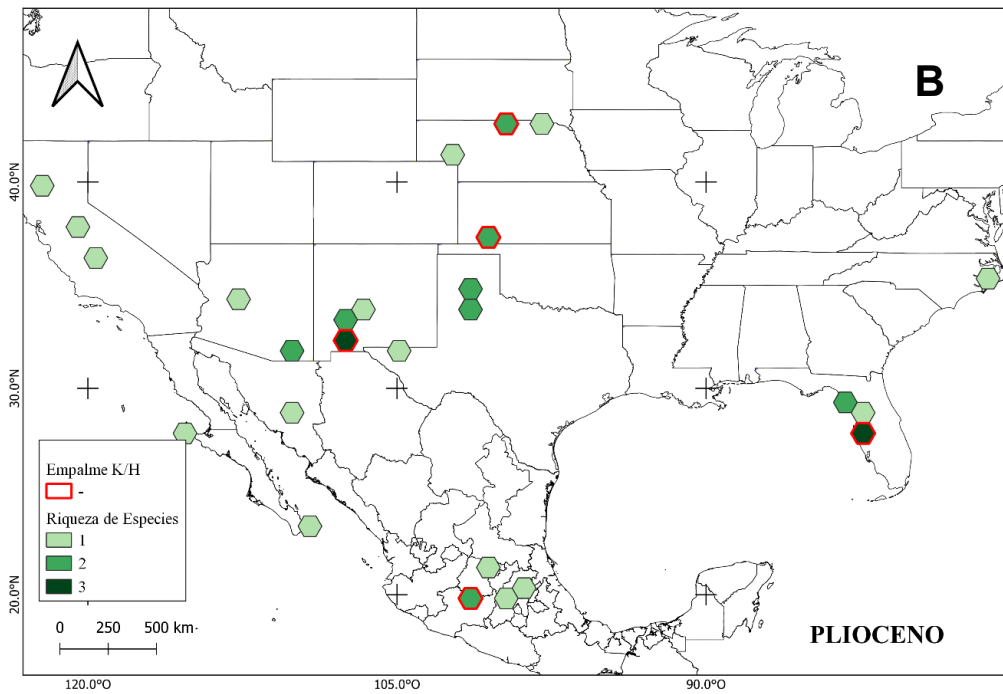


Figura 16. Distribución (A) y riqueza (B) de los géneros *Terrapene*, *Gopherus*, *Hesperotestudo* y *Kinosternon* durante el Plioceno (The Paleobiology Database, 2025). La riqueza se muestra en un área delimitada (1°), las áreas compartidas por *Kinosternon* (K) y *Hesperotestudo* (H) presentan un contorno rojizo.

La transición hacia ambientes más fríos y secos, como sugiere Israde-Alcantara (2010), fue más gradual al sur de los 30° N de latitud, permitiendo que las condiciones húmedas pudieran conservarse por más tiempo en el centro de México durante el Plioceno. La presencia de ambientes más húmedos en ecotono con los más secos desafía el argumento de la expansión uniforme de los pastizales en la región, a su vez, creando refugio para faunas diversas. Bajo este contexto, el registro de *Hesperotestudo* constituye una evidencia que este género no solo se restringía a zonas más secas, si no también más húmedas, demostrando su capacidad de adaptación.

En la Cuenca de San Miguel de Allende, la presencia de *Nannippus peninsulatus* y *Equus simplicidens* (Carranza-Castañeda, 2006), a simple vista podría indicar un ambiente de pastizales o sabanas abiertas gracias a su morfología dental (dientes hipsodontes de corona alta). Si bien, pese a esta principal teoría, que además fue acompañada con un aumento en la diversidad equina durante el Mioceno temprano a medio, no fue acompañada por un cambio en su dieta basada en plantas C3. Por lo tanto, el cambio observado en la dentición no puede deberse a la expansión de los pastizales que contienen una mayor proporción de plantas C4 (Wang, Y. et al., 1994).

La inclusión de *Hesperotestudo* a la fauna de la cuenca, nos permite interpretar, incluso con la presencia de équidos hipsodontes, se puede alinear con la idea de condiciones climáticas y vegetales ideales para la coexistencia de organismos de distintos requerimientos; asimismo, el hallazgo del capibara, *Neochocerus*, presuntamente semiacuático, reafirma la idea de sistemas acuáticos y/o hábitats ribereños de humedales asociados.

El que haya existido poblaciones de tortugas terrestres como *Hesperotestudo* enriquece de manera significativa nuestra comprensión en la dinámica trófica, ecológica y climática en el centro de México, posibilitando una imagen más completa de las interacciones entre especies y su entorno.



Figura 17. Representación de la fauna del Blancano en el área de la Cuenca de San Miguel de Allende (Moncivais Macías, M.). De izquierda a derecha: *Miracinonyx studeri*, cf *Anabernicula* sp., *Hesperotestudo* sp. *Neochocerus cordobai*, *Ambystoma* sp. y *Equus simplicidens* (Carranza-Castañeda, 2006; Steadman & Carranza-Castañeda, 2006)



## CONCLUSIONES

Se identificó y describió al espécimen MPGJ-6782 a través de sus caracteres osteológicos del caparazón, concordando con la literatura citada, asignándole así la familia Testudinidae, género *Hesperotestudo*. De igual manera, se estableció la posición estratigráfica del ejemplar dentro de la localidad de Arrastracaballos (GTO-6), Guanajuato, perteneciente al Blancano (Plioceno temprano). Esto con base en los fósiles índices, *Nannippus peninsulatus*, *Equus simplicidens*, *Borophagus diversidens* y *Miracinonyx studeri* y con una edad radiométrica de 3.68 Ma con base en el decaimiento Uranio/Plomo dentro de circones.

Consecuentemente, se realizó una revisión paleobiogeográfica en el contexto de Norteamérica durante la época, para ello, se realizó una correlación entre cuatro géneros distintos de tortugas (*Hesperotestudo*, *Gopherus*, *Terrapene* y *Kinosternon*), de las cuales uno se asociada directamente con ambientes mésicos y/o con cuerpos de agua (*Kinosternon*). Asimismo, se realizó una revisión mostrando el empalme entre las cuatro especies conforme a sus registros durante el Plioceno, destacando el empalme entre *Hesperotestudo* y *Kinosternon*, indicando la posibilidad de que *Hesperotestudo* se distribuyera en distintos ambientes.

Este hallazgo representa al quinto registro y al más completo en México durante el Blancano y el Plioceno temprano, además de ser el primero en el área de la Cuenca de San Miguel de Allende, sumándose a la paleo-fauna descrita. La mayoría de los hallazgos de *Hesperotestudo* en México, tanto del Plioceno como del Pleistoceno se basa en evidencia fragmentaria, sin embargo, la integridad del ejemplar MPGJ-6782 podría permitir un estudio más detallado de la morfología del animal, su calidad facilita una determinación para más ejemplares de futuros estudios.

Tomando en cuenta toda la información previa, se dedujo cómo es que la presencia de un testudínido como *Hesperotestudo* afectó a una cadena trófica tan bien representada como lo es la de la Cuenca de San Miguel de Allende, probablemente habitando una parte de su vida bajo el suelo, al posiblemente haber excavado cuevas como refugio y como dispersoras de semillas por su naturaleza herbívora (Wang, E. et al., 2011). Por último y no menos importante, la inclusión de estas tortugas a la fauna de la cuenca es de gran importancia ya que nos permite comprender un

ambiente que existió hace millones de años, inferir interacciones entre especies, cadenas tróficas y distintos ambientes que permitieron el establecimiento de distintos taxones, posibilitando así reconstruir el pasado y saber el porqué de lo que observamos hoy.

## REFERENCIAS

- Adrian, B., Smith, H. F., Hutchison, J. H., & Townsend, K. B. 2021. Geometric morphometrics and anatomical network analyses reveal ecospace partitioning among geoemydid turtles from the Uinta Formation, Utah. *The Anatomical Record*, 305(6), 1359-1393.
- Arellano, A.R.V. 1951. Research in the continental Neogene of Mexico. *American Journal of Science*, v. 239, p. 604-610.
- Auffenberg, W. 1962. A New Species of *Geochelone* from the Pleistocene of Texas (Vol. 1962, Issue 3).
- Auffenberg, W. 1963. Florida state museum biological sciences volume 7 number 2 fossil testudinine turtles of Florida genera *Geochelone* and *Floridemys*.
- Auffenberg, W. 1974. Checklist of fossil land tortoises (Testudinidae). *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 18(3), 121-251.
- Avecilla-Guadarrama, C. 1980. Localidades fosilíferas con Cetáceos en el Neógeno de Baja California, México. *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología*. Buenos Aires. II:335-339
- Barrios Rivera, H. 1985. Estudio analítico del registro paleovertebradológico de Mexico.
- Biewer, J., Sankey, J. and J. Hutchison, Garber H. D. 2016. A fossil giant tortoise from the Mehrten Formation of Northern California. *PaleoBios* 33:1-15
- Boessenecker, R. W., & Poust, A. W. 2015. Freshwater occurrence of the extinct dolphin *Parapontoporia* (Cetacea: Lipotidae) from the upper Pliocene nonmarine Tulare Formation of California. *Palaeontology*, 58(3), 489-496.
- Branch, B. 2008. Tortoises, terrapins & turtles of Africa. Cape Town. Struik Publishers.
- Brattstrom, B. H. 1955. Records of some Pliocene and Pleistocene reptiles and amphibians from Mexico a considerable number of fossil vertebrates from Pliocene and a few of the fossil. In *Bulletin* (Vol. 54). Southern California Academy of Sciences. <http://meridian.allenpress.com/scasbulletin/article-pdf/54/1/1/3159801/i0038-3872-54-1-1.pdf>
- Carbot-Chanona, G. 2020. The fossil record of turtles and tortoises of Mexico, Central America and the Caribbean Islands. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, v. 37, núm 3.
- Carranza-Castañeda, Ó., 2006, Late Tertiary fossil localities in central Mexico, between 19°-23°N, Pp 45-60 in Carranza-Castañeda, O., Lindsay, E.H. (eds) *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange*: Universidad Nacional Autónoma de México: Instituto de Geología and Centro de Geociencias, Publicación Especial, 4, 45-60.

- Carranza-Castañeda, Ó. 2013. Paleomastozoología de la Cuenca de San Miguel de Allende, estado de Guanajuato, sus Contribuciones: el intercambio biótico entre las américas.
- Carranza-Castañeda, Ó. & Jiménez-Hidalgo, E. 2021, Pliocene Antilocapridae (Mammalia: Artiodactyla) from San Miguel de Allende, Guanajuato, central Mexico, Journal of South American Earth Sciences, 112, (2021) 103571.
- Carranza-Castañeda, Ó., Aranda-Gómez, J.J., Ortega-Obregón, C. 2022, *Stegodon primitivus* (Proboscidea: Gomphotheriidae) Records (Latest Hemphillian-Early Blancan) from the San Miguel Allende Basin, central Mexico, New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull. 88, 77 – 95.
- Castillo-Cerón, J.M., Nájera-Hernández, L., Medina-Romero, M., Goyenechea, I., Palma-Ramírez, A. 2009, Consideraciones sobre la distribución de las especies de testudínidos del Pleistoceno de América del Norte (abstract), in XI Congreso Nacional de Paleontología: Juriquilla, Querétaro, Universidad Nacional Autónoma de México, p. 13.
- Cisneros, J. C. 2005. New Pleistocene vertebrate fauna from El Salvador. Revista Brasileira de Paleontologia 8(3):239-255
- Cruz, A. J. 2009. Tortugas fósiles del Pleistoceno tardío de Santiago Chazumba, Oaxaca.
- Cruz, A. J., Wooldrich-Piña G. A., Delia Basanta M., García-Castillo M. G., and Parra-Olea G. 2024. Reptiles as paleoenvironmental proxies and their association with the climate. En Guerrero-Arenas, R., & Jiménez-Hidalgo, E. (Eds.). (2024). Past Environments of Mexico. Springer Nature Switzerland. <https://doi.org/10.1007/978-3-031-51034-2>
- Czaplewski, N. J. 1987. Middle Blancan vertebrate assemblage from the Verde Formation, Arizona. Rocky Mountain Geology, 25(2), 133-155.
- Dalquest, W.W., and Mooser, O. 1980. Late Hemphillian mammals of the El Ocote local fauna, Guanajuato, Mexico. Texas Memorial Museum, Pearce-Sellards Series, v. 32, p. 1-25
- Dwyer, G. S., & Chandler, M. A. 2009. Mid-Pliocene sea level and continental ice volume based on coupled benthic Mg/Ca palaeotemperatures and oxygen isotopes. Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences, 367(1886), 157–168. <https://doi.org/10.1098/rsta.2008.0222>
- Eberle, J., Hutchison, J. H., Kennedy, K., Koenigswald, W. von, Macphee, R. D. E., & Zazula, G. 2019. The first Tertiary fossils of mammals, turtles, and fish from Canada's Yukon. American Museum Novitates, 2019(3943). <https://doi.org/10.1206/3943.1>
- Farina, B. M., Godoy, P. L., Benson, R. B. J., Langer, M. C., & Ferreira, G. S. (2023). Turtle body size evolution is determined by lineage-specific specializations rather than global trends. Ecology and Evolution, 13(6). <https://doi.org/10.1002/ece3.10201>
- Frías Díaz, L. 2024. Descripción de *Protherohyus brachydontus* (Mammalia: Tayassuidae) del Henfiliano Tardío de Rancho el Ocote y *Platygonus texanus* del Blancano de Arrastracaballos, Guanajuato.

- Güenther, E.W. 1968. Untersuchungen zur jungeszeitlichen und nacheiszeitlichen geologischen und paläontologischen geschichte, in Franz, T. (Ed.), Investigaciones sobre la historia geológica y paleontológica del Pleistoceno superior y del Postpleistoceno: Wiesbaden, El Proyecto México de la Fundación Alemana para la Investigación Científica (tomo 1), p. 32-37.
- Harris, A. H. 1987. Reconstruction of mid-Wisconsin environments in southern New Mexico. National Geographic Research, 3(2), 142-151.
- Hay, O. P. 1908. The fossil turtles of North America (No. 75). Carnegie Institution of Washington.
- Hay, O. P. 1916. Descriptions of some Floridian fossil vertebrates, belonging mostly to the Pleistocene. Annual Report of the Florida State Geological Survey 8:39-76
- Hibbard, C. W. 1955. Pleistocene vertebrates From The Upper Becerra (Becerra Superior) formation, Valley Of Tequixquiac, Mexico, with notes on other Pleistocene forms Pleistocene vertebrates from The Upper Becerra (Becerra Superior) Formation. Valley Of Tequixquiac. Mexico. With Notes On Other Pleistocene Forms\*: Vol. XII (Issue 5).
- Hibbard, C. W. 1964. Papers of the Michigan Academy of Science, Arts, and Letters 49
- Holman, J. A. 1972. Amphibians and reptiles. Bulletin of the American Museum of Natural History 148:55-71
- Hutchison, J. H. 1996. Testudines. in the terrestrial Eocene-Oligocene transition in North America (pp. 337–353). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511665431.017>
- Israde-Alcántara, I., Miller, W. E., Garduño-Monroy, V. H., Barron, J., & Rodríguez-Pascua, M. A. 2010. Palaeoenvironmental significance of diatom and vertebrate fossils from Late Cenozoic tectonic basins in west-central México: A review. Quaternary International, 219(1–2), 79–94. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2010.01.01>
- Jesús Balderas-Valdivia, C., & González-Hernández, A. 2023. Inventario de la herpetofauna de México 2023. [www.herpetologiamexicana.org](http://www.herpetologiamexicana.org)
- Jiménez-Hidalgo E. & Carranza-Castañeda, Ó. 2010. Blancan camelids from San Miguel de Allende, Guanajuato, central México. Journal of Paleontology 84(1): 51-65
- Jiménez Hidalgo, E. & Carranza Castañeda, O. 2011. The Pliocene Pronghorn *Hexobelomeryx fricki* (Mammalia: Artiodactyla) from San Miguel de Allende, Guanajuato, Central México. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas
- Joos, J., Pimiento, C., Miles, D. B., & Müller, J. 2022. Quaternary megafauna extinctions altered body size distribution in tortoises. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 289(1987). <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.1947>
- Joyce, W. G., Petričević, A., Lyson, T. R., & Czaplewski, N. J. 2012. A new box turtle from the Miocene/Pliocene boundary (latest Hemphillian) of Oklahoma and a refined chronology of

- box turtle diversification. *Journal of Paleontology*, 86(1), 177–190.  
<https://doi.org/10.1666/11-073.1>
- Marchand, M., Quinlan, M., & Swarth, C. W. 2004. Movement patterns and habitat use of eastern box turtles at the Jug Bay Wetlands Sanctuary, Maryland. *Conservation and ecology of turtles of the Mid-Atlantic region*, 55-62.
- McCord, R. D. 2002. Fossil history and evolution of the gopher tortoises (genus *Gopherus*). En: Van Devender, T. R. (Ed.) *The Sonoran Desert Tortoise: Natural History, Biology, and Conservation*. The University of Arizona Press and the Arizona-Sonoran Desert Museum. Tucson, Arizona, Estados Unidos. 389pp.
- McGrew, P. O. 1944. An Early Pleistocene (Blancan) fauna from Nebraska. *Geological Series, Field Museum of Natural History* 9(2):31-66
- Medina-Castañeda, C. I., Bravo-Cuevas, V. M., & Cruz, J. A. 2022. Turtles from the Late Pleistocene of Hidalgo and Puebla and their paleobiogeographic and paleoclimatic significance. *Quaternary International*, 634, 111-123.
- Meylan, P. A. 1995. Pleistocene amphibians and reptiles from the Leisey Shell Pit, Hillsborough County, Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 37(9):273-297
- Meylan, P. A. 2006. Introduction to the Land Tortoises: Family Testudinidae. En: Meylan, P. A. (Ed.) *Biology and Conservation of Florida Turtles*. 349pp
- Meylan, P. A., & Sterrer, W. 2000. *Hesperotestudo* (Testudines: Testudinidae) from the Pleistocene of Bermuda, with comments on the phylogenetic position of the genus. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 128, 51–76.  
<https://doi.org/10.1006/zjls.1998.0199>
- Miller, W. E. 1980. The late Pliocene Las Tunas local fauna from southernmost Baja California, México. In *Source: Journal of Paleontology* (Vol. 54, Issue 4).  
<https://www.jstor.org/stable/1304310>
- Milstead, W. W. 1956. Fossil turtles of Friesenhahn Cave, Texas, with the description of a new species of *Testudo*. *Copeia* 1956(3):162-171
- Moll, D., & Brown, L. E. 2017. Reinterpretation of the climatic adaptation of giant fossil tortoises in North America. *Herpetological journal* (Vol. 27).
- Moodie, K. B., & Van Devender, T. R. 1979. Extinction and extirpation in the herpetofauna of the southern high plains with emphasis on *Geochelone wilsoni* (Testudinidae) (Vol. 35, Issue 3). <https://about.jstor.org/terms>
- Mooser, O. 1958a. La Fauna “Cedazo” Del Pleistoceno en Aguascalientes.
- Mooser, O. 1958b. Una cebra fósil de la Mesa Central de México. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Anales*, v. 28, p. 359–363.

- Mooser, O. 1959. Un équido fósil del género *Neohipparion* de la Mesa Central de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Anales, v. 30, p. 375-388.
- Mooser, O. 1963. *Neohipparion monias* n. sp., équido fósil de la Mesa Central de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Anales, v. 34, p. 393-395.
- Mooser, O. 1964. Una nueva especie de équido del género *Protohippus* del Plioceno medio de la Mesa Central de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Anales, v. 35, p. 157-158.
- Mooser, O. 1973. Pliocene horses of the Ocote local fauna, central plateau of Mexico. *Southwestern Naturalist*, v. 18, p. 257-268.
- Mooser, O. 1980. Pleistocene fossil turtles from Aguascalientes, state of Aguascalientes.
- Morafka, D. J., K. H. Berry. 2002. Is *Gopherus agassizii* a desert-adapted tortoise, or an exaptive opportunist?, Implications for tortoise conservation. *Chelonian Conservation and Biology*. 4(2):263-287.
- Morgan, G. S. & Ridgway, R. B. 1987. Late Pliocene (late Blancan) vertebrates from the St. Petersburg Times site, Pinellas County, Florida, with a brief review of Florida Blancan faunas. *Papers in Florida Paleontology* 1:1-22
- Morgan, G. S. & Harris, A. H. 2015. Pliocene and Pleistocene vertebrates of New Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 68:233-438
- Nájera Hernández, L. 2006. Patrones de distribución de la familia Testudinidae del Pleistoceno-Holoceno de América del norte y descripción taxonómica de algunos fósiles del estado de Hidalgo, México.
- Nájera Hernández, L., Castillo Cerón, J.M. 2004. Fósiles de testudínidos del Estado de Hidalgo (abstract), in IX Congreso Nacional de Paleontología, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas: Chiapas, México, Instituto de Historia Natural y Ecología, p. 81.
- Nicolás, C., Cona, M., Sartor, C., Campagna, S., Villarroel, J., & Campos, C. 2016. Sobre las semillas de algarrobo (*Prosopis flexuosa*) y su paso por el tracto digestivo de la tortuga terrestre (*Chelonoidis chilensis*).
- Oelrich, T. M., 1957. The status of the Upper Pliocene turtle, *Testudo turgida* Cope. *Journal of Paleontology* 31(1):228-241
- Pacheco Castro, A. 2010. Roedores cricéticos de las faunas del henfiliano tardío y blanco temprano del centro de México.
- Pacheco-Castro, A. 2015. Bioestratigrafía de los roedores fósiles (Cricetidae y Geomyidae) del cenozoico tardío de San Miguel de Allende, Guanajuato y Tecolotlán, Jalisco, México.

- (Tesis de Maestría). Universidad Nacional Autónoma de México, México. Recuperado de <https://repositorio.unam.mx/contenidos/85139>
- Pacheco-Castro, A. 2022. La familia Cricetidae (Orden Rodentia) del neógeno tardío de México: bioestratigrafía, filogenia y paleoecología. Centro de Geociencias, UNAM. Recuperado de <https://repositorio.unam.mx/contenidos/3615982>
- Pacheco-Castro, A., Carranza-Castañeda, O., & Wang, X. 2025. First record of *Sigmodon minor* (Rodentia) in the early Blancan of central Mexico: migrants from the Great Plains, their chronology, paleoecology, and biogeography in response to paleoclimates. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-3880673/v>
- Peña-Serrano, J., Miranda-Flores, M., 2006, Hallazgo de un perezoso gigante y fauna asociada del Pleistoceno tardío en el municipio de Atoyac, Veracruz, México (abstract), in X Congreso Nacional de Paleontología y libreto guía excursión a Tepexi de Rodríguez, Puebla: Mexico D.F., Universidad Nacional Autónoma de México, Publicación Especial 5, p. 64.
- Repenning, C. A. 1962. The giant ground squirrel *Paenemarmota*. Journal of Paleontology 36(3):540-556
- Reynoso, V. H. 2006. Research on Fossil amphibians and reptiles in Mexico, from 1869 to early 2004 (including marine forms but excluding pterosaurs, dinosaurs, and obviously, birds). In Studies on Mexican Paleontology (pp. 209–231). Springer-Verlag. [https://doi.org/10.1007/1-4020-3985-9\\_10](https://doi.org/10.1007/1-4020-3985-9_10)
- Rhodin, A., Thomson, S., Georgalis, G., Karl, H.-V., Danilov, I., Takahashi, A., de la Fuente, M., Bourque, J., Delfino, M., Bour, R., Iverson, J., Shaffer, B., & van Dijk, P. P. 2015. Turtles and tortoises of the world during the rise and global spread of humanity: first checklist and review of extinct Pleistocene and Holocene chelonians. <https://doi.org/10.3854/crm.5.000e.fossil.checklist.v1.2015>
- Rogers, K. 1984. Herpetofaunas of the Big Springs and Hornet's Nest quarries (northeastern Nebraska, Pleistocene: Late Blancan). Transactions of the Nebraska Academy of Sciences 12:81-94
- Scotese, C. R., Song, H., Mills, B. J. W., & van der Meer, D. G. 2021. Phanerozoic paleotemperatures: The earth's changing climate during the last 540 million years. Earth-Science Reviews, 215, 103503. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2021.103503>
- Sealey, P. L., Morgan, G. S., Lucas, S. G., Connell, S. D., Love, D. W., & Jackson-Paul, P. B. 2001. The medial Blancan (late Pliocene) Arroyo de la Parida local fauna, Socorro county, New Mexico. In geological society of America abstracts with programs, (vol. 33, no. 5, p. 56).
- Smith H. F., Hutchison, J. H., Townsend, K. E. B., Adrian, B. and Jager D. 2017. Morphological variation, phylogenetic relationships, and geographic distribution of the Baenidae (Testudines), based on new specimens from the Uinta Formation (Uinta Basin), Utah (USA). PLoS ONE 12(7)



- Steadman, D. W., Carranza-Castañeda, Ó., 2006, Early Pliocene to Early Pleistocene birds from central México, Pp 61-71 in Carranza-Castañeda, O., Lindsay, E.H. (eds) Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange: Universidad Nacional Autónoma de México: Instituto de Geología and Centro de Geociencias, Publicación Especial, 4, 61-71.
- U.S. Geological Survey, Western Ecological Research Center. 2002. Desert Tortoise (*Gopherus agassizii*). De <https://pubs.usgs.gov/publication/87369#:~:text=The%20desert%20tortoise%20is%20widely,Arizona%2C%20Sonora%2C%20and%20Sinaloa.>
- Vlachos, E. 2018. A review of the fossil record of north american turtles of the clade Pan-Testudinoidea. In Bulletin of the Peabody Museum of Natural History (Vol. 59, Issue 1). <http://peabody.yale.edu>
- Vlachos, E., & Rabi, M. 2018. Total evidence analysis and body size evolution of extant and extinct tortoises (Testudines: Cryptodira: Pan-Testudinidae). Cladistics, 34(6), 652–683. <https://doi.org/10.1111/cla.12227>
- Wagner, H. M., & Prothero, D. R. 2001. Magnetic stratigraphy of the late Pliocene mammal-bearing deposits from Gypsum Ridge, San Bernardino County, California.
- Wang, E., Donatti, C. I., Ferreira, V. L., Raizer, J., & Himmelstein, J. 2011. Food habits and notes on the biology of *Chelonoidis carbonaria* (Spix 1824)(Testudinidae, Chelonia) in the southern Pantanal, Brazil. South American Journal of Herpetology, 6(1), 11-19.
- Wang, Y., Cerling, T. E., & MacFadden, B. J. 1994. Fossil horses and carbon isotopes: new evidence for Cenozoic dietary, habitat, and ecosystem changes in North America. In Palaeoecology (Vol. 107).
- Weems, R. E. 2023. The geology and vertebrate paleontology of Calvert Cliffs, Maryland, USA- Volume 2 Turtles and Toothed Whales. <https://smithsonian.figshare.com/ScholarlyPress>.
- Weems, R. E., Lucas, S. G., Sequeira, C., Chesnel, V., Rodríguez, D., Alvarado, G. E., Ramírez, T., Vargas, A., & Vargas, C. 2025. Late Miocene turtles from Southern Costa Rica. Revista Geológica de América Central, 72. <https://doi.org/10.15517/rgac.2025.65017>
- White, R. S., Mead, J. I., Baez, A., & Swift, S. L. 2010. Localidades de vertebrados fósiles del Neógeno (Mioceno, Plioceno y Pleistoceno): una evaluación preliminar de la biodiversidad del pasado.
- Whitfield, S. M., Valle, D., Figueroa, A., Chin, B., Bravo-Gallegos, H., & Leone, F. 2022. Burrow characteristics and habitat associations of Gopher Tortoises in urban pine rockland reserves (Miami, Florida, USA). Ichthyology & Herpetology, 110(1), 22-32.
- Woodburne, M.O., 2010, The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens: Journal of Mammal Evolution, 17, 245-264

- Woodbury, A. M. & Hardy, R. 1948. Studies of the Desert Tortoise, *Gopherus agassizii*. Ecological Monographs 18, 145-200
- Xiaoming Wang & Carranza Castañeda, Ó. 2008. Earliest Hog-Nosed (Mephitidae-Carnivora), from the Pliocene of Guanajuato Mexico and origin of South American Skunks. Zoological Journal of the Linnean Society 154, 386-407.