



Universidad Autónoma de Querétaro
Facultad de Ciencias Naturales
Licenciatura en Biología



**ROEDORES CRICÉTIDOS DE LAS FAUNAS DEL HENFILIANO
TARDÍO Y BLANCANO TEMPRANO DEL CENTRO DE MÉXICO**

TESIS INDIVIDUAL

Que como parte de los requisitos para obtener el título de

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

Presenta:

Adolfo Pacheco Castro

Director de Tesis:

Dr. Oscar Carranza-Castañeda

SINODALES

Dr. Oscar Carranza-Castañeda
Presidente

Firma

Dr. Juan Malda Barrera
Secretario

Firma

Dr. Carlos López González
Vocal

Firma

Dra. Guadalupe Malda Barrera
Suplente

Firma

Biól. Jaime Ángeles Ángeles
Director de la Facultad

Dr. Luis Hernández Sandoval
Director de Investigación y Posgrado

Campus Juriquilla
Querétaro, Qro.
Mayo del 2010
México

No. Adq.	H73503
Clas.	TS
	569-35
	P116r

RESUMEN

El estudio paleontológico de los roedores fósiles en el Mioceno-Plioceno de México se encuentra en sus inicios, tan solo dos faunas han sido reportadas para México. En el presente trabajo se describen dos faunas de roedores fósiles para el centro de México, los cuales se distribuyen en las Edades de mamíferos Terrestres de Norte América del Henfiliano tardío (~4.8 Ma) y Blancano temprano (~3.6 Ma.). Estos roedores fueron colectados en dos localidades de microfósiles que presentan edades radiométricas precisas. La primera de estas localidades es conocida como Jalteco 26, y se localiza en la cuenca de Tecolotlán en el Estado de Jalisco. La segunda localidad es conocida como GTO 12 y se encuentra en el Graben de San Miguel Allende en el Estado de Guanajuato. La prospección y colecta de los microvertebrados fósiles en estas localidades se realizó siguiendo las técnicas propias de la micropaleontología, las cuales se centran en el "Tamizado en Agua". Se colectaron 81 dientes molariformes de roedores cricétidos, 73 en "Jalteco 26" y 8 en "GTO 12". De los roedores colectados 78 pertenecen a la subfamilia de Sigmodontinae, dos pertenecen a la subfamilia Neotominae y uno a Arvicolinae. Los roedores sigmodontos corresponden a dos Géneros, *Calomys* y *Sigmodon*. Los roedores neotominae pertenecen al subgénero *Paraneotoma*. El molar de Arvicolinae fue identificado a nivel de Subfamilia. Los roedores cricétidos en la actualidad son el segundo grupo con mayor diversidad del planeta, las subfamilias más diversas de éstos se originaron y radiaron en el Mioceno-Plioceno de Norte América. Los modelos evolutivos, paleobiogeográficos y biocronológicos de los cricétidos están basados en evidencias fósiles encontradas en el Centro y Sur de Estados Unidos, por lo que, la prospección y descripción de faunas de roedores fósiles en el Centro de México supone un avance en el entendimiento de los procesos que les permitieron a estos roedores colonizar el continente americano.

Palabras clave: Roedores cricétidos, Sigmodontinae, Arvicolinae, Neotominae, Centro de México, Henfiliano tardío, Blancano temprano.

ABSTRACT

The paleontological study of fossil rodents from the Miocene-Pliocene of Mexico is recent, only two faunas have been reported for Mexico. In this paper I describe two new fossil rodent faunas from central Mexico, which are distributed in the North America Land Mammals Ages (NALMA) of late Hemphillian (~ 4.8 Ma) and early Blancan (~ 3.6 Ma). These rodents were collected at two microfossils locations that present accurate radiometric ages. The first of these localities is known as Jalteco 26, and is located in the Tecolotlán basin in the State of Jalisco. The second location is known as the GTO 12 and is located in San Miguel Allende Graben in the state of Guanajuato. The prospection and collection of these microvertebrates fossils at these localities was made following micropaleontology techniques, which are called "Screen washing". 81 molariform teeth of Cricetidae were collected, 73 teeth were collected in "Jalteco 26" and 8 teeth were collected in "12 GTO." 78 rodents teeth correspond to the family Sigmodontinae, two belong to the subfamily Neotominae and one was identified as Arvicolinae. Two genera to Sigmodont rodents was identified, *Calomys* and *Sigmodon*. Neotominae rodents was identified as subgenus *Paraneotoma*. The Arvicolinae molar wasn't identified. Cricetidae rodents are currently the second most diverse group on the planet, the most diverse of these subfamilies were originated and radiated in the Miocene-Pliocene of North America. Evolutionary, biochronological and palaeobiogeographic cricetid models are based on fossil evidence found in the Central and South from USA, so that the exploration and description of fossil rodent faunas in Central Mexico is a breakthrough in the understanding processes that allowed the rodents to colonize the Americas.

Keywords: Rodentia Cricetidae, Sigmodontinae, Arvicolinae, Neotominae, Central Mexico, late Hemphillian and early Blancan.

A mis padres, mis hermanas y mi abue Roble....

AGRADECIMIENTOS

Gracias Dr. Carranza-Castañeda por las oportunidades brindadas, por su paciencia, por su campo y por enseñarme a ser paleontólogo, no defraudare la estirpe.

Gracias Bióloga Ilda Troncoso por su música clásica, por sus consejos en las restauraciones de los fósiles y por enseñarme a no despreciar esos pequeñísimos detalles que siempre complementan un todo cuando les aplicamos glyptol.

Expreso mi gratitud a la UNAM por tener siempre las puertas abiertas y por ser potenciadora de ese mundo maravilloso que estudia la ciencia. Gracias UNAM por ser en toda la expresión de la palabra una Universidad.

Expreso mi gratitud a mi alma Mater la UAQ, ella que me recibió del mundo y me enseñó a observar, ella que con sus maestros y sus alumnos biólogos disparó en mí la curiosidad de vivir. Gracias UAQ por enseñarme a ser biólogo.

Gracias a mis asesores, ellos a quienes escogí porque los admiro.

Gracias Dr. Juan Malda por esos discursos mitológicos-científicos que sentí tan míos, esos discursos sobre la roca que me transportaban al pasado y me hacían soñar con la paleo.

Gracias Dr. Carlos López por enseñarme a transformarme en campo, porque es en los cerros donde de verdad se es biólogo, te agradezco ese ejemplo de fortaleza para cuando buscamos aquello que nos hace feliz, ya sean gatos o fósiles.

Gracias Dr. Guadalupe Malda por ese apoyo incondicional que siempre ha tenido conmigo, le agradezco que nos quiera tan solo por ser biólogos y nos reciba siempre con una sonrisa, ya sabe que cuenta conmigo.

Gracias a mis amigos, mis compañeros biólogos y los geólogos también, porque son ellos con quienes compartes la casa de campaña, los pasos, las emociones, los atardeceres y la ciencia.

Gracias familia, porque sin ustedes no se quien sería. Gracias mamá por tu confianza en mí, por tu amor y paciencia, por querer tanto a tu familia y a tu trabajo, gracias papá por tus consejos, por tu alegría por siempre estar ahí conmigo. Gracias abue sol, por tu ternura, por tu comprensión, por tu ejemplo, por tu incansable fuerza. Gracias hermanitas por quererme y admirarme.

Gracias vida, gracias Dios.

INDICE

	Página
RESUMEN	i
ABSTRACT	ii
DEDICATORIAS	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
INDICE	v
I. INTRODUCCIÓN	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA	4
GENERALIDADES	4
Importancia actual y Ecología de los roedores.....	4
Caracteres diagnósticos de Rodentia.....	5
Masticación (El Roer y el masticar).....	6
Patrones morfológicos en los molares de Cricetidae.....	7
PALEONTOLOGÍA DE LOS ROEDORES EN NORTE	
AMÉRICA	8
Breve historia evolutiva de los roedores de Norte	
América.....	8
Importancia biocronológica de los roedores.....	11
Regiones Paleobiogeográficas	12
LOS ROEDORES FÓSILES DEL MIOCENO-PLIOCENO DE	
MÉXICO	13
Fauna de Yepómera (Estado de Chihuahua)	13
Fauna de Rancho El Ocote (Estado de Guanajuato)	14
III. ÁREA DE ESTUDIO	16
Jal-Teco 26 "Kowallis".....	16
Ubicación.....	16
Estratigrafía.....	16
Edad.....	18
GTO 12 "La Pantera"	19

Ubicación.....	19
Estratigrafía.....	20
Edad.....	20
III. MATERIAL Y MÉTODOS.....	21
TRABAJO EN CAMPO.....	21
Prospección.....	21
Colecta por tamizado en agua	22
TRABAJO EN LABORATORIO.....	23
Triado	23
Limpieza y preparación.....	23
Identificación y nomenclatura.....	23
Medidas	24
Niveles de desgaste en los molares de los roedores	25
Catálogo.....	26
Gráficas de Largo Total y Ancho Posterior.....	26
IV. RESULTADOS	26
SUBFAMILIA SIGMODONTINAE	
Género <i>Sigmodon</i>	27
Sistemática paleontológica.....	27
Sinonimias.....	27
Material referido	27
Distribución y Edad.....	28
Diagnosís.....	28
Descripción de los molares superiores.....	28
Descripción de los molares inferiores	30
Medidas y Gráficas.....	32
Discusión del género	38
Género <i>Calomys</i>	39
Sistemática Paleontológica.....	41
Sinonimias.....	41

Material referido	41
Distribución y Edad.....	41
Diagnosis.....	41
Descripción de los molares	42
Medidas	42
Discusión del género.....	43
SUBFAMILIA NEOTOMINAE	
Género <i>Neotoma</i>	46
Sistemática paleontológica.....	46
Material referido	46
Distribución y Edad.....	46
Diagnosis.....	46
Descripción.....	46
Discusión	47
SUBFAMILIA ARVICOLINAE	
Sistemática paleontológica.....	49
Sinonimias.....	49
Material referido	49
Distribución y Edad.....	49
Diagnosis.....	49
Discusión	49
V. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	51
FAUNAS DE ROEDORES FÓSILES.....	51
Fauna de roedores de Jalteco 26	51
Edad.....	51
Paleoambiente	51
Fauna de roedores de GTO 12	52
Edad.....	53
Paleoambiente.....	53

PALEOBIOGEOGRAFÍA Y BIOCROLOGÍA.....	54
Regiones de roedores fósiles en México	
(Arvicolinae)	54
Regiones de roedores fósiles en México	
(Sigmodontinae)	55
Propuestas paleobiogeográficas y Biocronológicas	55
Subfamilia Arvicolinae	55
Subfamilia Sigmodontinae	56
ALGUNOS ASPECTOS EVOLUTIVOS DE LOS ROEDORES	
SIGMODONTOS, NEOTOMINOS Y ARVICOLINOS.....	56
Origen y Radiación de Sigmodontinae.....	56
¿Sobrelapamiento de Nicho?	57
LITERATURA CITADA	60
INDICE DE TABLAS Y GRÁFICAS.....	ix
INDICE DE FIGURAS.....	x
ANEXO.....	xi

INDICE DE TABLAS Y GRÁFICAS

Tabla		Página
1	Especies de cricétidos fósiles reportados para México.....	14
2	Medidas de los molares de <i>Sigmodon</i>	32
3	Medidas de los molares de <i>Calomys</i>	42
Gráfica		
1	Gráfica de las medidas ancho posterior y largo total de los molares uno y dos de <i>Sigmodon</i>	33

INDICE DE FIGURAS

Figura		Página
1	Principales características diagnosticas de los roedores.....	6
2	Grados morfofuncionales en los molares de múridos.....	8
3	Divisiones y subdivisiones biocronológicas basadas en roedores arvicolininos.....	12
4	Regiones faunísticas de microtinios	13
5	Ubicación a nivel de Estado y Municipio de las localidades microfósiles, JalTeco 26	16
6	Ubicación de JalTeco 26 dentro de la cuenca de Tecolotlán	17
7	Columna estratigráfica de la cuenca de Tecolotlán.....	18
8	Ubicación de GTO 12 dentro del graben de San Miguel Allende	19
9	Columna estratigráfica de la localidad GTO 12.....	20
10	Terminología de las cúspides de en los molares de Sigmodontinae.....	24
11	Medidas largo total y ancho posterior de los molares	25
12	Molares superiores uno de <i>Sigmodon sp.</i>	34
13	Molares inferiores uno de <i>Sigmodon sp.</i>	35
14	Molares superiores dos de <i>Sigmodon sp.</i>	36
15	Molares inferiores dos de <i>Sigmodon sp.</i>	37
16	Molares de <i>Calomys sp</i>	43
17	Molar superior tres de <i>Paraneotoma sp.</i>	46
18	Molar de Arvicolinae	49
19	Distribución actual de Neotominae y Sigmodontinae	58

II. INTRODUCCIÓN

El estudio paleontológico del cenozoico tardío en México, ha centrado su atención en la megafauna fósil de los órdenes: Perissodactyla, Artiodactyla, Proboscidea, Carnivora, y Xenarthra (Carranza-Castañeda, 2006). Son pocos los estudios enfocados a los microfósiles de mamíferos, como los pertenecientes a: Rodentia, Lagomorpha, Insectívora y Chiroptera (Alvarez, 1966; Miller y Carranza-Castañeda, 1982; Lindsay & Jacobs, 1985; Carranza-Castañeda & Walton, 1992).

Los roedores en la actualidad son el grupo de mamíferos más exitoso sobre la tierra, esto en base a: su amplia distribución geográfica, colonizando la mayor parte de la superficie terrestre y a su enorme diversidad de géneros y especies. El 42% de todas las especies de mamíferos vivientes son roedores (Vaughan, 1988; Feldhamer *et al*, 2007).

Este éxito en los roedores se debe a su gran sensibilidad ante los cambios, tanto bióticos como abióticos. Esta sensibilidad es producto de sus altas tasas de reproducción y su gran capacidad de adaptarse a microambientes (Feldhamer *et al*, 2007). Estos procesos intrínsecos de los mamíferos con menor talla, al expresarse durante millones de años, resultan en extinciones y radiaciones adaptativas observables en el registro fósil.

La familia Cricetidae es la segunda familia más diversa del orden Rodentia. El origen y radiación de esta familia tuvo lugar en Norte América durante el Oligoceno-Mioceno-Plioceno. Las tres subfamilias con mayor diversidad de estos cricétidos son: Sigmodontinae, Arvicolinae y Neotominae, las cuáles se originaron y radiaron en el norte y centro de América durante el Mioceno tardío-Plioceno (Marshall, 1979; Jacobs & Lindsay, 1984; Carranza-Castañeda & Walton, 1992; Macdonald, 2001; Woodburne *et al.*, 2006; Lazzari *et al.*, 2008).

Durante el Mioceno tardío- Plioceno temprano (9 - 3 Millones de años) los ambientes en Norte América se encontraban en constante cambio, ya que durante este tiempo, la temperatura en todo el mundo descendió progresivamente hasta culminar en dos importantes glaciaciones, este enfriamiento provocó a su vez, la desertificación gradual del continente americano. En el final de este periodo, el Puente Terrestre Panameño se estableció por completo, uniendo a Sur América

con Norte América, modificando la corriente del golfo, afectando el clima de todo el mundo. El desarrollo intermitente y la consolidación de este puente terrestre, permitió el evento biológico más importante de América, conocido como Gran Intercambio de Biotas entre las Américas "GABI", fenómeno caracterizado por la migración de faunas y floras de Norte América a Sur América y viceversa. Las faunas y floras que participaron en el GABI evolucionaron aisladas por más de 150 Ma., esto debido a que los continentes se separaron durante el Jurásico tardío por la acción de la Tectónica de Placas (Marshall, 1979; Woodburne *et al.*, 2006).

Los cambios ambientales y biológicos suscitados durante el Mioceno/Plioceno de Norte América, provocaron en la fauna extinciones, el incremento poblacional de alguna especie, o bien, radiaciones adaptativas de algún grupo. Estos fenómenos los podemos observar en el registro fósil de los mamíferos de Norte América, incluyendo a los roedores. (Marshall *et al.*, 1979; Woodburne *et al.*, 2006).

Los roedores cricétidos descritos en esta tesis corresponden a las subfamilias Sigmodontinae, Neotominae y Arvicolinae, estos roedores habitaron el centro de México durante el Mioceno tardío/Plioceno temprano y pertenecen a las Edades de Mamíferos Terrestres de Norte América (NALMA) del Henfilliano (9-4.8 Ma.) y del Blancano (4.8-1.8 Ma.).

El estudio paleontológico de estas tres subfamilias en la historia de los roedores americanos ha puesto a la luz importantes descubrimientos, los cuales se describen a continuación.

La expansión gradual de las zonas de sabana provocada por el enfriamiento y desertificación progresiva del continente, indujo en los cricétidos el desarrollo en la hipsodoncia de sus molares. La hipsodoncia en los cricétidos disparó la radiación de los arvicolinos y sigmodontinos, formándose así, nuevas especies mejor adaptadas al ambiente de sabana (Marshall *et al.*, 1979).

Las extinciones y radiaciones de los roedores cricétidos, en especial de los arvicolinos, han permitido a los paleontólogos la formación de unidades biocronológicas muy precisas, las cuales dividen o subdividen las edades del Henfilliano y Blancano de Norteamérica (Bell, 2000).

El origen y radiación de la Subfamilia Sigmodontinae (segunda más diversa de Cricetidae) aparentemente aconteció en el Sur de Norte América (Marshall *et al.*, 1979; Jacobs y Linsay, 1985; Carranza-Castañeda y Walton, 1992)

Roedores fósiles de la familia Cricetidae han sido estudiados en varias localidades fósiles de Henfiliano y Blancano de los Estados Unidos, sin embargo en México solo se han estudiado dos faunas de roedores fósiles, la fauna de Yepómera que corresponde al Henfiliano tardío- Blancano temprano) (Jacobs y Linsay, 1985) y la fauna de Rancho el Ocote que corresponde a lo más tardío del Henfiliano tardío (Carranza-Castañeda y Walton).

En el presente trabajo se describen dos faunas de roedores fósiles para el centro de México. La primera se encuentra en el Estado de Jalisco en la Cuenca de Tecolotlán y es conocida como Jal-Teco 26 "Kowallis". Los fósiles de microvertebrados encontrados en esta localidad se encuentran depositados estratigráficamente por encima de una ceniza volcánica que ha sido datada con anterioridad y presenta una edad de 4.89 Ma (Kowallis *et al.*, 1998), justo en el límite entre el Henfiliano y Blancano.

La fauna de roedores fósiles de Jalteco 26 supone el primer registro del Mioceno tardío para el Estado de Jalisco y el tercero para todo el País.

La segunda fauna de roedores fósiles que se describe se encuentra en el Estado de Guanajuato, en el Graben de San Miguel Allende, en la localidad conocida como GTO-12 "La Pantera". Estos fósiles de microvertebrados se encuentran depositados entre dos cenizas volcánicas, las cuales han sido datadas con anterioridad por Kowallis *et al.*, (1998), asignándole a estas una edad de 3.9 Ma. y 3.3 Ma. Por asociación faunística y edad, es una localidad típica del Blancano (Carranza-Castañeda, 2006)

El último trabajo de roedores fósiles realizado en nuestro País, se llevo a cabo en este mismo Graben, los roedores fósiles encontrados pertenecían a la faunas del Henfiliano tardío y Blancano temprano (Carranza-Castañeda y Walton, 1992), por lo que la descripción de los roedores de GTO-12 ubicados en ~3.9 Ma

se suma al conocimiento que se tiene sobre las faunas de roedores fósiles dentro de este Graben.

Los modelos evolutivos, biocronológicos, paleogeográficos y paleoambientales basados en roedores fósiles de Norteamérica, están sustentados en evidencia fósil encontrada principalmente en Estados Unidos, la evidencia fósil colectada en el centro de México supone un gran avance para el entendimiento de estos procesos en la segunda familia más diversa del grupo.

III. REVISIÓN DE LITERATURA

GENERALIDADES

Importancia actual y ecología de los Roedores

El orden Rodentia es el grupo de mamíferos más exitoso, en términos de diversidad taxonómica, número de individuos y distribución mundial (Jacobs, 1984; Carroll, 1988 y Feldhamer *et al*, 2007).

Los roedores se han adaptado muy bien a una gran variedad de hábitats, terrestres, arbóreos, subterráneos y semiacuáticos. (Feldhamer *et al*, 2007). Son también capaces de correr, brincar, escarbar, nadar y hasta planear (Jacobs, 1984).

Los roedores son generalmente herbívoros, se alimentan de semillas, corteza, frutos, hojas, bulbos, y follaje, aunque dependiendo de la época y la disponibilidad de alimento pueden llegar a ser omnívoros, complementando su dieta con invertebrados, pequeños vertebrados y hasta en casos extremos se ha observado coprofagia (Jacobs, 1984; Ceballos y Oliva, 2005; Feldhamer *et al*, 2007).

Los hábitos de alimentación en los roedores, los cuales depredan plántulas y dispersando semillas, inciden en la estructura y función de las comunidades vegetales (Ceballos y Oliva, 2005).

El tamaño de los roedores varía, aunque generalmente es bimodal, es decir, pueden observarse roedores de gran talla que van de los 5 a los 60 kilogramos, como los capibaras, o roedores de menor talla, que se mantienen en un rango de entre los dos y los 900 gramos, como los múridos o los cricétidos. (Bourliere, 1975 in Jacobs, 1984).

La talla pequeña en los animales les confiere ciertas ventajas y desventajas ecológicas. Los animales pequeños, como los roedores, son capaces de explotar una gran cantidad de microhabitats, lo que promueve su especiación con el transcurrir de las generaciones. La talla pequeña suscita también las altas tasas de reproducción, las grandes poblaciones y los varios niveles tróficos, por lo que los roedores ocupan un lugar fundamental dentro del ecosistema (Jacobs, 1984).

La talla pequeña y su alta especificidad a los microambientes, vuelve a los roedores susceptibles a los cambios bruscos en su ambiente, lo que ha menudo provoca su extinción (Ceballos y Oliva, 2005), sin embargo, la extinción de determinados taxa, los cuales se encontraban ocupando un espacio en el ecosistema, permite a su vez la radiación adaptativa de otros grupos al ocupar este nicho disponible.

Caracteres diagnósticos de Rodentia

El principal carácter diagnóstico que separa a los roedores de su grupo hermano los lagomorfos, es su único par de incisivos, tanto superiores como inferiores (Vaughan, 1988).

Los incisivos presentan una raíz abierta, que se extiende a lo largo de la mandíbula y maxila, permitiendo el crecimiento continuo del diente, estrategia evolutivamente seleccionada por la acción del roer, de ahí que el nombre roedor se haya derivado del latín *Rodere* (Jacobs, 1984; Feldhamer *et al*, 2007) (Figura 1).

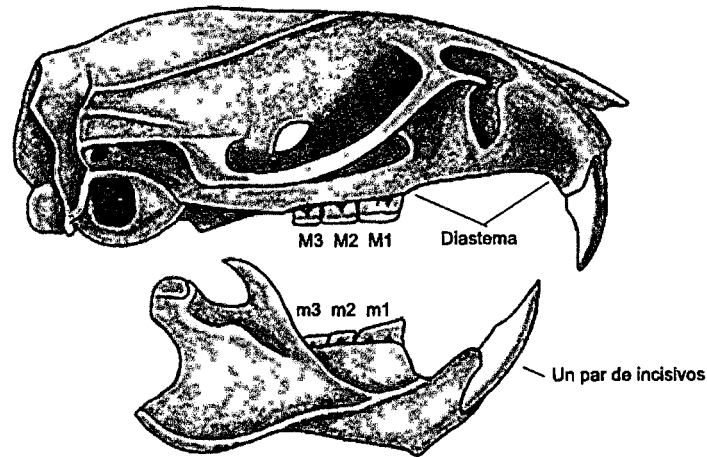


Figura 1. Principales características diagnosticas de los roedores: un par de incisivos maxilares y un par de incisivos mandibulares de crecimiento continuo; un largo diastema entre incisivos y dientes molariformes, y 3 molares en cada rama de la mandíbula o maxila.

En Rodentia el canino está ausente, lo que permite la presencia de un diastema entre los incisivos y los molares (Jacobs, 1984; Feldhamer *et al.*, 2007).

El número de dientes molariformes en Rodentia es variado, algunos roedores como los sciuridos por ejemplo, presentan uno o dos premolares además de los tres molares observados en toda la superfamilia muroidea. En esta tesis se observan roedores de la familia Cricetidae, los cuales presentan la siguiente formula: Incisivo (I) 1/1, Canino (C) 0/0, Premolar (Pm) 0/0, Molar (M) 3/3 (Feldhamer *et al.*, 2007).

Masticación (el roer y el masticar)

Los roedores tienen una dentadura que exhibe una división de trabajo entre los incisivos y los dientes molariformes (Vaughan, 1988).

Los incisivos actúan como cinceles con los que se roe el alimento, se cortan plantas o, en el caso de algunas formas fosoriales, se retiran del paso rocas y tierra (Jacobs, 1984; Vaughan, 1988). Dichos dientes están sometidos a un intenso desgaste por lo que se convirtieron en piezas de crecimiento permanente desde el comienzo de la evolución del grupo (Vaughan, 1988).

El complejo masticatorio es una de las estructuras que más ha evolucionado en el grupo de los roedores. La dentición particular de los roedores es producto de su éxito evolutivo (Miwer-Barakat, 2005). Los dientes molariformes son las estructuras dentarias que más han cambiado, estas nos proporcionan información taxonómica precisa, sobre la especie, tipo de alimentación, y nos permite indagar en la reconstrucción de los ambientes que habitan o que habitaron los roedores (Rincón, 2005).

Patrones morfológicos en los molares de Cricetidae

Los cricétidos presentan una gran diversidad en las estructuras oclusares molariformes, está ha podido ser explicada bajo los siguientes cuatro grados morfofuncionales (Fig. 2):

- Grado tipo B, este grado se caracteriza porque la masticación se realiza mediante movimientos oblicuos, además de que las cúspides y los valles oclusales de los molares inferiores y superiores, corresponden y se complementan al momento de la masticación, este grado es comúnmente observado en herbívoros mixtos.
- Grado tipo C se caracteriza porque la masticación se realiza mediante movimientos oblicuos, al igual que el tipo B, sin embargo, las cúspides y los valles sufren de un gran uso en los primeros estadios de desgaste, y la zona oclusal se observa aplanada, este grado es típico de herbívoros de sabana.
- Grado tipo M y O, se caracteriza porque los movimientos masticatorios son longitudinales, y se observa que las cúspides y valles de la superficie oclusal se corresponden y se complementan entre los molares superiores e inferiores.
- Grado tipo D, se caracteriza porque los movimientos masticatorios son longitudinales, al igual que el M y O, sin embargo, las cúspides y valles sufren de un gran desgaste al igual que el tipo B, por lo que la superficie oclusal es aplanada, este grado es típico de roedores

herbívoros adaptados a ambientes muy desérticos (Lazzari *et al.*,2008).

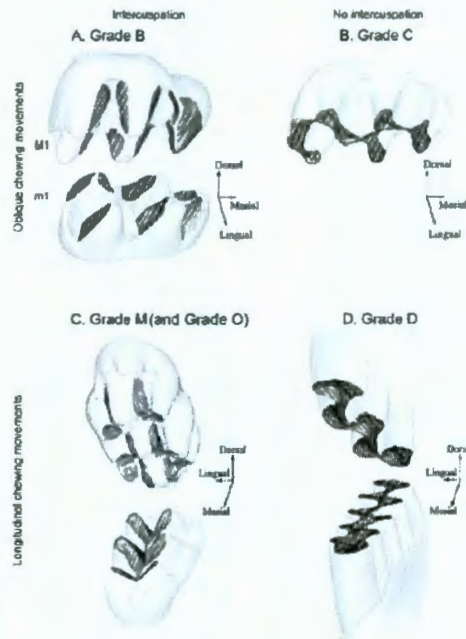


Figura 2. Se observan los 4 grados morfofuncionales presentes en los múridos.

PALEONTOLOGÍA DE LOS ROEDORES EN NORTE AMÉRICA

Breve historia evolutiva de los roedores en Norte América

El orden Rodentia como tal, se origina durante el Paleoceno tardío en Asia (Carroll, 1988; Vaughan, 1988; Macdonald, 2001; Van, 2004), este orden y el orden Lagomorfa se encontraban dentro de un mismo orden, llamado Glires (Carroll, 1988), sin embargo la filogenia y validez del grupo Glires esta entre dicho, la carencia de evidencia fósil Asiática dificulta las reconstrucciones filogenéticas de este grupo (Van, 2004).

Los roedores migraron desde Asia hacia Norte América a través del estrecho de Bering. El roedor más antiguo que se conoce en Norte América es el Sciuromorfo *Paramys atavus*, datado del Paleoceno tardío (~ 57 Ma) (Carroll, 1988).

Para el Mioceno tardío, los roedores eran muy abundantes en Norte América, los grupos más importantes que encontramos en el registro fósil durante este tiempo son: los sciuridos, geomidos, heteromidos, y cricétidos (Linsay & Jacobs, 1984; Carranza-Castañeda & Walton, 1992; Martín et al., 2002; Peláez-Campomanes y Martín, 2005). Todos estos grupos son comunes en las faunas fósiles de México (Carranza-Castañeda, 2006).

La mayor parte de los roedores fósiles encontrados en México corresponden a la familia Cricetidae. Esta familia es en la actualidad la segunda más diversa de rodentia, y para el registro fósil del Mioceno tardío de México se conocen 11 especies en 6 géneros: *Copemys*, *Calomys*, *Baiomys*, *Prosigmodon*, *Neotoma*, y *Phliophenacomys* (Jacobs & Lindsay, 1984 y Carranza-Castañeda & Walton, 1992).

Desde finales del Mioceno tardío, los roedores cricétidos de Norte América han arribado varias veces hacia Sur América, participando activamente en el Gran Intercambio de Biotas entre las Américas (Marshall, 1979; Macdonald, 2001 y Woodburne *et al.*, 2006). La colonización de Sur América por parte de los cricétidos, se dio a través de la subfamilia Sigmodontinae, la cual radió adaptativamente en Norte América (Jacobs & Lindsay, 1985 y Carranza-Castañeda & Walton, 1992) durante periodos de gran actividad geológica. Para finales del Mioceno, el puente terrestre se consolidó modificando la corriente del golfo y se incrementaron los periodos de glaciaciones, las cuales permitieron la expansión de las sabanas hasta Sur América y con ello el arribo de los primeros sigmodontos (Marshall, 1979; Macdonald, 2001 y Woodburne *et al.*, 2006)

El origen, diversificación y arribo de los sigmodontos en América es cuestión de debate entre paleontólogos, fenetistas y sistemáticos moleculares. Hershkovitz, Savage y Reig *in* Engel *et al.* (1998), han propuesto que los ancestros de los sigmodontos son roedores Africanos, los cuales cruzaron hacia Sur América “nadando” (waif dispersal) durante el Mioceno temprano, hace 20 Ma, posteriormente radiaron en Sur América y migraron hacia Norte América cuando el puente panameño estuvo consolidado, durante el Plioceno. La hipótesis se sustenta principalmente en que la forma simple o compleja del falo, es un carácter

plesiomórfico, donde lo más primitivo es lo más complejo, entonces al observar que los roedores Sur Americanos y Africanos presentaban un falo complejo, mientras que los roedores Norteamericanos presentaban un falo simple, concluyeron que los primeros son más ancestrales que los segundos, a esta hipótesis se le conoce con el nombre de "early arrival hipótesis" (Engel *et al.*, 1998). Sin embargo otros autores como Hooper y Muser (1964) si bien consideran como plesiomórfica esta característica, no la consideran como primitiva. Es hasta los trabajos fenéticos y cladísticos de Carlington (1980), que se observa que no es posible dividir a los Roedores del Nuevo mundo en base a un falo complejo o simple, ya que no es un carácter plesiomórfico.

Patterson y Pascual (1968), y Simpson (1950, 1969), proponen una hipótesis distinta, llamada "late-arrival hipótesis". Ellos creen que los fósiles de roedores encontrados en Sur América, en la edad de mamíferos terrestres del Montehermosiano, que corresponde al Henfiliano tardío de las NALMA, son los primeros sigmodontos que cruzaron hacia Sur América. La hipótesis considera que estos roedores invadieron Sur América una vez consolidado el Puente Terrestre Panameño, durante el Gran Intercambio de Biotas entre las Américas (Web 1976).

Marshall (1979), propone un modelo paleobiogeográfico distinto, el cual considera que los roedores sigmodontinos comenzaron a evolucionar en Norte América hace 7 Ma. y arribaron a Sur América varias veces antes de la formación del puente terrestre, estos roedores llegaron a la par de las sabanas a aquel continente, ayudados por los descensos del mar producto de fuertes glaciaciones.

Baskin (1978, 1979), Jacobs y Linsay (1985) y Carranza-Castañeda y Walton (1992) sugieren que los sigmodontinos comenzaron a radiar en el Centro América (Sur de Norte América) antes de la formación del puente terrestre.

Importancia biocronológica de los roedores

El alcance biocronológico de los pequeños vertebrados fósiles, es mucho menor en relación al alcance observado por la megafauna en el registro fósil. Las altas tasas de reproducción y la especificidad a microambientes, confiere a los pequeños vertebrados terrestres la capacidad de evolucionar en periodos de tiempo muy cortos, es por ello que ha menudo se utiliza a los roedores como indicadores biocronológicos precisos, lo que permite una mayor exactitud en la delimitación de las edades y subedades de mamíferos terrestres (Wilson, 1979; Repenning, 1998; Bell, 2000).

De todos los grupos de roedores que habitaron en Norte América durante el Mioceno tardío – Plioceno, los arvicolininos son los más utilizados como indicadores biocronológicos, esto se debe a que en las localidades de microfósiles de Estados Unidos se ha observado un gran número de especies con distribuciones estratigráficas muy precisas. Las extinciones y apariciones de estos roedores han servido a los paleontólogos para definir los límites y las subdivisiones entre las Edades de Mamíferos Terrestres (Figura 3). (Wilson, 1979; Repenning, 1998; Bell, 2000).

Otros grupos de roedores como eomidos, geomidos, heteromidos, sciuridos, sigmodontos y neotominos, también presentan alcances biocronológicos precisos, por lo que algunos de ellos son utilizados como fósiles índice del Henfiliano, Blancano y Pleistoceno de Norte América (Linsay et al., 1984).

Age in Ma	Epoch	North American Land Mammal Ages & microtine subdivisions of Repening	Microtine Zones of L. Martin, 1979	Proposed Mammalian subages	
1.0	Pleistocene	Rancholabrean	VII	
		Irvingtonian	III	VI	Sheridanian subage
			II	V	"Cudahyan"
			I	IV	Sappan subage
				
2.0	Pliocene	Blancan	V	III	Senecan subage
			IV	
			III	II	Rexroadian subage
			II	
			I	
5.0	Mio.	Late Hemphillian	I	
		Early Hemphillian			

Figura 3. Se muestran los distintos tipos de subdivisiones hechos al Mioceno tardío, Plioceno y Pleistoceno temprano, mediante los alcances biocronológicos de las faunas de roedores arvicolinos, solo las subdivisiones propuestas por Repening son aceptadas en la actualidad. Tomado de Bell (2000)

Regiones Paleobiogeográficas

Mediante la presencia o ausencia de roedores arvicolinos, Repening ha propuesto las regiones faunísticas de microtinos, para ello se ha empleado las faunas más importantes de roedores de Norte América, en total 41, de las cuales solo una se ubica en México, y corresponde a la fauna de Yepómera en Chihuahua.

Las 5 regiones faunísticas de microtinos propuestas por Repening son (Figura 4): la Región Faunística de Beringia; la Región Faunística de Canada; la Región Faunística del Oeste de Estados Unidos; la Región Faunística del Este de Estados Unidos, y la Región Faunística de México, basada en la ocurrencia de una sola especie endémica de la fauna de Yepómera, *Pliophenacomys wilsoni* (Bell, 2000).

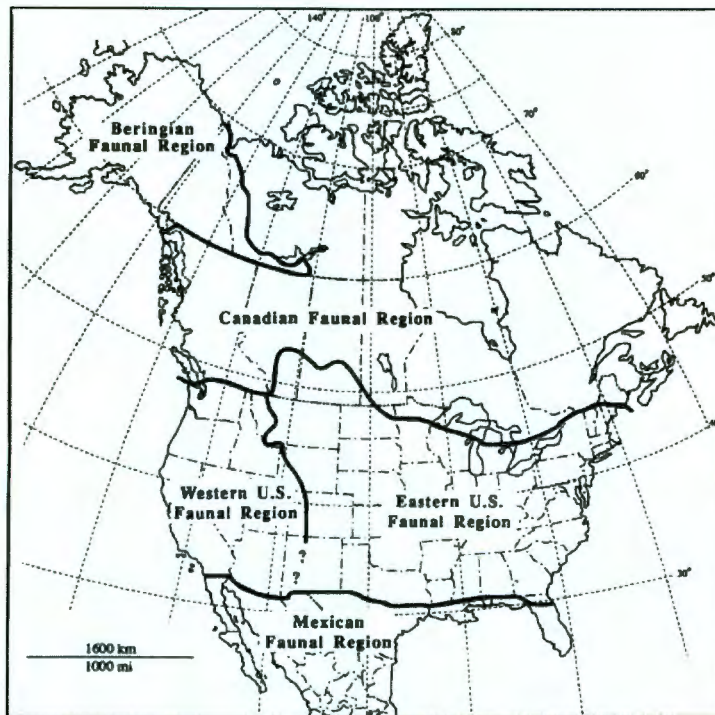


Figura 4. Se observan las 5 Regiones faunísticas de microtinos o arvicolinis, propuestas principalmente por Repennig para Norte América. Tomado de de Bell (2000)

LOS ROEDORES FÓSILES DEL MIOCENO-PLIOCENO DE MÉXICO

Fauna de Yepómera (Estado de Chihuahua)

La fauna de Yepomera ha sido asignada al Henfiliano tardío y al Blancano temprano. El Henfiliano tardío esta caracterizado por la ocurrencia de *Pliogeomys*, *Agriotherium*, *Pseudaelurus*, *Machairodus*, *Stegomastodon*, *Astrhohippus*, *Dinohippus*, *Neohiparion*, *Teleoceras* y *Prosthenops*, (Lindsay, 1984 & Carranza-Castañeda y Walton, 1992).

El primer trabajo realizado en México enfocado a fósiles de microvertebrados mamíferos fue realizado por Lindsay y Jacobs en 1985, en Yepómera, Chihuahua. El trabajo comprendió los Ordenes Insectivora, Chiroptera, Lagomorfa y Rodentia. Los roedores encontrados en Yepómera correspondieron a cuatro familias: Sciuridae, Heteromyidae, Geomyidae y Cricetidae, las especies de cricétidos se muestran en la Tabla 1.

En Yepómera se observó un gran número de especies de Sigmodontos en comparación con las localidades de Estados Unidos, por lo que se discutió la posibilidad, de que la radiación de este grupo haya tenido lugar al Sur de Norte América antes de su dispersión hacia Sur América (Linsay y Jacobs, 1985).

Solo una especie de arvicolinos fue encontrado en Yépomera, *Pliophenacomys wilsoni*. La presencia de esta subfamilia, sugiere un cambio climático importante, y es una fuerte evidencia de una marcada tendencia hacia la desecación o desertificación en el territorio Norte Americano durante este tiempo (Linsay y Jacobs, 1985).

Tabla 1. Se muestran las especies de cricétidos fósiles reportados para México, así como la subfamilia a la cual pertenecen, la localidad y la edad de mamíferos terrestres donde han sido encontrados

Subfamilia	Especie	Yepomera		Rancho el Ocote
		Henfiliano	Blancano	Henfiliano
Sigmodontinae	<i>Copemys valensis</i>	X		
	<i>Calomys elachys</i>	X	X	X
	<i>Calomys baskini</i>	X	X	X
	<i>Calomys winklerorum</i>			X
	<i>Baiomis kolbi</i>	X	X	X
	<i>Prosigmodon oroscoi</i>	X	X	X
	<i>Prosigmodon chihuahuensis</i>	X	X	X
	<i>Prosigmodon ferrusquiai</i>			X
Arvicolinae	<i>Phliophenacomys wilsoni</i>		X	
Neotominae	<i>Neotoma sawrockensis</i>			X
	<i>Neotoma spp.</i>			X

Fauna de Rancho El Ocote (Estado de Guanajuato)

La fauna del Rancho El Ocote está representada por fósiles del Mioceno tardío, Plioceno y Pleistoceno, esta fauna y la de Yepómera son las mejor estudiadas del País (Carranza-Castañeda, 2006).

De acuerdo con Carranza-Castañeda (2006) el Henfiliano del Rancho El Ocote está dividido en dos secciones, Rhino Layer y Blanco Layer, la primera

corresponde al Henfiliano tardío (Late Hemphillian), y la segunda a lo más tardío del Henfiliano tardío (Latest Hemphillian). El Henfiliano tardío está definido por la presencia de *Teleoceras*, *Borophagus*, *Agriotherium*, *Machairodus* y *Megalonyx*, así como la abundancia de *Neohipparion* y *Nannipus aztecus*. Mientras que lo más tardío del Henfiliano tardío se caracteriza por la presencia de *Hemiauqueria*, *Dinohippus mexicanus* y *Astrohippus stockii*.

En 1992 Carranza-Castañeda y Walton realizaron el trabajo más reciente enfocado a roedores fósiles en nuestro País. El trabajo comprendió las faunas de roedores del Henfiliano tardío y Blancano temprano de Rancho el Ocote.

Los roedores encontrados en Rancho el Ocote fueron cricétidos que correspondían a las subfamilias Sigmodontinae y Neotominae (Carranza-Castañeda & Walton, 1992).

La diversidad de roedores cricétidos encontrados en el Rancho El Ocote a comparación de otras localidades de roedores fósiles (4 géneros y 11 especies) (Tabla 1), confirman que una gran radiación que afectó a la familia durante el Henfiliano, antes de migrar hacia Sur América, tuvo lugar en el Sur de Norte América, en lo que hoy es México (Carranza-Castañeda & Walton, 1992).

IV. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio comprende dos localidades fosilíferas del Plioceno del centro de México. La primera localidad se encuentra en el Estado de Jalisco, en el municipio de Tecolotlán, y es conocida con el nombre de JalTeco 26 “Kowallis”, esta localidad se encuentra dentro de la cuenca sedimentaria de Tecolotlán. La segunda localidad se encuentra en el Estado de Guanajuato en el municipio de San Miguel de Allende dentro del Graben de San Miguel Allende (Figura 5).

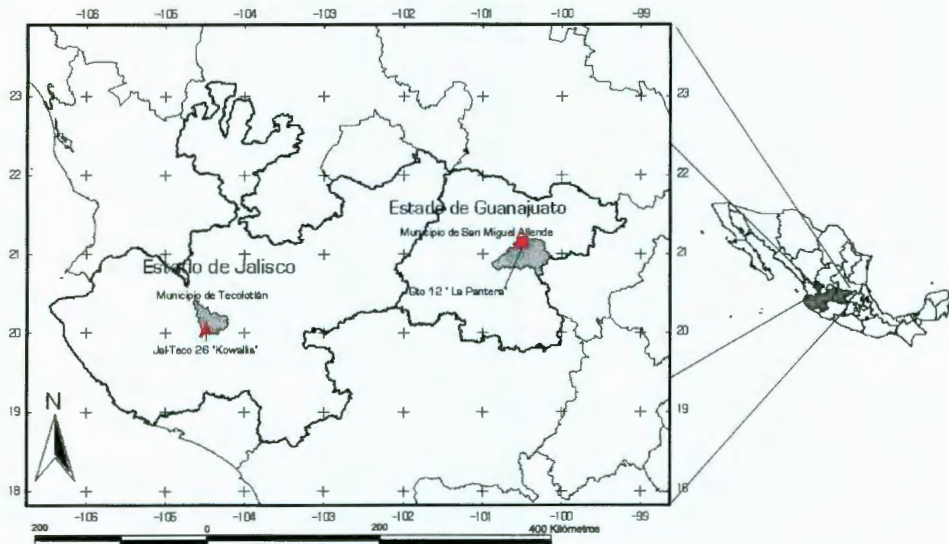


Figura 5. Se muestra la ubicación espacial a nivel de Estado y Municipio de las localidades fosilíferas: JalTeco 26 y GTO 12. La primera se ubica en El Estado de Jalisco, municipio de Tecolotlán, mientras que la segunda se encuentra en el Estado de Guanajuato, municipio de San Miguel Allende.

Jal-Teco 26 “Kowallis”

Ubicación

La localidad Jalt-Teco 26 o Kowallis, se encuentra en el Estado de Jalisco, dentro de la cuenca de Tecolotlán, entre la cabecera municipal de Tecolotlán y el poblado de Juchitlán. La localidad se encuentra al oeste de la cuenca (Fig. 6).

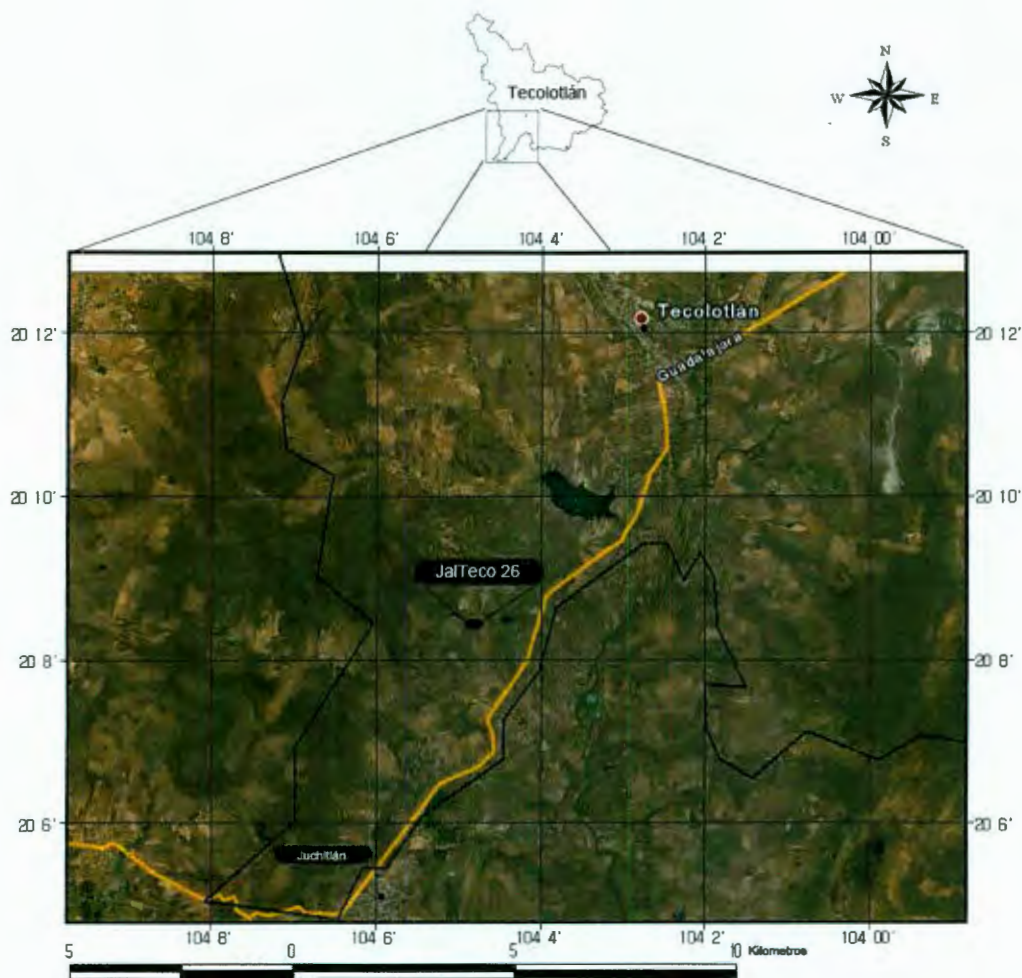


Figura 6. Se observa la ubicación de Jalteco 26 dentro de la cuenca de Tecolotlán.

Estratigrafía

La base de la secuencia estratigráfica se encuentra representada por estratos de arenisca con limos, lodolitas y caliche. Por encima de este se depositan estratos más masivos e intercalados de lodos y areniscas. Posteriormente se encuentra una ceniza volcánica y por encima de ella estratos de lodos y areniscas, en los cuales se encuentran los microfósiles.

Estos sedimentos corresponden al techo de la localidad Jalteco 26 y son propios del Henfiliano tardío. La reconstrucción de la columna estratigráfica de la cuenca de Tecolotlán ha podido ser realizada utilizando las localidades aledañas,

por lo que se sabe que hay un periodo de discordancia, que ubica en el Blancano tardío a los sedimentos posteriores al techo de Jalteco26.

Siguiendo la secuencia se observan estratos intercalados de lodolitas y areniscas que terminan en un conglomerado, por encima de este se observan lodolitas que presentan lentes de areniscas (paleocanales). En el techo de la secuencia se depositan conglomerados recientes (Fig. 7).

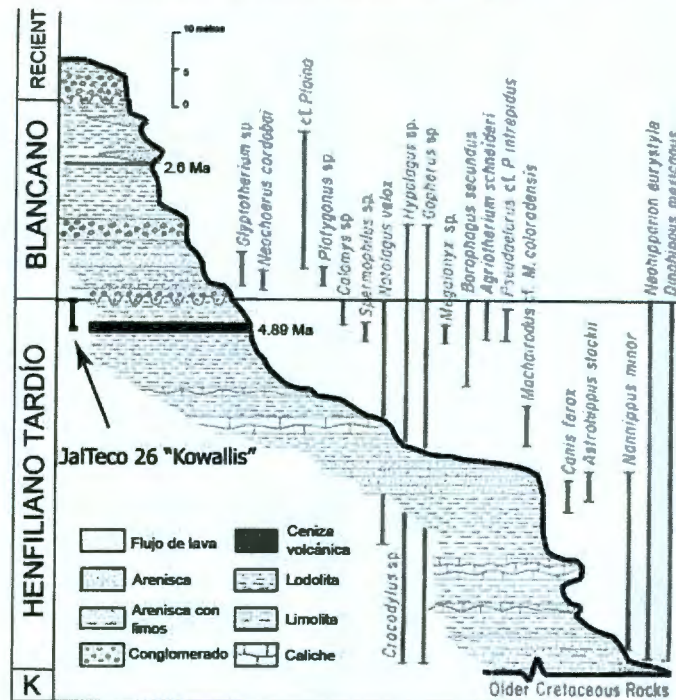


Figura 7. Columna estratigráfica de la cuenca de Tecolotlán, se observan los sedimentos de JalTeco 26 justo por encima de la ceniza volcánica. Tomado de Carranza-Castañeda 2006.

Edad

La edad radiométrica de la ceniza volcánica depositada por debajo de los sedimentos con microfósiles, es de 4.89 ± 0.16 Ma, según Kowallis *et al.* (1998), quienes determinaron esta edad mediante la técnica de decaimiento Ar^{40}/Ar^{39} .

La edad relativa de los microfósiles de JalTeco 26 ha sido inferida al Henfiliano tardío por la presencia de *Agriotherium schneideri*, *Pseudaelurus cf*

intrepidus, *Neohipparion eurystyle* y *Dinohippus mexicanus* (Carranza-Castañeda, 2006)

GTO 12 “La Pantera”

Ubicación

La localidad GTO 12, se encuentra en el Estado de Guanajuato, en el municipio de San Miguel de Allende, dentro del Graben que lleva este mismo nombre, en las coordenadas: 21°03.78' N, 100° 46.13 ' W. Los sedimentos que contienen a los microfósiles se encuentran dentro de un arroyo que corre en dirección Este-Oeste y se origina en el poblado aledaño de La Petaca (Fig. 8).

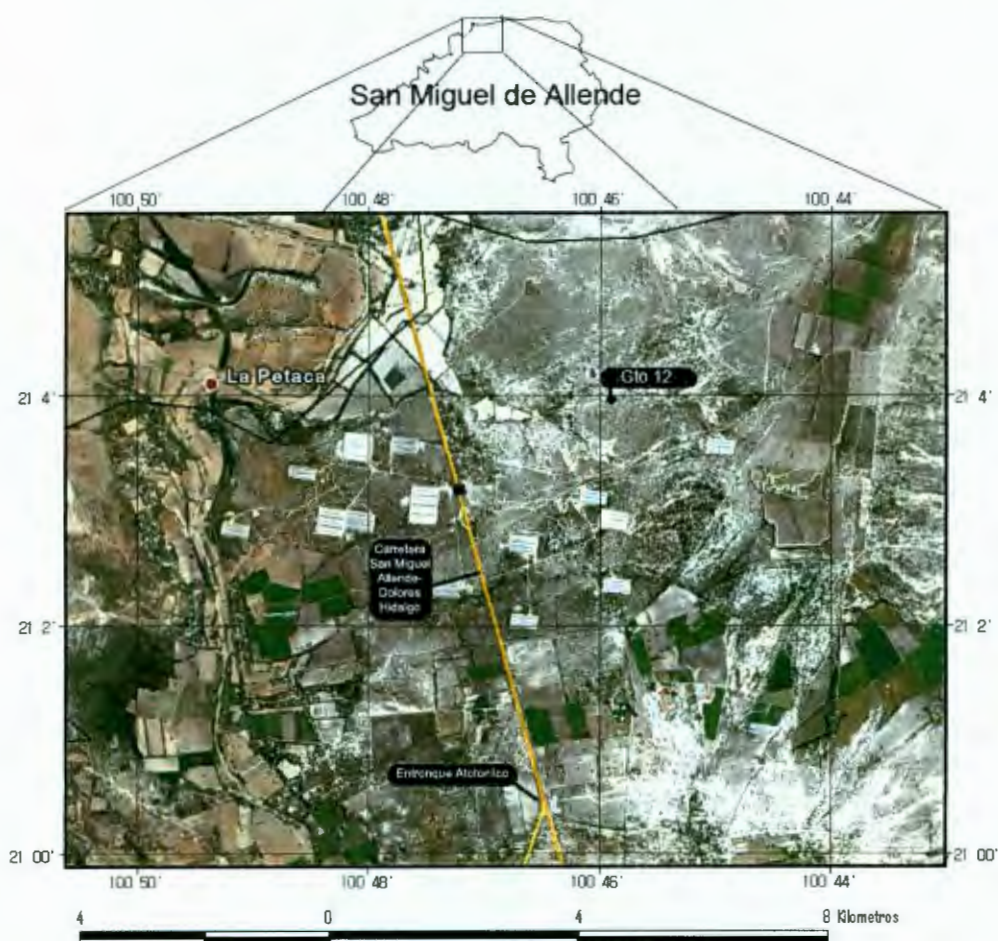


Figura 8. Se observa la ubicación de GTO 12 dentro del graben de San Miguel Allende.

Estratigrafía

En la base de la secuencia estratigráfica de GTO 12 se observan estratos intercalados de areniscas, lodos y conglomerados de clastos pequeños. Posteriormente se encuentra depositada una ceniza volcánica y por encima de ella se observan estratos de conglomerados de clastos pequeños y areniscas, estos sedimentos son los que contienen a los microfósiles. Sobrepuesta a estos sedimentos se encuentra una segunda ceniza volcánica y por encima de ella, en el techo de la sección, se depositan lodos, areniscas y conglomerados de clastos pequeños más recientes (Fig. 9).

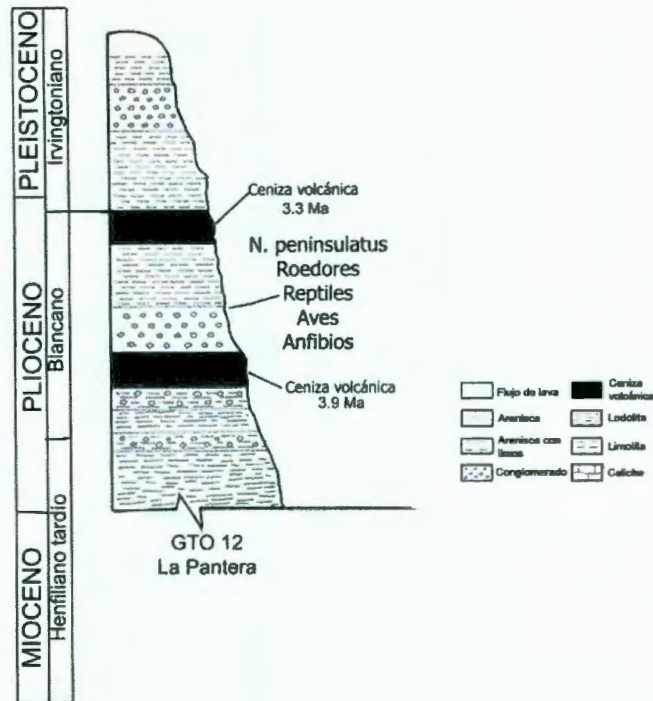


Figura 9. Se muestra la columna estratigráfica de la localidad GTO 12 "La Pantera". Los sedimentos que contienen a los microfósiles se encuentran entre dos cenizas volcánicas. Tomado de Carranza-Castañeda, 2006.

Edad

Como se mencionaba antes, las capas de sedimentos que contienen los microfósiles se encuentran entre dos cenizas volcánicas, estas dos cenizas han sido fechadas por Kowallis *et al.*(1998) utilizando la técnica de decaimiento de Ar^{40}/Ar^{39} en zircones, ellos observaron que la ceniza encontrada en la base de la

sección presenta una edad de 3.9 ± 0.3 Ma, mientras que la ceniza que se encuentra en el techo presenta una edad de 3.3 Ma, por lo que el estrato con fósiles y microfósiles presenta una edad aproximada de entre los 3.3 y 3.9 Ma (Carranza-Castañeda, 2006).

La edad relativa de los microfósiles de GTO 12 ha sido inferida al Blancano por la presencia de *Nannipus peninsulatus* y fragmentos de *Equus simplicidens* (Carranza-Castañeda, 2006).

III. MATERIAL Y MÉTODOS

El trabajo realizado ha sido dividido en dos etapas: Trabajo de Campo y Trabajo de Laboratorio. El trabajo de campo consistió en la prospección y colecta del material microfósil en dos localidades del Centro de México, Jal-Teco 26 "Kowallis" y GTO 12 "La Pantera", descritas anteriormente. El trabajo de laboratorio consistió en la preparación, identificación y catalogación del material fósil colectado. Estas etapas se detallan a continuación.

TRABAJO EN CAMPO

Prospección

Para cualquier estudio de vertebrados fósiles, el primer paso es la prospección, la cual consiste en caminar y observar detenidamente los sedimentos poco consolidados que se encuentran expuestos y en proceso de erosión, a este tipo de sedimentos se les conoce con el nombre de "Bad-lands". La prospección se realizó en las zonas de Bad-lands de las localidades antes mencionadas.

El descubrimiento de nuevas localidades de vertebrados microfósiles estriba en la observación de indicios indirectos (Miwer-Barakat, 2005), para el caso de las localidades fosilíferas en México, los mejores indicios que se observaron, fueron la gran cantidad de pequeños fragmentos fósiles. Estos fragmentos llegaron a ser

muy pequeños, por lo que fue necesario el uso de una lupa de geólogo para su observación.

La detección de los microfósiles, en la mayoría de los casos, no dependió de su forma, sino de su color, mismo que adquiere tonalidades (Café, naranja, amarillo y azul) más brillantes que el sedimento que lo contiene, cuando están mojados o expuestos al sol.

Colecta por tamizado en agua

Una vez que se detectó la presencia de material microfósil, el siguiente paso fue la extracción. Debido al pequeño tamaño de las piezas fósiles, las técnicas empleadas para la extracción de los restos de micromamíferos son diferentes a las usadas en la colecta de fósiles de mayor talla.

El tamizado en agua o "Screen-washing", es la mejor manera de coleccionar los microfósiles, esta técnica fue desarrollada por Lartet en el siglo XIX (Miwer-Barakat, 2005), posteriormente fue retomada por Hibbard a mediados de 1900 y fue perfeccionada (Mesa de Freudenthal) por el grupo holandeses de Freudenthal en 1976 in Miwer-Barakat, 2005. La técnica consiste en tamizar el sedimento utilizando agua, esto se hace con la finalidad de eliminar todas aquellas partículas finas, como es el caso de los limos y arcillas, los cuales corresponden a más de la mitad del sedimento estudiado. El material resultante de esta técnica fueron gravas, arenas y microfósiles.

El sedimento coleccionado, fue extraído de la pared del arroyo y no del material erosionado. Esto con la finalidad de extraer los microfósiles que se depositaron en los sedimentos asociados a las cenizas volcánicas (para relacionarlos con sus edades radiométricas) y no aquellos fósiles que pudieran estar rodados de estratos superiores.

El sedimento extraído fue tamizado y lavado en campo utilizando bolsas de malla con poros de aproximadamente 1.5 milímetros, las cuales fueron agitadas y sumergidas en agua por 3 o 4 días. El material tamizado se puso a secar al sol por dos días más. Ya seco el sedimento, se redujo a ~1/4 del material coleccionado *in*

situ, fue entonces que se transporto al laboratorio, donde fue relavado y puesto a secar durante 4 o 5 horas.

TRABAJO EN LABORATORIO

Triado

Una vez lavado y relavado el sedimento, el siguiente paso fue el triado, el cual consistió en la separación de los restos fósiles del material mineral. Para esto se utilizó una lupa de aumento y una superficie blanca como contraste del sedimento. La superficie blanca permite distinguir mejor los microfósiles, ya que estos presentaron por lo general colores más oscuros que gran parte del sedimento (excepto el material ferromagnesiano).

La búsqueda de microfósiles se enfocó principalmente a los dientes, más específicamente a los molares, ya que estos nos proporcionan la información más valiosa (especie, alimentación, etc.), aún así se extrajo todo el material fósil observado (falanges, huesos largos, vértebras etc.).

Limpieza y preparación

Los molares de roedores encontrados fueron preparados para su identificación, para ello se limpió el lodo cuidadosamente con un alfiler entomológico y un poco de agua, si estaban fragmentados se pegaron utilizando un polímetro diluido en acetona (glyptol).

Una vez limpios los molares se prepararon para su manipulación, para ello se pegó la base de la raíz del molar a la punta de un alfiler, que a su vez se encontraba enganchado en un tapón de corcho, el cual fue embonado en un frasquito de cristal, esto con la finalidad de manipularlos, identificarlos, tomar mediciones y catalogarlos sin maltratarlos.

Identificación y nomenclatura

Para la identificación del material fósil, se utilizó la morfología de las caras oclusares de los molares, siguiendo la terminología de Lindsay (1972) y que se

muestra en la figura 10. Se revisaron también las faunas de roedores fósiles reportadas tanto para México como para algunas localidades de Estados Unidos del Henfiliano tardío y Blancano temprano.

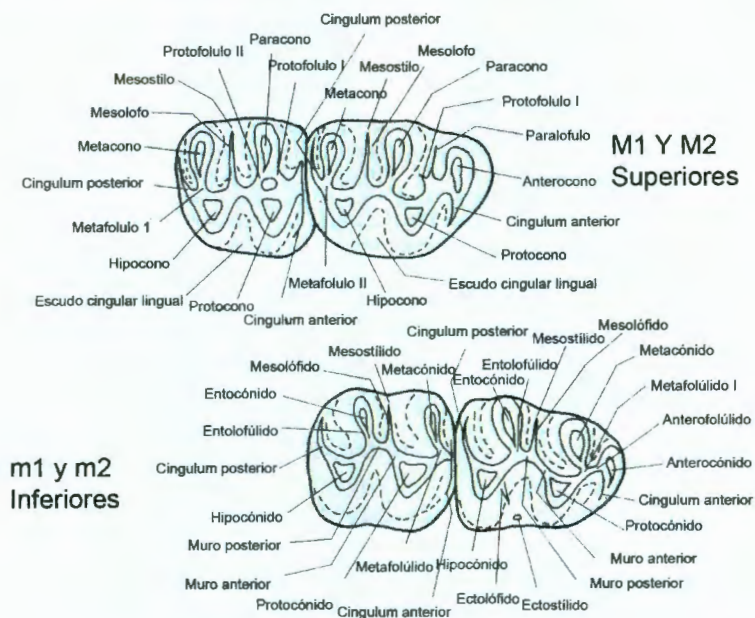


Figura 10. Terminología de las cúspides en los molares de Sigmodontinae. Se observan los molares M1 y M2, tanto superiores como inferiores. Modificado de Linsay, 1972.

Medidas

Las medidas tomadas a los dientes molariformes se realizaron utilizando imágenes digitales, estas imágenes fueron tomadas con una cámara Leica EC3 acoplada a un microscopio estereoscópico, las imágenes fueron procesadas por el programa Lasez. Una vez procesadas las imágenes con Lasez, se incrementó la resolución y el enfoque de las mismas utilizando el programa CombineZM. Por último se utilizó el programa Image Tool para tomar las medidas en píxeles, que luego fueron convertidas a milímetros.

Las medidas tomadas fueron las siguientes: Largo Total (LT) y Ancho Posterior (AP) (Figura 11).

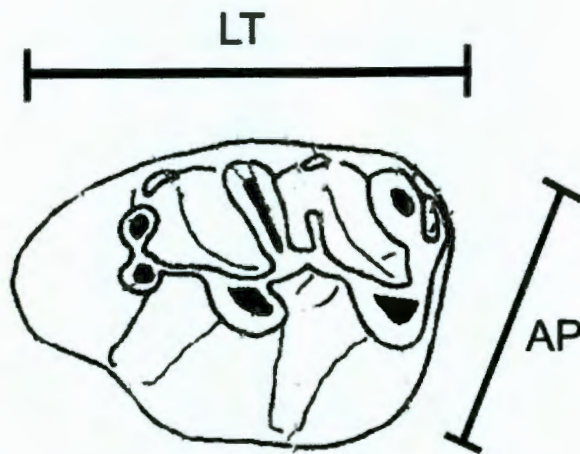


Figura 11. En el molar 1 se muestran las medidas: Largo total (LT) y Ancho posterior (AP).

Niveles de desgaste en los molares de roedores

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

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

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

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

El nivel Viejo se definió como aquel en el cual los molares presentan un uso excesivo, es decir, que las cúspides de los lófos han sido desgastadas completamente, y las cúspides labiales han llegado a la base del cíngulum labial,

por lo tanto, en una vista labial no se observa el valle labial que separa los márgenes centrales de los lófos labiales.

Catálogo

Los molares de roedores fósiles descritos en esta tesis fueron anexados a la colección de fósiles del Laboratorio de Paleontología del Centro de Geociencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. Estos fósiles fueron catalogados y adicionados en la base de datos del laboratorio de la siguiente manera:

- a) Número de catálogo
- b) Fecha
- c) Colector
- d) Localidad
- e) Orden, Género y/o especie
- f) Descripción: Tipo y ubicación anatómica del molar
- g) Observaciones: Material asociado, trabajo de tesis, etc.

Gráficas de Largo Total y Ancho Posterior

Se realizaron 4 gráficas utilizando el ancho posterior y el largo total de los molares M1 Y M2, tanto superiores como inferiores, de los especímenes colectados para esta Tesis y los reportados por Carranza-Castañeda y Walton (1992) de la fauna Rancho el Ocote.

IV. RESULTADOS

Sistemática paleontológica

Orden **RODENTIA** Bowdich, 1821

Suborden **MYOMORPHA**, Brant, 1855

Superfamilia **MUROIDEA** Miller & Gidley, 1918

Familia **MURIDAE** Illiger, 1815

Subfamilia **SIGMODONTINAE** Wagner, 1843

Género ***Sigmodon*** Say y Ord, 1825

Sigmodon sp.

(Figuras 12, 13, 14 y 15)

Sinonimias: *Prosigmodon* Jacobs y Lindsay, 1984

Material referido: Se colectaron 73 molares aislados del género *Sigmodon*. Para Jalteco 26 corresponden 68 molares: **19 M¹** (MPGJ1835, MPGJ1838, MPGJ1840, MPGJ1850, MPGJ1851, MPGJ1852, MPGJ1853, MPGJ1855, MPGJ1856, MPGJ1857, MPGJ1858, MPGJ1859, MPGJ1871, MPGJ1882, MPGJ1884, MPGJ1890, MPGJ1893, MPGJ1894 y MPGJ1896); **12 M₁** (MPGJ1845, MPGJ1832, MPGJ1836, MPGJ1837, MPGJ1842, MPGJ1843, MPGJ1846, MPGJ1847, MPGJ1848, MPGJ1849, MPGJ1888 y MPGJ1900); **13 M²** (MPGJ1834, MPGJ1829, MPGJ1830, MPGJ1831, MPGJ1833, MPGJ1862, MPGJ1863, MPGJ1864, MPGJ1867, MPGJ1868, MPGJ1898, MPGJ1870, MPGJ1872 y MPGJ1873); **19 M₂** (MPGJ1874, MPGJ1875, MPGJ1876, MPGJ1879, MPGJ1880, MPGJ1881, MPGJ1887, MPGJ1889, MPGJ1892, MPGJ1895, MPGJ1897, MPGJ1899, MPGJ1901, MPGJ1839, MPGJ1841, MPGJ1860, MPGJ1861, MPGJ1865, MPGJ1866 y MPGJ1869); un **M³** (MPGJ1878) y dos M₃ (MPGJ1877 y MPGJ1883). La descripción de cada molar se encuentra en el anexo I.

Para GTO 12 corresponden 5 molares aislados. Un **M¹** (MPGJ1908), dos **M₁** (MPGJ1909 y MPGJ1907), un **M²** (MPGJ1904) y un **M₂** (MPGJ1902). La descripción de cada molar se encuentra en el anexo I.

Distribución y Edad: El género *Sigmodon* se encuentra ampliamente distribuido en Norte América. En EUA se distribuye principalmente en las faunas de Verde en Arizona, Coffe Ranch en Texas y Meade Basin en Kansas.

En México es el género más común de cricétidos y ha sido colectado en las faunas de Yepómera, Rancho el Ocote, GTO 12 y Jalteco 26 (Linsay y Jacobs, 1985; Carranza-Castañeda y Walton, 1992).

Diagnosis

Los molares son hipsodontos, estos presentan un grado morfofuncional tipo B y C, es decir, en molares de individuos jóvenes se observa que el movimiento en la masticación es oblicuo, presentando valles y cúspides que se complementan entre los molares superiores e inferiores, sin embargo, estos se desgastan al llegar a ser adultos, observándose la superficie oclusal totalmente plana.

En el molar M1, la superficie oclusal forma un rectángulo de aristas redondeadas, el cual se encuentra expandido anteriormente. El anterocono se desarrolla de manera simple o es poco bilobado, esto debido a que el surco anteromedial es poco profundo y no incide fuertemente dentro del mismo. No se observa un cíngulum posterior. Los lofos se encuentran bien desarrollados, son anchos y lobados. Los valles que separan los lofos están bien desarrollados, son anchos y profundos. Es común observar una pequeña raíz accesoria por debajo del paracono, además de 2 o 3 raíces bien desarrolladas.

Descripción de los molares superiores

M¹: Como se observa en los ejemplares MPGJ 1908, MPGJ 1835 (imagen e y f, de la figura 12) la superficie oclusal del molar forma un rectángulo de aristas redondeadas, la cual es mucho mas ancha posteriormente que anteriormente, ésta se encuentra expandida anteriormente o anterolabialmente; el anterocono es

poco bilobado o simple; el surco anteromedial está poco desarrollado y no influye consistentemente en el anterocono; los lofos se encuentran bien desarrollados, son anchos y lobados; los lofos linguales son más desarrollados que los labiales; los lofos linguales se encuentran posicionados más anteriormente que los lofos labiales; la cara anterior de los lofos se encuentra levemente inclinada, mientras que la cara posterior es recta; los brazos anteriores del protocono e hipocono están orientados más anteroposteriormente que los brazos posteriores; el brazo posterior del hipocono se une con el brazo posterior del metacono para cerrar el margen posterior; se observa un muro central formado por los brazos del paracono, el brazo posterior del protocono y el brazo anterior del hipocono; no presenta un cíngulum posterior; los valles entre los lofos son profundos y cerrados; los valles linguales se encuentran abiertos, mientras que los valles labiales se encuentran cerrados por un cíngulum labial.

En casi todos los ejemplares se observan 3 raíces, una raíz anterior la cual es cilíndrica y diverge anteriormente al eje del molar; las otras dos raíces son más aplanadas y rectas al eje del molar, una de ellas está dispuesta mediolingualmente, mientras que la otra se encuentra en el extremo posterior; una raíz accesoria se desarrolla por debajo del paracono.

M²: Como se observa en los ejemplares MPGJ1834, MPGJ1830 y MPGJ1864 (Imagen c, d y h de la figura 14), la superficie oclusal es un cuadrado de aristas redondeados, ligeramente expandido posterolingualmente; las cúspides están bien desarrolladas y son redondeadas; los lofos se encuentran bien desarrollados, son anchos y lobados; los lofos linguales se encuentran posicionados más anteriormente que los lofos labiales; estos lofos linguales están más desarrollados que los labiales; la cara anterior de los lofos se encuentra levemente inclinada, mientras que la cara posterior es recta; los brazos anteriores del protocono e hipocono están orientados más anteroposteriormente que los brazos posteriores; el brazo posterior del hipocono se une con el brazo posterior del metacono para cerrar el margen posterior; se observa un muro central formado por los brazos del paracono, el brazo posterior del protocono y el brazo anterior del hipocono; no presenta un cíngulum posterior; los valles entre los lofos son

profundos y cerrados; los valles linguales se encuentran abiertos, mientras que los valles labiales se encuentran cerrados por un cíngulum labial.

El molar presenta 3 raíces, una raíz anterior la cual es cilíndrica y diverge anteriormente al eje del molar; las otras dos raíces son más aplanadas y rectas al eje del molar, una está dispuesta mediolingualmente, mientras que la otra se encuentra en el extremo posterior; se observa una raíz accesoria, la cual se desarrolla por debajo del paracono.

M³: La superficie oclusal es un trapecioide de aristas redondeados, esto debido a que el protocono, el metacono y el hipocono están bien desarrollados, mientras que el entocono está poco desarrollado; los lófos labiales están posicionados más anteriormente que los linguales; el brazo anterior del protocono se une con el brazo anterior del metacono para cerrar el muro anterior; se observa un muro central formado por el brazo posterior del protocono, el brazo anterior del hipocono y el entocono; el valle labial se encuentra cerrado por el cíngulum labial, el cual es muy alto, permitiendo la formación de un lago de esmalte; el valle lingual se encuentra abierto y es más profundo que el lago labial; el cíngulum que rodea el molar es labialmente muy alto, descendiendo a la altura del brazo anterior del protocolo y desarrollándose por toda la periferia lingual hasta llegar al brazo posterior del hipocono, donde de nuevo se eleva.

Se observan tres raíces, una posterior y una anterior y una medio-lingual, las cuales son aplanadas y rectas; en algunos ejemplares se observa una raíz accesoria.

Descripción de los molares inferiores

M₁: Como se observa en los ejemplares MPGJ1836 y MPGJ1842 (Imagen b y d de la figura 13), la superficie oclusal del molar forma un triángulo de aristas redondeadas, un tanto más alargado que en los molares superiores, éste se encuentra cerrado en el margen posterior por los brazos del hipocónido y metacónido, a la vez que se encuentra expandido anteriormente; el anterocónido es poco bilobado o simple (MPGJ1843); el surco anteromedial está poco desarrollado y no influye consistentemente en el anterocónido; los lófidios se

encuentran bien desarrollados, son anchos y lobados; los lófidios linguales están más desarrollados y se encuentran posicionados más posteriormente que los lófidios labiales; la cara posterior de los lófidios se encuentra levemente inclinada, mientras que la cara anterior es recta; los brazos anteriores del protocónido e hipocónido están orientados más anteroposteriormente que los brazos posteriores; el brazo posterior del hipocónido se une con el brazo posterior del metacónido para cerrar el margen posterior; se observa un muro central formado por los brazos del paracónido, el brazo posterior del protocónido y el brazo anterior del hipocónido; no presenta un cíngulum posterior; los valles entre los lófidios son profundos y cerrados; los valles linguales se encuentran abiertos, mientras que los valles labiales se encuentran cerrados por un cíngulum labial.

Los molares MPGJ18, MPGJ1836, MPGJ1837, MPGJ1842, MPGJ1846, MPGJ1843, MPGJ1848 y MPGJ1847 (Figura 13) presentan dos raíces aplanadas, una dispuesta posteriormente y la otra anteriormente.

M₂: Como se observa en los molares MPGJ1841 y MPGJ1861 (Imagen b y d, de la figura 15) la superficie oclusal es un cuadrado de aristas redondeadas, ligeramente expandido posterolingualmente; los lófidios se encuentran bien desarrollados, son anchos y lobados; los lófidios labiales están más desarrollados y se encuentran posicionados más anteriormente que los lófidios linguales; la cara anterior de los lófidios se encuentra levemente inclinada, mientras que la cara posterior es recta; el brazo posterior del hipocónido se une medialmente con el cíngulum posterior, por debajo del brazo posterior del entocónido, cerrando el margen posterior; el valle lingual se encuentra abierto, es profundo y ancho; el valle labial se encuentra cerrado por un cíngulum labial y es poco profundo; el cíngulum anterior se desarrolla medialmente y continua hasta formar el cíngulum lingual, el cual está conectado con el cíngulum posterior.

En los ejemplares MPGJ1841, MPGJ1861, MPGJ1839, MPGJ1860, MPGJ1865, MPGJ1866, MPGJ1875 y MPGJ1876 (Figura 15) se observan 2 raíces aplanadas, una anterior y una posterior.

M₃: La superficie oclusal es un trapecoide redondeado, esto debido a que el protocónido, el metacónido y el hipocónido están bien desarrollados, a diferencia del entocónido; los lófidis labiales están posicionados más anteriormente que los linguales; el brazo anterior del protocónido se une con el brazo anterior del metaconido para cerrar el muro anterior; se observa un muro central formado por los brazos posterior y anterior del protocónido e hipocónido con el brazo anterior del entocónido; el valle labial se encuentra cerrado por el cingulum labial, el cual es muy alto y permite la formación de un lago de esmalte; el valle lingual se encuentra abierto y es más profundo que el labial; el cingulum que rodea el molar es muy alto labialmente, descendiendo a la altura del brazo anterior del protocolo y desarrollandose por toda la periferia lingual hasta llegar al brazo posterior del hipocono, donde se eleva de nuevo.

Se observan dos raíces, una posterior y una anterior, las cuales son aplanadas y rectas.

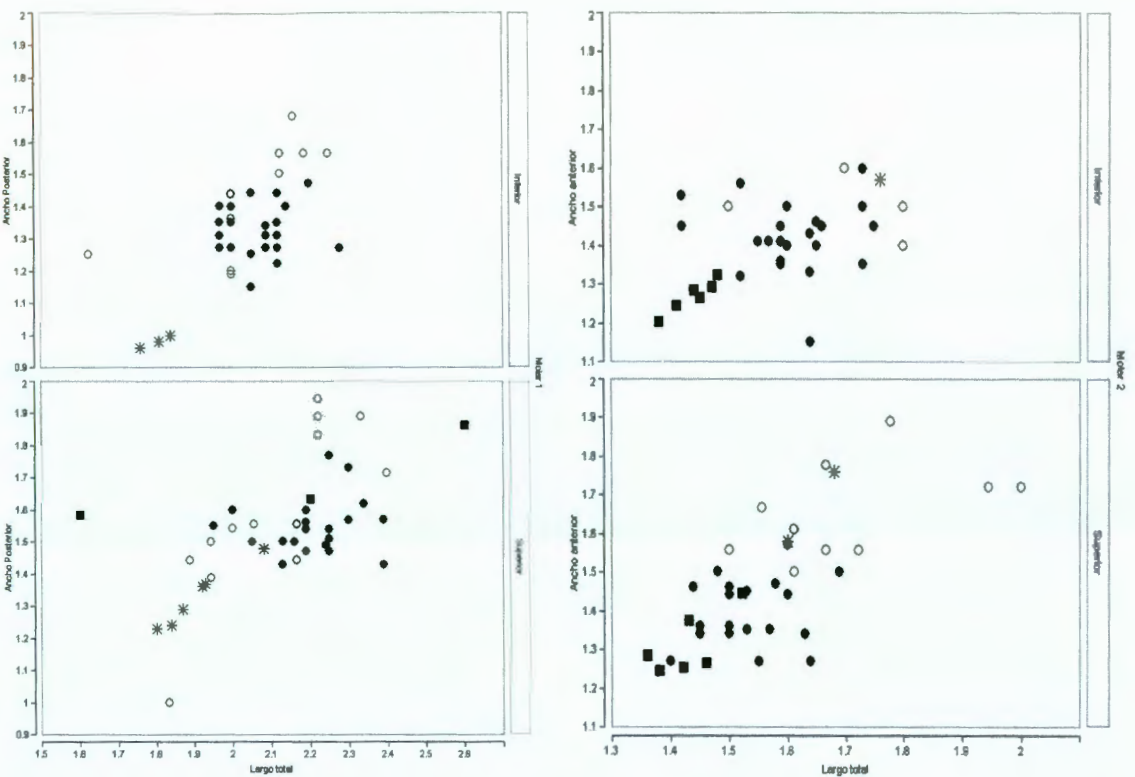
Medidas y gráficas

Las medidas realizadas a los molares de *Sigmodon*, largo total, ancho posterior y ancho anterior (este último realizado solo a los molares 2) se muestran en la siguiente tabla 2.

Tabla2. Se muestran las medidas obtenidas de los molares de *Sigmodon*.

		Medidas de <i>Sigmodon</i> (mm)			Rango	
		N	X	Desviación estándar	Mínimo	Máximo
M1	Largo total	14	2.11	0.17	1.83	2.4
	Ancho Posterior	14	1.58	0.25	1	1.944
m1	Largo total	11	2.06	0.17	1.625	2.25
	Ancho Posterior	11	1.44	0.16	1.18	1.68
M2	Largo total	13	1.68	0.14	1.5	2
	Ancho anterior	13	1.65	0.11	1.5	1.88
m2	Largo total	6	2.52	0.35	2.09	2.96
	Ancho anterior	6	2.5	0.28	2.17	2.96
M3	Largo total	1	2.30			
	Ancho Posterior	1	2.55			
m3	Largo total	1	2.04			
	Ancho Posterior	1	1.70			

En la gráfica 1, se muestran las medidas tomadas en los M¹, M₁, M² y M₂ de las faunas de Jalteco 26 y las publicadas por Lindsay y Jacobs (1985) y Carranza-Castañeda y Walton (1985) de la fauna de Yepómera y las de Carranza-Castañeda y Walton (1985) de la fauna de Rancho el Ocote.



Gráfica 1. Se muestran las medidas del molar uno y molar dos, tanto superiores como inferiores, tomadas a los roedores del género *Sigmodon* de las faunas de Jalteco 26 y las medidas publicadas por Lindsay y Jacobs (1985) y Carranza-Castañeda y Walton (1992) de la Fauna de Yepómera y Rancho el Ocote respectivamente. Los círculos oscuros corresponden a *Sigmodon ferrusquiai*, los cuadrados oscuros corresponden a *Sigmodon oroscoi*, los asteriscos corresponden a *Sigmodon chihuahuensis* y los círculos claros corresponden a los roedores Sigmodon de Jalteco 26.

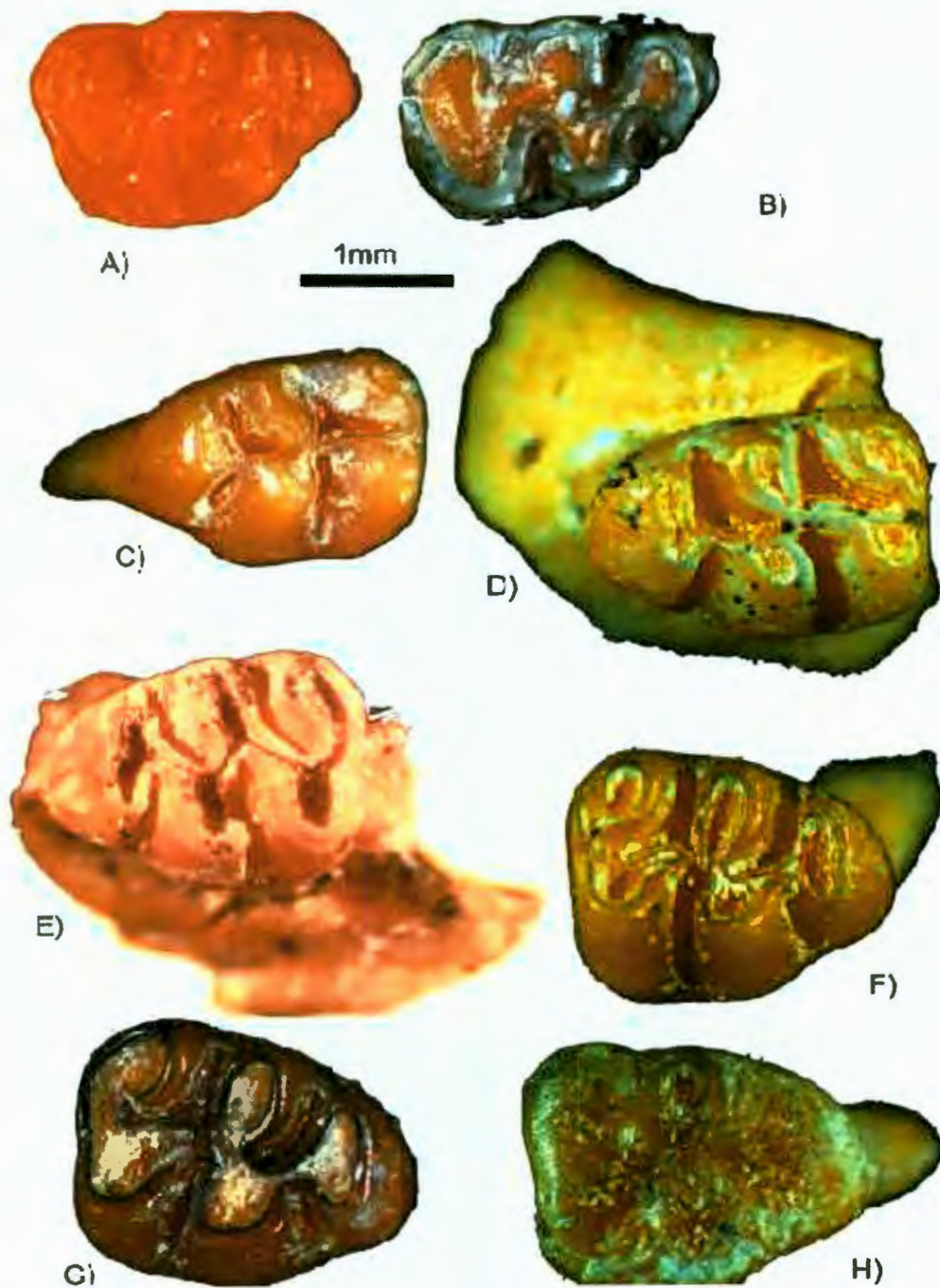


Figura 12. Molares superiores uno de *Sigmodon* (M^1): a) M^1 derecho, adulto (MPGJ 1890); b) M^1 derecho, adulto (MPGJ 1852); c) M^1 izquierdo, joven (MPGJ 1838); d) M^1 izquierdo, joven (MPGJ 1853); e) M^1 izquierdo, adulto (MPGJ 1908); f) M^1 derecho, adulto (MPGJ 1835); g) M^1 derecho, adulto; h) M^1 derecho, viejo (MPGJ 1855).

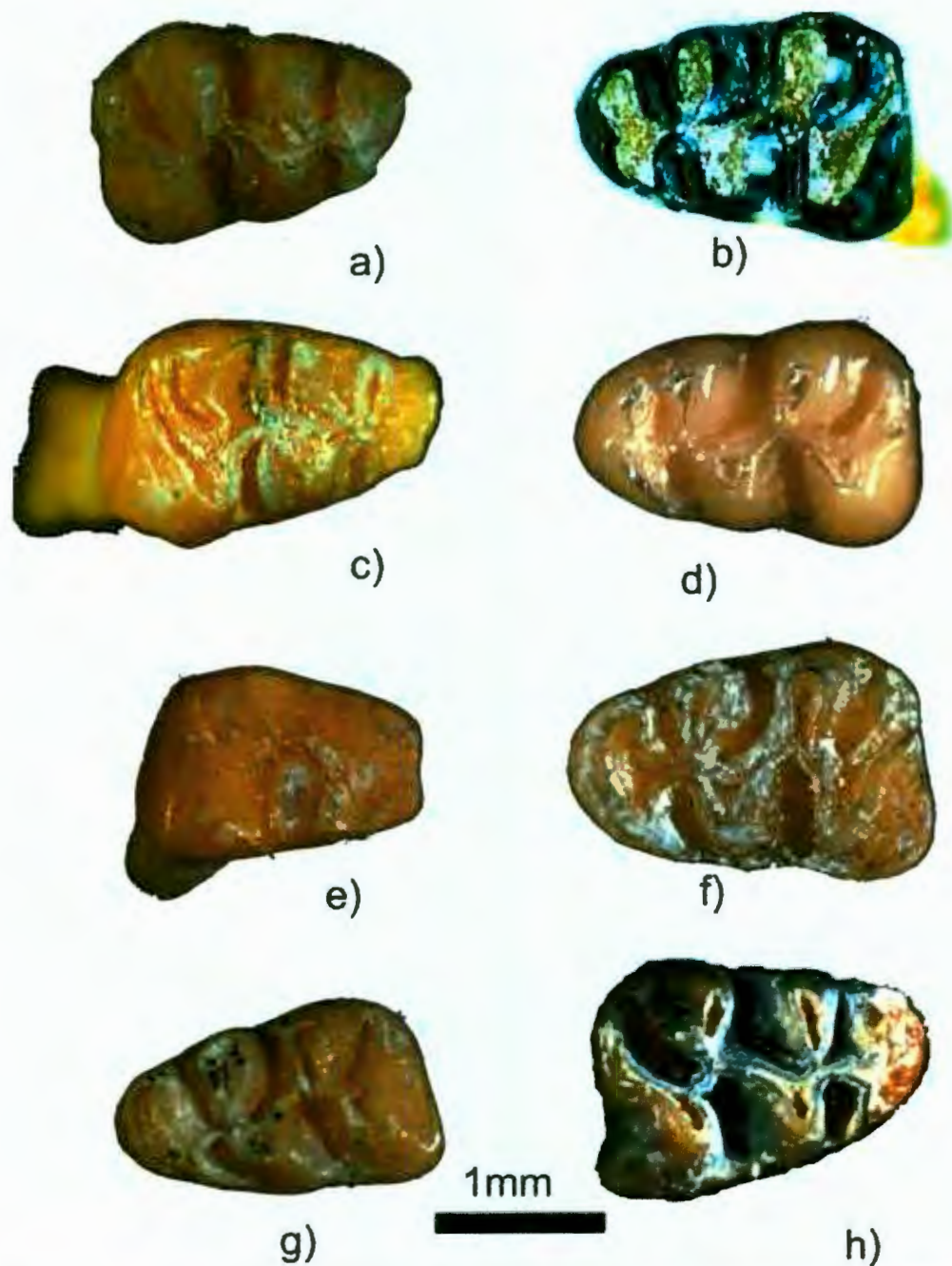


Figura 13. Molares inferiores uno de *Sigmodon* (M₁): a) M₁ derecho, joven (MPGJ18); b) M₁ izquierdo, adulto (MPGJ1836); c) M₁ derecho, adulto (MPGJ1837); d) M₁ izquierdo, joven (MPGJ1842); e) M₁ derecho, viejo (MPGJ1846); f) M₁ izquierdo, adulto (MPGJ1843); g) M₁ izquierdo, joven (MPGJ1848); h) M₁ derecho, joven (MPGJ1847).

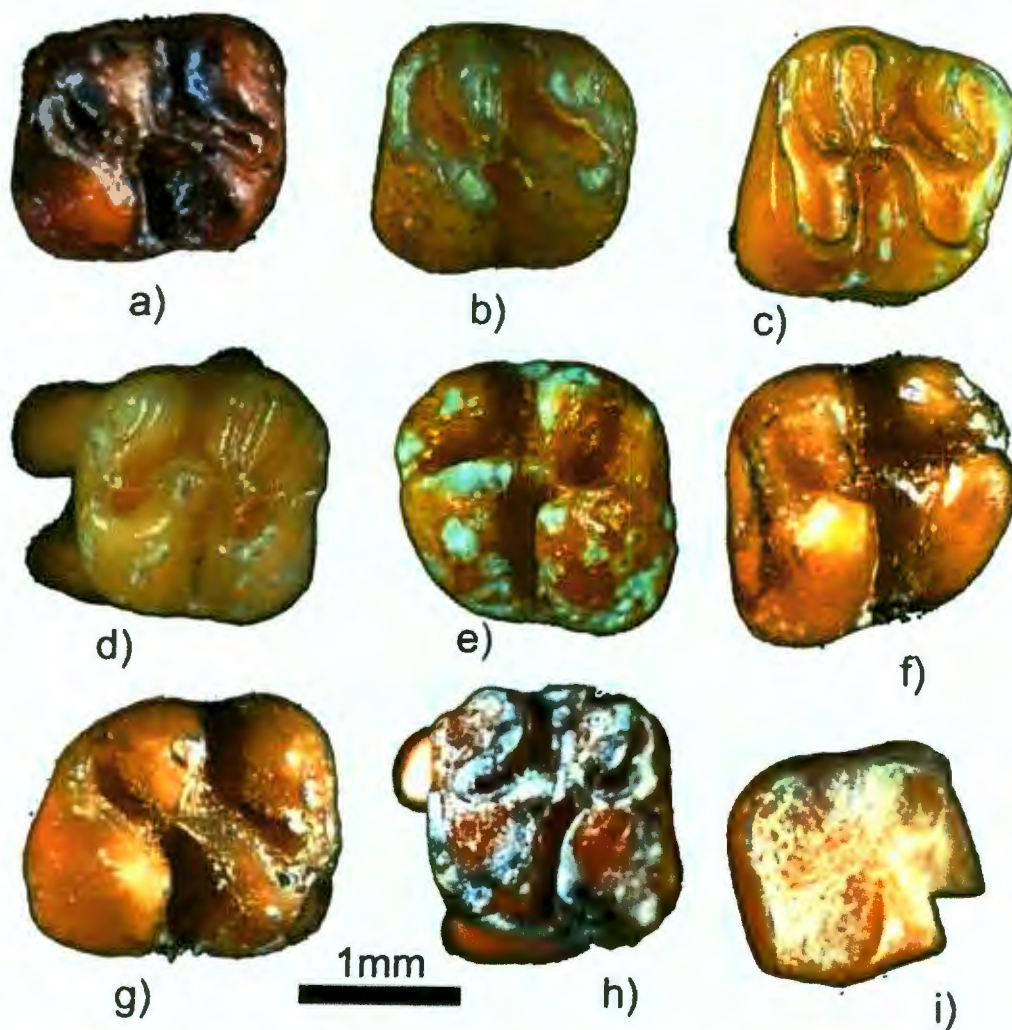


Figura 14. Molares superiores dos de *Sigmodon* (M^2): a) M^2 izquierdo, adulto (MPGJ1829); b) M^2 izquierdo, joven (MPGJ1831); c) M^2 izquierdo, adulto (MPGJ1834); d) M^2 derecho, joven (MPGJ1830); e) M^2 derecho, diente de leche (MPGJ1833); f) M^2 derecho, diente de leche (MPGJ1862); g) M^2 derecho, diente de leche (MPGJ1863); h) M^2 izquierdo, adulto (MPGJ1864); i) M^2 izquierdo, viejo (MPGJ1867).

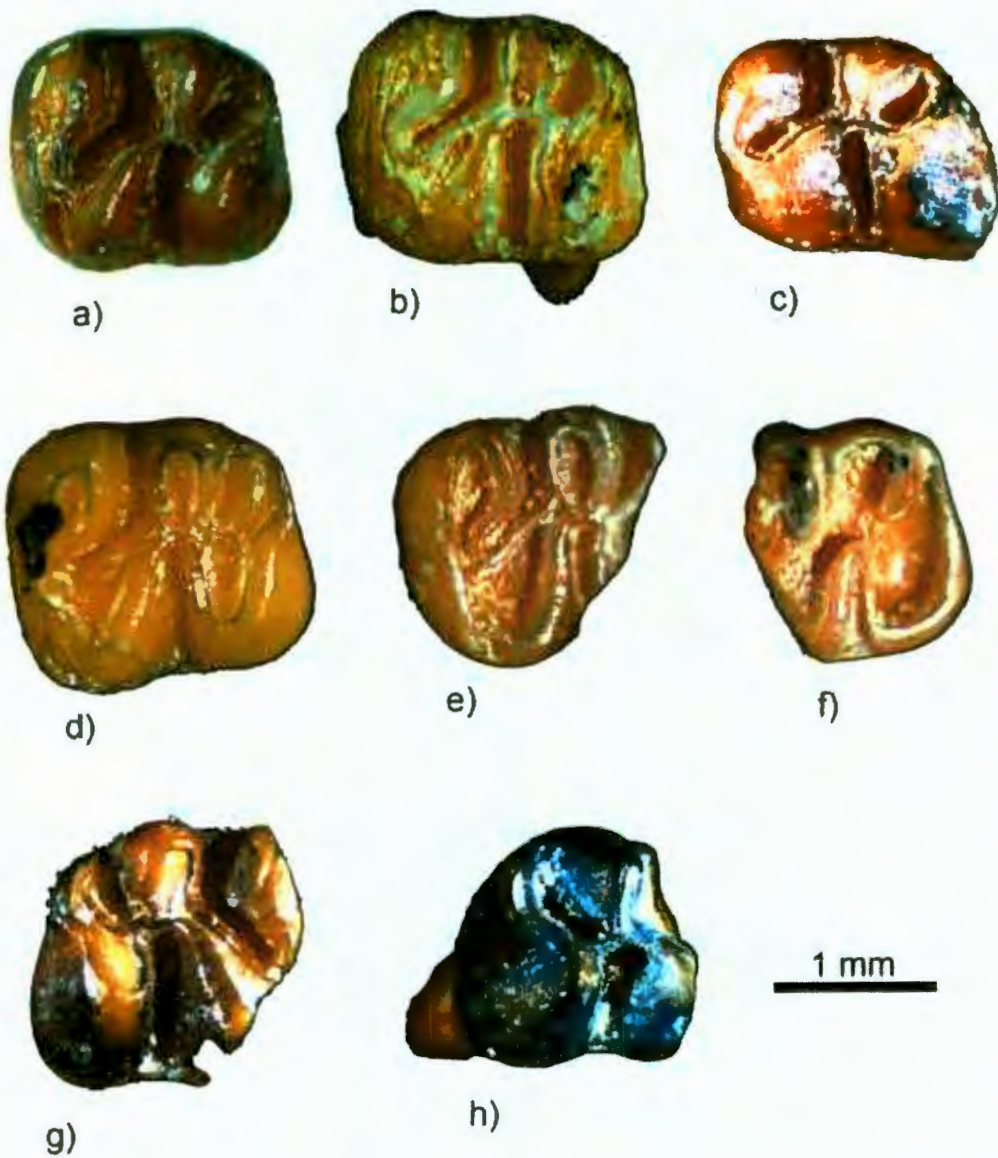


Figura 15. Molares inferiores dos de *Sigmodon* (M₂): a) M₂ derecho, joven (MPGJ1839); b) M₂ derecho, adulto (MPGJ1841); c) M₂ derecho, diente de leche (MPGJ1860); d) M₂ derecho, adulto (MPGJ1861); e) M₂ derecho, adulto (MPGJ1865); f) M₂ derecho, viejo (MPGJ1866); g) M₂ izquierdo, adulto; (MPGJ1875); h) M₂ derecho, joven, muy destruido (MPGJ1876).

Discusión del género

El registro más temprano de la subfamilia Sigmodontinae es referido a las 3 especies del género *Prosigmodon*, (*P. chihuahuensis*, *P. oroscoi* y *P. ferrusquiai*) colectadas en Yepómera y Rancho el Ocote (Lindsay y Jacobs, 1985; Carranza-Castañeda y Walton, 1992).

Estas especies presentan los rasgos más primitivos del grupo, como lo son un anterocono poco bilobado (siendo el tipo "simple" el más reciente), la ausencia de una raíz accesoria por debajo del M_1 y un M_3 no tan lofado como en *Sigmodon* (Lindsay y Jacobs, 1985; Carranza-Castañeda y Walton, 1992).

El género *Prosigmodon* fue considerado por mucho tiempo el ancestro de *Sigmodon*, sin embargo, las diferencias morfológicas que separan a uno del otro son indistinguibles. Esta separación de *Prosigmodon* y *Sigmodon* dada por los caracteres primitivos antes mencionados, es resultado de la edad.

La edad de los *Prosigmodon* descritos en Yepómera por Lindsay y Jacobs (1985), presentaban una edad de hasta 4.8 Ma, mientras que los sigmodontes *Sigmodon holocuspis* y *S. minor* más antiguos de EUA eran ubicados entre los 4.3 y 4.5 Ma (Czaplewski 1987).

Evidencias fósiles encontradas en el Plioceno del Sur-Oeste de Kansas, que corresponden a tres molares de *Sigmodon*, de aproximadamente 4.8 Ma, presentan algunos de los caracteres primitivos observados en las especies de *Prosigmodon*. Estas evidencias y el que no existan diferencias morfológicas significativas entre estos dos géneros, han dado como resultado la invalidación del género *Prosigmon*, el cual es considerado ahora como una sinonimia de *Sigmodon* (Peláez-Campomanes y Martin, 2005).

Sigmodon es considerado como un fósil guía del Blancano en las localidades de EUA, y Peláez-Campomanes y Martin (2005) discuten que las faunas de roedores fósiles de Yepómera y Rancho el Ocote descritas como del Henfiliano tardío y Blancano temprano por Lindsay y Jacobs (1985) y Carranza-Castañeda y Walton (1992) corresponden todas al Blancano.

Es evidente las localidades de Yepómera y Rancho el Ocote presentan faunas de dos edades sobrepuestas Henfiliano y Blancano, sin embargo en los

trabajos de Linsay y Jacobs (1985) y Carranza-Castañeda y Walton (1992) no hay una distinción tan clara sobre que roedores pertenecen a una o a otra edad, ya que la mayor parte de las especies pertenecen a ambas.

La descripción de los roedores sigmodontos de Jalteco 26 supone una fuerte evidencia sobre la ocurrencia de este grupo en una sola edad, Henfiliano tardío, ya que la megafauna (Carranza-Castañeda, 2006) y la fauna de roedores de esta localidad corresponden a esta edad.

Los roedores sigmodontos del género *Sigmodon* son muy comunes en esta localidad típica del Mioceno tardío, por lo que el alcance biocronológico de este género, debe ser ampliado hasta el Henfiliano tardío, contrario a lo propuesto por (Peláez-Campomanes y Martín, 2005)

Sistemática Paleontológica

Orden **RODENTIA**

Suborden **MYOMORPHA**

Superfamilia **MUROIDEA**

Familia **CRICETIDAE**

Subfamilia **SIGMODONTINAE**

Género ***Calomys*** Waterhouse, 1837

Subgénero ***Bensonomys*** Baskin, 1978

Calomys (Bensonomys) sp.

(Figura 16)

Sinonimias: *Eligmodontia* Gidley, 1922 y *Bensonomys* Gazin, 1942.

Material referido: Se colectaron 5 molares aislados. Para Jalteco 26: dos **M¹** derechos de individuos adultos (MPGJ1854, MPGJ1885), Un **M₁** izquierdo (MPGJ1844) de un individuo joven y un **M²** derecho de un adulto (MPGJ1886).

Para GTO 12 se colectó un **M₁** derecho muy destruido (MPGJ1903). La descripción de cada molar se encuentra en el anexo I.

Distribución y Edad: El género *Calomys* se encuentra ampliamente distribuido en el Plioceno de EUA, principalmente en Arizona y Kansas (Hibbard, 1967; Baskin, 1978).

En México se distribuye el subgénero *Bensonomys*, uno de sus subgéneros más primitivos de los calómidos, estos roedores han sido colectados en las faunas del Henfiliano tardío y Blancano temprano de Yepómera, La Concha (Linsay y Jacobs, 1985), Rancho el Ocote (Carranza-Castañeda y Walton, 1992), Jalteco 26 y GTO 12.

Diagnosis: Los molares son braquiodontos, con grados morfofuncionales tipo B, es decir que el movimiento en la masticación es oblicuo, además de que los

valles y cúspides de la cara oclusal se complementan entre los molares superiores e inferiores.

En M1, la superficie oclusal es un rectángulo con aristas redondeadas, más ancho posteriormente que anteriormente y muy expandido anterolabialmente; el anterocono es bilobado, dividido por un surco anteromedial profundo; los lofos se encuentran bien desarrollados, son anchos y lobados; los valles que separan los lofos están bien desarrollados, son profundos y anchos; el cíngulum posterior está presente; el molar presenta un estrecho y corto mesolofa; se observan 2 o 3 raíces bien desarrolladas.

Descripción de los molares

Molar M¹: Como se observa en los ejemplares MPGJ1854, MPGJ1885 y MPGJ1844 (Imágenes a, b y c de la Figura 16), la superficie oclusal del molar forma un rectángulo de aristas redondeadas, el cuál es más ancho posteriormente que anteriormente, el margen anterior se encuentra muy expandido anterolabialmente; el anterocono es bilobado, en proporción desigual, siendo el lóbulo lingual del anterocono más amplio que el labial; el surco anteromedial está bien desarrollado e influye en el anterocono; los lofos se encuentran bien desarrollados, son anchos y lobados; los lofos linguales están más desarrollados y se encuentran posicionados más anteriormente que los labiales; la cara anterior de los lofos se encuentra levemente inclinada, mientras que la cara posterior es recta; el brazo posterior del hipocono se une con el brazo posterior del metacono para cerrar el margen posterior; los valles entre los lofos son poco profundos y cerrados; los valles linguales se encuentran abiertos, mientras que los valles labiales se encuentran cerrados por un cíngulum labial; el cíngulum lingual se extiende hasta la mitad del margen posterior.

Se observan 3 raíces, una anterior, una mediolingual y una posterior.

M²: Como se observa en el ejemplar MPGJ1886 (imagen d de la figura 16) la superficie oclusal es un cuadrado redondeado, ligeramente expandido posterolingualmente; las cúspides están bien desarrolladas y son redondeadas;

los lofos se encuentran bien desarrollados, son anchos y lobados; los lofos linguales están más desarrollados y se encuentran posicionados más anteriormente que los lofos labiales; la cara anterior de los lofos se encuentra levemente inclinada, mientras que la cara posterior es recta; el brazo posterior del hipocónido se une medialmente con el cíngulum posterior, por debajo del brazo posterior del entocónido cerrando el margen posterior; el valle lingual se encuentra abierto, es profundo y ancho; el valle labial es ancho, poco profundo y se encuentra cerrado por un cíngulum labial; el cíngulum anterior se desarrolla medialmente y continua hasta formar el cíngulum lingual, el cual está conectado con el cíngulum posterior.

El ejemplar MPGJ1886 conserva solo dos raíces, y presenta vestigios de haber presentado una tercera.

Medidas

Las medidas tomadas a los molares de *Calomys* en Jalteco 26 y GTO 12, se muestran a continuación en la tabla 3.

Tabla 3. Se muestran las medidas tomadas a los molares del género *Calomys*.

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

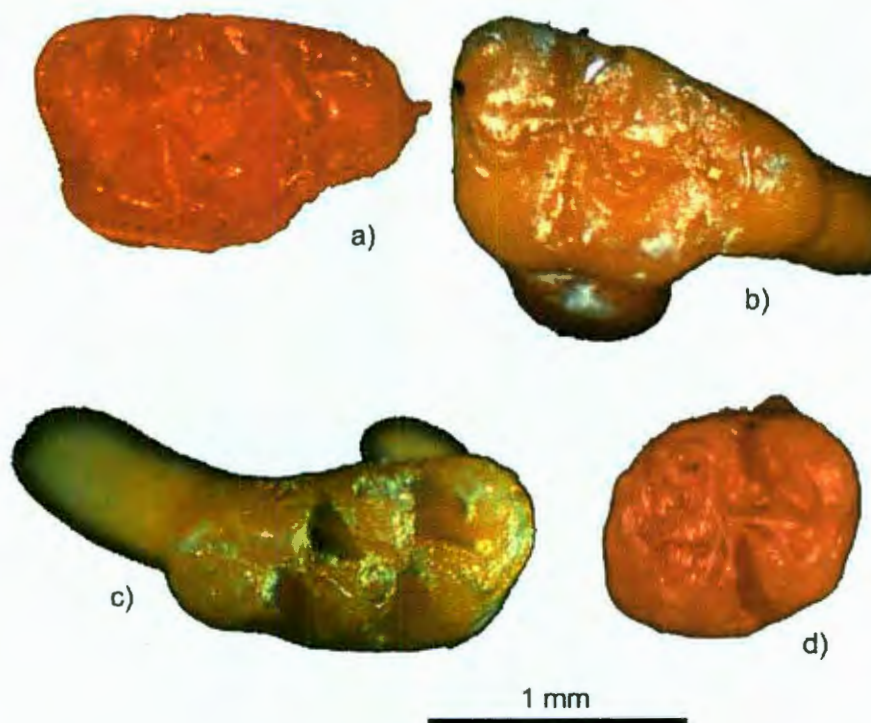


Figura 16. Se muestran 3 molares uno superiores y un molar dos superior del género *Calomys*. Todos ellos colectados en Jalteco 26. a) y b) pertenecen a individuos adultos (MPGJ1854 y MPGJ1885), mientras que c) corresponde a un individuo joven (MPGJ1844), d) corresponde a un individuo adulto (MPGJ1886).

Discusión del género

El primer registro de estos pequeños roedores cricétidos proviene de San Pedro Valley en Arizona, los cuales fueron descritos como *Eligmodontia* por Gidley (1922). Posteriormente Gazin (1942) in Baskin (1978) describe en Arizona a roedores muy similares a *Eligmodontia* como *Bensonomys* y se acepta entonces a este género como el más válido para estos pequeños roedores. Hibbard describe otras 3 especies bajo el mismo nombre (*Bensonomys eliasi*, *B. meadensis* y *B. stirtoni*) para el Henfiliano y Blancano de Kansas.

Baskin (1978) al estudiar los roedores del Henfiliano de White Cone en Arizona, describe dos nuevas especies, sin embargo, al comparar éstos con roedores sur americanos, concluye que los géneros *Bensonomys* y *Calomys* son

muy similares, por lo que invalida el primer género, estableciéndolo como un subgénero primitivo de *Calomys*. Las únicas diferencias observables por Baskin para diferenciar a los roedores del subgénero *Bensonomys*, es que éstos son mucho más braquiodontos y presentan un anterocono muy bilobado.

Para México se han descrito tres especies de *Calomys* todas ellas del subgénero *Bensonomys*: *Calomys elachys*, *C. Baskini* y *C. winklerorum*. (Linsay y Jacobs, 1985; Carranza-Castañeda y Walton, 1992).

Ahora se registran 5 molares mas de *Calomys* para el centro de México, los cuales muy posiblemente correspondan a *Calomys winklerorum*.

Orden **RODENTIA** Bowdich, 1821
Suborden **MYOMORPHA**, Brant, 1855
Superfamilia **MUROIDEA** Miller & Gidley, 1918
Familia **MURIDAE** Illiger, 1815
Subfamilia **SIGMODONTINAE** Wagner, 1843
Género **NEOTOMA**
Subgénero **PARANEOTOMA** Hibbard, 1967
Neotoma (Paraneotoma) sp.
(Figura 17)

Material referido: M3 derecho MPGJ1905. La descripción del molar se encuentra en el anexo I.

Distribución y Edad: El género *Paraneotoma* se distribuye principalmente en el Plioceno del centro de los EUA (Hibbard, 1967; Dalquest, 1983).

Este género se ha colectado en México en las faunas del Hemfiliano tardío y Blancano temprano de Rancho el Ocote (Carranza-Castañeda y Walton, 1992), Jalisco 26 y GTO 12.

Diagnosis: Los molares son hipsodontos, con un grado morfofuncional tipo D, es decir que el movimiento en la masticación es longitudinal, además de que los valles y cúspides de la cara oclusal presentan un alto grado de desgaste en estadios juveniles, por lo que la superficie se observa muy plana.

En M3, la superficie oclusal forma un trapecoide de aristas redondeadas; las cúspides de los lofos son achatadas y redondeadas, cuando existe poco desgaste (Carranza-Castañeda y Walton, 1992), en cambio en individuos adultos, la superficie oclusal se vuelve totalmente plana como se observa en el ejemplar MPGJ1905; el ángulo reentrante de los valles es vertical; se forma un pequeño lago de esmalte en el posterolof, entre el hipocono y el cíngulum posterior.

El molar presenta 3 raíces divergentes y cilíndricas.

Descripción- M³: En el ejemplar MPGJ1905 la superficie oclusal es un trapecoide de aristas redondeados; el molar es ligeramente más hipsodonte posteriormente, por lo que parece recargarse sobre la raíz posterior; el protocono ocupa la mayor parte de la zona anterior del molar, mientras que el hipocono y el metacono conforman la zona posterior; el brazo posterior del hipocono se une medialmente con el brazo posterior del metacono para formar el margen posterior; se observa un cíngulum posterolingual bien definido, muy desarrollado lingualmente; se observa un lago de esmalte cerca de la unión del metacono y el hipocono, otro lago de esmalte está presente en el centro del protocono; los valles son profundos y cerrados; el valle lingual está abierto, mientras que el valle labial se encuentra cerrado por un pequeño cíngulum.

En este ejemplar se observan 3 raíces cilíndricas un tanto aplanadas, las cuales son divergentes y se ubican por debajo de cada lofo.

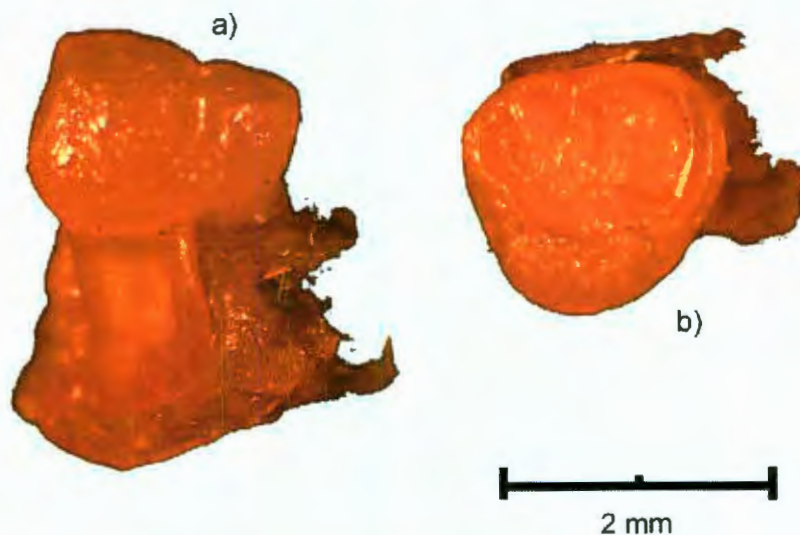


Figura 17. Se muestra el Molar superior tres derecho (MPGJ1905) de *Paraneotoma* sp.: a) vista labial y b) vista oclusal.

Discusión: Cuatro géneros de neotomas, son actualmente reconocidos: *Neotoma*, *Teonopus*, *Hodomys* y *Teonoma*), de los cuales *Neotoma* es el más diverso y se distribuye principalmente en México. En el registro fósil el subgénero

Paraneotoma es el único que se distribuye en los límites del Henfiliano-Blancano de Norte América.

Para México Carranza-Castañeda y Walton (1992) describieron 2 especies de neotomas del subgénero *Paraneotoma*: *Paraneotoma sawrockensis* y una *Paraneotoma* sin identificar.

Estas especies de neotomas son muy comunes en el Plioceno de EUA, principalmente en Kansas y California (Hibbard, 1967), por lo que las neotomas encontradas en las faunas de Rancho el Ocote corresponden a los primeros roedores de este grupo para el Mioceno tardío de nuestro País (Carranza-Castañeda y Walton, 1992), ahora bien, el molar M3 aquí descrito se suma a los registros de este grupo para el centro de México.

Orden **RODENTIA** Bowdich, 1821
Suborden **MYOMORPHA**, Brant, 1855
Superfamilia **MUROIDEA** Miller & Gidley, 1918
Familia **MURIDAE** Illiger, 1815
Subfamilia **ARVICOLINAE** Tullberg, 1899 (¿Steppan *et al.*, 2004?)
(Figura 18)

Sinonimias: Arvicolidae; Arvicolini; Microtidae; Microtini; Pliophenacomyini; Pliomyini.

Material referido: Molar incompleto, uno o dos, izquierdo, adulto (MPGJ1906). Figura 17.

Distribución y edad: La subfamilia Arvicolinae se distribuye ampliamente desde el Henfiliano tardío hasta la actualidad en EUA (Bell, 2000).

En México solo una especie de Arvicolinos, *Pliophenacomys willsoni*, se distribuye en las faunas del Blancano temprano de Yepómera. Ahora se describe un ejemplar incompleto colectado en las faunas del Blancano temprano de GTO12.

Diagnosis: Debido a que el molar se encuentra muy destruido no ha sido posible su identificación a nivel de género. Sin embargo pueden observarse tres características fundamentales de la subfamilia Arvicolinae: 1) el gran desarrollo hipsodonte del molar, 2) el poco desarrollo de cemento entre los valles, y 3) la forma prismática de los lofos.

Discusión: Arvicolinae es una subfamilia de cricétidos que presenta actualmente una distribución holártica (aunque se distribuye por todo México hasta Guatemala).

Los arvicolininos son roedores muy comunes en el Plioceno de EUA (Bell, 2000), es por ello, que son ampliamente utilizados como fósiles guía de esta edad (ver la discusión de Paleobiogeografía y Paleobiocronología).

En México existe solo un registro de esta subfamilia, *Pliophenacomys wilsoni*, especie que es endémica del Blancano de Yepómera en Chihuahua (Linsay y Jacobs, 1985).

Por mucho tiempo, se pensó que éste era el registro más austral que se podía observar de la subfamilia dadas las condiciones ambientales de aquella época (Marshall, 1979), por lo que, el molar incompleto encontrado en GTO 12, supone el primer registro de esta subfamilia para el centro de México. El hallazgo de este fósil promueve una prospección más intensa en la zona, ya que de encontrarse más arvicolininos, tanto su paleoecología como su paleobiogeografía podrían ser reconsiderados.

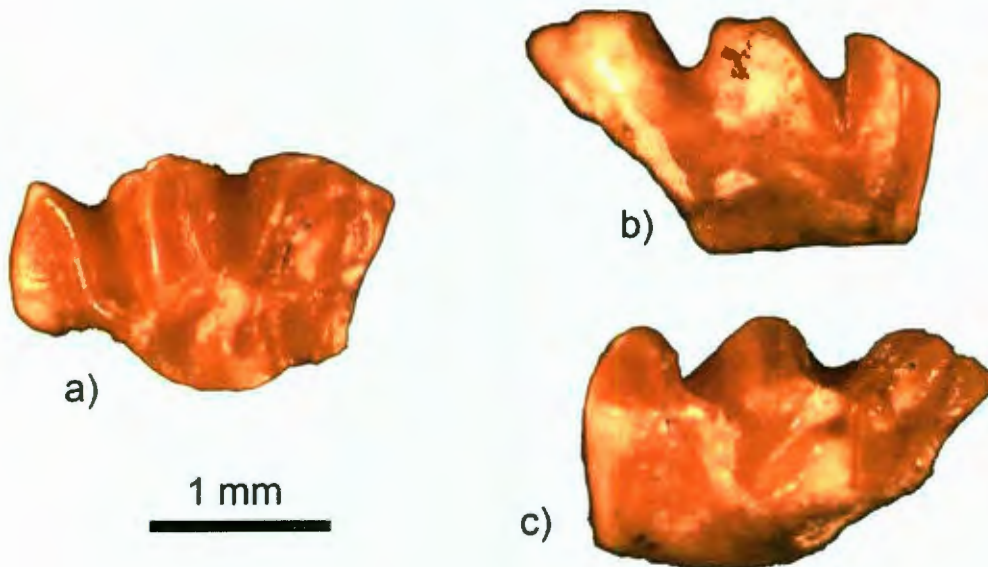


Figura 18. Se muestra un molar 1 o 2, izquierdo, parcialmente destruido (MPGJ1906): a) Vista oclusal; b) vista labial y c) vista lingual.

V. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

FAUNAS DE ROEDORES FÓSILES

Fauna de roedores de Jalteco 26

Los roedores fósiles de Jalteco 26 aquí descritos, conforman la primer fauna de roedores fósiles del Henfiliano tardío para el Estado de Jalisco, la segunda para el centro de México y la tercera para todo el País.

Edad de la fauna de roedores de Jalteco 26

Se concluye que la fauna de roedores de Jalteco 26 corresponde al Henfiliano tardío, esto en base a la megafauna asociada (Carranza-Castañeda, 2006) y a que la proporción de roedores observados es similar con lo observado por Lindsay y Jacobs (1985) y Carranza-Castañeda y Walton (1992), es decir, la mayor parte de los individuos observados son sigmodontos, del género *Calomys* y *Sigmodon*, además de que no se observa la presencia de roedores con distribuciones mas holárticas, como lo son los neotominos, de los que solo se colecto un molar, y los arvicolinis, de los que no se colecto ningún espécimen.

La fauna de roedores fósiles colectada en Jalteco 26 supone el registro más austral de roedores del Henfiliano tardío para Norte América (cerca del paralelo 20°).

Paleoambiente de Jalteco 26

Los roedores comúnmente observados en Jalteco 26 corresponden a sigmodontos del género *Sigmodon*. Éste se distribuye en la actualidad en una gran variedad de hábitats y microhábitats en Norte y Sur América (solo dos especies son norte americanas) (Carleton y Musser, 1984; Legendre *et al.*, 2005).

Los sigmodontos norte americanos son roedores estrictamente terrestres, los cuales viven exclusivamente en zonas de vegetación abiertas, comúnmente en pastizales y zonas poco montañosas, son herbívoros estrictos, especializados en comer hierbas y pastos (Weksler, 2003), sin embargo, las especies que

observamos en Sur América, se distribuyen en una gran variedad de hábitats y presentan una dieta igualmente diversa, alimentándose de hierbas, plantas acuáticas, crustáceos y hasta peces (Legendre *et al.*, 2005).

Es probable que el ambiente predominante en Jalteco 26 fuera mixto, ya que la hipsodoncia y el grado morfofuncional tipo C observado en *Sigmodon* sugiere zonas de pastizales, mientras que los molares braquiodontos y con un grado morfofuncional tipo B observados en *Calomys*, sugiere la presencia de matorrales.

Asociados a los roedores se observó una gran cantidad de vértebras de peces fósiles, así como un diente de cocodrilo y varios fragmentos de mandíbulas de reptiles y anfibios, lo que sugiere que los ambientes de depósito de los microfósiles correspondían a cuerpos de agua, de baja energía y que probablemente permanecían muy estables durante gran parte del año.

Para la reconstrucción del paleoambiente en Jalteco 26 es necesario un estudio tafonómico integral de microvertebrados y megafauna.

La reconstrucción de un paleoambiente asociado a los sigmodontos del Mioceno tardío-Plioceno nos permitiría indagar en la respuesta a la siguiente pregunta: ¿Por qué los roedores sigmodontos no ocuparon todos aquellos ambientes y microambientes en Norte América, que si fueron capaces de utilizar al colonizar Sur América? ¿Por qué los roedores sigmodontos de Sur América presentan una dieta muy variada, siendo herbívoros, carnívoros e insectívoros, mientras que los roedores sigmodontos del Henfiliano tardío-Plioceno temprano, solo fueron capaces de ser herbívoros estrictos?

Fauna de roedores de GTO 12

Los roedores fósiles de GTO 12 aquí descritos, conforman la segunda fauna de roedores fósiles del Blancano temprano para el graben de San Miguel Allende, y son comparables con aquellos descritos por Carranza-Castañeda y Walton (1992), a excepción de Arvicolinae.

Edad de la fauna de roedores de GTO 12

La fauna de roedores fósiles de GTO 12 con seguridad corresponde al Blancano temprano, esto debido a los siguientes cuatro factores:

1) Los sedimentos que contienen los fósiles se depositan entre dos cenizas volcánicas que han sido datadas con anterioridad por Kowallis *et al.* (1998) y presentan una edad de 3.3 Ma, en la base y 3.6 Ma, en el techo

2) Han sido colectados varios ejemplares de megafauna del Blancano temprano, como es el caso de un molar de *Nannipus penninsulatus* (ver Carranza-Castañeda, 2006).

3) La variedad de especies y subfamilias es mayor que en JalTeco 26, a pesar de que es poco el material fósil, éste representa a las 3 subfamilias (Sigmodontinae, Neotominae y Arvicolinae)

4) En México, la subfamilia Arvicolinae se distribuye biocronológicamente en la edad de mamíferos terrestres del Blancano.

Debido a que la localidad GTO 12 presenta edades muy precisas y a que se observa una gran variedad de roedores en una muestra tan pequeña de fósiles, solo 7, de los cuales uno corresponde a la subfamilia Arvicolinae, es de suma importancia continuar con una prospección y colecta mucho más intensa en la zona.

Paleoambiente de GTO 12

La diversidad de roedores en GTO 12, en especial la presencia de Arvicolinae, sugiere condiciones más desérticas, y de vegetación abierta, dominada por pastos. Esta subfamilia se caracteriza por presentar un gran desarrollo hipsodonte, una carencia de cemento (material mucho menos resistente a la abrasión que el esmalte) y molares prismáticos, con un grado morfofuncional tipo D, es decir, molares sumamente adaptados a la abrasión producida al alimentarse de pastos.

Lindsay y Jacobs (1985) discuten la presencia de *Pliophenacomys wilsoni* en el Blancano de Yepómera, el único arvicolino registrado para México y lo asocian con ambientes sumamente desérticos.

Asociado a los molares de roedores fósiles se observó numeroso material microfósil, se colectaron varios molares de lagomorfos, así como también fueron colectados ~70 dientes de reptiles, la mayoría de ellos lacértidos, también se encontraron vértebras de peces, aunque pocas, en relación con las observadas en Jalteco 26. Este material asociado, sugiere ambientes mucho más desérticos que en Jalteco, que presentaban cuerpos de agua de baja energía, los cuales muy probablemente se secaban por algún tiempo durante el año.

Para la reconstrucción del paleoambiente en GTO 12 es necesario un estudio tafonómico integral de microvertebrados y megafauna.

PALEOBIOGEOGRAFÍA Y BIOCRONOLOGÍA

Regiones de roedores fósiles en México basadas en Arvicolinos

La creación de las regiones faunísticas microtinias de Norte América, propuestas por Repening (Bell, 2000) supuso el análisis de 42 localidades de roedores fósiles, de las cuales, solo una, Yepómera, se encuentra en México. En la actualidad se conocen cuatro localidades de microfósiles de vertebrados del Mioceno tardío- Plioceno para nuestro País, de las cuales dos de ellas son descritas en esta tesis. Por lo que la utilización de estas regiones faunísticas, no son posibles para nuestro País.

La creación de una región faunística para todo México basada en la ocurrencia de una sola especie, *Pliophenacomys wilsoni*, como lo sugiere Repening (Bell, 2000) es bastante endeble.

De existir regiones microtinias para México, basadas en la biocronología de los arvicolinos, éstas estarían restringidas únicamente a la edad de mamíferos terrestres del Blancano, dadas las evidencias que se han colectado en Yepómera y en GTO 12.

Regiones de roedores fósiles en México basadas en Sigmodontinos

La abundancia de la subfamilia Sigmodontinae en el Henfiliano del centro de México sugieren la utilización de Sigmodontos y no de Arvicolinos para la elaboración y delimitación de regiones faunísticas fósiles.

La Creación de regiones faunísticas debe comprender, no solo los alcances biocronológicos de la especie o el taxa, sino plantear escenarios paleobiogeográficos concordantes con los patrones biogeográficos observados en la actualidad por los animales de menor talla, por ejemplo, la distribución geográfica de animales de mayor talla es en la mayoría de los casos más extensa que aquella realizada por animales de menor talla, como los roedores, éstos a menudo tienen distribuciones muy reducidas y precisas, por lo que es común encontrar especies endémicas (Como podría ser el caso de *Pliophenacomys wilsoni*).

La creación de Regiones faunísticas con especies fósiles supondría la utilización no solo de un solo grupo, sino de varios, y los acercamientos más reales podrían no ser proporcionados por la biocronología, sino más bien por teorías de ordenamiento multivariado, donde la variable es la especie y sus valores están delimitados por la ocurrencia o ausencia de ésta en una determinada área, estas teorías han sido discutidas por Lindsay (2003).

Propuestas paleobiogeográficas y biocronológicas

Subfamilia Arvicolinae

La evidencia fósil encontrada en las faunas de roedores fósiles de GTO 12 y La Concha en Yepómera (Lindsay y Jacobs, 1985) sugiere que la subfamilia Arvicolinae comienza a distribuirse durante el Blancano temprano en el centro y norte de lo que hoy es México.

La precisión en las edades y sub-edades de las NALMA, en especial la subdivisión en el Henfiliano tardío, no son validas para el centro de México, esto debido a que la subfamilia Arvicolinae empleada en la distinción de estos límites

(Wilson, 1979; Repenning, 1998; Bell, 2000), no se distribuye o no se ha encontrado en las faunas de estas edades.

Es probable que la subfamilia Arvicolinae arribara desde Norte América hacia el centro de México durante el Blancano temprano, hace 3.9 Ma (Edad radiométrica), o Blancan III según las sub-edades propuestas por Wilson, (1979) y Repenning (1998). El descubrimiento de más localidades fosilíferas de mirovertebrados, así como el desarrollo de la paleontología de roedores en México es necesario para entender la paleobiogeografía y biocronología de esta subfamilia.

Subfamilia Sigmodontinae

Debido a que la subfamilia Sigmodontinae a diferencia de Arvicolinae, se distribuye biocronológicamente muy bien en las edades del Henfiliano y Blancano de México, la distinción en los límites de las edades de mamíferos terrestres, así como sus posibles subdivisiones para el centro de México, deben realizarse siguiendo el alcance biocronológico de los integrantes de esta subfamilia, en concordancia con las distribuciones biocronológicas de los demás grupos de microvertebrados y megafauna.

ALGUNOS ASPECTOS EVOLUTIVOS DE LOS ROEDORES SIGMODONTINOS, NEOTOMINOS Y ARVICOLINOS

Origen y Radiación de Sigmodontinae

El origen de la subfamilia Sigmodontinae es aún un problema por resolver. Los estudios moleculares consideran al género *Sigmodon* como el más basal de la subfamilia (Weksler, 2003), el origen de éste se supone en México, pero se ha inferido entre los 6.8 Ma.

Las edad en el origen y radiación de algún grupo mediante técnicas moleculares, dependen de la calibración de su propio del reloj molecular, ésta calibración esta basada en la ocurrencia del fósil más antiguo del grupo. Los estudios moleculares de Sigmodontinae se basan en que el *Sigmodon* más

antiguo, es aquel que proviene de la fauna del Blancano temprano de la Formación Verde en Arizona, datado entre 4.2 y 4.4 Ma por Czaplewski (1987) (Carroll y Bradley, 2005). Por lo que los roedores de Jalteco 26, sugieren una recalibración de los relojes moleculares a ~ 4.89 Ma.

Sin embargo, las inferencias en la edad de origen de cualquier grupo, por métodos moleculares, aparentan estar sobreestimadas y no concordar con lo observado en el registro fósil, por lo que estas edades pueden no ser muy confiables.

Lo que es un hecho es que la radiación de la subfamilia Sigmodontinae tuvo lugar en el centro de México, en las faunas del Henfiliano Tardío, a diferencia de Neotominae y Sigmodontinae que son raras en estas faunas.

La prospección de esta subfamilia o de cualquier grupo roedores fósiles en las localidades del Henfiliano temprano de México, supondrían hallazgos importantísimos para la paleontología de Rodentia.

¿Sobrelapamiento de Nicho?

Tanto los sigmodontos como los neotominos se originaron en Norte América, sin embargo solo los sigmodontos colonizaron Sur América (Engel *et al.*, 1998).

Si observamos la distribución actual de los neotominos, ésta se restringe únicamente a regiones Neárticas, alcanzando su mayor diversidad en México, mientras que la distribución de los sigmodontos es principalmente Neotropical, con solo dos especies de *Sigmodon* y *Oryzomys* distribuyéndose en el Centro y Norte de América (Figura 16).

Al observar la distribución paleobiogeográfica de los sigmodontos y neotominos durante el Henfiliano tardío de lo que hoy es México, principalmente en Rancho el Ocote y Jalteco 26, nos damos cuenta de que los roedores del género *Sigmodon* son mucho más comunes que los de *Neotoma*. Sin embargo para el Blancano, la proporción de neotominos incrementa el centro de México.

Una gran interrogante es ¿El porque no se han reportado neotominos para la fauna de Yepómera? Ya que ésta presenta las condiciones paleoambientales correctas para la distribución de estos roedores.

Se sabe que la radiación de la subfamilia Sigmodontinae ocurrió en Centro América, lo que le permitió al grupo el poder colonizar Sur América (Lindsay y Jacobs, 1985; Carranza-Castañeda y Walton, 1992), sin embargo, la radiación es siempre atribuida a cambios climáticos graduales y tajantes, como lo es el enfriamiento gradual del continente, el cierre del puente terrestre panameño y las glaciaciones subsecuentes (como se menciona en los antecedentes), pero, ¿y si no fuera provocada solo por los cambio climáticos de la época?, sino por una intensa competencia con los neotominos y los arvicolinos, más con los primeros que de los segundos, como lo ha sugerido de alguna forma Engel et al., (1998) .

Es decir, tanto los Neotominae como los Sigmodontinae, estaban bien adaptados a los ambientes desérticos de sabana, y es probable que una talla mayor o alguna otra cualidad biológica de Neotominae restringiera la distribución de Sigmodontinae (de existir sobrelapamiento de nicho), obligando a estos a ocupar un nicho un tanto más mixto, más templado como los posiblemente observados en el Centro América, de tal forma que los roedores sigmodontos adaptados a ambientes mixtos al ser presionados por la presencia de neotominos, fueron capaces de migrar con los pastos hacia Sur América, donde luego, su potencial de habitar ambientes tropicales y templados fue expresado.

El descubrimiento y estudio detallado de más localidades de roedores fósiles, tanto del Henfiliano como del Blancano nos permitiría indagar más en este tema y resolver estas preguntas: ¿Las radiaciones que sufrieron las familias Arvicolinae, Sigmodontinae y Neotominae en Norte América, se dieron al unísono, al expandirse los pastos junto con las sabanas? Y de no ser así, ¿Pudo la radiación de una de estas familias como la Neotominae, desencadenar la radiación de otra subfamilia como lo es Sigmodontinae? ¿Pudieron entonces los Sigmdontos participar en el GABI al tiempo que desabitaban el Continente Norte Americano (Engel et al., 1998)? O ¿Es posible observar algún tipo de exaptación

hacia ambientes más tropicales en los roedores sigmodontos típicos de ambientes semiáridos durante el Hefiliano-Blancano del centro de México?



Figura 19. Se observa la distribución actual de especies de las subfamilias a) Neotominae y b) Sigmodontinae. Los colores más oscuros representan una mayor concentración en el número de especies. Tomado de (Engel *et al.*, 1998)

VI. LITERATURA CITADA

- Alvares, T. 1966. Roedores fósiles del Pleistoceno de Tequesquinahua, Estado de México, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 3 (3):1-16
- Alvares, T. y O. Polaco. 1982. Restos de moluscos y mamíferos cuaternarios procedentes de Loltún, Yucatán. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Departamento de Historia. México.
- Baskin, J. 1978. *Bensonomys*, *Calomys*, and the origin of the phyllotine group of Neotropical Cricetines (Rodentia: Cricetidae). *Journal of Mammalogy* 59 (1):125-135.
- Baskin, J. 1979. Evolutionary reversal in *Mylagaulus* (Mammalia, Rodentia) from the Late Miocene of Florida. *The American Midland Naturalist* 104 (1):155-162.
- Carleton, M., G. Musser. 1984. Muroid rodents. Pp. 289-379 in D. E. Wilson, D. M. Reeder, eds. *Orders and Families of Recent Mammals of the World*. New York: John Wiley and Sons
- Carranza-Castañeda, O. 2006. Late Tertiary fossil localities in central Mexico, between 19°-23°N, in Carranza-Castañeda, O. and E.H . Lindsay, eds., *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange*: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología and Centro de Geociencias, Publicación Especial 4: 45-60
- Carranza-Castañeda, O. and A. Walton. 1992. Cricetid rodents from the Rancho El Ocote Fauna, late Hemphillian (Pliocene), state of Guanajuato. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Revista* 10(1):71-93.
- Carroll, R. 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. Freeman and Company. 487- 495. EUA.
- Carroll, D., S. and R. Bradley D. 2005. Systematics of the genus *Sigmodon*: DNA sequences from Beta-Fibrinogen and Cytochrome *b*. *The Southwestern Naturalist* 50(3): 342-349.

- Ceballos, G. y G. Oliva. 2005. Los mamíferos silvestres de México. CONABIO. Primera edición. 530- 820. México.
- Czaplewski, N. J. 1987. Sigmodont rodents (Mammalia; Muroidea: Sigmodontinae) from the Pliocene (Early Blancan) Verde Formation, Arizona. *Journal of Vertebrate Paleontology* 7:183–199.
- Dalquest, W. and O. Mooser. 1980. Late hemphillian mammals of the Ocote local fauna, Guanajuato, Mexico. *The Pearce Sellards Series*. 32: 2.
- Engel, E. R., Hogan, K. M., Taylor, J. F., and S. Davis, K. 1998. Molecular Systematics and Paleobiogeography of the South American Sigmodontine Rodents. *Society for Molecular Biology and Evolution* 15(1):35-49.
- Feldhamer, G. A., Drickamer, L. C., Vessey, S. H., Merritt, J. F. y C. Krajewski. 2007. *Mammalogy*. Third edition. 348-370. EUA.
- Flynn, J.J., Kowallis, B. J., Nuñez, C., Carranza-Castañeda, O., Miller, W. E., Swisher, III C. C., and E. Lindsay. 2005. Geochronology of Hemphillian-Blancan aged strata, Guanajuato, Mexico, and implications for timing of the Great American Biotic Interchange. *The Journal of Geology*. 113:287-307.
- Hooper, E. T. and G. Musser G. 1964. The glans penis in Neotropical Cricetines (family Muridae) with comment son classification of muroid rodents. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*. 123:1-57.
- Hulbert, R. C. 1988. Calippus and Protohippus (Mammalia Perissodactyla, Equidae) from the Miocene (Barstovian-Early Hemphillian of the Gulf Coastal Plain. *Bulletin of the Florida State Museum Biological Sciences*, Vol. 32, Num. 3.
- Janis, C. M., Damuth and J. Theodor M. 2002. The origins and evolution of the North American grassland biome: the story from the hoofed mammals. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 177: 183-198.
- Jansa, S., A. and M. Weksler. 2004. Phylogeny of muroid rodents: relationships within and among major lineages as determined by IRBP gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 256-276.
- Jacobs, L., and E. Lindsay. 1984. Holartic radiation of Neogene muroid rodents and the origin of South American cricetids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4:265-272.

Kowallis, B. J., Swisher C. C., Carranza-Castañeda, O., Miller W. E. and D. Tingey G. 1998. Preliminary radiometric dates in selected late tertiary vertebrate faunas from Mexico. *Avances en Investigación, Paleontología de Vertebrados, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Publicación Especial*. 1: 103-108.

Lazzari, V., Charles, C., Tafforeau, Vianey-Liaud, M., Aguilar, J., Jaeger, J., Michaux, J. and L. Viriot. 2008. Mosaic Convergence of Rodent Dentitions. *Plos One* 3(10):1-13.

Lindsay, E., H., 1972. Small mamal fossils from the barstow formation, California. *University of California publications in geological sciences*. Vol 93.

Lindsay, E., H. 1984. Late Cenozoic mammals from NORTHWESTERN Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 4: 208-215.

Lindsay, E. H., Opdyke, N. D. and N. Johnson M. 1984. Blancan-Hemphillian Land Mammal Ages and Late Cenozoic Mammal Dispersal Events.

Linsay, E., and L. Jacobs. 1985. Pliocene small mammals fossils from Chihuahua, México. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Paleontología Mexicana*. 51-53.

Lindsay, E. 2003. Chronostratigraphy, Biochronology, Datum Events, Land Mammal Ages, Stage of Evolution, and APPERANCE Event Ordination. *Bulletin American Museum of Natural History*. Chapter 10. 212-230.

Macdonald, D. 2001. The encyclopedia of mammals. *Facts on File Natural Science Library*. Volumen 3. 578-667. EUA.

McFadden, B. J., Labs-Hochstein, J., Hulbert, R. C. and J. Baskin A. 2007. Revised age of the late Neogene terror bird (*Titanis*) in North America during the Great American Interchange. *Geology* 35(2):123-126.

Marshall, L. G. 1979. A model for paleobiogeography of South American cricetine rodents. *Paleobiology*. 5(2):126-132.

Marshall, L. G, Butler, R. F., Drake, R. E., Curtis, G. H. and R. Tedford H. 1979. Calibration of the Great American Interchange. *Sicence, new Series* 204 (4390): 272-279.

Martin, R., Honey, J., Peláez-Campomanes, P., Goodwin, T., Baskin, and J. Zakrzewski. 2002. Blancan Lagomorphs and rodents of the Deer Park Assemblages, Meade County, Kansas. *Journal of Paleontology*. 76(6): 1072-1090.

Miller, W., E. 1980. The late Pliocene Las Tunas local fauna from Southernmost Baja California, Mexico. *Journal of Paleontology* 54(4):762-805.

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

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

Repenning C. 2003. Chapter 17: *Mimomys* in North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 279: 469-512

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

Wilson, R. W. 1979. The stratigraphic sequence of north American rodent faunas. *Paleovertebrata, Montpellier, Mém. Jubil. R. Lavocat*: 273-283.

Wood, H.E., II, R.W. Chaney, J. Clark, E.H. Colbert, G.L. Jepsen, J.B. Reeside, and C. Stock. 1941. Nomenclature and correlation of the North American continental Tertiary. *Geological Society of America Bulletin* 52:1-48.

Woodburne, M. O., Cione, A. L. and E. P. Tonni. 2006. Central American provincialismo and the Great America Interchange, in Carranza-Castañeda, O. and E. H. Lindsay, eds. *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange: Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Geología y Centro de Geociencias. Publicación especial 4*, pp 73-101.

Vaughan, T. A. 1988. *Mamíferos*. Inter Americana McGraw-Hill. 3 edición. Pp 249-282 tnt español o ingles (para lo de tercera edición)

Van, V. V. 2004. Chapter 8: Adaptation and the Origin of Rodents. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 285:110-119

ANEXO

Catálogo	Localidad	Género	Molar	Orientación	Largo total	Ancho Posterior	Estado desgaste
MPGJ1829	Jal-Teco 26	Sigmodon	M2	Izquierdo	1.722	1.556	Adulto
MPGJ1830	Jal-Teco 26	Sigmodon	M2	Derecho	1.556	1.667	Joven
MPGJ1831	Jal-Teco 26	Sigmodon	M2	Izquierdo	1.611	1.611	Joven
MPGJ1832	Jal-Teco 26	Sigmodon	m1	Derecho	2.000	1.438	Joven
MPGJ1833	Jal-Teco 26	Sigmodon	M2	Derecho	1.667	1.778	Diente de leche
MPGJ1834	Jal-Teco 26	Sigmodon	M2	Izquierdo	1.667	1.778	Adulto
MPGJ1835	Jal-Teco 26	Sigmodon	M1	Derecho	2.222	1.944	Adulto
MPGJ1836	Jal-Teco 26	Sigmodon	m1	Izquierdo	2.125	1.500	Adulto
MPGJ1837	Jal-Teco 26	Sigmodon	m1	Derecho	2.250	1.563	Adulto
MPGJ1838	Jal-Teco 26	Sigmodon	M1	Izquierdo	2.400	1.714	Adulto
MPGJ1839	Jal-Teco 26	Sigmodon	m2	Derecho			Joven
MPGJ1840	Jal-Teco 26	Sigmodon	M1	Derecho	2.222	1.833	Viejo
MPGJ1841	Jal-Teco 26	Sigmodon	m2	Derecho			Adulto
MPGJ1842	Jal-Teco 26	Sigmodon	m1	Izquierdo	2.188	1.563	Joven
MPGJ1843	Jal-Teco 26	Sigmodon	m1	Izquierdo	2.250	1.563	Adulto
MPGJ1844	Jal-Teco 26	Calomys	m1	Izquierdo	1.314	0.743	Joven
MPGJ1845	Jal-Teco 26	Sigmodon	m1	Izquierdo			Viejo
MPGJ1846	Jal-Teco 26	Sigmodon	m1	Derecho	1.625	1.250	Viejo
MPGJ1847	Jal-Teco 26	Sigmodon	m1	Derecho	2.125	1.563	Joven
MPGJ1848	Jal-Teco 26	Sigmodon	m1	Izquierdo	2.000	1.188	Joven
MPGJ1849	Jal-Teco 26	Sigmodon	m1	Izquierdo	2.000	1.360	Joven
MPGJ1850	Jal-Teco 26	Sigmodon	M1	Izquierdo	1.944	1.389	Diente de leche
MPGJ1851	Jal-Teco 26	Sigmodon	M1	Derecho	2.222	1.889	Adulto
MPGJ1852	Jal-Teco 26	Sigmodon	M1	Derecho	2.167	1.444	Viejo
MPGJ1853	Jal-Teco 26	Sigmodon	M1	Izquierdo	2.000	1.543	Joven
MPGJ1854	Jal-Teco 26	Calomys	M1	Derecho	1.371	0.914	Adulto
MPGJ1855	Jal-Teco 26	Sigmodon	M1	Derecho	2.333	1.889	Adulto
MPGJ1856	Jal-Teco 26	Sigmodon	M1	Derecho	1.889	1.444	Adulto
MPGJ1857	Jal-Teco 26	Sigmodon	M1	Derecho	1.944	1.500	Joven
MPGJ1858	Jal-Teco 26	Sigmodon	M1	Derecho	1.833	1.000	Viejo
MPGJ1859	Jal-Teco 26	Sigmodon	M1	Izquierdo	2.056	1.556	Diente de leche
MPGJ1860	Jal-Teco 26	Sigmodon	m2	Derecho			Diente de leche
MPGJ1861	Jal-Teco 26	Sigmodon	m2	Derecho			Adulto
MPGJ1862	Jal-Teco 26	Sigmodon	M2	Derecho	1.778	1.889	Diente de leche
MPGJ1863	Jal-Teco 26	Sigmodon	M2	Derecho	1.944	1.722	Diente de leche
MPGJ1864	Jal-Teco 26	Sigmodon	M2	Izquierdo	1.556	1.667	Adulto
MPGJ1865	Jal-Teco 26	Sigmodon	m2	Derecho			Adulto
MPGJ1866	Jal-Teco 26	Sigmodon	m2	Derecho			Viejo
MPGJ1867	Jal-Teco 26	Sigmodon	M2	Izquierdo	1.667	1.556	Viejo
MPGJ1868	Jal-Teco 26	Sigmodon	M2	Izquierdo	2.000	1.722	
MPGJ1869	Jal-Teco 26	Sigmodon	m2	Izquierdo	?	?	Adulto
MPGJ1870	Jal-Teco 26	Sigmodon	M2	Izquierdo	1.611	1.500	Adulto
MPGJ1871	Jal-Teco 26	Sigmodon	M1	Izquierdo	?	?	Joven
MPGJ1872	Jal-Teco 26	Sigmodon	M2	Izquierdo	1.500	1.556	Adulto
MPGJ1873	Jal-Teco 26	Sigmodon	M2	Izquierdo	?	?	Joven
MPGJ1874	Jal-Teco 26	Sigmodon	m2	Derecho	?	?	Muy destruido
MPGJ1875	Jal-Teco 26	Sigmodon	m2	Izquierdo			Adulto
MPGJ1876	Jal-Teco 26	Sigmodon	m2	Derecho	?	?	Muy destruido
MPGJ1877	Jal-Teco 26	Sigmodon	m3	Derecho	2.04	1.70	Viejo
MPGJ1878	Jal-Teco 26	Sigmodon	M3	Derecho	2.30	2.55	Joven
MPGJ1879	Jal-Teco 26	Sigmodon	m2	?	?	?	Muy destruido
MPGJ1880	Jal-Teco 26	Sigmodon	m2	?	?	?	Muy destruido

Catálogo	Localidad	Género	Molar	Orientación	Largo total	Ancho Posterior	Estado desgaste
MPGJ1881	Jal-Teco 26	Sigmodon	m2	Izquierdo			Joven
MPGJ1882	Jal-Teco 26	Sigmodon	M1	Izquierdo	?	?	Joven
MPGJ1883	Jal-Teco 26	Sigmodon	m3	Derecho	?	?	Muy destruido
MPGJ1884	Jal-Teco 26	Sigmodon	M1	Derecho	?	?	Muy destruido
MPGJ1885	Jal-Teco 26	Calomys	M1	Derecho	1.257	0.914	Adulto
MPGJ1886	Jal-Teco 26	Calomys	M2	Derecho	0.667	0.611	Adulto
MPGJ1887	Jal-Teco 26	Sigmodon	m2	Izquierdo			Adulto
MPGJ1888	Jal-Teco 26	Sigmodon	m1	Derecho	2.160	1.680	Adulto
MPGJ1889	Jal-Teco 26	Sigmodon	m2	Izquierdo	2.43	2.52	Adulto
MPGJ1890	Jal-Teco 26	Sigmodon	M1	Derecho	2.167	1.556	Adulto
MPGJ1891	Jal-Teco 26	Paraneotoma	M3	Derecho	3.04	3.13	Adulto
MPGJ1892	Jal-Teco 26	Sigmodon	m2	Derecho	2.61	2.70	Diente de leche
MPGJ1893	Jal-Teco 26	Sigmodon	M1	Izquierdo	?	?	Joven
MPGJ1894	Jal-Teco 26	Sigmodon	M1	Derecho	2.167	1.556	Diente de leche
MPGJ1895	Jal-Teco 26	Sigmodon	m2	Derecho	2.87	2.96	Diente de leche
MPGJ1896	Jal-Teco 26	Sigmodon	M1	Derecho	?	?	Joven
MPGJ1897	Jal-Teco 26	Sigmodon	m2	Izquierdo	2.09	2.35	Viejo
MPGJ1898	Jal-Teco 26	Sigmodon	M2	Izquierdo	1.667	1.556	Joven
MPGJ1899	Jal-Teco 26	Sigmodon	m2	Izquierdo	2.17	2.35	Adulto
MPGJ1900	Jal-Teco 26	Sigmodon	m1	Izquierdo	2.000	1.200	Joven
MPGJ1901	Jal-Teco 26	Sigmodon	m2	Izquierdo	2.96	2.17	Muy destruido
MPGJ1902	Gto 12	Sigmodon	m2	Derecho	1.91	1.74	Joven
MPGJ1903	Gto 12	Calomys	m1	Derecho	2.55	1.28	Muy destruido
MPGJ1904	Gto 12	Sigmodon	M2	?	?	?	Muy destruido
MPGJ1905	Gto 12	Paraneotoma	m2	?	?	?	Joven
MPGJ1906	Gto 12	Arvicolinae	M1		3.40	2.13	
MPGJ1907	Gto 12	Sigmodon	m1	Izquierdo	1.920	1.280	Joven
MPGJ1908	Gto 12	Sigmodon	M1	Izquierdo	2.111	1.778	Adulto
MPGJ1909	Gto 12	Sigmodon	m1	Derecho	?	?	?