



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS DE LA TIERRA

Mastofaunula del Clarendoniano tardío-Henfiliano temprano (Mioceno tardío), del área de Neutla, Municipio de Comonfort, Estado de Guanajuato, México

TESIS

Que para optar por el grado de
Maestro en Ciencias de la Tierra

Presenta:

Biól. Jessu Christopher Robles Rivera

Tutor principal

Dr. Oscar Carranza y Castañeda (Centro de Geociencias, UNAM)

Comité Tutorial

Dr. Jorge Aranda Gómez (Centro de Geociencias, UNAM)

Dr. Mariano Cerca Martínez (Centro de Geociencias, UNAM)

Dr. Eduardo Jiménez Hidalgo (Centro de Geociencias, UNAM)

Dr. Juan Malda Barrera (Centro de Geociencias, UNAM)

México
Marzo 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Resumen

En el presente estudio se describió la bioestratigrafía de la mastofaunula fósil en el área de Neutla, estado de Guanajuato. Se encontraron dos localidades fosilíferas nuevas, a las que se les dio los nombres de Palmillas y Empalme Escobedo. La mastofaunula de la localidad de Palmillas se compone de los équidos *Calippus martini* y *Neohipparion aff. N. eurystyle*, el antilocáprido *Merycodus sp.*, y el camélido *Megatylopus sp.* Esta mastofaunula se refirió a la edad de mamíferos terrestres de Norteamérica (NALMA) de Henfiliano temprano (Mioceno tardío), por medio de un análisis radiométrico de U/Pb. Esta edad posiciona estratigráficamente a esta localidad como la más antigua del Henfiliano en México. El registro de *C. martini* es el primero para México y es el más reciente para toda la especie. En la localidad de Empalme Escobedo, se colectó únicamente dos molares superiores de équidos, los cuales se asignaron al género *Protohippus* y al género *Hipparion?*. Esta localidad fue asignada a la edad de Clarendoniano (Mioceno medio-tardío), basándonos en análisis radiométricos realizados en estudios previos de otros autores sobre una andesita que cubre a los sedimentos con el material fósil. Esta es la segunda faunula registrada para esta edad en México. El registro de *Protohippus sp.* y de *Hipparion?* son los primeros para ambos géneros en México. La mastofaunula de las dos localidades del área de Neutla están incluidas en sedimentos pertenecientes a un ambiente sedimentario fluviolacustre, con gran aporte de material volcánico. Las inferencias ecológicas, hechas con base en el ambiente sedimentario y de las características del material fósil colectado, indican que esta mastofaunulas habitaron en un ambiente de pastizal o pradera, con campos abiertos y con clima templado y seco.

Palabras clave: (Bioestratigrafía, mastofaunula, edad de mamíferos de Norteamérica (NALMA), Terciario, Henfiliano, Clarendoniano, équido, antilocáprido y camélido).

A mi Necho, a mi Tita y a mi Ama

Agradecimientos

Quiero agradecer por la beca CONACYT 364750 recibida durante el posgrado y a los proyectos PAPIIT: IN106311 DGAPA y CONACYT 129550 por el financiamiento de este trabajo de tesis.

Quiero agradecerle especialmente al Dr. Oscar Carranza por la guía y el estímulo para ver más lejos, a la maestra Hilda Troncoso por la paciencia y el apoyo para ver las cosas más de cerca, a mis sinodales los doctores Jorge Aranda, Mariano Cerca, Eduardo Jiménez y Juan Malda por las correcciones y comentarios, a mis amigos que me acompañaron a las salidas de campo y durante todo este ilustrativo viaje y al Centro de Geociencias de la Universidad Nacional Autónoma de México por darme la oportunidad desarrollarme y aprender. También quiero agradecer a mis maestros, en toda la extensión de la palabra, de la licenciatura en biología por enseñarme a dudar y a saber que donde hay dudas, hay libertad. Especialmente quiero agradecer a mi mamá, mi abuelita, mis hermanos y toda mi familia, por estar siempre ahí, por darme la vida, mantenerme, educarme y aguantarme.

ÍNDICE

Página

Resumen.....	ii
Dedicatorias.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Índice.....	v
Índice de Figuras.....	vii
Índice de Cuadros.....	viii
Índice de Anexos.....	viii
I. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Paleontología de Vertebrados. Conceptos generales e importancia.....	1
1.2 Importancia de la Bioestratigrafía en México durante el Terciario tardío.....	3
II. ANTECEDENTES.....	4
2.1 Faunas de mamíferos durante el Terciario en México.....	4
2.1.1 Paleógeno.....	4
2.1.2 Neógeno.....	5
2.2 Équidos del Mioceno tardío de México.....	8
2.3 Estudios previos en el área de estudio de Neutla.....	8
2.4 Deficiencia en el registro fósil de mamíferos en México.....	10
2.5 Justificación y objetivos.....	11
III. MATERIAL Y MÉTODO.....	13
3.1 Trabajo de campo.....	13
3.2 Trabajo de laboratorio.....	13
3.3 Identificación anatómica y sistemática.....	13
3.3.1 Dentición superior.....	14
3.3.2 Dentición inferior.....	15
3.4 Análisis estadístico.....	16
3.5 Fechamiento radiométrico.....	17
3.6 Abreviaturas.....	18
IV. ÁREA DE ESTUDIO.....	18
4.1 Ubicación y generalidades.....	19
4.2 Localidad de Palmillas.....	21
4.3 Localidad de Empalme.....	22
4.4 Geología regional.....	22

V. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	27
5.1 Localidad de Palmillas.....	27
5.1.1 Edad radiométrica y biocronológica.....	27
5.1.2 Paleontología Sistemática.....	28
<i>Calippus martini</i>	28
Material referido.....	28
Descripción.....	29
Discusión sistemática y diagnosis taxonómica.....	31
Discusión paleobiogeográfica y bioestratigráfica.....	34
<i>Neohipparion</i> sp.....	36
Material referido.....	36
Descripción.....	36
Discusión sistemática y diagnosis taxonómica.....	37
Discusión paleobiogeográfica y bioestratigráfica.....	40
<i>Equus conversidens</i>	41
Material referido.....	41
Descripción.....	41
Discusión sistemática y diagnosis taxonómica.....	42
Discusión paleobiogeográfica y bioestratigráfica.....	42
<i>Merycodus</i> sp.....	43
Material referido.....	43
Descripción.....	44
Discusión sistemática y diagnosis taxonómica.....	46
Discusión paleobiogeográfica y bioestratigráfica.....	49
<i>Megatylopus</i> sp.....	50
Material referido.....	50
Descripción.....	50
Discusión sistemática y diagnosis taxonómica.....	51
Discusión paleobiogeográfica y bioestratigráfica.....	52
5.1.3 Estratigrafía de la localidad de Palmillas.....	52
5.1.4 Inferencia y discusión del ambiente por medio de los hábitos alimentarios de la fauna de Palmillas.....	54
5.1.5 Inferencia y discusión de la dieta por técnicas de exploración del desgaste.....	56
5.1.6 Inferencia y discusión del paleoambiente de Palmillas.....	56

5.2 Localidad de Empalme Escobedo	58
5.2.1 Edad radiométrica y biocronológica.....	58
5.2.2 Paleontología sistemática.....	58
<i>Protohippus</i> sp.....	58
Material referido.....	58
Descripción.....	58
Discusión sistemática y diagnosis taxonómica.....	59
Discusión paleobiogeográfica y bioestratigráfica.....	62
<i>Hipparion</i> ?.....	63
Material referido.....	63
Descripción.....	63
Discusión sistemática y diagnosis taxonómica.....	64
Discusión paleobiogeográfica y bioestratigráfica.....	62
VI. DISCUSIÓN GENERAL	65
VII. CONCLUSIONES	73
VIII. LITERATURA CITADA	75
IX. APÉNDICE	90

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura	Página
1. Ubicación de las localidades del Barstoviano y Hemingfordiano en México.....	4
2. Cambios en la diversidad de géneros de équidos en Norteamérica.....	9
3. Registro de mamíferos en México durante el Cenozoico.....	10
4. Esquema de estructuras oclusales molares équidos.....	14
5. Estados de carácter de la dentición superior.....	15
6. Polígono que delimita el área de estudio de Neutla.....	18
7. Imagen satelital de la localidad de Palmillas.....	21
8. Imagen satelital de la localidad de Empalme.....	22
9. Columna estratigráfica de Neutla (Ledezma, 1961).....	23
10. Columna estratigráfica de Neutla (Cerca, 2000).....	25
11. Grafica de los análisis radiométricos en la localidad de Palmillas.....	27
12. Molares superiores de individuos jóvenes.....	28
13. Molares superiores de individuos adultos.....	29
14. Molar inferior.....	30
15. Grafica canónica de clasificación molares.....	33
16. Distribución de <i>Calippus martini</i> para Norteamérica.....	35
17. Premolar 2 <i>Neohipparion</i> sp.....	36
18. Morfoclina del género <i>Neohipparion</i>	39
19. Distribución del género <i>Neohipparion</i> en Norteamérica.....	40
20. m2 inferior de <i>Equus conversidens</i> MPGJ1825.....	41
21. Distribución de <i>E. conversidens</i>	42
22. Fragmento de mandíbula de <i>Merycodus</i> MPGJ1820 en vista lateral.....	44
23. Fragmento de mandíbula de <i>Merycodus</i> MPGJ1820 en vista oclusal.....	44
24. Fragmento de mandíbula MPGJ1821 y M3 aislado MPGJ1822.....	45
25. Extremidad anterior de <i>Merycodus</i> MPGJ 1823.....	46
26. Cladograma de los géneros de la familia Antilocapriini.....	47
27. Vista lateral bucal de mandíbulas de Merycodontinae.....	48
28. Distribución geográfica del género <i>Merycodus</i> para Norteamérica.....	49
29. Incisivo <i>Megatylopus</i> sp. MPGJ1827.....	50

30. Rango Bioestratigráfico de los Camellos gigantes de Norteamérica.....	51
31. Columna estratigráfica de la localidad de Palmillas.....	53
32. M12 MPGJ3031 asignado a <i>Protohippus</i>	59
31. Árbol filogenético de los équidos de Norteamérica.....	61
32. Distribución geográfica de <i>Protohippus</i> en Norteamérica.....	62
33. M1 MPGJ3032 de <i>Hipparion</i> ?.....	63

ÍNDICE DE CUADROS

Tabla	Página
1. Medidas de los molares superiores de <i>Calippus martini</i>	30
2. Valores de predicción del análisis de discriminantes.....	34
3. Comparación del m3 del <i>Merycodus</i> y <i>Cosoryx</i>	38
4. Comparación de medidas de la altura y la longitud de m3 del <i>Merycodus</i>	48

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Paleontología de Vertebrados. Conceptos generales e importancia

El estudio de las faunas fósiles nos permite conocer pequeños fragmentos de la vida del pasado, los cuales se preservan en un espacio cuatri-dimensional, que incluye la geografía y el tiempo. La paleontología estudia las relaciones biológicas y espacio-temporales, entre los organismos fósiles y los cuerpos de rocas que los contienen (Martínez y Santoja, 1994).

Desde sus inicios la paleontología estuvo muy relacionada con la Geología. Los fósiles pueden ser usados para crear un marco de referencia temporal (línea de tiempo) en el que es posible ubicar los fenómenos geológicos, para así correlacionarlos con eventos que sucedieron en zonas distantes. Con el tiempo surgieron distintas ramas producto de la unión de la paleontología y la geología, unas de las más importantes son la bioestratigrafía y la biocronología.

La bioestratigrafía estudia el contenido, sucesión y distribución de las unidades litoestratigráficas en función de su contenido de fósil. Esta disciplina se basa en el principio de sucesión faunística, que postula que en cada intervalo de tiempo de la historia geológica los organismos fueron diferentes y no repetibles. Este principio permite establecer correlaciones entre unidades litoestratigráficas con contenido de fósiles característicos, de zonas geográficas distantes pero con edad similar.

La biocronología estudia cuando vivieron los organismos fosilizados, su ordenación temporal y la datación de eventos bióticos del pasado (Fernández López, 1997). La biocronología se basa en la irreversibilidad de la evolución biológica, es decir, una vez que una especie se ha extinguido, no vuelve a aparecer.

El estudio de los fósiles nos proporciona información geológica importante de los cuerpos de rocas, pero no se limitan a eso, son necesarios para entender los procesos biológicos a través de la historia geológica. Al estudiar los organismos fosilizados podemos saber su morfología, su distribución geográfica y el tiempo en el cual vivieron. El correlacionar faunas de diversas regiones y edades nos

ayuda a entender los procesos biológicos como la evolución, extinción, ecología, distribución, dispersión, así como las características ambientales y climáticas de su hábitat, entre otras características. Las ramas de la paleontología que se relacionan principalmente con la biología son la filogenética, la biogeografía y la paleoecología.

La filogenética estudia las relaciones evolutivas entre las distintas especies, reconstruyendo la historia de su diversificación desde el origen de la vida en la Tierra hasta la actualidad. La inclusión de fósiles en los análisis filogenéticos, no solamente es necesaria, sino obligatoria. La teoría cladística enfatiza la utilización exclusiva de grupos monofiléticos en las reconstrucciones filogenéticas, un grupo monofilético es aquel compuesto por un ancestro y todos sus descendientes, no debe excluirse ni uno solo, hasta donde nuestro conocimiento lo permita. Esto significa, que si se conoce la existencia de un taxón fósil es necesario considerarlo en el análisis para no ignorar parte de la evidencia.

La paleobiogeografía estudia la distribución de los organismos del pasado y los procesos que la determinaron. Los patrones de distribución de las especies a través de áreas geográficas generalmente se pueden explicar a través de una combinación de factores históricos como: la especiación, extinción, la deriva continental; la glaciación, las variaciones asociadas al nivel del mar, vías fluviales, el hábitat, y los suministros de energía del ecosistema disponibles. La paleobiogeografía a su vez aporta información sobre la formación o supresión de barreras geográficas, que a su vez están íntimamente ligadas con la evolución geológica.

La paleoecología estudia las relaciones ecológicas entre los organismos fósiles y nos da evidencias de su ciclo de vida, de las relaciones recíprocas entre las especies fósiles y su medio ambiente. Otra utilidad muy importante de los fósiles es su uso como indicadores paleoambientales, donde es posible hacer reconstrucciones y modelos de los ambientes y climas en los que habitaron (Sahey *et al.* 2010).

El estudio filogenético, biogeográfico y ecológico de una fauna fósil se complementa con el estudio bioestratigráfico de los cuerpos de rocas que la contienen. Al analizar esta información conjunta y correlacionarla con diversas regiones geográficas y edades, es posible vislumbrar un pequeño fragmento de la historia biológica y geológica de la Tierra.

1.2 Importancia de la Bioestratigrafía en México durante el Terciario tardío

El 60% de la superficie continental de México lo cubren rocas del Terciario, de las cuales aproximadamente la mitad pertenecen a secuencias volcánicas y/o volcanoclásticas, mientras que la otra mitad son secuencias sedimentarias (Ferrusquía-Villafranca, 1979). Por lo tanto en alrededor de un 30% del territorio nacional están expuestas rocas sedimentarias del Terciario. A pesar de la gran extensión que cubren, el conocimiento de su estratigrafía es incompleto, un ejemplo son las confusiones en la interpretación de la naturaleza y origen de los rellenos de las cuencas sedimentarias del Terciario, ya que algunas contienen secuencias fluvio-lacustres poco consolidadas, que son semejantes a sedimentos aluviales recientes. Muchos mapas geológicos en México registran a las secuencias fluvio-lacustres del Terciario como aluvión cuaternario. Las causas de este problema son diversas, pero pueden ser remediadas en parte con estudios estratigráficos y paleontológicos sistemáticos y detallados.

Las rocas volcánicas o volcanoclásticas pueden ser fechadas por métodos radiométricos. Sin embargo, en rocas sedimentarias sin aporte de material volcánico, la presencia de fósiles, es muy útil para ubicar la edad de los sedimentos que los contienen en la escala de tiempo geológico. Así mismo, los fósiles permiten hacer una correlación estratigráfica entre secuencias sedimentarias en distintas regiones geográficas.

II. ANTECEDENTES

2.1 Faunas de mamíferos durante el Terciario en México

Los mamíferos fósiles del Cenozoico en Norteamérica pueden ubicarse en un sistema estandarizado de edades conocido como NALMA (North American Land-Mammal-Age). Estas biozonas se establecieron con base en asociaciones de faunas de mamíferos características de un lapso de tiempo determinado. Las edades NALMA correspondientes al Mioceno son Arrikaneano tardío, Hemingfordiano, Barstoviano, Clarendoniano y el Henfiliano temprano, mientras el Plioceno comprende al Henfiliano tardío y al Blancano (Woodburne, 1987).

En las siguientes secciones se resume cronológicamente las principales faunas de mamíferos del Terciario en México:

2.1.1 Paleógeno

La mastofauna más antigua conocida durante el Terciario de México es la de Lomas Las Tetas de Cabra, ubicada en el estado de Baja California, y corresponde a la edad NALMA de Wasatchiano (Eoceno temprano) (Novacek *et al.* 1991). Se compone de una asociación de mamíferos primitivos, como el género *Hyracotherium*, antes se le llamo *Eohippus* y se le considero el género más antiguo de la familia equidae, después se reclasificó su especie tipo como un paleotérido, un perisodáctilo relacionado tanto con los équidos como con los brontotéridos (Froehlich, 2002).

Del Eoceno medio se ha descrito la fauna del Marfil, ubicada en el estado de Guanajuato. A estos fósiles se le asigno una edad de Bridgeriano-Uintaniano (Ferrusquía-Villafranca, 1989; 2002). La fauna del Marfil está compuesta únicamente por mamíferos pequeños, siendo los roedores el grupo más diverso y estudiado de esta fauna.

Del Eoceno tardío se ha descrito la fauna de Rancho Gaitán, en el estado de Chihuahua. Esta fauna se asigno a la edad de Chadroniano (Ferrusquía Villafranca *et al.*, 1997; 2002); se caracteriza por una asociación faunística compuesta por mamíferos primitivos medianos y por roedores. Y recientemente se estudio la fauna de la localidad de Iniyoo en el suroeste del estado de Oaxaca. Se compone de una asociación de reptiles y pequeños y medianos mamíferos como roedores,

merycodontinos, tapires y el équido *Miohippus assinoboensis*. Esta fauna se asignó a la edad del Chadroniano, debido a los fechamientos radiométricos de K-Ar en donde obtuvieron edades de 32.9 ± 0.9 y 35.7 ± 1.0 Ma (Eduardo-Jiménez, *et al.* 2015).

2.1.2 Neógeno

Mioceno medio

En la figura 1 se muestra la ubicación de las faunas del Mioceno medio en México. Se han descrito las faunas de Tubutama y Yécora en el estado de Sonora, la de El Zoyatal en Aguascalientes y la de Suchilquiltongo en Oaxaca. Todas ellas han sido asignadas al Hemingfordiano (~20.4-16 Ma) por Jiménez-Hidalgo, (2002) y Ferrusquía-Villafranca, (2003).

Del Barstoviano (~16- 13.6 Ma) se han descrito las faunas de Matatlán y Nejapa del estado de Oaxaca (Ferrusquía-Villafranca, 1992; Jiménez-Hidalgo, 2000; Bravo Cuevas, 2000). En Chiapas Jiménez Hidalgo y colaboradores (2002) describieron la fauna de Ixtapa.

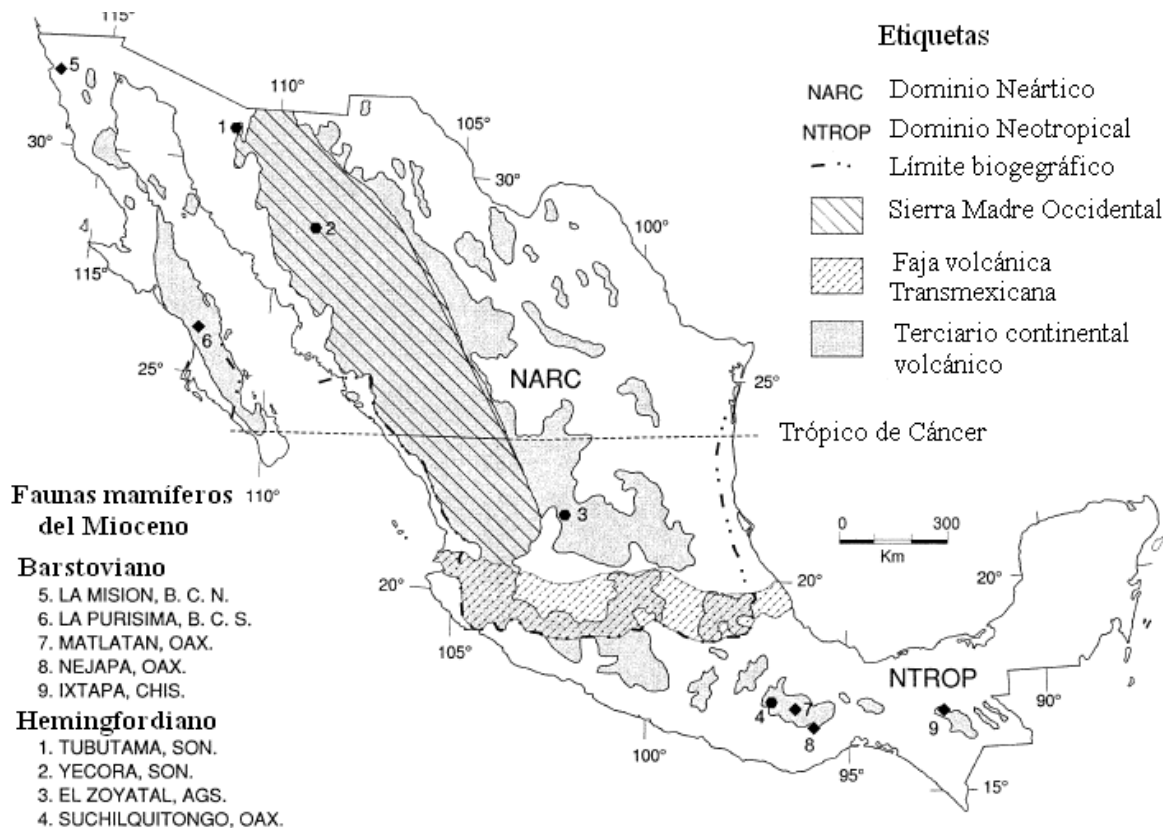


Figura 1. Ubicación de las localidades del Barstoviano y Hemingfordiano en México (Modificada de Ferrusquía-Villafranca, 2003).

Las faunas Barstovianas de Nejapa y Matatlán de Oaxaca están compuestas por las especies de équidos *Merychippus sejunctus*, *M. califronicus* y *M. primus*; *Calippus* sp.; *Neohipparion* aff. *N. trampasense*, y por *Pliohippus* aff. *P. pernix* (Ferrusquía-Villafranca, 2003).

La fauna del Hemingfordiano de Tubutama del estado de Sonora, está compuesta por el équido *M. primus*. Mientras la fauna del El Camarón de Oaxaca, se describió al équido *Cormohipparion* aff. *C. quinni* (Bravo-Cuevas and Ferrusquía-Villafranca, 2008).

Y recientemente Ferrusquía-Villafranca, *et al.* (2014) estudiaron la fauna de la localidad de El Paso del Águila, en el estado de San Luis Potosí. Colectaron material fosil de équido que asignaron a una nueva especie *Pliohippus potosinus*. Esta fauna se le asignó un rango de edad de Clarendoniano-Henfiliano tardío, por lo que este estudio es el primero para esta edad en México.

El Mioceno tardío- Plioceno

El Mioceno tardío-Plioceno temprano es el lapso de tiempo más estudiado del Terciario en México, con alrededor de 20 localidades, pertenecientes a las edades del Henfiliano (~10.3-4.9 Ma) y el Blancano (~4.9-1.8 Ma). En la Figura 2 se muestra la ubicación de las principales faunas descritas para el Mioceno tardío- Plioceno en México. A continuación se describen sucintamente algunas de las faunas más importantes de estas dos edades:

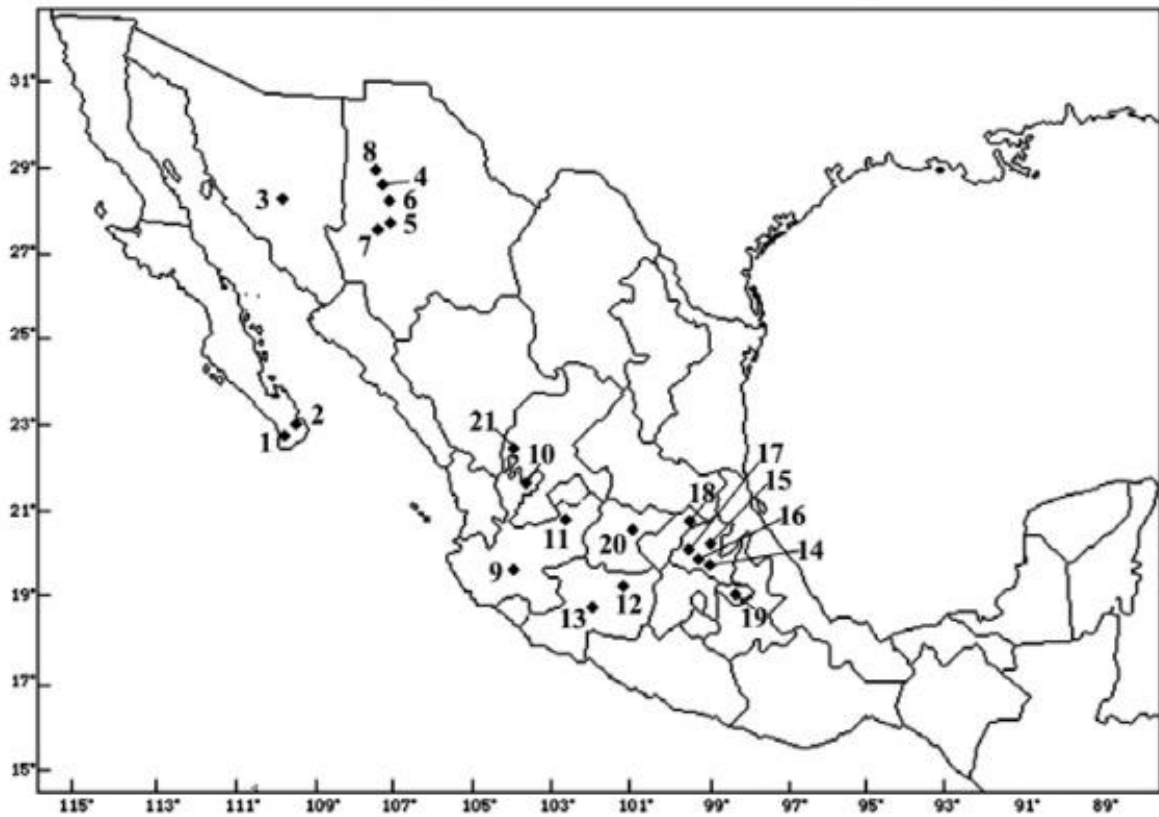


Figura 2. 1. Las Tunas, 2. Miraflores, 3. San José de Píma, 4. Yepómera, 5. Basuchil, 6. Matachic, 7. Micaña, 8. Concha, 9. Tecolotlán, 10. Tecolotlán, 11. Teocaltiche, 12. Cinca, 13. La Goleta, 14. Tula, 15. Zietla, Tehuichila, 16. La Plegaria, 17. Las Arcinas, 18. Landa de Matamoros, 19 Tlaxcala y 20. San Miguel de Allende. Modificado de Montellanos-Ballesteros and Jiménez-Hidalgo, (2006).

Fauna de Tehuichila. Ubicada en la cuenca de Zacualtipán al noroeste del estado de Hidalgo; fue la primera fauna del Terciario estudiada en México (Leidy, 1882; Cope, 1885). Freudenberg, (1910) estudió los carnívoros, mastodontes y elefantes del Plioceno y del Pleistoceno. Sin embargo, estos primeros estudios fueron meramente descriptivos, ya que carecieron por completo de control estratigráfico y de información acerca de la ubicación exacta de los sitios de colecta.

En años más recientes se reiniciaron los estudios paleontológicos en la cuenca de Zacualtipán, donde se asignó a la fauna una edad de Plioceno temprano o medio (Ferrusquía-Villafranca, 1978). Posteriormente se reportaron la presencia de fauna fósil del Blancano, por lo que ahora se considera que la fauna de Tehuichila incluye mamíferos fósiles de las dos edades de Henfiliano y Blancano

(Carranza-Castañeda, 1991; 1992). Dentro de la cuenca carbonífera de Zacualtipán también se encuentra la fauna de Zietla, que ha sido asignada a lo más temprano del Henfiliano tardío (Carranza-Castañeda, 1994). La biodiversidad de la fauna de la cuenca de Tehuichila es considerable, ya que se han identificado fósiles de seis órdenes, nueve familias y 13 géneros diferentes (Montellanos-Ballesteros and Jiménez-Hidalgo, 2006).

Fauna de Yepómera. Localizada al noroeste del estado de Chihuahua, ha sido asignada al Henfiliano tardío (Wilson, 1937; Drescher, 1939; Stock, 1948; Lance, 1950; MacFadden, 2006). La estratigrafía continental del Terciario tardío de México, hasta los años setenta del siglo pasado, estuvo basada en la información de esta fauna, (Carranza-Castañeda, 2006). Yepómera se caracteriza por una asociación faunística de équidos, que incluyen a los tridáctilos *Neohipparion eurystyle* y *Nannippus aztecus*, los monodáctilos *Astrohippus stockii* y *Dinohippus mexicanus*, es la localidad tipo para estas dos especies, descritas por Lance (1950). La diversidad de la fauna de Yepómera se compone de ocho órdenes, 17 familias, 30 géneros y 32 especies (Lindsay and Jacobs, 1985).

Fauna de Tecolotlán. Esta fauna está ubicada en el estado de Jalisco, se ha asignado al Henfiliano tardío (Miller y Carranza-Castañeda, 1998; Carranza-Castañeda y Miller, 2000). Tecolotlán es la segunda fauna con la mayor diversidad de mamíferos de México, se compone de siete órdenes 12 familias y 16 géneros (Carranza-Castañeda, 2006). Una característica muy importante de esta fauna es que incluye cuatro órdenes, cinco familias y dos géneros de inmigrantes sudamericanos fósiles (Carranza-Castañeda and Miller, 2002).

Fauna La Goleta. Ubicada en el estado de Michoacán, fue asignada al Blancano temprano y está compuesta por seis órdenes, nueve familias y diez géneros. (Arellano y Azcón, 1949; Miller y Carranza-Castañeda, 1984; Carranza-Castañeda, 1991).

Fauna de Juchipila. Ubicada en el estado de Zacatecas, se fechó por métodos radiométricos obteniendo edades 6.95 ± 0.29 a 5.58 ± 0.10 Ma, por lo que se le asignó a la edad de Henfiliano temprano (Hh2). Esta fauna se caracteriza por la presencia del género *Pliometanastes* y de la asociación de las especies de équidos *Calippus hondurensis*, *Neohipparion eurystyle*, *Astrohippus ansae* y *Dinohippus mexicanus* (Carranza-Castañeda et al., 2013).

Fauna de San Miguel de Allende. Ubicada en el estado de Guanajuato. Es la secuencia estratigráfica del Neógeno más completa hasta ahora documentada en México y también es una de las más completas en Norteamérica. En la secuencia estratigráfica de esta cuenca se pueden encontrar en superposición la sucesión de faunas desde el Henfiliano tardío, el Blancano y el Pleistoceno. (Carranza-Castañeda, 2006).

La primera mención de material fósil de esta región fue hecha por Arellano (1951), quien mencionó algunos ejemplares de gliptodontes en la fauna de Rancho Viejo y restos de caballos colectados en el Rancho El Ocote, cercanos a la ciudad de San Miguel de Allende. En estudios posteriores Mooser (1959; 1973) y Dalquest y Mooser (1980) describieron la fauna de Rancho El Ocote y la asignaron al Plioceno medio.

Posteriormente se hicieron estudios más detallados en la cuenca de San Miguel de Allende, incluyendo nuevas colectas en Rancho El Ocote, se describió una secuencia estratigráfica desde el Henfiliano tardío hasta el Blancano (Carranza-Castañeda 1978; 1989; 2002). También se identificaron y describieron localidades nuevas importantes como La Presa, que es la localidad más antigua en la cuenca hasta ahora conocida y que fue asignada a lo más temprano del Henfiliano tardío (Carranza-Castañeda y Espinosa-Arrubarrena, 1994). Al igual que la localidad de Rinconada, la cual tiene la mayor diversidad de carnívoros entre las localidades del Henfiliano tardío del Centro de México (Carranza-Castañeda, 1992).

La fauna en la cuenca de San Miguel de Allende es la que tiene mayor diversidad taxonómica en México. La edad del Henfiliano tardío, incluye siete órdenes, 16 familias, 29 géneros y 34 especies. Para el Blancano, en la misma región, se conocen siete órdenes, 13 familias, 22 géneros y 24 especies (Carranza-Castañeda 2002; 2006; Carranza-Castañeda y Walton, 1992).

2.2 Équidos del Mioceno tardío de México

El grupo taxonómico de los équidos, es muy importante en la bioestratigrafía del Neógeno de Norteamérica. Los équidos son uno de los grupos de mamíferos más abundantes y diversos, por lo que son muy útiles como fósiles guía o índice. Con ellos es posible correlacionar las faunas de

diferentes regiones geográficas, ya que tuvieron una distribución geográfica muy amplia y abarcan una gran parte del Cenozoico desde el Eoceno hasta su extinción en Norteamérica a finales del Pleistoceno (MacFadden, 2005).

Aunado a estas características generales, los équidos también son muy útiles para hacer reconstrucciones paleoecológicas. Es posible evaluar la dieta y hábitat de este grupo, por medio de tres metodologías; los estudios basados en el actualismo biológico, los análisis morfofuncionales, como la estructura y desgaste de su dentición y el empleo de los marcadores biogeoquímicos (Nieto y Rodríguez, 2003). Estos últimos se basan en la cuantificación de las proporciones de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ y $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ presentes en el apatito del esmalte o el colágeno del hueso (Land *et al.*, 1981; Kochet *et al.*, 1998 y Pérez-Crespo *et al.*, 2010).

En Norteamérica la máxima diversidad de équidos ocurrió durante el Mioceno medio (15 Ma) cuando existieron 13 géneros. Desde entonces hubo una reducción progresiva (Fig. 3). Para el Plioceno habían declinado a menos de la mitad de géneros y para el Pleistoceno sólo sobrevivía el género *Equus* (MacFadden, 1992).

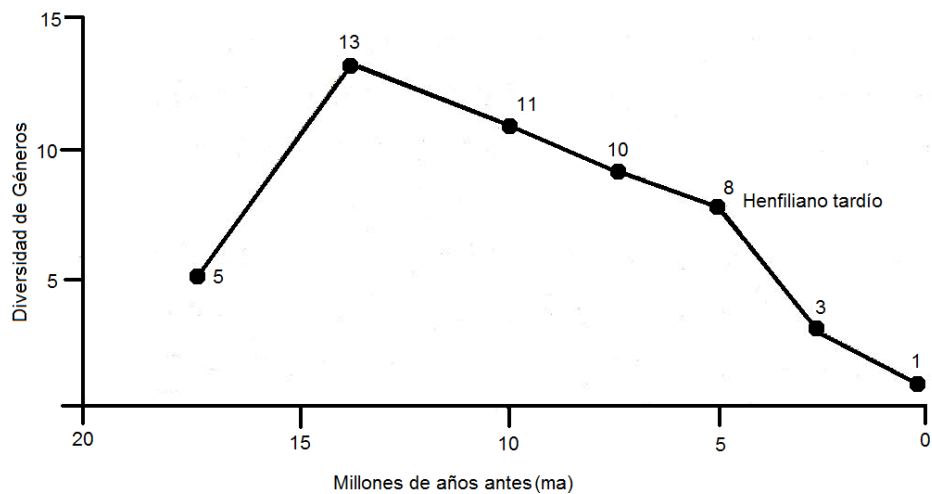


Figura 3. Cambios en la diversidad de géneros de équidos en Norteamérica (tomada de MacFadden, 1992).

México se caracteriza por una asociación distintiva de équidos durante el Mioceno tardío, en la etapa más temprana del Henfiliano tardío se han registrado las especies *Calippus hondurensis*, y *Dinohippus interpolatus* (Carranza-Castañeda, 2006). Ambas especies surgieron durante el Clarendoniano y se extinguieron durante el Henfiliano tardío (Hulbert, 1988). En las localidades del

Henfiliano tardío se encuentran los monodáctilos *Astrohippus stockii*, especie relacionada con las cebras y la especie *Dinohippus mexicanus* considerada el ancestro del caballo actual. Y las especies de équidos tridáctilos *Neohipparion eurystyle* y *Nannippus aztecus*. Tanto los géneros *Neohipparion* y *Astrohippus* como la especie *N. aztecus* se extinguieron a finales del Henfiliano tardío. En América del Norte los équidos que sobrevivieron durante el Plioceno-Pleistoceno son *Nannippus peninsulatus* y *Equus simplicidens* y durante el Pleistoceno solo sobrevivió el género *Equus* con varias especies (MacFadden, 2006).

2.3 Deficiencia en el registro fósil de mamíferos en México

En México existen grandes lagunas de información en el registro de mamíferos del Cenozoico. Como se describió en la sección 2.1 solo se tienen unos cuantos registros del Paleógeno, está pobremente representado por las faunas Rancho Gaitán, Iniyoo y Lomas las tetas de cabra (Montellanos-Ballesteros y Jiménez-Hidalgo, 2006).

Para el Neógeno se conocen diversos registros. El Mioceno temprano y medio está representado por cinco localidades del Hemingfordiano y de cuatro del Bartstoviano (Ferrusquía-Villafranca, 2003). El Clarendoniano solo se conoce el estudio de la fauna de El Paso del Águila en San Luis Potosí, Ferrusquía-Villafranca, *et al.* (2014) Hasta finales del año pasado se estudio la primer fauna para el Henfiliano temprano, perteneciente a la localidad de Juchipila (Carranza-Castañeda *et al.*, 2013).

Existen lagunas de información bioestratigráfica en México, desde el Barstoviano temprano con las faunas de Matatlán y Nejapa (~17-15 Ma) descritas por Ferrusquía-Villafranca, (1992). Del Clarendoniano solo se conoce una localidad (~12-7 Ma). Para el Henfiliano temprano también solo se tiene descrita una localidad la de Juchipila (~6 Ma) y las localidades del Henfiliano tardío (~5 Ma) como La Presa y Zietla (Carranza y Castañeda, 2006). El Plioceno y Pleistoceno son relativamente bien conocidas en el Centro de México con decenas de localidades (Montellanos-Ballesteros y Jiménez-Hidalgo, 2006).

Estas grandes lagunas de información sin registros de faunas fósiles, no son exclusivos de la bioestratigrafía sino que también suceden en la biogeografía; hay grandes zonas del territorio

nacional sin registros, por ejemplo desde las localidades del centro de México hasta las faunas de Arizona, al sur de Estados Unidos de América, hay alrededor de 1500 km de distancia y solo se conoce la localidad de Yepómera en Chihuahua.

Ma	Edad Geológica		Edad de mamíferos terrestres de Norteamérica	Registro de mamíferos en México
-0.01	Pleistoceno	Tardío	Rancholabreano	■
-0.25		Temp-Med	Irvingtoniano	
-1.8	Plioceno	Tardío	Blancano	■
-4.8		Temp		
-5.3	Mioceno	Tardío	Henfiliano	■
-8.8			Clarendoniano	
-11.0		Medio	Barstoviano	■
-15.8			Hemingfordiano	
-18.8		Temp	Arikareeano tardío	
-23.0	Oligoceno	Tardío	Arikareeano temprano	■
-29.4			Whitneyano	
-31.9		Temp	Orellaniano	
-33.4	Eoceno	Tardío	Chadroniano	■
-37.1			Duchesniano	
-39.5		Medio	Uintaniano	■
-45.9			Bridgeriano	
-50.4			Temp	
-55.5			■	

Figura 4. Registro de mamíferos en México durante el Cenozoico. El relleno gris representa faunas con mayor precisión en la asignación de la edad, los espacios en blanco son edades sin registro (modificado de Montellanos-Ballesteros y Jiménez-Hidalgo, 2006).

2.4 Antecedentes del área de estudio

Se han hecho tres estudios previos en el área de estudio; Arellano (1951) propuso el nombre de la formación Nopalera, para los sedimentos fluvio-lacustres en donde se encontró restos fósiles de équidos, asignados al Plioceno inferior. Ledezma (1961), publicó el primer estudio geológico de

la zona alrededor de Neutla, haciendo énfasis en el potencial de los recursos minerales no metálicos. Posteriormente Cerca (2000) estudió la evolución geológica de la parte sur de la sierra de Guanajuato. Carranza Castañeda (comunicación personal, 2014) en los años 90 realizó prospecciones para tratar de localizar localidades con fósiles dentro de esta área de Neutla y colectó algunos fragmentos fósiles. Sin embargo, no se continuaron con las prospecciones y los estudios paleontológicos en esta área, hasta el presente estudio.

2.5 Justificación y Objetivos

Los fósiles de mamíferos son importantes en el estudio de la estratigrafía del Cenozoico, pues ayudan a comprender los procesos biogeográficos y evolutivos que, a través del tiempo, han moldeado la gran biodiversidad de México. Las grandes lagunas de información, estratigráfica y paleontológica, en el registro de mamíferos del Terciario de México, se deben principalmente a la falta de estudios paleontológicos sistemáticos y detallados a lo largo de todo el territorio nacional.

Por lo expuesto anteriormente y como una extensión de los estudios paleontológicos de la cuenca de San Miguel de Allende, el presente estudio tiene como objetivo describir la bioestratigrafía del área de estudio alrededor de Neutla, es decir analizar la mastofaunula fósil, colocándola dentro de su contexto estratigráfico. La información obtenida se correlacionará con otras faunas de mamíferos de México y Norteamérica, para complementar el registro bioestratigráfico del centro de México durante el Terciario tardío.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Trabajo de campo

Se hicieron varias salidas de campo al área de estudio durante dos temporadas, la primera durante el verano del 2012 y la segunda en el verano del 2013. A continuación se describe la metodología que se uso en el trabajo de campo.

Prospección. Consistió en obtener información referente a la distribución de los sedimentos fluvio-lacustres por medio de fotografías aéreas verticales, imágenes de satélite, mapas topográficos y geológicos. Con el objetivo de posteriormente, a través de recorridos en automóvil y caminando, prospeccionar y coleccionar material fósil, al mismo tiempo que se obtenía información de la estratigrafía del área.

Colecta. El método de colecta del material fósil consistió en envolver en papel y guardar en bolsas de plástico los elementos aislados o de tamaño pequeño. Al material fósil con estado de conservación deficiente y de tamaño grande, se les hizo un recubrimiento de papel y vendas de yeso, llamado *jacket*, para su protección y poder transportarlo al laboratorio.

Cada fósil se numeró y se tomaron apuntes de las observaciones en campo correspondientes, como lugar de colecta, coordenadas geográficas, litología de los sedimentos, relaciones y observaciones estratigráficas, tafonomía, entre otras consideradas importantes.

Muestreo de cenizas volcánicas. Se tomó una muestra de 3 kg de una capa de ceniza volcánica sin intemperización, que se encontró cubriendo concordantemente a los sedimentos que contienen el material fósil en la localidad de Palmillas. El objetivo de esta colecta fue analizarla radiométricamente para obtener una edad numérica, con la que se pueda establecer una edad mínima, en millones de años, de la fauna en dicha localidad.

3.2 Trabajo de laboratorio

El material fósil se transportó al laboratorio de paleontología de vertebrados del Centro de Geociencias, UNAM, Juriquilla, en donde se llevó a cabo el proceso de preparación del material, que consistió en cuatro etapas: limpieza, endurecimiento, reconstrucción y clasificación.

Métodos de limpieza. Consistieron en quitar el sedimento y los restos orgánicos del material fósil. La limpieza se hizo por medio de dos métodos: el método mecánico en el que se retiró el sedimento del fósil por medio de percutores, ganchos y pinceles. En aquellos ejemplares que lo necesitaron también se utilizó un método químico, en el cual se aplicó ácido clorhídrico diluido al 10% para remover recubrimientos de carbonato de calcio.

Endurecimiento. Se utilizó pegamento blanco o *glyptol* que es un pegamento compuesto por acetato de etilo disuelto en acetona. El pegamento se introdujo por las grietas y orificios en el fósil, la acetona al evaporarse deja al acetato endureciendo y uniendo al fósil.

Reconstrucción. Se usó yeso y pegamento blanco para unir y reconstruir fósiles rotos o incompletos. Se utilizó como apoyo material de la colección del MPGJ, así como ilustraciones, esquemas y fotografías tomados de Hulbert, (1988); Carranza y Castañeda, (2006) y Skinner y Taylor (1967).

Clasificación. Al material limpio y preparado se le asignó un número de catálogo y se le ordenó dentro de colección del Museo de Paleontología del Centro de Geociencias Juriquilla, (MPGJ) de la Universidad Nacional Autónoma de México.

3.3 Identificación Anatómica y Sistemática

La identificación anatómica y clasificación sistemática del material fósil colectado se hizo por comparación con colecciones, principalmente con el material del MPGJ, y por comparación con fotografías, ilustraciones y medidas publicadas en diversos artículos y revistas especializadas. Se midieron con vernier algunas de las estructuras críticas para la identificación de los fósiles y se describieron los caracteres anatómicos de los especímenes que diferentes autores (Hulbert, 1988; Skinner y Taylor, 1967; Quinn, 1955; Carranza Castañeda, 2013) han considerado diagnósticos.

Las formas y medidas de las estructuras de los molares, junto con las estructuras craneales, son las características más útiles para clasificar a los équidos. A continuación se describen las características y las medidas que Hulbert, (1988) propuso para la identificación y clasificación de los molares en los équidos (Fig. 5).

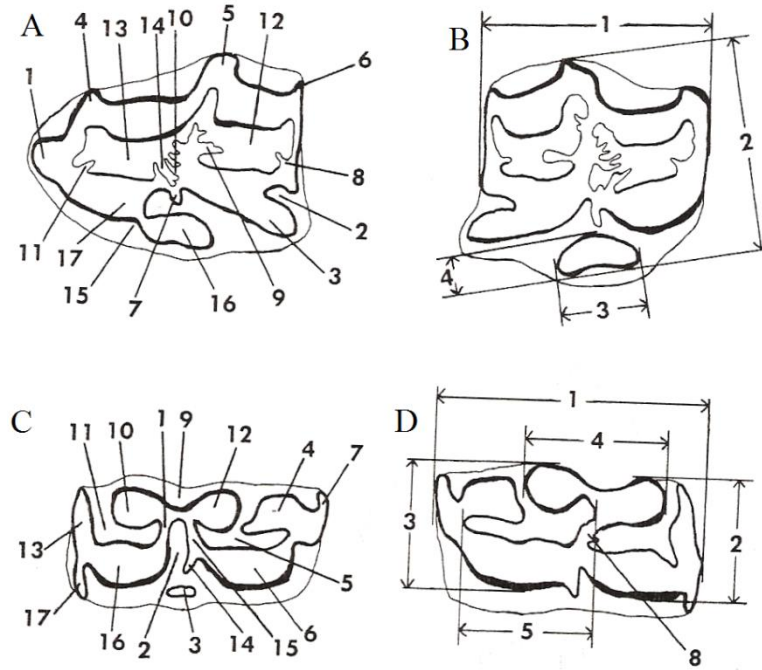


Fig. 5. Esquema de la vista de la superficie oclusal de molares inferiores y superiores de équidos. A; nomenclatura de molares superiores, C; nomenclatura de molares inferiores, B; medidas tomadas de molares superiores y C; medidas tomadas de molares inferiores. (tomado de Hulbert, 1988) (en el texto se describe la nomenclatura).

3.3.1 Dentición superior

La nomenclatura empleada para las estructuras de la superficie oclusal de la dentición superior es (Fig. 5.1A): 1, anterostilo (sólo se presenta en P2); 2, surco hipoconal; 3, hipocono; 4, parastilo; 5, mesostilo; 6, metastilo; 7, pli caballin; 8, pli hipóstilo; 9, pli postfoseta; 10, pli prefoseta; 11, pli protolofo; 12, postfoseta; 13, prefoseta; 14, prefoseta loop; 15, surco preprotoconal; 16, protocono y 17, protoselene (Hulbert, 1988).

Las medidas tomadas de las estructuras de la dentición superior son (Fig. 5B) (Las siglas de abreviación son de los nombres en inglés): 1, APL longitud máxima anteroposterior excluyendo el ectolofa y el hipocono; 2, TRW ancho transversal del mesostilo a la parte más lingual del protocono; 3, PRL longitud máxima del protocono; 4, PRW ancho del protocono, perpendicular al PRL; 5,

BAPL longitud anteroposterior de la base de la corona; 6, MSCH altura de la corona, desde la superficie oclusal hasta la base de la corona tomada a lo largo del mesostilo (Hulbert, 1988).

3.3.2 Dentición inferior

Nomenclatura usada en la dentición inferior (Fig. 5C): 1, antistmo; 2, ectoflécido; 3, ectostilido; 4, entoconido; 5, entoflécido; 6, hipoconido; 7, hipoconulido; 8, istmo; 9, linguaflecido; 10, metacónido; 11, metaflécido; 12, metastilido; 13, paralofo; 14, pli caballinido; 15, postistmo; 16, protoconido y 17, protostilido (Hulbert, 1988).

Las medidas de la dentición inferior (Fig. 5D); 1, apl longitud máxima anteroposterior; 2, atw ancho anterior del metacónido al protoconido; 3, ptw ancho posterior del metastilido al hipoconido; 4, mml longitud del metacónido-metastilido; 5, entl longitud del entloflécido (Hulbert, 1988).

Las estructuras de los molares tienen estados de carácter útiles para su clasificación. A continuación en la figura 6 se mencionan algunas de ellas:

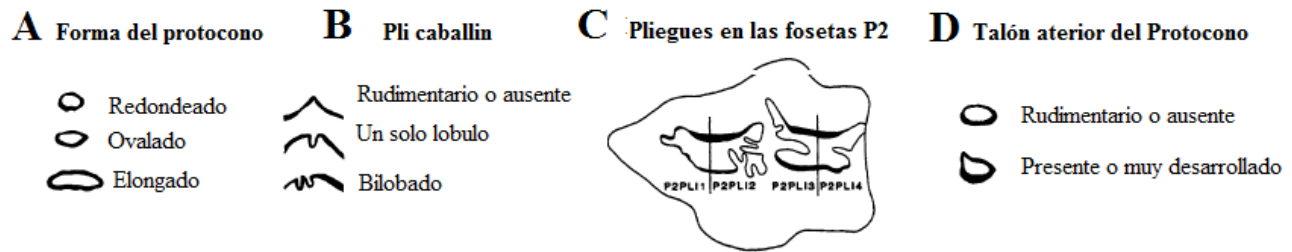


Fig. 6. Estados de carácter de la dentición superior. A. forma del protocono. B. Pli cabballin, C. Número de pliegues en las fosetas de un P² y D. Talón anterior del protocono (nomenclatura tomada deHulbert, 1988).

Determinación de la curvatura de los molares superiores (CURV)

La curvatura de los molares superiores es una característica con utilidad diagnostica en équidos. Skinner y Taylor (1967) describieron un método práctico para determinar el radio de la curvatura del mesostilo de los molares, en el cual se usa una placa con diferentes radios de curvas desde 10 hasta 310 mm, el método para determinar la curvatura consiste en tomar el diente y deslizarlo por la placa hasta la curvatura que mejor se ajuste a la forma del mesostilo.

Se consideró que el grado de desgaste de los molares es proporcional a la edad del organismo, debido a que las estructuras oclusales varían de acuerdo al grado de desgaste, por esta causa es importante dividir los molares en etapas de desgaste o edad para poder comparar sus características y medidas, por lo que los molares se dividieron en dos grupos: jóvenes adultos y adultos viejos.

Análisis estadístico

Se utilizó un análisis estadístico de discriminantes para obtener información que ayudara a clasificar taxonómicamente a un grupo de molares de équidos colectados en la localidad de Palmillas, los cuales presentaban características en las estructuras oclusales muy similares entre dos especies de un mismo género.

El análisis discriminante es una técnica estadística multivariante que busca una doble finalidad: en primer lugar, es una técnica sustancialmente clasificatoria; en segundo lugar, y siempre que se aprecie una diferencia efectiva entre grupos, el análisis discriminante cumple una finalidad predictiva al proporcionar procedimientos de clasificación sistemática de nuevas observaciones de origen desconocido en uno de los grupos analizados.

El primero paso del análisis de discriminantes fue la selección de aquellas variables de las estructuras oclusales, que según Hulbert, (1988) mejor discriminan a las dos especies del género *Calippus*; *C. martini* y *C. cerasinus*. Las variables independientes seleccionadas fueron las medidas de la superficie oclusal de los molares superiores; APL, TRW, PRL y PRW. Se tomaron M12 exclusivamente, esto para poder hacer más uniforme los datos, ya que el M3 es muy variable en sus estructuras y los premolares difieren en las estructuras y tamaños con los molares.

Se hicieron dos grupos de datos usando las medidas de las variables APL, TRW, PRL y PRW de molares de la especie *C. martini* y de *C. cerasinus* obtenidas de los artículos de Hulbert (1988) y Quinn (1955), incluyendo las medidas del holotipo de *Calippus martini* con clave de catálogo UCMP 32814 colectado en la localidad de Cragin Quarry, Oklahoma y del holotipo de *Calippus cerasinus* con clave F:AM 114100 de la localidad de Leptarctus Quarry, Nebraska.

Posteriormente, con el objetivo de obtener una probabilidad de predicción de la pertenencia a uno de estos dos grupos de especies, se hizo un análisis de discriminantes lineal, usando el paquete estadístico JMP 7.0.1, de las medidas de las variables de los molares superiores colectados en el presente estudio con el número de catalogo MPGJ1708, MPGJ1709, MPGJ1711a, MPGJ1711b y MPGJ1707.

3.4 Datación radiométrica U-Pb de la localidad de Palmillas

Los zircones contenidos en la muestra de cenizas colectada en la localidad de Palmillas, se fecharon con el método de U-Pb para poder obtener la edad del depósito de los sedimentos que contienen a los fósiles. El análisis de las cenizas comprende dos etapas, separación de minerales y análisis radiométrico.

Separación de minerales. En el laboratorio de separación de minerales del Centro de Geociencias, UNAM, bajo la dirección del Dr. Luigi Solari, se aislaron los cristales de zircón de la muestra de ceniza volcánica. El método empleado consistió en secar, moler, tamizar la muestra de ceniza volcánica, la cual se sometió a una separación por densidad en la cama ultrasónica. Posteriormente por medio del Frantz se separaron los minerales magnéticos de los no magnéticos, la muestra no magnética se volvió a tamizar y usando un microscopio estereoscópico se separaron 70 cristales de zircón los cuales se montaron en resina y se pulieron.

Análisis radiométrico de los zircones. En el laboratorio de estudios isotópicos del Centro de Geociencias, UNAM, se obtuvo una imagen de cátodoluminiscencia para corroborar que eran cristales de zircones. A partir de la imagen se seleccionaron los cristales con el tamaño adecuado para la abrasión laser y se eligieron aquellos cristales que son uniformes, es decir sin núcleos ni evidencia de sobrecrecimiento, para evitar la inclusión de edades heredadas.

Bajo la dirección del Dr. Luigi Solari se fecharon 41 cristales de los zircones aislados, donde se uso el espectrómetro de masas cuadrupolar con plasma acoplado por inducción (ICP-MS) Thermo Series-Xii, equipado con una celda de colisión/reacción (He, N₂, NH₃ y O₂). Las edades obtenidas se presentan en la sección de resultados de la localidad de Palmillas.

3.5 Abreviaturas que aparecen en el texto

APL; longitud máxima anteroposterior,

atw; ancho anterior

BAPL; longitud anteroposterior de la base de la corona

CURV; radio de curvatura del mesostilo

D; derecho

DPOF; Fosa dorsorbital

entl: longitud del entlofléxico

I; izquierdo

M/m; molar superior e inferior

P34 M34; premolares o molares 3 ó 4 solitarios indistinguibles entre si

Ma; millones de años

Mml; longitud del metacónido-metastílido

MSCH; altura de la corona

P/p; premolar superior e inferior

PRL; longitud máxima del protocono

PRW; ancho del protocono

Ptw; ancho posterior

TRW; ancho

MPGJ; Museo de Paleontología del Centro de Geociencias, Juriquilla

UNAM; Universidad Nacional Autónoma de México

CGEO; Centro de Geociencias, Juriquilla.

IV. ÁREA DE ESTUDIO

4.1 Ubicación y generalidades del área de Estudio

El área de estudio de Neutla se encuentra dentro del Municipio de Comonfort, en el estado de Guanajuato. En esa área se prospectó en los sedimentos fluviolacustres expuestos en el polígono marcado en la figura 7. Los límites aproximados del área son al suroeste la ciudad de Juventino Rosas, al norte el Poblado de Palmillas, al este la cabecera Municipal de Comonfort y al oeste la comunidad de Empalme Escobedo.

Durante el verano del 2012 se hicieron varias salidas de campo al área de estudio. La primera zona donde se prospectó fue en los alrededores del poblado de Neutla. En esta zona se encontró la primera localidad con material fósil, la cual se denominó Palmillas, debido a que se encuentra a 2 km del poblado del mismo nombre.

Durante el verano del 2013 se hicieron nuevas salidas de campo donde se extendió el área de exploración y prospección, abarcando zonas de los poblados de Rincón de Centeno Landín, Los Morales, Miraflores y Delgado, y se continuó la prospección en los alrededores del poblado de Neutla. En varios sitios con sedimentos fluviolacustres se observaron y colectaron fragmentos fósiles, pero no se encontró material fósil en condiciones que fuera posible su identificación sistemática.

Posteriormente, se extendió el área de muestreo hacia el sur casi hasta llegar a Juventino Rosas y hacia al este hasta Empalme Escobedo, en donde se encontró la segunda localidad con material fósil, a la que se le dio el nombre de Empalme.

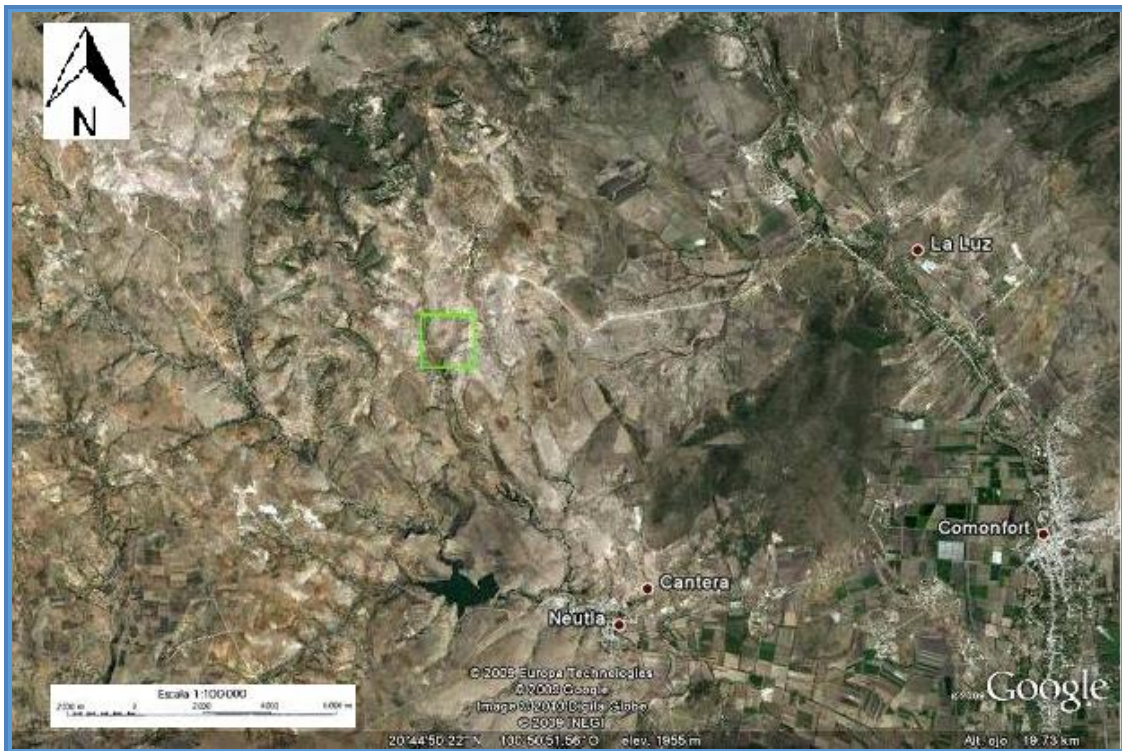


Figura 7. Ubicación del área de estudio y del poblado de Neutla (Gto). El polígono de color verde delimita el área de estudio de Neutla (Imagen tomada de Google Earth, 2012).

4.2 Localidad de Palmillas

Ubicación.

Se encuentra a 2 km al sur de la comunidad de Palmillas, que a su vez está ubicada a 10 km al norte de Neutla, tiene una elevación de 1930 msnm y sus coordenadas son 20°44'57'' N y 100° 51' 58'' O (Fig. 8). Para llegar a la localidad se parte de la ciudad de San Miguel de Allende, se toma la carretera 51 hacia la ciudad de Celaya, a la altura del 25 km se encuentra el poblado de San Pedro, donde se toma la salida hacia la Ranchería de La Nopalera. De ahí, se sigue el camino de terracería que va hacia el Este por 12 km hasta llegar a la comunidad de Palmillas de San Juan y a 2 km rumbo al poblado de Landín se encuentra la localidad de Palmillas.



Fig. 8. Imagen satelital de la localidad de Palmillas. Se muestra los sedimentos donde se colectó material fósil. Azul. Arroyos secundarios; Naranja. Arroyo principal Sureste; Rojo. Arroyo Noreste. Amarillo. Sedimentos Pliocénicos.

4.3 Localidad Empalme Escobedo

Se encuentra en un banco de material, sobre la carretera 51 San Miguel de Allende–Celaya en la entrada Sur del Poblado Escobedo. Sus coordenadas son 30°46'87'' N y 229°52'44'' O. (Fig. 9).

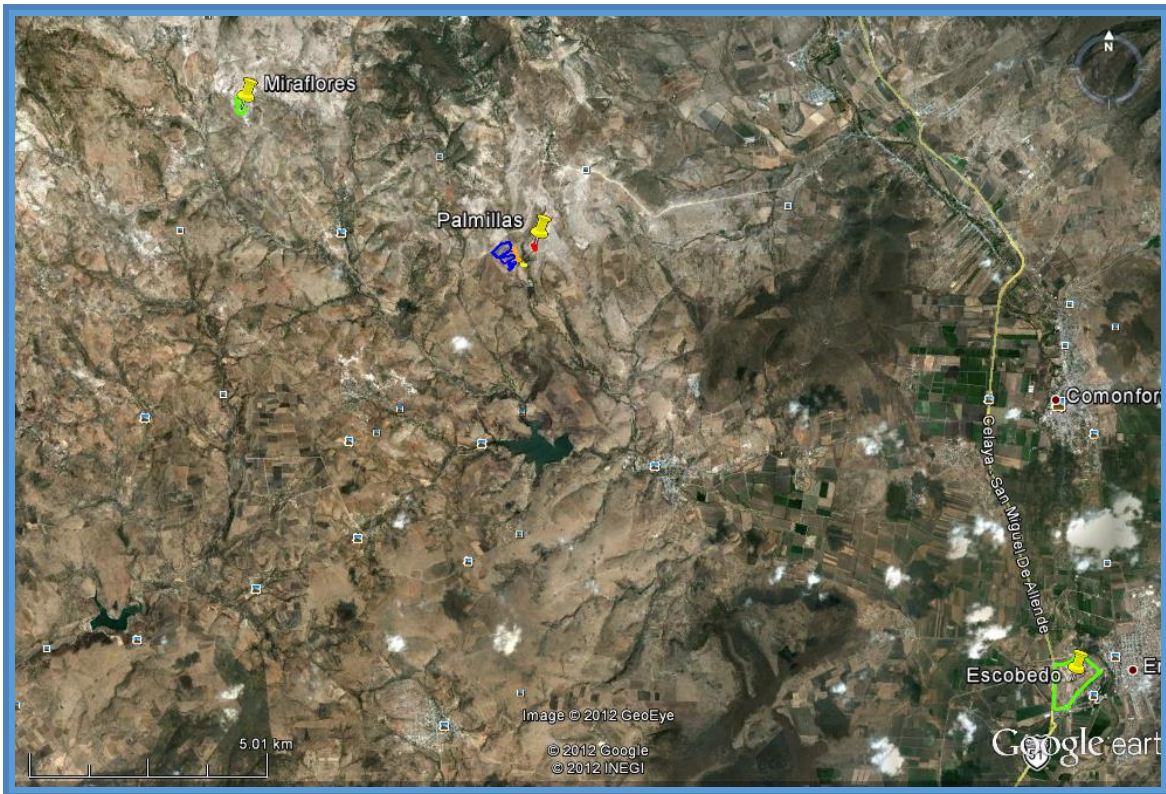


Fig. 9. Imagen satelital del área de Neutla-Empalme Escobedo. Se observan las dos principales localidades donde se colectó materia fósil, Palmillas en los polígonos de color azul y Empalme Escobedo en el de color verde.

4.4 Geología Regional

La geología regional es muy interesante y compleja. La zona de estudio se localiza entre la transición de dos provincias volcánicas la Mesa Central y la Faja Volcánica Transmexicana (FVTM).

En la revisión de la literatura se encontraron tres principales estudios geológicos realizados en la zona de Neutla. En el primero, Ledezma (1961), hizo un bosquejo geológico de la zona de Neutla y en el segundo Cerca (2000), estudió la evolución geológica de la parte sur de la Sierra de Guanajuato, en donde incluyó un mapa geológico y resultados de estudios isotópicos de K-Ar y Ar^{40}/Ar^{39} , incluyendo algunas muestras de la región de Neutla, las cuales fueron muy importantes para ayudar a establecer la edad de la localidad de Empalme Escobedo. Y en tercer trabajo Nieto-Samaniego, *et al.* (2012), estudiaron la geología de la región de Salamanca, Guanajuato, donde realizó la cartografía geológica de la zona Salamanca-Aldama región que se encuentra contigua al

oeste del área del presente estudio y según los autores es correspondiente con la secuencia de Neutla, realizado por Cerca, (2000). A continuación se hace un resumen de la geología regional y la estratigrafía propuesta por estos autores.

Ledezma (1961). Estableció que el basamento está representado por los sedimentos marinos mesozoicos con litología variada: caliza, pizarra y marga. Esta formación se consideró del Triásico superior debido a su similitud litológica con rocas del estado de Zacatecas. Sin embargo, el mismo Ledezma colectó un molde silicificado de un amonite, el cual fue identificado tentativamente, debido a la mala conservación, como *cf Microcantóceras* del Titoniano perteneciente al Jurásico tardío. Con base en su trabajo Ledezma (1960), propuso la columna estratigráfica que se muestra en la figura 10 para el área de Neutla.

Los sedimentos marinos están intrusionados por diorita, que afecta a los sedimentos del Mesozoico pero no intrusiona a las lavas del Terciario medio, a las que llamó de manera informal “Grupo volcánico Neutla”, el cual descansa discordantemente sobre los sedimentos marinos mesozoicos y esta formada por ignimbritas voluminosas, que en algunos lugares están intercaladas con derrames menores de lavas riolíticas. Los abanicos aluviales, del final del Plioceno, están representados por una franja angosta de material aluvial, seguidos por depósitos volcánico-clásticos del Cuaternario, compuestos por castos de basaltos. (Ledezma 1960)

Arellano (1951) propuso el nombre de Formación Nopalera para sedimentos continentales en los que colectó restos fósiles de un caballo. Ledezma (1960) empleó el nombre de Formación la Nopalera, para referirse a depósitos lacustres, con un espesor desconocido, pero que posiblemente sobrepasen los 100m en la parte más gruesa, abarca una extensión aproximada de 80 km². La estratificación de la secuencia lacustre es delgada variando generalmente de 30 cm a 1 m de espesor. Los estratos son horizontales y de grano fino, lo que indujo a creer que los sedimentos se depositaron en las aguas tranquilas de un lago. La secuencia contiene capas arcillosas con bentonita forman mantos de extensiones y espesores variables, y que en el afloramiento presentan color verde o amarillo. Dichas arcillas se formaron durante el Plioceno inferior por la acumulación de piroclastos félsicos en el lago que formó los depósitos lacustres de La Nopalera. La localidad de Palmillas se encuentra adentro del área que Ledezma (1960) cartografió como la Formación la Nopalera.

Cenozoico	Cuaternario	Basaltos y depósitos clásticos aluviales interestratificados
	Terciario	Abanicos aluviales Depositos de nubes ardientes de los tipos toba soldada, toba sillar; derrames de riolita Formación Nopalera (encuentran fósiles) Grupo volcanico Neutla (contiene arcilla blanca alunita, calcedonia. Cuerpos dioríticos menores emcajonados en sedimentos marinos del Mesozoico, posiblemente del Terciario Inferior o Medio.
Mesozoico	Cretácico	Posiblemente ausente
	Jurásico	Sedimentos marinos con lutitas, calizas y margas marinas plegadas

Figura 10. Columna estratigráfica de Neutla tomada de Ledezma (1960).

Cerca (2000), estudió la parte meridional de la Sierra de Guanajuato (Fig. 11A). Él propuso una columna estratigráfica en donde el basamento está compuesto por secuencias sedimentarias y metasedimentarias mesozoicas. Sobre estas descansan discordantemente depósitos continentales del Eoceno del conglomerado rojo de Guanajuato. Así mismo Cerca (2000) señaló que la parte meridional de la Sierra de Guanajuato se presenta la intersección entre los campos volcánicos de Sierra Madre Occidental (SMO) y la FVTM. Por lo tanto, en esta región existen por lo menos dos secuencias volcánicas. La más antigua corresponde a la SMO e incluye andesitas y riolitas de 30 Ma e ignimbritas con edades entre los 29 y los 22 Ma. Las rocas de la secuencia más joven forman mesetas de lavas andesíticas y basálticas, con edades desde 14.6 a los 8.8 Ma, que son interpretadas como las formadas durante la etapa temprana de la FVTM. En el lapso comprendido entre 22 a 14.6 Ma antes del presente la actividad volcánica en la región se vio muy reducida pero no cesó totalmente. A las rocas volcánicas con dichas edades (Cerca 2000) las colectó en un grupo

denominado de transición entre la SMO y la FVTM que se caracteriza por estar formado de andesitas y domos de lava riolítica. (Fig. 11B).

La extensión asociada a la actividad del arco volcánico de la FVTM y la actividad del sistema de fallas Taxco-San Miguel de Allende produjo fallas normales con varias direcciones, principalmente N-S, N-NO, N-E y N-O. Estas fallas provocaron la formación de cuencas que fueron ocupadas por paleolagos y la acumulación de sedimentos (Cerca, 2000). El conglomerado Xoconostle representado por depósitos fluvio-lacustres, tienen una edad que va del el Mioceno al Plioceno.

Cerca (2000) hizo tres fechamientos radiométricos de lavas andesíticas que cubren concordantemente a los sedimentos fluvio-lacustres con material fósil de la localidad de Empalme Escobedo. En dos fechamientos por el método $Ar^{40}-Ar^{39}$, en donde obtuvo las edades de 12.2 ± 0.4 Ma y de 10.6 ± 0.3 Ma respectivamente.

Nieto-Samaniego *et al.* (2012), estudiaron la geología de la región de Salamanca, Guanajuato. Los autores proponen como la unidad más antigua a nivel regional a las rocas sedimentarias marinas correspondientes al complejo volcanosedimentario de la Sierra de Guanajuato, de edad Jurásico tardío-Cretácico temprano (Titoniano-Hauteriviano). La unidad cenozoica más antigua que aflora en su área de estudio es el conglomerado Rojo de Guanajuato. Sobre esa unidad descansa una andesita y encima de ella, hay domos y lavas riolíticos que correlacionan con las “riolitas topacíferas” del volcanismo oligocénico de la Mesa Central. Ellos también identificaron tres unidades ignimbríticas de edad Oligoceno tardío-Mioceno temprano, las cuales consideraron que son parte de la cubierta ignimbrítica de la Mesa Central y contienen intercalada una unidad de andesita. Cubriendo a las ignimbríticas ellos identificaron dos unidades de andesita basáltica, una asociada a la caldera La Ordeña, y la otra que forma mesetas de lava distribuidas en buena parte del área de estudio. Adicionalmente ellos identificaron varios volcanes monogenéticos y derrames de lava que fueron agrupados como volcanismo perteneciente a la FVTM. Las fallas más antiguas que se cartografiaron tienen dirección NO-SE y se localizan en la parte noreste del área de estudio, esas fallas solo cortan a los derrames y domos riolíticos de edad oligocénica. Otro conjunto de fallas tiene direcciones que van de NE a ENE y corta a las unidades ignimbríticas.

Nieta-Samaniego, *et al.* (2012), correlacionan la columna estratigráfica de la región de Salamanca con la columna estratigráfica propuesta por Cerca, (2000) para la parte sur de la Sierra de Guanajuato, las cuales se observan en la figura 11. Se puede observar que las columnas se pueden correlacionar. En ella se puede observar la correspondencia temporal entre las unidades de rocas expuestas en esta área.

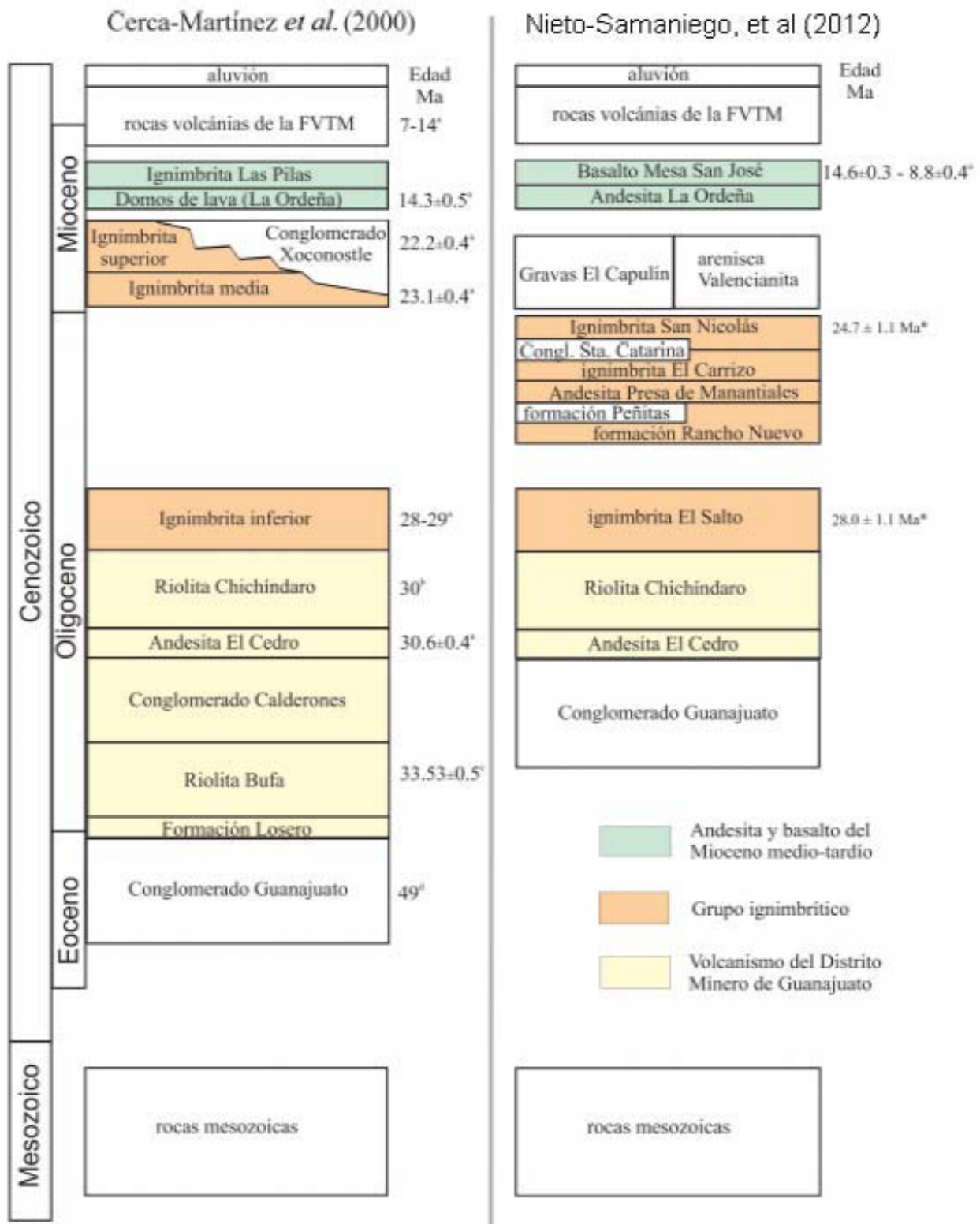


Fig. 11. Correlación estratigráfica entre las unidades cartografiadas en el área de estudio y las unidades reconocidas y compiladas en la región con las respectivas edades isotópicas, por Cerca-Martínez (2000) y Nieto-Samaniego, *et al.* (2012)

V. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1 Localidad de Palmillas

5.1.1 Edad Radiométrica y Biocronológica

Del total de zircones separados de la toba de caída colectada en Palmillas se fecharon 41 cristales por U-Pb, de los cuales 32 dieron resultados analíticamente confiables. Hay dos zircones que son claramente heredados, con edades de 31.7 y 26 Ma, respectivamente. Luego hay 19 análisis, más o menos concordantes, que dan un promedio de edad de $10.05 \pm 0.25/-0.55$ Ma. Adicionalmente, hay cuatro análisis todavía más jóvenes, dos son discordantes, pero dos son concordantes, con una edad de 6.66 y 6.85 Ma, respectivamente, estos zircones no presentaban evidencias de recristalización. Debido a que son los más jóvenes, se tomaron como la edad del depósito de los sedimentos, dando una edad promedio de 6.77 ± 0.21 Ma (Fig. 12).

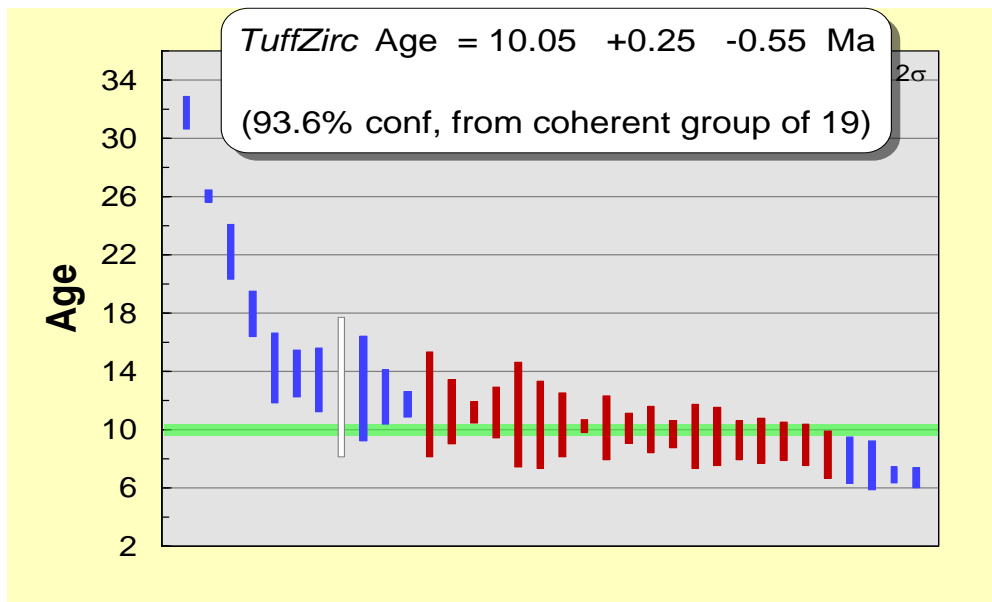


Fig. 12. Gráfica de las edades radiométricas, dando un promedio de 6.77 ± 0.21 Ma.

La edad obtenida por el fechamiento de U-Pb de las cenizas volcánicas, nos dice que los sedimentos que contienen a la fauna de Palmillas, se depositaron antes que 6.77 ± 0.21 Ma, por lo que correspondería a la edad de mamíferos de Norteamérica (NALMA) del Henfiliano temprano (Hh2).

5.1.2 Paleontología sistemática

5.1.2.1 *Calippus martini*

Orden Perissodactyla Owen 1848

Familia Equidae Gray 1821

Tribu Equini Quinn, 1955; modificado por Hulbert 1988

Género *Calippus* Matthew y Stirton 1930

Especie *Calippus martini* Hesse 1936

Material referido

El material se colectó en la localidad de Palmillas y consta de los siguientes elementos, MPGJ1713 P2 derecho y MPGJ1706 P34 derecho. Molares superiores MPGJ1707 M12 Izquierdo, MPGJ1105 M3 Derecho y MPGJ1712 M3 Derecho, MPGJ1708 M12 Izquierdo, MPGJ1709 M12 Derecho, MPGJ1711a M12, MPGJ1711b M12 Derechos y MPGJ1710 M3 Derecho; Molar inferior MPGJ1824 m12 Derecho y MPGJ1828 un fragmento distal de un metatarso.

Descripción

Molares superiores de individuos jóvenes

El Ejemplar MPGJ1707 M12 (Fig. 13B) Es el molar con el menor desgaste y mejor estado de conservación, presenta un protocono elongado-oval con la terminación posterior en forma de punta, el protocono se une al protoselene por un istmo que se constriñe a la altura del surco preprotoconal y el valle postprotoconal, el PRL relativo es de 36%;no presenta un plicaballin; tiene fosetas simples, la prefoseta presenta dos pequeños pliegues en su lado anterior y la postfoseta uno en el lado posterior; el surco hipoconal está abierto; y los estilos están moderadamente marcados.

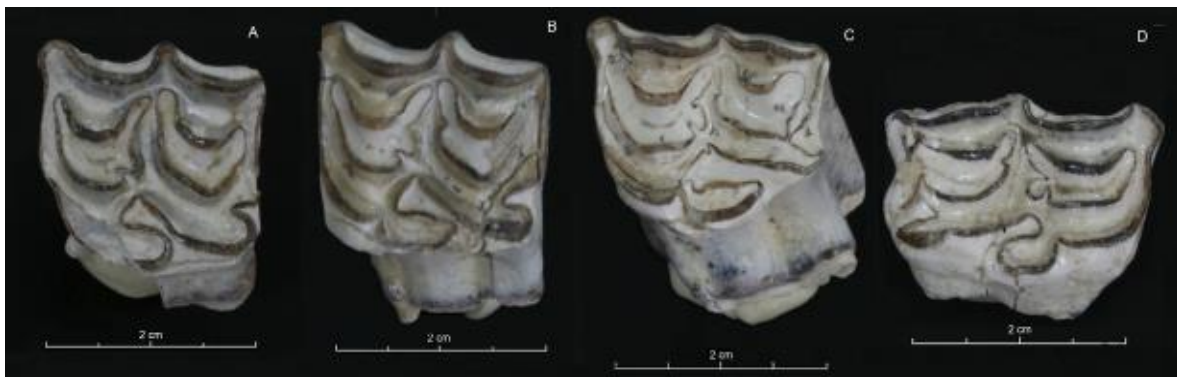


Figura 13. Molares superiores de individuos jóvenes A. vista oclusal de MPGJ1708 M12, B. vista oclusal de MPGJ 1707 M12, C. vista oclusal de MPGJ1705 M3y D. Molar deciduo.

Molares superiores individuos adultos viejos

El ejemplar MPGJ1707 (Fig. 14A) es el mejor conservado, presenta una altura de la corona a 24.3 mm, y una curvatura de 30 mm (Tabla 2); el protocono es ovalado y sin forma de punta en la parte posterior, y la conexión del protocono se amplía en comparación con los individuos jóvenes; el pli caballin desaparece por completo; las fosetas son simples tienden a reducir el número de pliegues hasta que no tienen; no presenta surco hipoconal, excepto en el M3 MPJG1710 (Fig. 14B) donde está cerrado formando un lago; los estilos se reducen con el aumento del desgaste. El ejemplar MPGJ1012 es un molar decíduo superior presenta un protocono ovalado sin surco pretoconal; plicaballin ausente; tienen fosetas similares a los molares permanentes, surco hipoconal abierto y unos estilos muy someros.

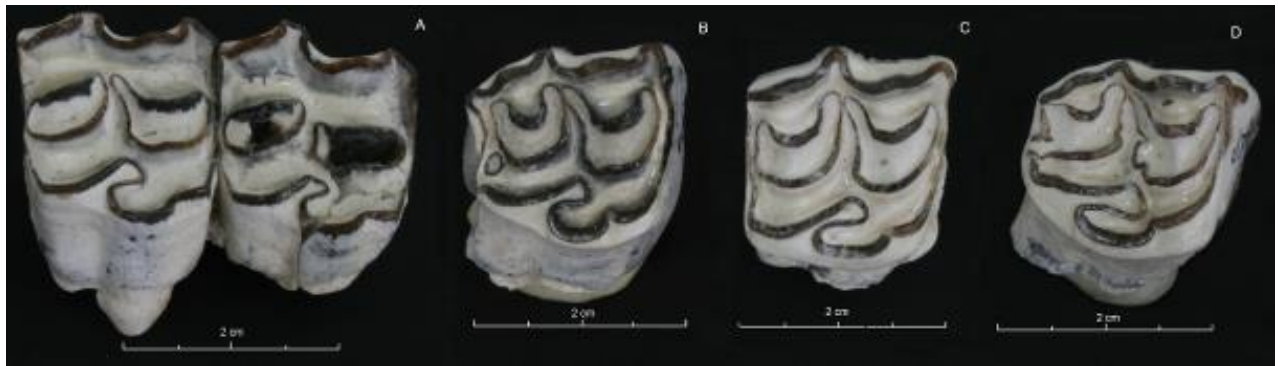


Fig.14. Molares superiores de individuos adultos viejos. A. Vista oclusal de MPGJ1711a M1 y MPGJ1711b M2. B. MPGJ 1710 M3. C. MPGJ1709 M12 y D. MPGJ1712 M3.

Molares inferiores

El p34 (MPGJ1824) (Fig. 15; Tabla 1), le pertenece a un individuo muy joven, las estructuras de la superficie oclusal no son muy visibles debido a su bajo estado de desgastes, por lo que se cortó transversalmente para poder observar las características de la superficie oclusal.

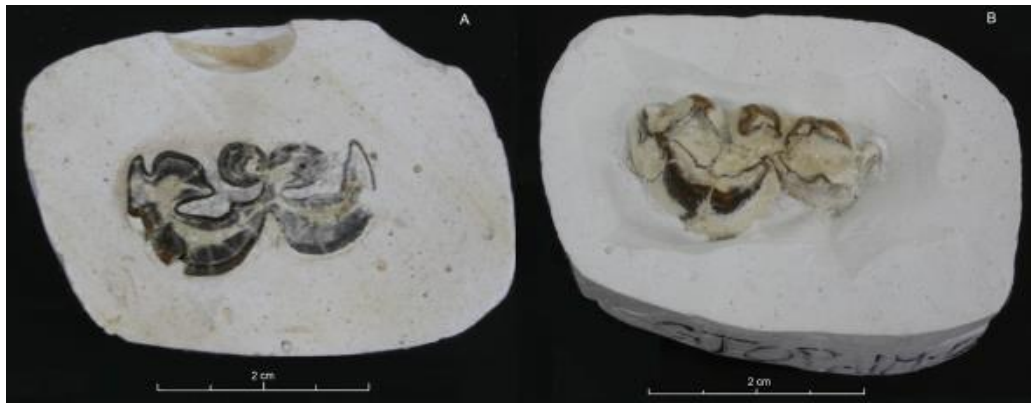


Figura 15. Premolar inferior MPGJ1824. A. superficie oclusal en corte trasversal a la mitad del premolar y B. superficie oclusal del premolar.

El premolar es relativamente grande, tiene una longitud máxima anteroposterior de 24.8 mm, un ancho anterior del metacónido al protoconido (ptw) de 11 mm y un ancho posterior del metastílido al hipoconido (atw) de 12.3 mm; el tamaño más grande de ptw que atw es característico de los premolares; el metacónido y metastílido están separados por el linguaflexido con forma de V, el metacónido es ligeramente más grande que el metastílido, el linguaflexido junto con la extensión anterolingual del entoflexido constriñe el metastílido, el cual se encuentra en una posición más lingual que el metacónido, la longitud del metastílido al metacónido es de 10.6 mm y la longitud del entoflexido es de 9 mm.

Tabla 1. Medidas de los molares superiores de *Calippus martini*. (Milímetros)

Características	APL	TRW	PRL	PRW	PRL relativo (%)	BAPL	CURV	Largo corona
P2 MPGJ1713	18.6	17.5	5.6	3.9	30.1	15.9	40	19.4
P34 MPGJ 1706	21.5	21.7	5.9	4.8	27.4	20.6	35	42.2
M12 MPGJ 1708	20	20.2	6.3	4.2	31.5	16.1	35	33.4
M12 MPGJ 1709	18.4	19.1	7.4	3.5	40.2	15.9	35	22.3
M12 MPGJ 1711 ^a	20.1	22.6	6.2	5	30.8	17.1	35	18.3
M12 MPGJ 1711b	18.7	22.5	6.6	4.4	35.2	17.7	35	20.6
M12 MPGJ 1707	19.4	18.3	7	3.5	36	16.2	30	37.2
M3 MPGJ 1705	19.2	16.1	7.5	3.5	39	18.8	30	36.6
M3 MPGJ 1710	18.2	18.1	6	4	32.9	17	30	29.4
M3 MPGJ 1712	19.1	16.5	7.7	3.5	40.3	16	35	30.9

Discusión Sistemática y Diagnósis taxonómica

El género *Calippus* forma junto con *Protohippus* a la subtribu Protohippina. Los molares colectados en Palmillas tienen características de los molares similares a los del género *Calippus* y que difieren del género *Protohippus* como un tamaño más pequeño, menor curvatura, un plicaballin más simple y fosetas menos complejas (Hulbert, 1988).

El género *Calippus* se compone de nueve especies, todas para el Mioceno tardío de Norteamérica, divididas dentro de dos subgéneros; *Calippus* con cuatro especies pequeñas *C. proplacidus*, *C. placidus*, *C. regulus* y *C. elachistus* y los del género *Grammohippus* con cinco especies (Hulbert, 1988).

Los molares superiores colectados en la localidad de Palmillas se diferencian de los del subgénero *Calippus* principalmente en el tamaño, son mucho mayores que las cuatro especies de este subgénero, más de un 30%; se distinguen por su curvatura que es muy pronunciada, sus estilos muy marcados y por unos protostilidos rudimentarios o ausentes (Hulbert, 1988).

El subgénero *Grammohippus* diverge de *Calippus* en el Bartsoviano temprano, su rango de edad es del Barstoviano tardío al Henfiliano tardío. Incluye cinco especies de tamaño mediano *C. circulus*, *C. martini*, *C. hondurensis*, *C. cerasinus* y *C. maccartyi* (Hulbert, 1988).

Los molares superiores de Palmillas se diferencian de los de la especie *C. maccartyi* principalmente porque esta especie no presenta una dentición superior con una curvatura marcada, como las otras especies de *Grammohippus*.

La dentadura inferior de la especie *C. circulus* es considerada la más avanzada de este subgénero, tiene un metacónido y metastílido alargado y delgado (Hulbert, 1988), mientras que el p2 MPGJ1824 de Palmillas, presenta un metacónido y metastílido muy redondeados. *C. circulus* tiene un rango bioestratigráfico del Bartsoviano medio al tardío (13.5-12.5 Ma) por lo menos 5 Ma de años antes que la edad establecida para la fauna de Palmillas.

Las características de las estructuras oclusales tanto de los molares superiores e inferiores en la localidad de Palmillas son muy similares con las de las especies *C. hondurensis*. Se compararon

los M12 colectados en Palmillas con los M12 de *C. hondurensis* colectados en la cuenca de Juchipila en Zacatecas y los de La Presa en San Miguel de Allende, los cuales se encuentran dentro de la colección del MPGJ, a continuación se mencionan las diferencias que se encontraron:

Los M12 de Palmillas se diferencian del material de *C. hondurensis* principalmente en el protocono, el cual es elongado, contrastando con el protocono ovalado que presenta *C. hondurensis* (Olson y Mc Grew, 1941). El protocono es más grande, tiene PRL relativo de 31 a 40% mientras que en *C. hondurensis* no es mayor a 31%. Otra característica que los diferencia es la persistencia del surco preprotoconal profundo en *C. hondurensis*, mientras que los molares de la localidad de Palmillas tienden a hacerse menos profundos en estados de desgaste avanzados; en *C. hondurensis* el surco hipoconal abierto persiste en estados de desgaste avanzados, mientras que en los molares de la localidad de Palmillas desaparece en individuos viejos. Según Hulbert(1988) y Quinn, (1955), *C. hondurensis* no presenta un hipocono en forma de lago en premolares 3-4, en cambio el P3-4 MPGJ 1706 presenta este hipocono en forma de lago.

Las estructuras oclusales de *C. cerasinus* son muy similares a *C. martini*, ambos tienen el protocono elongado con la terminación posterior en forma de punta, fosetas complejas y un PRL relativo con los mismos porcentajes. Del mismo modo sucede con los molares inferiores, siendo muy similares en la morfología, sin embargo, tanto molares superiores e inferiores se diferencian en el tamaño, siendo los de *C. martini* más grandes y curvados.

El tamaño de los molares y/o de sus estructuras oclusales suele ser una característica ambigua para identificar grupos taxonómicos cercanos, debido a que existe variabilidad intraespecífica entre los individuos, producida por la edad, el ambiente, su tipo de alimentación, el dimorfismo sexual, etc. Esto causa que existan confusiones en los estudios paleontológicos al describir el material fósil y se describan dos o más especies de una sola. Sin embargo, en muestras considerables, es posible que el tamaño de los molares y de sus estructuras pueda ser una característica que nos ayude a identificarlos taxonómicamente.

En la comparación entre *C. martini* y *C. cerasinus*, de acuerdo a Hulbert (1988), las principales diferencias se encuentran en el tamaño, por esto como una herramienta que nos proporcione otra característica que nos ayude a determinar taxonómica los molares de Palmillas y disminuir la

ambigüedad de la variabilidad intraespecífica del tamaño de las características oclusales de los molares superiores, se propone el uso del análisis estadístico multivariado, de discriminantes, el cual nos ayudará a identificar cuáles son las características oclusales que mejor diferencian estas dos especies y nos dirá a cual se asemejan más las medidas de estas características de los molares superiores de Palmillas.

El análisis de discriminantes se hizo a los cinco M1-2 utilizando cuatro medidas como variables APL, TRW, PRL y PRW. Se incluyeron las medidas de los especímenes tipo y de algunos ejemplares de M12 de *C. cerasinus* y *C. martini* mencionados en los artículos de Hulbert (1988) y Quinn (1955) (Apéndice I).

El análisis de discriminantes lineal agrupó a los molares de Palmillas dentro del grupo de *C. martini*, el valor de la probabilidad de predicción dado por el análisis de discriminantes es mayor a 0.90 para todos los M1-2 de Palmillas. Se observó en la gráfica canónica de clasificación que las variables usadas separan bien a los grupos de *C. martini* y *C. cerasinus* por lo que estas variables son útiles para diferenciar entre M1-2 de individuos adultos entre estas dos especies (Fig. 16; Tabla 2)

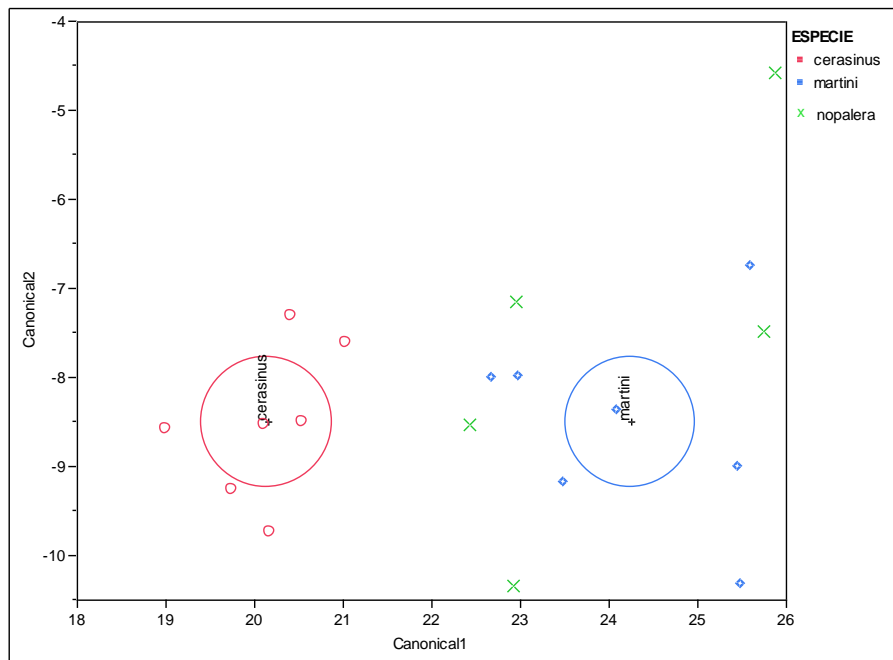


Figura 16. Gráfica canónica de clasificación de los M12 colectados en Palmillas (cruces verdes), se observa en rojo al grupo de *C. cerasinus* y en azul al de *C. Marti*

Tabla 2. Valores de predicción del análisis de discriminantes. Se usaron medidas de especímenes de *C. martini* y *C. cerasinus* (Hulbert, 1988 y Quinn, 1955).

Número	Actual ^a	Predicción ^b	Prob (Pred) ^c	Otros ^d
1	<i>martini</i>	<i>martini</i>	1.0000	
2	<i>martini</i>	<i>martini</i>	0.9996	
3	<i>martini</i>	<i>martini</i>	0.9596	
4	<i>martini</i>	<i>martini</i>	1.0000	
5	<i>martini</i>	<i>martini</i>	1.0000	
6	<i>martini</i>	<i>martini</i>	0.8768	<i>cerasinus</i> 0.12
7	<i>martini</i>	<i>martini</i>	0.9948	
8	<i>cerasinus</i>	<i>cerasinus</i>	1.0000	
9	<i>cerasinus</i>	<i>cerasinus</i>	0.9917	
10	<i>cerasinus</i>	<i>cerasinus</i>	0.9989	
11	<i>cerasinus</i>	<i>cerasinus</i>	0.9997	
12	<i>cerasinus</i>	<i>cerasinus</i>	1.0000	
13	<i>cerasinus</i>	<i>cerasinus</i>	0.9993	
14	<i>cerasinus</i>	<i>cerasinus</i>	0.9998	
15	MPGJ1708	<i>martini</i>	0.9559	
16	MPGJ1709	<i>martini</i>	0.9481	
17	MPGJ1711a	<i>martini</i>	1.0000	
18	MPGJ1711b	<i>martini</i>	1.0000	
19	MPGJ1707	<i>martini</i>	0.9465	

^a Muestra la categoría actual, del 15 al 19 son los molares colectados en Palmillas; ^b Muestra la categoría que tiene mayor probabilidad de predicción ; ^c El valor de la probabilidad de predicción ; ^d Muestra otra especie, aparte de la de mayor probabilidad, con más de 0.1 de probabilidad de predicción.

Discusión Paleobiogeográfica y Bioestratigráfica

La especie *C. martini* sólo estaba registrada para los Estados Unidos de América, su localidad tipo es Cragin Quarry en el estado de Oklahoma, pero también se distribuye en la Fauna de Lapara Creek, de Rancho Farish, en las faunas de Late Agrícola, Gray Zone, Phosphoria Mine, entre otras, para el estado de Florida y varias localidades en el estado de Texas y las Grandes Planicies (Hulbert, 1988; Czaplewski, *et al*, 2001). El rango bioestratigráfico de *C. martini* era desde el Clarendoniano temprano hasta el tardío (Hulbert, 1988 y Quinn, 1955).

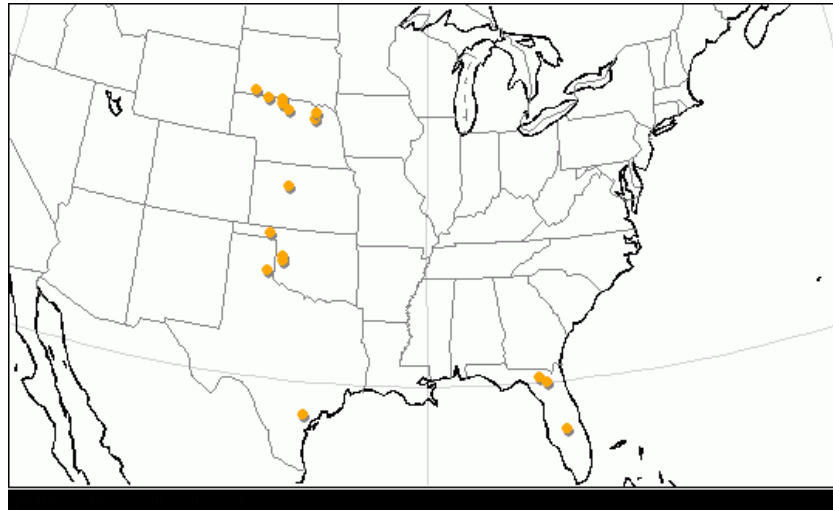


Figura 17. Distribución de *Calippus martini* para Norteamérica.

El registro de *C. martini* del presente trabajo es el más reciente de esta especie por casi dos millones de años, desde último registro de *C. martini* en las grandes planicies de los Estados Unidos (9 Ma) (Czaplewski, *et al*, 2001), hasta la edad que se le asignó en la localidad de Palmillas (Henfiliano temprano). El registro previo más austral de *C. martini* es para los estados de Texas y Florida, casi 2000 km más al Norte de la localidad de Palmillas (Fig. 17). Debido a eso el registro de *C. martini* en Palmillas es importante porque representa el primer registro de esta especie para México y es el más reciente y más al Sur que hay de esta especie.

Este nuevo registro de *C. martini*, para el Henfiliano temprano, disiente con que dice Kaitlin, *et al*, (2009), que esta especie no sobrevive el paso del Clarendoniano al Henfiliano en Norteamérica. Por lo que esta especie no se extingue durante el paso de Henfiliano al Clarendoniano, solo tiene una reducción en el rango de distribución geográfica en las faunas de Estados Unidos de América persistiendo en el centro de México, durante el Henfiliano.

Existen varios ejemplos en la bibliografía de casos similares, el género *Agriotherium* era considerado un taxa índice para el Henfiliano tardío (Tedford *et al*, 2004), pero se colectó un espécimen dentro de la fauna de Hagerman en Idaho, (Samuels, *et al*, 2009), en sedimentos de la edad Blancano. Otro caso similar es el género de rinoceronte *Aphelops*, era considerado como una especie índice del Henfiliano tardío, sin embargo fue encontrado en sedimentos Blancanos, en la fauna de Rancho Becken Texas (Macfadden y Dalquest, 1990).

5.2.1.2 *Neohipparion eurystyle*

Orden Perissodactyla Owen 1848

Familia Equidae Gray 1821

Tribu Hipparionini Quinn 1955

Género *Neohipparion* Gidley, 1903

Especie *N. eurystyle* Cope 1893

Material referido

En la localidad de Palmillas se colectó el ejemplar MPGJ3038 Premolar 2 Izquierdo

Descripción

El P2 MPGJ3038 pertenece a un individuo adulto, es hipsodonte, tiene una altura de la corona a lo largo del mesostilo de 28 mm, una longitud anteroposterior de 37.5 mm y una longitud transversal de 28.3 mm; presenta un protocono elongado aislado del protolofa, el borde lingual es ligeramente cóncavo casi recto y el labial es marcadamente cóncavo; el plicaballin está muy desarrollado y es simple; las fosetas están alargadas en el eje anteroposterior y tienen pliegues muy numerosos y profundos, la prefoseta tiene ocho pliegues, un pliprotolofa con dos pliegues y una prefoseta loop en su borde labial, la postfoseta tiene cuatro pliegues y se encuentra en una posición mucho más labial que la prefoseta; el mesostilo está aplanado y expandido; el anterostilo está muy desarrollados y subredondeado, presenta unos pliegues que invaden el protocónulo; el metastílido está aplanado y poco desarrollado;; el surco hipoconal es abierto, en forma de triangulo y profundo (Fig. 18).

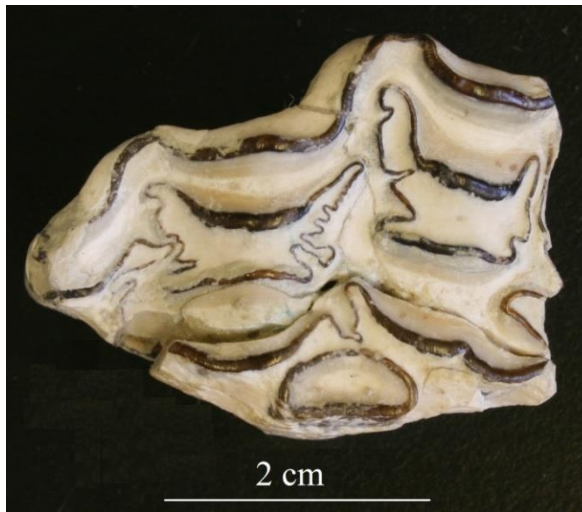


Figura 18. P2 Izquierdo MPGJ3038.

Discusión Sistemática y Diagnósis taxonómica

El P2 presenta un protocono unido al protolofa, característica de los hipariónidos, esta tribu es un grupo polifilético de équidos de tres dedos, que vivieron durante el Mioceno y Plioceno de Norteamérica y en Asia y Europa durante el Plioceno. Cinco géneros forman a los Hipariónidos en Norteamérica *Hipparion*, *Pseudohipparion*, *Neohipparion*, *Cormohipparion* y *Nannippus* (Macfadden, 1984).

El género *Neohipparion* se distingue de los géneros Holárticos, como *Hipparion* y *Pseudohipparion*, por el protocono aislado y con forma elongada en vez de ovalada y en el Pli-caballín más desarrollado. Se diferencia del género *Nannippus* por su tamaño mucho mayor y por sus pliegues de las fosetas y pli-caballín que *Nannippus* los tiene muy simples (Macfadden, 1984).

El P2 MPGJ1 se comparó con los P2 de *Cormohipparion* de la fauna El Camarón del estado de Oaxaca (Barstoviano tardío) (Bravo-Cuevas y Ferrusquía-Villafranca, 2008), se observó diferencias principalmente en el protocono, los ejemplares de *Cormohipparion* de la fauna EL Camarón son más ovalados y presentan un borde lingual convexo, diferenciándose del ejemplar de Palmillas por el protocono elongado y marcadamente cóncavo; los P2 de El Camarón en sus medidas anteroposterior y transversa son menores a los de Palmillas (Tabla 3).

Tabla 3. Medidas (mm) de P2 de los ejemplares de la formación El Camarón, Oaxaca (Bravo-Cuevas y Ferrusquía-Villafranca, 2008) y el ejemplar de Palmillas MPGJ3038.

Ejemplares P2	Altura corona	APL	TRL	PRL	PTW
MPGJ- I	28	37.5	28.3	11	4.3
IGM-9139 D	39.82	30.3	21.4	7.3	4.6
IGM-9140 D	40.2	-	21.4	7.5	4.8
IGM-9141 D	34.7	23.1	16.5	5.4	3
IGM-9142 D	27.7	21.2	16.8	6.1	2.9
IGM-9143 I	43.68	26.4	19.4	6.6	3.5
IGM-9144 I	-	26.7	-	7.4	4.5

El género *Neohipparion* se conforma por seis especies *Neohipparion coloradense* *N. affine*, *N. trampasense*, *N. leptode*, *N. eurystyle* y *N. gidleyi* (Macfadden, 1984).

Macfadden, (1984) estudió la morfoclina del género *Neohipparion* (Fig. 19), propone los siguientes caracteres como los más primitivos; el protocono ovalado y reducido, poca hipsodoncia, menor tamaño en los ejes ATL y TRL, estilos poco desarrollados y pliegues del esmalte simples mientras el protocono más elongado y grande, el aumento de la hipsodoncia y del tamaño de los ejes, así como el desarrollo de los pliegues en las fosetas y de los estilos, son los caracteres más derivados.

El P2 MPGJ13038 de Palmillas tiene caracteres derivados por ejemplo, es medianamente hipsodonte, tiene un protocono ovalado y grande, fosetas desarrolladas y con múltiples pliegues, plicaballín desarrollado y estilos muy marcados.

Caracteres	Merychippines (Outgroup)	<i>Neohipparion coloradense</i>	<i>Neohipparion affine</i>	<i>Neohipparion trampense</i>	<i>Neohipparion leptode</i>	<i>Neohipparion eurystyle</i>	<i>Neohipparion gidleyi</i>
1. Tamaño	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
2. Long. raíz	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
3. Hipsodincia	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
4. Long. corona (mesostilo)	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
5. Fosa dorsal preorbital	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	?
6. Protocono, forma y tamaño	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
7. Estilos	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
8. Pliegues del esmalte	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
9. Ectoflexido	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
10. Pli caballin	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
11. Pliegues en los istmos	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
12. Metaconido y metastilido	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>

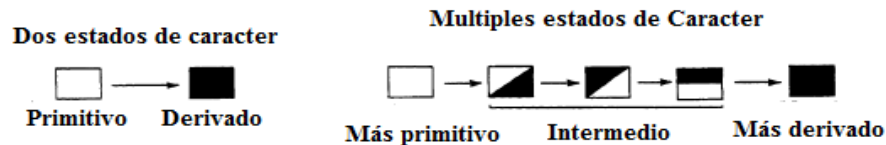


Figura 19. Morfoclina de los principales caracteres de las especies del género *Neohipparion* (Tomado de Macfadden, 1984).

Las especies *N. coloradense* y *N. affine* presentan los caracteres más primitivos del género, ambas presentan diferencias notorias con las características del P2 de la localidad de Empalme de Escobedo. La especie *N. coloradense* es la única de este género que presenta un protocono ovalado o poco elongado, y un plicaballin pobremente desarrollado o ausente y comparte con la especie *N. affine* los estados de caracteres primitivos como protoconos pequeños, estilos reducidos y redondeados, y pliegues simples en las fosetas (Hulbert, 1987).

Las especies *N. leptode* y *N. trampense* presentan características dentales similares, más derivados que *N. coloradense* y *N. affine*, se encuentran en un rango intermedio de la morfoclina del género, (Macfadden, 1984). Presentan un metastilido y parastilido redondeados y poco

desarrollados, un protocono pequeño y poco elongado, y pliegues en las fosetas moderadas. A diferencia del P2 de la localidad de Empalme de Escobedo, el cual presenta un metastilido y parastilido aplanados y muy desarrollados, un protocono muy grande y elongado y pliegues de las fosetas muy desarrolladas.

Las especies *N. eurystyle* y *N. gidleyi* tienen los caracteres similares, pero se diferencian principalmente en el tamaño, *N. eurystyle* es más grande y presenta los caracteres más derivados de su género. Se compararon los especímenes de P2 de *N. eurystyle* que se encuentran en la colección de MPGJ, con el P2 colectado en este trabajo, se observó que comparten características muy similares; las medidas de las estructuras se corresponden; presentan un protocono muy elongado, con borde lingual ligeramente cóncavo casi recto y el labial es marcadamente cóncavo; las fosetas están alargadas en el eje anteroposterior y tienen pliegues muy numerosos y profundos, con la presencia de una prefoseta loop en el borde labial de la prefoseta, el mesostilo está aplanado, expandido y presenta una pequeña canaleta; y el surco hipoconal es abierto, en forma de triángulo y profundo. Debido a estas características, el P2 MPGJ13038 de la localidad de Empalme de Escobedo se identificó como *Neohipparion eurystyle*.

Discusión Paleobiogeográfica y Bioestratigráfica

La especie *N. eurystyle* tiene un rango de edad desde el Henfiliano temprano (Mioceno tardío) hasta el Henfiliano tardío (Plioceno temprano). Se distribuye en las faunas de Estados Unidos de América, durante el Henfiliano temprano en la Planicie de la Costa del Golfo, Florida y Alabama (Hulbert and Whitmore, 2006) y en el Henfiliano tardío en los estados de Texas, donde se encuentra la localidad tipo Goodnight Beds, en el Cañon de Palo Duro, y en los estados de Nebraska y de Carolina del Norte (Dalquest, 1981).

En México *N. eurystyle* se tiene registrado para el Henfiliano temprano de Juchipila (Carranza y Castañeda *et al*, 2013) y diversos registros para el Henfiliano tardío en el Centro y Norte del país (Carranza y Castañeda, 2006). En México el registro de este género más antiguo es el de

Neohipparion cf. N. trampanense para la localidad de Nejapa en el estado de Oaxaca para el Bartsoviano (Fig. 20) (Ferrusquía-Villafranca, 2006),

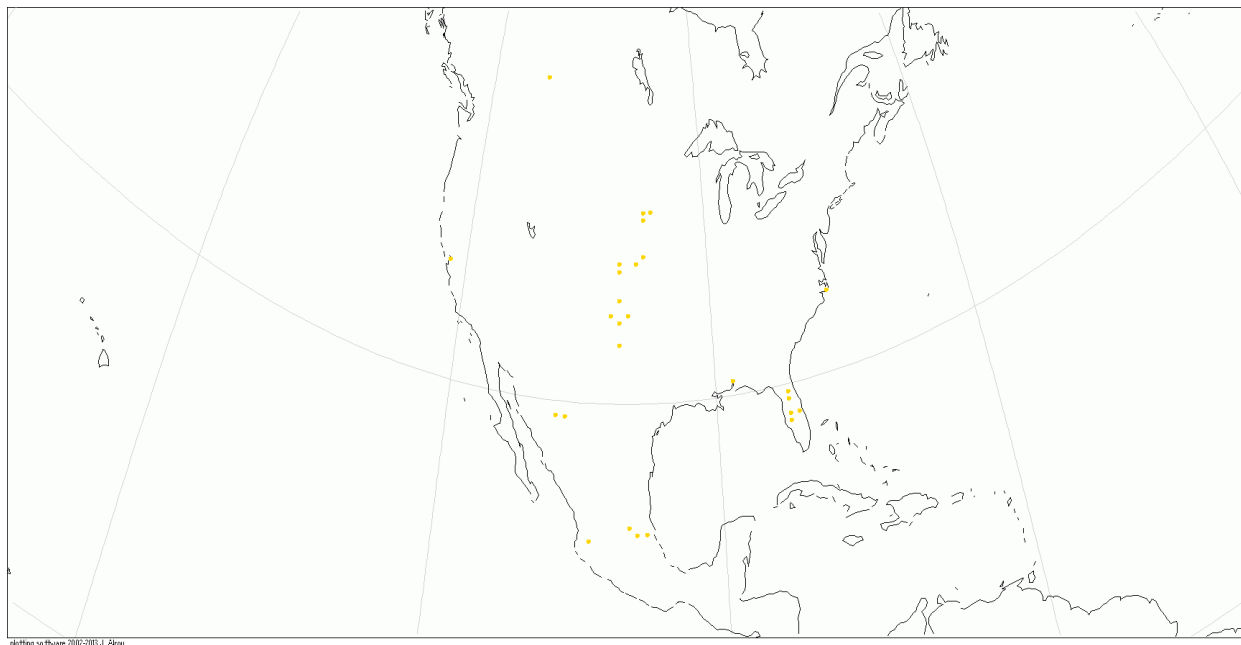


Figura 20. Distribución de *Neohipparion eurystyle* en Norteamérica.

5.2.1.3 *Equus conversidens*

Orden Perissodactyla Owen 1848

Familia Equidae Gray 1821

Subfamilia Equinae Steinmann y Doderlen 1890

Género *Equus* Linnaeus, 1758

Especie *Equus conversidens* Owen, 1869

Material referido

Molar inferior izquierdo MPGJ1825, fue colectado en sedimentos de aluvión asignados al Pleistoceno en la localidad de Palmillas.

Descripción

El ejemplar se asignó a un individuo adulto, se identificó como un m2 por su hipoconúlido muy marcado, (Fig. 21). Tiene una altura de la corona de 64.5 mm; una longitud anteroposterior de 22.4 mm; y una longitud transversa de 12.4 mm; la longitud del metastílido al metacónido es de 11.4 mm y la del entofléxido es de 11 mm.

Presenta un metacónido lobular, más grande que el metastílido que tiene una terminación en forma de punta, el metacónido y el metastílido están separados por un linguaflexido muy abierto en forma de U, el cual, junto con la extensión anterolingual del entofléxido constriñe el metastílido; el ectofléxido no penetra el istmo; el entocónido es globular; y presenta un hipoconulido muy marcado.



Figura 21. m2 inferior de *E. conversidens* MPGJ1825. A. vista lateral y B. vista de la superficie oclusal.

Discusión Sistemática y Diagnósis taxonómica

Cuando se compara el m2 (MPGJ1825) con el m2 descrito de *E. conversidens* de la fauna de San Clemente de Térapa, Sonora (Carranza-Castañeda y Roldán-Quintana, 2007) es evidente la similitud en estructuras; como un metacónido y entocónido lobular, linguaflexido abierto con el extremo lingual en forma de punta, que con la extensión anterolingual del entofléxido constriñe el metastílido.

La medida anteroposterior y transversa del m2 coinciden con las de *E. conversidens* de la fauna de Canyon y Slaton, Texas (Dalquest y Hughes, 1965) y con las del holotipo (Hibbard, 1955). *E. excelsus* se diferencia de *E. conversidens* por un tamaño mayor y un linguaflexido con el extremo lingual redondeado.

Discusión Paleobiogeográfica y Bioestratigráfica

La especie *Equus conversidens* tiene una amplia distribución geográfica durante el Pleistoceno en Norteamérica, se distribuye en las grandes planicies de los Estados Unidos de América, desde la fauna de Papago Spring Cave del sur de Arizona (Skinner y Hibbard, 1972), la fauna de Canyon del Pleistoceno de Texas (Dalquest y Hughes, 1965), hasta el sur de Canadá (Hills y Harrington, 2003). En México el holotipo fue descrito por un espécimen colectado en los depósitos del Peñon de los Baños, ahora cubiertos por el aeropuerto (Hibbard, 1955), también se ha registrado en diferentes faunas como las de El Arroyo El Cedazo en Aguascalientes (Montellano-Ballesteros, 1992) y en la cueva de San Josecito en el Estado de Nuevo León y en la localidad de San Clemente de Térapa, en la cuenca de Moctezuma, Sonora (Carranza-Castañeda y Roldán-Quintana, 2007), las faunas del Cedazo, en el estado de Aguascalientes, la cuenca del Valle de México y de San Clemente de Térapa referidas a la edad Illinoian y en Centroamérica para el Pleistoceno tardío todas ellas (Mooser Dalquest, 1975; Montellano-Ballesteros, 1992) (Fig. 22).

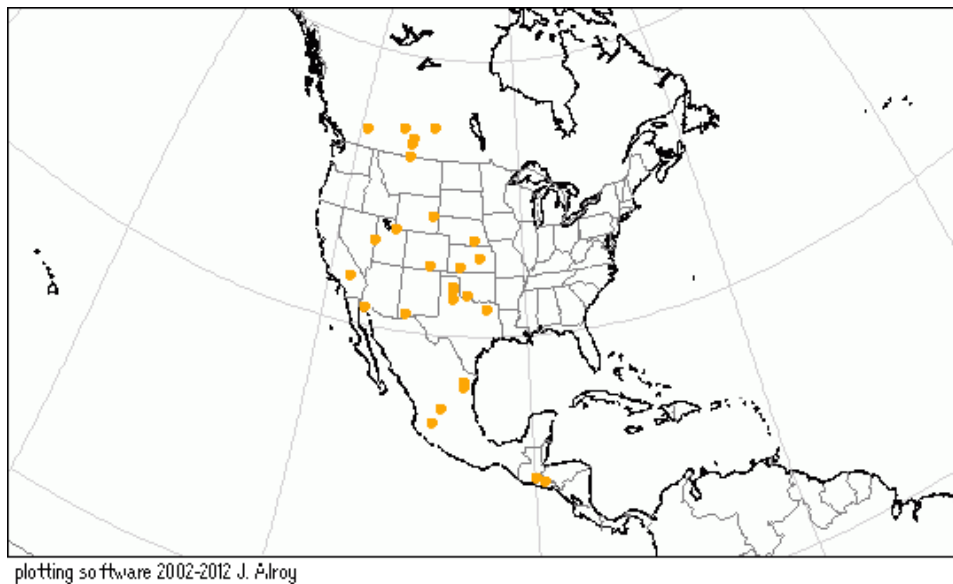


Figura 22. Distribución de *Equus conversidens*

5.2.1.4 *Merycodus sp.*

Orden Artiodactyla, Owen 1848

Suborden Ruminantia, Scopoli 1777

Familia Antilocapridae, Gray, 1866

Subfamilia Merycodontinae, Matthew, 1909

Género *Merycodus sp.*, Leidy 1854

Material referido

El material se colectó en la localidad de Palmillas. Se compone de un fragmento de mandíbula derecha, con m2, m3 completos y un p4 MPGJ1820; un fragmento de mandíbula izquierda con m2 y m3 MPGJ1821; un m3 aislado MPGJ1822; y un fragmento distal de una tibia articulada con los tarsos, el hueso carpiano y con un fragmento proximal del metatarso MPGJ1823.

Descripción

Mandíbulas y molares

El espécimen MPGJ1821 es un fragmento de mandíbula compuesto de un m2, m3 y un p4, pertenecen a un individuo adulto; tiene una dentición de grado hipsodonte, el m2 tiene una altura de la corona de 10.1 mm en el m2 y 10.5 mm de longitud anteroposterior; el m3 tiene una altura de la corona de 12.3 mm y de longitud anteroposterior 16.7 mm, los dos primeros lóbulos del m3 tienen un menor desgaste que el tercer lóbulo, la superficie lingual es lisa; el p4 tiene una altura de corona de 4.8 mm con una longitud anteroposterior de 7 mm, es muy marcada la reducción del premolar en relación a los molares, con una proporción del p4 de 39 % comparada con el m3 (Fig. 23).

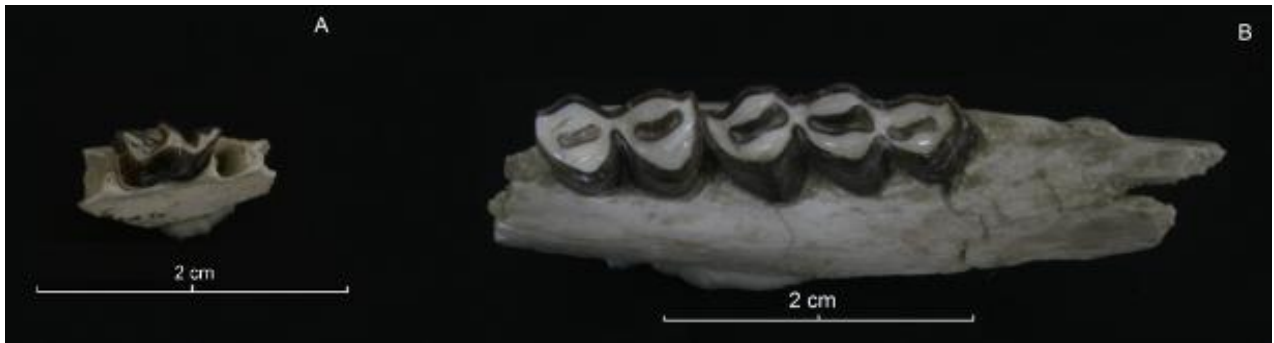


Figura 23. Fragmento de mandíbula de *Merycodus* MPGJ1820 vista de la superficie oclusal. A. p4 y B. m2 y m3.

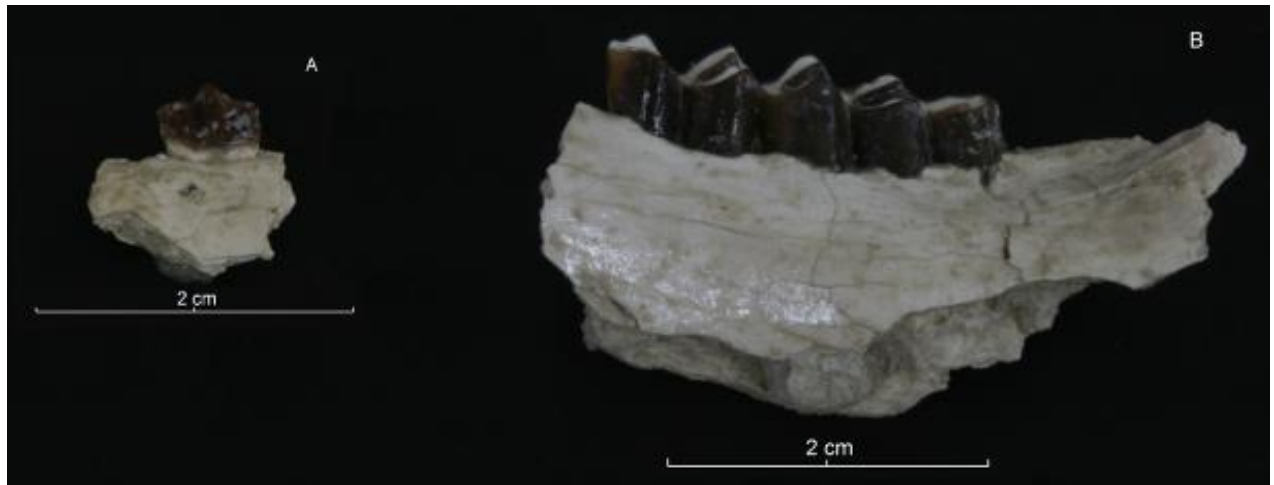


Figura 24. Fragmento de mandíbula de *Merycodus* MPGJ1820 vista lateral. A. p4 y B. m2 y m3.

En el fragmento de la mandíbula MPGJ1821 (Fig. 23) es más pequeña que la mandíbula MPGJ1820, posiblemente pertenecía a un individuo muy joven; tiene una altura de la corona del m2 de 6.5 mm y una longitud anteroposterior de 8.1 mm; el m3 tiene una altura de la corona de 9 mm, con una longitud anteroposterior de 10.9 mm, en la superficie labial presenta pequeñas columnas de esmalte entre los lóbulos del m2 y entre los primeros dos lóbulos del m3. Las raíces de los molares están muy desarrolladas, casi del mismo tamaño que la corona.

El espécimen MPGJ1822 m3 aislado (Fig. 25) se encuentra en un estado de desgaste muy avanzado y con un mal estado de conservación, la altura de la corona es de 10.2 mm con una longitud anteroposterior de 9 mm, se observa un desgaste mayor de los primeros dos lóbulos en relación al tercero.



Figura 25. Fragmento de mandíbula MPGJ1821 y M3 aislado MPGJ1822. A vista lateral de la mandíbula. B. vista de la superficie oclusal y C. m3 aislado MPGJ1822.

Extremidades

Fragmento de una extremidad posterior izquierda MPGJ 1823, se colecto asociado con los fragmentos de mandibula MPGJ1820, lo que sugiere que pertenecen al mismo individuo; se compone del fragmento distal de la tibia, unido a los huesos tarsales; hueso tarsotibial (calcáneo), hueso tarsoperoneo (carpo), tarso central y cuarto tarsiano fusionados, el segundo y tercer tarsiano fusionados y el primer tarsiano y a su vez están articulados con el fragmento proximal del metatarso. Este es un buen espécimen, tiene articulados la mayoría de los huesos tarsiano y estos al ser tan pequeños y frágiles son raramente colectados completos (Fig. 26).



Figura 26. Extremidad posterior de *Merycodus* MPGJ1823. A vista del lado exterior; M, fragmento proximal de metatarso; t 2+3 segundo y tercer tarsianos fusionados; T, fragmento dista de la tibia; Tt, hueso tarsotibial tp, tarsoperoneo t c+4, tarso central y cuarto tarsiano fusionados; t 1, primer tarsiano y B. vista lado interior; m /maleolo lateral.

Discusión Sistemática y Diagnósis taxonómica

Norteamérica tiene cinco familias de rumiantes con cornamenta o astas. Con una dentición brachiodonta las familias Cervidae, Hypertragulidae y Protoceratidae, y con dentición hipsodonta Bovidae y Antilocapridae. Bovidae surge hasta el Cuaternario, por lo que la familia Antilocapridae es la única con dentición de grado hipsodonte durante el Mioceno (Frick, 1937).

Antilocapridae tiene dos divisiones; Merycodontinae que es parafilética, con un rango biocronológico desde el Hemingfordiano temprano hasta en el Clarendoniano tardío y Antilocaprinae que tiene un rango desde el Barstoviano medio (Mioceno medio) hasta la actualidad (Janis y Manning, 1998).

En las estructuras de la dentición las especies de Merycodontinae son muy similares a Antilocaprinae, excepto por el grado de hipsodoncia, que aumentó durante el Plioceno-Pleistoceno (Janis y Manning, 1998). Merycodontinae es más pequeño (10-20 kg) que Antilocaprinae (36-79 kg) (Janis y Manning, 1998), el tamaño de la dentición de las mandíbulas MPGJ1820 y MPGJ1821 coincide con las medidas de Merycodontinae (Frick, 1937) (Tabla 2)

Merycodontinae se compone de los géneros *Paracosoryx*, *Ramoceros*, *Merriamoceros*, *Merycodus*, *Meryceros*, *Submeryceros* y *Cosoryx* (Fig. 27).

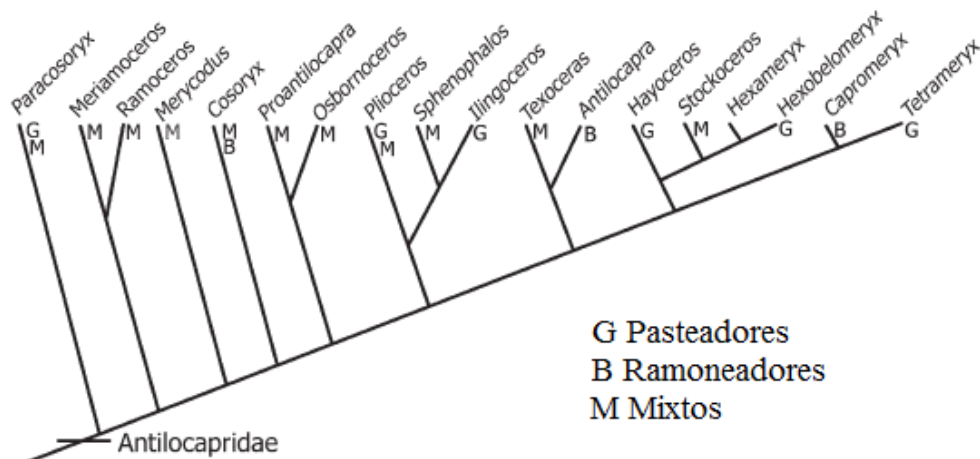


Figura 27. Cladograma de las relaciones Filogenéticas entre los géneros de la familia Antilocapridae. Se distingue sus hábitos alimenticios G. Pastadores, B. Ramoneadores y M. Mixtos (Tomado de Janis and Japling, 1998)

De estos siete géneros de Antilocapridae, sólo *Cosoryx* y *Merycodus* comparten la característica de una notable reducción del tamaño en los premolares en relación a los molares (Skinner y Taylor, 1967), Según Frick, (1937) estos dos géneros son muy similares en características, se diferencian principalmente por las astas, a continuación se comparan el material de Palmillas con los géneros *Merycodus* y *Cosoryx* y se discute por que se asignó a *Merycodus* sp.

La mandíbula MPGJ1820 tiene un p4 con una la longitud anteroposterior en relación a la longitud anteroposterior del m3, de 41.9% y de un 66.6% en relación al m2, siendo casi la mitad de tamaño el p4 que el m2 y m3. La longitud anteroposterior del p4 de la especie *C. furcatus* tiene un porcentaje de 27.6% en relación al m3 y un 36.6% al m2, el espécimen tipo de la especie *Merycodus sabulonis* (AMNH 14109) tiene un porcentaje de 33.6% de la longitud anteroposterior del p4 en relación al m3 y un 43.7% en relación al m2, se puede observar que en *C. furcatus* es mucho mayor la reducción de los premolares en relación a los molares que en *Merycodus*, esto coincide por lo dicho por Skinner y Taylor (1967) que *Cosoryx* se diferencia de *Merycodus* por su dentición más hipsodonta y los premolares más reducidos.

En la figura 28 se comparan dos mandíbulas de *Cosorix furcatus* y la mandíbula del espécimen tipo de *Merycodus sabulonis* y el neotipo de *Merycodus necatus* (obtenidas de Skinner y Taylor, 1967), se observa en las tres especies la marcada reducción de los premolares, *C. furcatus* presenta una mayor altura de la corona y una disminución en el tamaño de las raíces del m3, en el espécimen la de mandíbula MPGJ1821 se observa una altura de las raíces similar a la altura de la corona.

En el cuadro 4 se muestra la altura de la corona y la longitud de los primeros dos lóbulos de los tres m3 colectados en la localidad de Palmillas y de medidas de *M. sabulonis*, *M. necatus* y *C. furcatus* tomadas de Skinner y Taylor (1967) y se compara el porcentaje de la longitud de los dos primeros lóbulos con la altura de la corona, se observa un porcentaje del 88-91% en los m3 de Palmillas, porcentaje similar a las especies de *Merycodus* de 76% y 88.2 %, mientras *C. furcatus* muestra un porcentaje de 47. La altura de la corona de los m3 de Palmillas es similar a la de *Merycodus*, mientras *C. furcatus* casi la duplica.

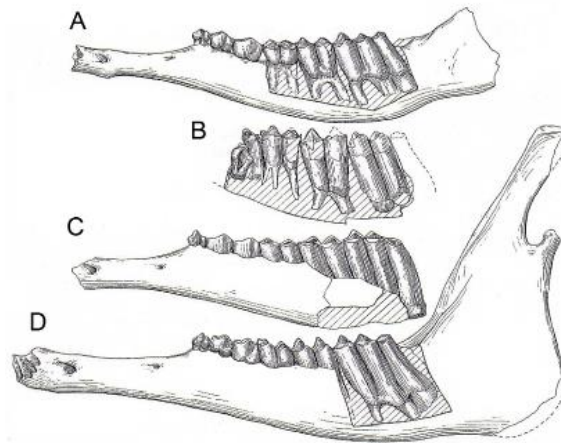


Figura 28. Vista lateral de mandíbulas de Merycodontinae. A. Espécimen tipo de *M. sabulonis* A. M N.H.No. 14109; B. Neotipo de *M. necatus* F.A.M No. 51790. *Cosoryx furcatus* de Niobrara River, Nebraska y D. de June Quarry, Valentine Love, Nebraska (ilustrado en Skinner y Taylor, 1967)

Cuadro 4. Comparación de medidas de la altura y la longitud de m3 del *Merycodus*. Se tomaron los dos primeros lóbulos debido a que se perdió el tercer lóbulo del Neotipo de *M. necatus* F.A.M. No 51790 (modificado de Skinner y Taylor, 1967)

Características	Lon. dos primeros lóbulos de M3 ^a	Altura corona M3	Porcentajes
M3 MPGJ1820	11.3	12.3	91.8%
M3 MPGJ1821	8.1	9	90%
M3 MPGJ1822	9	10.2	88.2%
<i>Merycodus sabulonis</i> tipo	9.3	12.2	76%
<i>Merycodus necatus</i> Neotipo	9.8	12	81.6%
<i>Cosoryx furcatus</i>	10.3	17	47%

Discusión Paleobiogeográfica y Bioestratigráfica

La familia Antilocapridae es endémica de Norteamérica, aparece en el registro fósil en el Mioceno temprano y presenta una gran diversidad durante el Mioceno medio y tardío (Hemingfordiano temprano), esta diversidad declina durante el Plioceno y Pleistoceno y en la actualidad, solo sobrevive un único género con solo una especie *Antilocapra americana* (berrendos) (Jiménez-Hidalgo, et al., 2004).

En faunas de Estados Unidos el género *Merycodus* tiene registros desde el Barstoviano temprano (Mioceno medio) hasta el Clarendoniano tardío (Mioceno tardío) y su distribución geográfica

incluye los estados de Nebraska, Colorado, Nuevo México, Montana, Wyoming, California, Nevada y Dakota del Sur (Fig. 29).

En México el único registro de este género fue descrito por Ferrusquía-Villafranca (2003) en la localidad de Nejapa al Sureste del Estado de Oaxaca, y consta de una cornamenta basal izquierda asignada a la especie *M. sabulonis*, la edad de esta localidad es de Barstoviano (15.0 ± 0.8 y 17.4 ± 0.8 ma (Ferrusquía-Villafranca, 1992). Por lo que este registro de *Merycodus* para Palmillas es el segundo para México y el primero para el Henfiliano temprano.

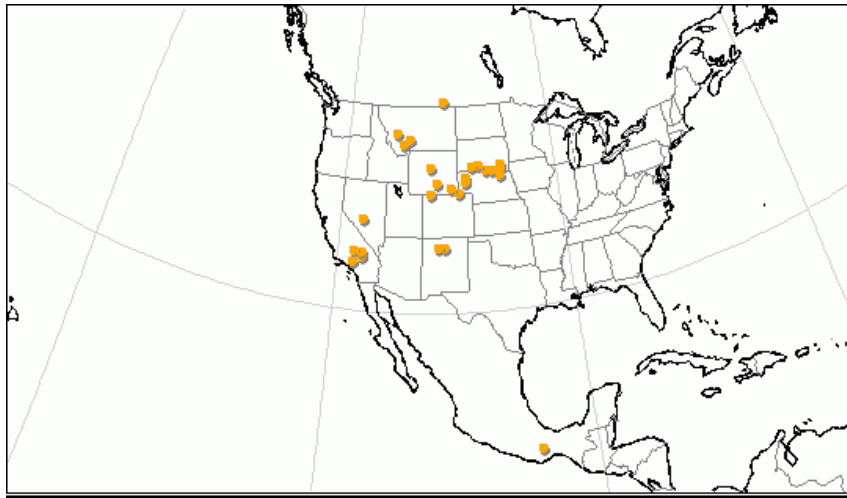


Figura 29. Distribución geográfica del género *Merycodus* para Norteamérica

5.2.1.5 *Megatylopus* sp.

Orden *Artiodactyla* Owen 1848

Suborden *Tylopoda* Illiger, 1811

Familia *Camelidae* Gray, 1821

Género *Megatylopus* Matthew y Cook, 1909

Megatylopus sp.

Material referido

Se colectó un incisivo 3 izquierdo MPGJ1827, en los sedimentos del arroyo principal de la localidad de Palmillas.

Descripción

El incisivo tiene una altura de la corona de 44.4 mm y una longitud anteroposterior de 15.4 mm. Se observa un recubrimiento de esmalte mayor en la superficie labial del incisivo, por este motivo es posible que sea un molar inferior; el esmalte invade la superficie oclusal desde la parte lingual formando una invaginación, el molar se encuentra levemente curvado (Fig. 30).



Figura 30. Incisivo *Megatylopus sp.* MPGJ1827. A. vista lateral y B. Vista de la superficie oclusal.

Discusión Sistemática y Diagnósis taxonómica

Durante el Cenozoico tardío de Norteamérica coexistieron siete géneros de camellos gigantes, *Apycamelus* es el primer género que desarrolló gigantismo y es el único que no pertenece a la subfamilia Camelinae, surge en el Barstoviano hasta el Henfiliano temprano. Los géneros *Blancocamelus* y *Camelops* pertenecen a la tribu Lamini, *Megatylopus*, *Titanotylopus*, *Megacamelus*, *Gigantocamelus* y *Camelus* a la Tribu Camelini. *Megacamelus* surge en el Henfiliano tardío y se registra hasta el Blancano y está muy relacionado con *Gigantocamelus* que sólo se ha colectado en varias faunas del Blancano de Estados Unidos de América y el cual tiene I3 ausente o vestigial. *Titanotylopus* es braquiodonte y solo se tiene registro para el Irvingtoniano de Nebraska (Fig. 31) (Harrison, 1985).

Megatylopus, *Apycamelus* y *Megacamelus* son los únicos géneros que habitaron Norteamérica durante el Mioceno tardío. El incisivo colectado en Palmillas se comparó con las características y

medidas de los géneros *Megatylopus*, *Megacamelus* y *Aepycamelus* tomadas de Harrison (1985) y de Janis, *et al.* (2008), las cuales se asemejaron con el género *Megatylopus*, el cual es menos hipsodonte que *Megacamelus* pero más hipsodonte que *Aepycamelus*. Otra característica por la que se asignó al género *Merycodus* el I3 MPGJ1827 de Palmillas es por su forma alargada y redondeada la cual se diferencia de la forma del I3 de los géneros *Aepycamelus* y *Megacamelus* que presentan incisivos caniformes, en forma de cono (Janis, *et al.* 2008).

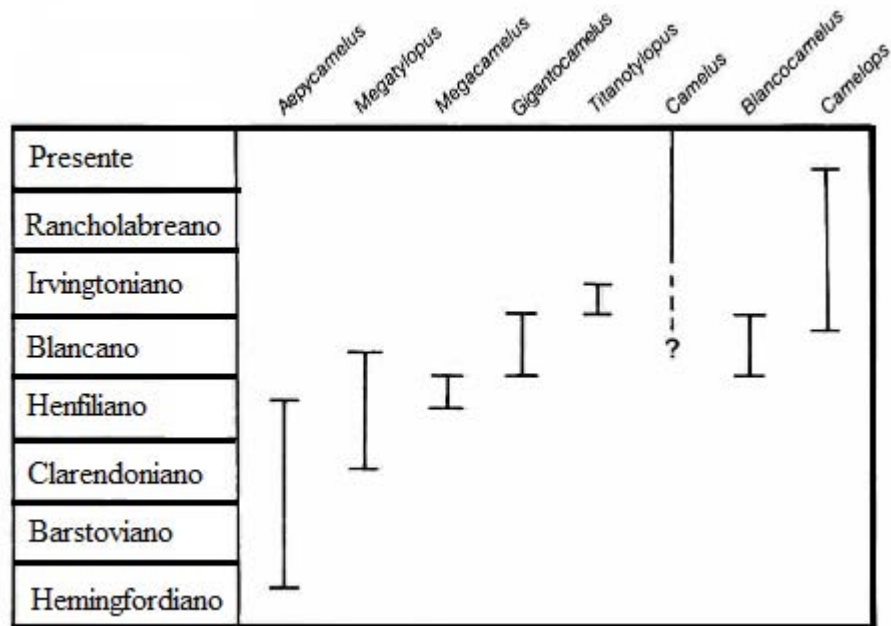


Figura 31. Rango Bioestratigráfico de los Camellos gigantes de Norteamérica, (Tomada de Harrinson, 1985)

Discusión Paleobiogeográfica y Bioestratigrafía

Megatylopus tiene un rango bioestratigráfico desde el Clarendoniano hasta el Blancano, se distribuye a lo largo de todo Norteamérica, en México se tiene registros para la fauna de Rancho el Ocote (Carranza Castañeda, 1989), para la localidad de Rinconada (Carranza Castañeda, 1992), ambas en el estado de Guanajuato y para la fauna de Yepómera en Chihuahua (MacFadden, 2006) todas ellas asignadas al Henfiliano tardío). En la fauna de San Miguel de Allende se registró para el Blancano (Jiménez-Hidago y Carranza-Castañeda, 2010). El registró de este género para la localidad de Palmillas es el primero para la edad del Henfiliano temprano de México.

5.1.3 Estratigrafía de la Localidad de Palmillas

La localidad de Palmillas se compone de una secuencia de sedimentos fluviolacustres con aporte de material volcánico, Estos sedimentos están cubriendo discordantemente, a calizas con metamorfismo de grado bajo y afloramientos de tobas soldadas. Las calizas se relacionaron con el basamento Mesozoico de la columna estratigráfica propuesta por Cerca, (2000), y del mismo modo, las tobas probablemente se relacionen con los grupos volcánicos del Oligoceno-Mioceno temprano.

La mayoría del material fósil de Palmillas se colectó en los sedimentos fluviolacustres encontrados en la cañada de un arroyo, se hizo una columna estratigráfica local, de estos sedimento (Fig. 32). La base de la columna, se compone de un estrato compuesto de limolitas y arenas finas de color verde claro de hasta 3 m de espesor, se encuentra superpuesto por un estrato delgado de arcillas y arenas finas rosadas con estratificación de unos 30 cm, cubriéndolo se encuentra un estrato compuesto de limos y arenas con concreciones de hasta 1.30 m. Lo sobrepone un estrato de limolitas más consolidadas y arenas con pequeños lentes de arcillas y algunas concreciones hasta dos metros, en este estrato se colectaron varios molares de *C. martini*. Cubriendo a estos sedimentos se encontró una capa de ceniza volcánica, de 1.30 m de espesor, de la cual se tomó la muestra para el fechamiento radiométrico.

La columna B representa una secuencia de sedimentos no consolidados, encontrados a 200 metros al sur del arroyo principal de la localidad de Palmillas, se colectó un molar de *Equus conversidens*, por lo que se les asignó a una edad de Pleistoceno. Estos sedimentos se encuentran cubriendo los sedimentos fluviolacustres del Mioceno discordantemente. En la base de la columna se encuentra un estrato de arcillas de 2.5 m de espesor, seguido otro estrato de arenas y arcillas con bandas de clastos subredondeados de aproximadamente 1cm de diámetro, estos sedimentos son cubiertos por arcillas y limos, donde se colectó el molar de *Equus conversidens*, y en la cima de la columna se encuentra un delgado estrato de arcillas con estratificación horizontal muy marcada cubiertos por una capa de finos y arenas.

Los sedimentos fluviolacustes de la localidad de Palmillas, coinciden con las características litológicas, ubicación y temporales de la Formación la Nopalera que describe Ledezma (1960) y a

su vez ambas corresponden con las características del Conglomerado de Xoconostle, que describe Cerca (2000) donde propone como mecanismo tectónico que provocó la formación de cuencas sedimentarias y de paleólogos en la región, el fallamiento normal causado por el régimen de deformación extensional debido al arco volcánico de la FVTM, con varias direcciones principalmente N-S, N-NO, N-E y N-O.

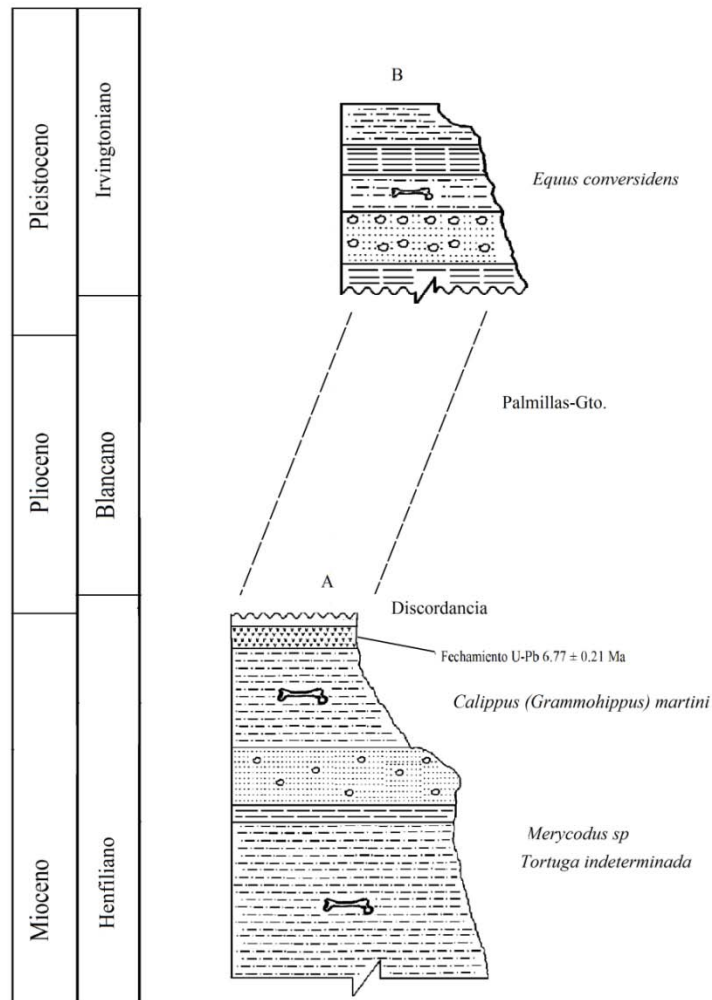


Figura 32. Columna estratigráfica de la localidad de Palmillas, Guanajuato.

5.1.4 Inferencia y discusión del ambiente por medio de los hábitos alimenticios de la fauna de Palmillas

En las últimas décadas ha habido un crecimiento en el uso de los análisis isotópicos de oxígeno y carbono para los estudios de reconstrucción de las condiciones climáticas y ambientales del pasado. También, estos estudios han mostrado que la proporción de isótopos del carbono ($\delta^{13}\text{C}$) en los huesos y los dientes de los mamíferos fósiles puede ser utilizada para obtener información acerca de la dieta de dichos herbívoros y carnívoros (De Niro y Epstein, 1978; MacFadden, 2000 y Kohn *et al.*, 2005).

Para el caso de los herbívoros, como *Merycodus* y *Calippus*, la proporción de isótopos de carbono varía según el tipo de materia vegetal consumida, la cual depende a su vez del patrón fotosintético utilizado por dichas plantas. Durante la fotosíntesis, las plantas de tipo C3 en los ecosistemas terrestres de altitud y latitud elevadas (árboles, arbustos y plantas herbáceas) muestran valores más altos del isótopo pesado durante la fijación del CO_2 que los presentados por las hierbas y los juncos tropicales (plantas C4). Por ello, dependiendo de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ se puede saber si los animales tenían una alimentación de plantas C3, C4 o mixta. (Pérez-Crespo, *et al*, 2009). La variación de la composición isotópica del oxígeno en los grandes mamíferos depende fundamentalmente de los factores externos, dado que la composición isotópica del $\delta^{18}\text{O}$ en los huesos y los dientes de los mamíferos está relacionada con el agua que ingieren y ésta, a su vez, depende en última instancia del agua de la precipitación, entonces la composición isotópica del oxígeno del apatito puede ser utilizada para realizar inferencias climáticas del pasado (Koch, *et al*, 1998; Pérez-Crespo, *et al*, 2009).

Diferencias estadísticas significativas observadas entre taxa, sugieren que diferentes dietas, indican un uso diferente de hábitats. Existen tres tipos principales de hábitat terrestres; Ripario, boscoso y hábitat abierto, pastizales y sabanas; pero como es difícil distinguir hábitats riparios de boscosos por medio de análisis isotópicos, solo se clasifican en hábitat abierto o cerrado (Feranec y Macfadden, 2006). La comparación de valores isotópicos con patrones observados entre taxa, en ambientes modernos y pretéritos, sugiere que mientras mayor sea el valor de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ es indicativo de hábitats abiertos y mientras más negativo el valor isotópico indica un hábitat de ambiente más cerrado (Cerling *et al.*, 2004). Feranec y Macfadden (2006) analizaron los isótopos estables de ocho especies de la localidad de Black Hawk Ranch (California) y de 15 especies para Love Bone Bed (Florida), ambas del Mioceno, incluyendo a dos especies del género *Calippus*,

ambas muestran los valores más altos de $\delta^{18}\text{O}$ de las especies analizadas y de las nueve especies de caballos analizadas las dos especies del género *Calippus* tiene los valores más positivos de $\delta^{13}\text{C}$, estos valores isotópicos altos pueden indicar que estas especies del género *Calippus* usaban hábitats abiertos.

5.1.5 Inferencia y discusión de la dieta por técnicas de exploración del desgaste

Semprebon and Rivals (2007) analizaron molares de los géneros de antilocápridos para inferir la dieta por medio de la técnica de mesodesgaste, esta técnica explora la acumulación de desgaste dental de diversos fósiles de antilocápridos y por la técnica de microdesgaste, que explora el desgaste a nivel micro del esmalte dental, estas técnicas usan el desgaste como una medida de la abrasión total de la dieta. Estos autores señalan que los antilocápridos están adaptados morfológicamente a vivir en lugares relativamente abiertos; con extremidades largas, tienen reducido el tamaño de los dedos de las extremidades anteriores, dentición hipsodonta. Análisis de molares de *Merycodus sabulonis* sugieren que esta especie tenía un hábito mixto entre pacedor y ramoneador.

5.1.6 Inferencia y discusión del paleoambiente de Palmillas

El clima en Norteamérica cambio drásticamente de húmedo y cálido en el Mioceno medio a un clima templado y más árido durante el Mioceno tardío (Maguire y Stigall, 2009), esto coincide con las características de hábitat y alimentación de los taxa de *Calippus martini* y *Merycodus*. Análisis isotópicos de *C. martini* (Feranec y Macfadden, 2006), indican que usaba hábitats abiertos, es decir, pastizales o sabanas, alimentándose principalmente de plantas con un metabolismo fotosintético de plantas C4. Semprebon, *et al.* (2004) analizaron el mesodesgaste y microdesgaste de molares de *Merycodus* sugiriendo que esta especie tenía un hábito mixto entre pacedor y ramoneador.

Es probable, que por los hábitos alimenticios de los taxa encontrados en la localidad de Palmillas durante el Mioceno tardío, haya sido un ambiente de pastizal o pradera, con campos abiertos y con clima templado y seco. Esto coincide con diversos estudios palinológicos (Webb, 1977; Metcalfe *et al.*, 2000) que señalan el inicio de la desertificación de Norteamérica a partir del Mioceno medio-tardío y continuo hasta el Pleistoceno.

5.2 Localidad de Empalme de Escobedo

5.2.1 Edad Radiométrica y Biocronológica

La edad de esta localidad está inferida por los fechamientos radiométricos de las lavas andesíticas llamadas Los Ordeña, realizados por Cerca (2000), que cubren concordantemente a los sedimentos de la localidad de Empalme Escobedo que contienen el material fósil. En su trabajo menciona haber realizado dos fechamientos por el método $Ar^{40}-Ar^{39}$ y obtuvo las edades de 12.2 ± 0.4 Ma y 10.6 ± 0.3 Ma. Estas edades coinciden con un estudio posterior hecho por Nieto-Samaniego, *et al.* (2012), donde confirman las edades del Mioceno tardío de las andesitas Los Ordeña.

Los especímenes de équidos que se describen de esta localidad fueron colectados en un estrato de arcillas que se encuentra cuatro metros por debajo de las lavas andesíticas. Por este motivo estos especímenes se consideran que corresponden a la edad Clarendoniano.

5.2.2 Paleontología Sistemática

5.2.2.1 *Protohippus* sp.

Familia Equidae Gray, 1821

Subfamilia Equinae Gray, 1821

Subtribu Protohippina

Género *Protohippus* Leydi, 1858

Material referido

M1 MPGJ3031, izquierdo de un individuo adulto

Descripción

El ejemplar MPGJ3031 M1, es hipsodonte, curvado y por su estado de desgaste avanzado, pertenecía a un organismo adulto, su altura de la corona a lo largo del mesostilo es de 42.9 mm, tiene una ATL de 24.6 mm y una TRL de 23.6 mm; presenta un protocono redondeado, el cual se encuentra unido al protoselene por un istmo que se constriñe a la altura del surco

preprotoconal y el valle postprotoconal, con una orientación oblicua, tiene un PRL de 6.7 mm y un PRT de 4.8 mm; las fosetas internas y externas son complejas, la prefoseta presenta cuatro lóbulos y la postfoseta tiene un lóbulo que se extiende lingualmente rebasando la prefoseta; plicaballin simple muy marcado; el hipocono no está completo, pero se distingue que está abierto; mesostilo fuertemente marcado al igual que el parastilo y presenta una fuerte curvatura con 60 mm (Fig. 32).



Figura 32. M12 MPGJ3031 asignado a *Protohippus*, colectado en la localidad de Empalme

Discusión Sistemática y Diagnósis taxonómica

El M12 MPGJ3031 colectado en la localidad de Empalme (GTO-EMP 92), presenta un protocono unido al protoselene, característico de las tribus Equini y Protohippini, cuyos integrantes comparten múltiples caracteres por lo que es difícil determinar su taxonomía (Hulbert, 1988). A continuación se comparan y discuten las características oclusales del molar MPGJ3031 con los géneros de estas dos tribus que vivieron durante el Mioceno tardío de Norteamérica (Fig. 27).

La subtribu Equini comprende a los géneros *Pliohippus*, *Equus*, *Astrohippus*, *Dinohippus*, *Parapliohippus*, *Heteropliohippus*, *Onohippidium*, e *Hippidion*, de los cuales *Equus* surge hasta el Plioceno, mientras que *Onohippidium* e *Hippidion* tienen registros para Norteamérica solo para el Plioceno (Kelly, 1995, 1998).

El molar de Empalme de Escobedo se diferencia de los géneros *Parapliohippus* y *Acritohippus* del Hemingfordiano tardío de California (Quinn, 1955), principalmente en que el protocono se une al proselene, únicamente en los estados de desgaste muy avanzados. Otra característica que los diferencia es la aparente mayor hipsodoncia del molar de Empalme el cual es un 25% más alto que los ejemplares de California. Esta aseveración sin considerar el estado de desgaste de los ejemplares (Kelly, 1998).

El M1 de Empalme de Escobedo se diferencia del género *Heteropliohippus* del Clarendoniano temprano de California, en que este género presenta una mayor curvatura (>40mm) y este género no presenta un plicaballin persistente en estados de desgaste avanzados y tiene una delgada línea de cemento (Kelly 1995).

La comparación con los diferentes géneros de la tribu Equini, (*Pliohippus*, *Astrohippus* y *Dinohippus*) y los de la tribu Protohippini (*Calippus* y *Protohippus*), tienen muchos paralelismos en las características dentales (Hulbert, 1988; Macfadden, 1984) por lo que es muy común que en los trabajos paleontológicos existan discrepancias a la hora de identificarlos sistemáticamente.

El género *Pliohippus* fue el más abundante dentro de los équidos durante el Mioceno medio y tardío en Norteamérica (MacFadden, 1984). *Pliohippus* se diferencia del M1 MPGJ3031 en que tiene pliegues simples en las prefoseta y posfoseta; no tiene un plicaballin persistente en los molares; presenta una mayor curvatura y son en promedio más hipsodontes que el M1 MPGJ3031.

El género *Astrohippus* se distingue del M1 MPGJ3031 en una menor curvatura, fosetas simples y un plicaballin rudimentario de lo molares (Hulbert, 1988).

La subtribu Protohippina se compone de los géneros *Calippus* y *Protohippus*, ambos comparten características similares, sin embargo, se diferencian porque *Protohippus* es más grande, con fosetas complejas y múltiples pliegues, un plicaballin bien desarrollado y persistente hasta las últimas fases de desgaste (Hulbert, 1988). Esta descripción la comparte el espécimen de M1 MPGJ3031 de Empalme que también presenta fosetas complejas, un pli caballin desarrollado en

un estadio de desgaste avanzado, además del tamaño y patrón oclusal similares a los del género *Protohippus*, por lo que se refirió a este género. Lamentablemente el tamaño de la muestra disponible imposibilita precisar su identidad específica

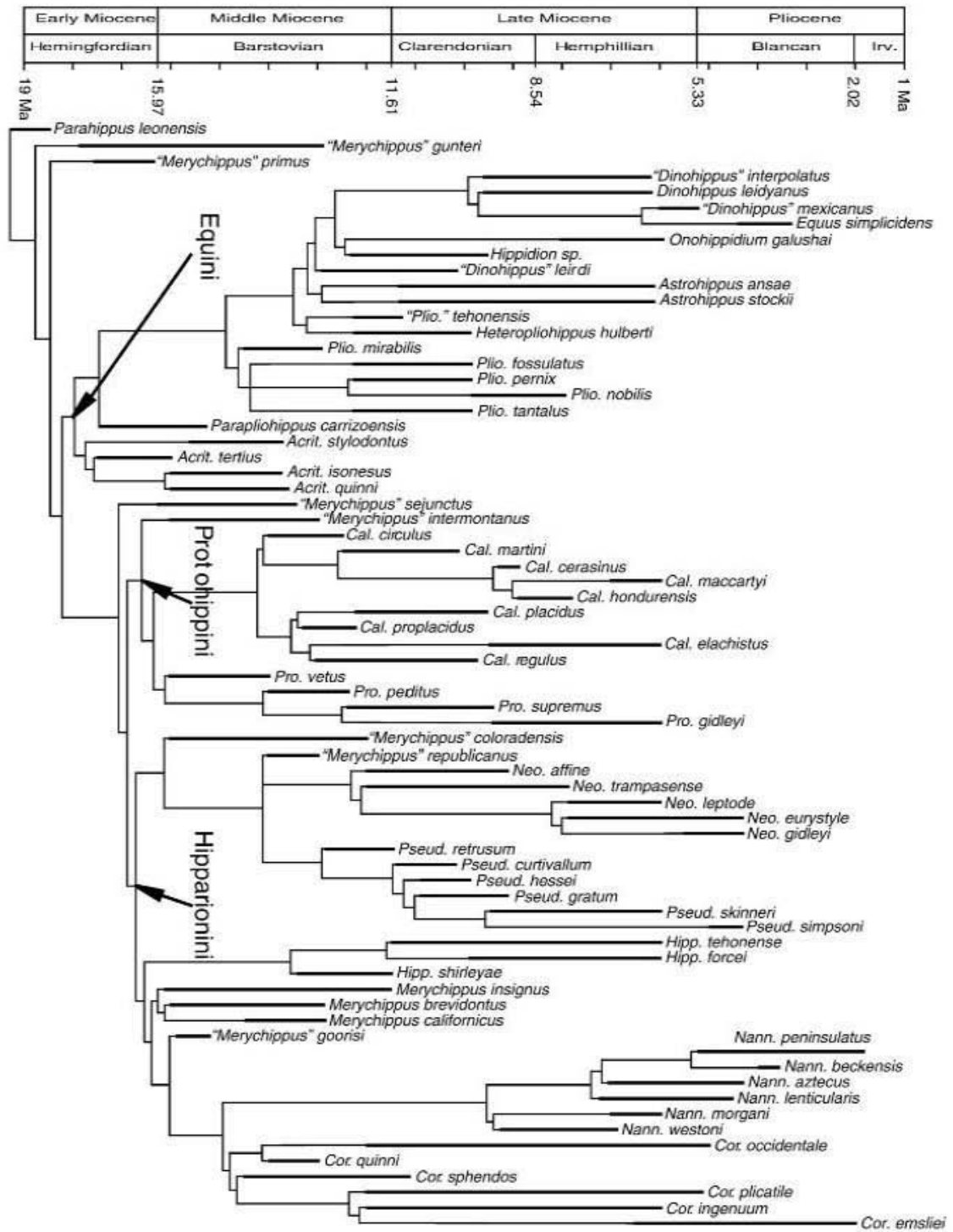


Fig. 31. Árbol filogenético de los équidos de Norteamérica (Maguire and Stigall, 2008)

Discusión Paleobiogeográfica y Bioestratigráfica

Rango estratigráfico desde el Barstoviano tardío hasta el Henfiliano temprano de las Grandes Planicies, del Barstoviano de Florida; y Clarendoniano de Texas y California.



Figura 32. Distribución geográfica de *Protohippus* en Norteamérica.

Este es el primer registro de este género para México, por lo que aumenta su alcance biogeográfico desde su registro más al Sur de Texas y Florida hasta el Centro de México durante el Mioceno tardío.

5.2.2.2 *Hipparion* sp.

Clase Mammalia Linnaeus, 1758

Orden Perissodactyla Owen, 1848

Familia Equidae Gray, 1821

Género *Hipparion*? Christol, 1832

Material referido

M1 MPGJ3032, derecho de un individuo adulto en un estado de desgaste avanzado y se encuentra con al parte inferior incompleta (Fig. 33)

Descripción

El M1 MPGJ3032 tiene una altura de la corona a lo largo del mesostilo de 20.8 mm; una ATL de 19.4 mm y una TRL de 18.7 mm; presenta un protocono elongado, aislado de protoselene, con un PRL de 5.7 mm y un PRT de 3.1 mm, es más ancho en la parte posterior que la anterior; no presenta plicaballin; las fosetas son muy simples sin ningún pliegue y tiene los estilos fuertemente marcados con una gruesa capa de esmalte.

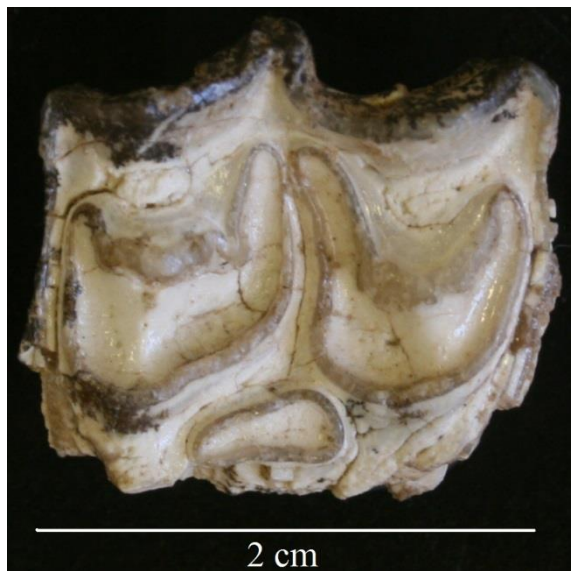


Figura 33. M1 MPGJ3032 Derecho.

Diagnosis y discusión sistemática

La característica del protocono aislado del M1 MPGJ3032, es indicativo de la subtribu Hipparionini, la cual está formada por seis géneros que vivieron durante el Mioceno tardío, *Hipparion*, *Pseudohipparion*, *Neohipparion*, *Nannippus*, *Cormohipparion* y *Merichyppus*, este ultimo se extingue desde el Barstoviano.

Los géneros *Cormohipparion* y *Neohipparion* se distinguen facilmente del ejemplar M1 MPGJ3032 de Empalme, porque este ejemplar presenta fosetas muy simples sin pliegues en contraste con estos géneros cuyas fosetas tienen multiples pliegues y un plicaballin desarrollados (Macfadden, 1984).

El género *Nannippus* tiene un registro desde en el Clarendoniano tardío hasta el Blancano. Se diferencia del M1 MPGJ3023 de la localidad de Empalme, principalmente por el menor tamaño y un protocono pequeño, ovalado y las fosetas están angostas transversalmente (Macfadden, 1984).

El M1 MPGJ3032 presenta características de los géneros *Hipparion* y *Pseudohipparion*, aunque se diferencian de *Pseudohipparion* por que en este género el protocono se conecta al protolofa en estado de desgaste avanzado. Se comparó las medidas y características diagnosticas mencionadas en Macfadden, (1984). Las medidas del M1 de Palmillas conciden con las de *Hipparion*, que son mas hipsodontas que *Pseudohipparion*.

Debido a que la muestra es un solo molar aislado y en un estado de desgaste muy avanzado, que corresponde a un individuo viejo, el espécimen se refiere tentativamente al género *Hipparion*, pero es necesario aumentar el material colectado para poder asignar el género correctamente. Este género se describió en faunas de Mioceno medio de Oaxaca (Ferrusquia-Villafranca, 2006).

VIII. DISCUSION GENERAL

En el presente estudio se describió la bioestratigrafía de la mastofaunula fósil incluida en la formación la Nopalera (Arellano, 1951), del área de Neutla en el estado de Guanajuato. Se encontraron dos localidades fosilíferas nuevas, a las que se les dio los nombres de Palmillas y Empalme de Escobedo.

La Localidad Palmillas, se ubica a 2 km al sur de la comunidad del mismo nombre. Se asignó a la edad de mamíferos (NALMA) de Henfiliano temprano (Mioceno tardío), por medio de un análisis radiométrico de U/Pb en cristales de zircon, que fueron separados de una capa de ceniza volcánica que cubre los sedimentos que contienen al material fósil. Se obtuvo una edad de depósito de 6.7 ± 0.2 Ma. Esta edad confirma la edad de Henfiliano temprano y posiciona estratigráficamente a esta localidad como la mastofaunula más antigua de esta edad en México, alrededor de un millón de años anterior al registro más antiguo que se tenía de esta edad, la fauna de Juchipila en Zacatecas (Carranza y Castañeda, *et al*, 2013).

La localidad de Empalme de Escobedo, se ubica en un banco de material situado en la entrada sur del poblado del mismo nombre. A estos fósiles se les asignó una edad del Clarendoniano (Mioceno medio-tardío), basándonos en análisis radiométricos de Ar^{40} - Ar^{39} , realizados por Cerca (2000), a una andesita que cubre concordantemente a los sedimentos en donde se colectó el material fósil, en los cuales obtuvo edades de 12.2 ± 0.4 Ma y de 10.6 ± 0.3 Ma. La localidad de Empalme de Escobedo es la segunda fauna para el Clarendoniano hasta ahora conocida en México.

Estos resultados ayudan a complementar las lagunas de información que hay en el registro bioestratigráfico del Terciario tardío de México (Ferrusquía-Villafranca, 2003; Montellanos-Ballesteros and Jiménez-Hidalgo, 2006). Esta alguna abarcaba más de una tercera parte del Mioceno, alrededor de 10 Ma. Desde el Mioceno medio que está representado por cuatro localidades para el Bartstoviano temprano (~15 Ma) (Ferrusquía-Villafranca, 2006), hasta la fauna del Henfiliano temprano de Juchipila en Zacatecas (~6 Ma) (Carranza y Castañeda, *et al*, 2013).

En las siguientes secciones se discuten las implicaciones bioestratigrafías, biogeográficas y paleoecológicas de los resultados de esta tesis.

Implicaciones Bioestratigráficas

Localidad de Palmillas.

La mastofaunula de esta localidad se compone por la asociación de los équidos *Calippus martini* y *Neohipparion eurystyle*; el antilocáprido *Merycodus* sp. y el Camélido *Megatylopus* sp.

El género *Calippus* está registrado en México para las faunas de Oaxaca en el Bartsoviano (Mioceno medio) (Ferrusquía-Villafranca, 2003), sin embargo no fue referido específicamente. La especie *C. hondurensis* se registra en diversas faunas como la de Juchipila en Zacatecas, La Presa en Guanajuato y Zietla en Hidalgo, y han sido interpretados como diferentes poblaciones de la misma especie (Carranza y Castañeda, *et al*, 2013).

El registro de *C. martini* del presente trabajo es el primero para México y el más reciente en Norteamérica. Esta especie tiene un rango estratigráfico en las faunas de Estados Unidos de América durante todo el Clarendoniano. El registro más reciente de esta especie es en Beaver Quarry, en Oklahoma y en Buckner Ranch en Texas, ambas del Clarendoniano tardío (~9 Ma) (Hulbert, 1987; Czaplewski, *et al*, 2001).

El registro de *C. martini* en la localidad de Palmillas, aumenta el rango bioestratigráfico de la especie, desde el Clarendoniano tardío hasta el Henfiliano temprano. Esto difiere con lo que dice Kaitlin, *et al*, (2009), que esta especie no sobrevive el paso del Clarendoniano al Henfiliano. Sin embargo, es común que en nuevas investigaciones se aporte información que aumente la precisión del registro bioestratigráfico de los taxa. Un ejemplo es el del género *Cosoryx*, considerado extinto a finales del Clarendoniano en las faunas de Estados Unidos, pero recientemente se registró en la cuenca de Juchipila del Henfiliano temprano, por lo que se extendió el rango bioestratigráfico (Carranza y Castañeda, 2013). Otros ejemplos son el género *Agriotherium* considerado un taxa índice para el Henfiliano tardío (Tedford *et al*, 2004), sin embargo se colectó un espécimen dentro de la fauna de Hagerman en Idaho, en sedimentos de la edad Blancano (Samuels, *et al*, 2009) y por último el del género de rinoceronte *Aphelops*, considerado como una especie índice del Henfiliano

tardío, sin embargo fue encontrado en sedimentos Blancanos, en la fauna de Rancho Becken Texas (Macfadden y Dalquest, 1990).

El registro de *Neohipparion eurystyle* de la localidad de Palmillas es el más antiguo en México para esta especie. La cual tiene un rango de edad en las faunas de Estados Unidos de América del Henfiliano temprano al tardío (Hulbert and Whitmore, 2006). En México se reporta para la fauna del Henfiliano temprano de Juchipila (Carranza y Castañeda *et al*, 2013) y en diversas localidades en el Centro y Norte del país, como Rancho El Ocote, Rinconada, Tecolotlán, Zietla, entre otras (Carranza y Castañeda, 2006; Carranza y Castañeda *et al*, 2013).

El registros del género *Merycodus* sp. es el segundo de este género en México y el primero para la edad del Henfiliano. En faunas de Estados Unidos este género tiene un rango de edad desde el Barstoviano temprano (Mioceno medio) hasta el Clarendoniano tardío (Mioceno tardío). En México Ferrusquía-Villafranca (2003), colectó en la localidad de Nejapa en Oaxaca un asta basal izquierda que refirió a la especie *M. sabulonis.*, la cual fue asignada al Barstoviano (~15 Ma),

Cercano a localidad de Palmillas se colectó en sedimentos de aluvi3n no consolidados un molar inferior de un 3quido asignado a la especie *Equus conversidens*, la cual ten3a una amplia distribuci3n en las faunas de Norteam3rica, incluido M3xico, durante el Pleistoceno (Skinner y Hibbard, 1972; Hibbard, 1955; Montellano-Ballesteros, 1992; Carranza-Castañeda y Rold3n-Quintana, 2007). Estos sedimentos fueron asignados a la edad de Pleistoceno debido a la presencia de *E. conversidens*.

La localidad de Empalme de Escobedo

La mastofaunula de esta localidad se compone de solamente dos molares superiores de 3quidos, un M12 asignado al g3nero *Protohippus* y un M12 referido al g3nero *Hipparion?*. Esta localidad), es la segunda registrada para la edad de Clarendoniano (Mioceno medio-tard3o) en M3xico. Por lo que el estudio de esta localidad es muy importante debido a que complementa el hiatus en el registro bioestratigr3fico que se ten3a para esta edad.

El registro del g3nero *Protohippus* es el primero para M3xico, este g3nero solo estaba registrado en faunas de Estados Unidos para las edades del Barstoviano tard3o hasta el Henfiliano tard3o.

El M12 que se refirió al género *Hipparion*? se encuentra en un estado de desgaste muy avanzado, lo que dificultó su identificación sistemática. El género *Hipparion* no se había registrado en México, por lo que este sería también un nuevo registro de género para México. El género *Hipparion* tiene un rango de edad desde el Clarendoniano medio hasta el Plestoceno en las faunas de Estados Unidos y Asia (Macfadden, 1998).

Inferencia del ambiente sedimentario

El contexto estratigráfico de los depósitos donde se colectó el material fósil, nos dice que estos se depositaron en sedimentos fluviolacustres, posiblemente relacionados con un lago con gran aporte de material volcánico. Posiblemente el proceso que dio origen a la formación de esta cuenca sedimentaria, fue el fallamiento normal causado por el régimen de deformación extensional, debido al arco volcánico de la FVTM. Esto también podría explicar el gran aporte de material volcánico, proveniente de los volcanes cercanos activos durante el Mioceno tardío, formados por la FVTM (Cerca, 2000).

Correlación con otras localidades del Henfiliano del Centro de México

El Henfiliano en México está bien representado en su fase tardía y muy escasamente durante su fase temprana. Se han estudiado alrededor de una docena de localidades del Henfiliano tardío en México (Carranza-Castañeda, 1989; 2006; Miller and Carranza-Castañeda, 1984; y Carranza-Castañeda and Miller, 2004, Carranza y Castañeda *et al*, 2013) y una sola del Henfiliano temprano (Carranza-Castañeda, *et al*, 2013).

Carranza-Castañeda, *et al* (2013), correlacionan estratigráficamente las localidades del Centro de México del Henfiliano (Fig. 34). Se tomó la correlación cronológica de estos autores y se modificó agregando las dos nuevas localidades del área de Neutla, para poder correlacionar cronológicamente, todas las faunas del Henfiliano en México. Se puede observar que la localidad de Palmillas y la de Empalme Escobedo son las más antiguas del Neógeno tardío en México y complementan el rango de edad que no se tenía registrado.

La fauna de Juchipila en Zacatecas, hasta antes del presente estudio, era la única fauna del Henfiliano temprano conocida en México. Se compone de la asociación faunística de los équidos *Calippus hondurensis*, *Dinohippus mexicanus* y *Neohipparion eurystyle* y de los antilocápridos *Cosoryx* y *Plioceros*. Se encuentra relativamente cercana geográficamente a la de Palmillas, ambas se encuentran en el centro de México, y pertenecen a la edad de Henfiliano temprano, por lo que posiblemente tenía características ecológicas y climáticas similares, en ambas coinciden los géneros de équidos *Calippus* y *Neohipparion* y el antilocáprido *Merycodus* es muy similar ecológicamente al género *Cosoryx*, según Skinner y Taylor (1967).

La fauna de la cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato, tiene tres importantes localidades asignadas al Henfiliano tardío, Rancho El Ocote, Rinconada y La Presa. La Presa es la localidad más antigua de la cuenca, se asignó a la parte más temprana del Henfiliano tardío (Hh3), y se caracteriza por la presencia de *C. hondurensis*. El Ocote y Rinconada pertenecen al Henfiliano tardío (Hh2), en ambas se presenta la especie *Neohipparion eurystyle* (Carranza y Castañeda, *et al*, 2013).

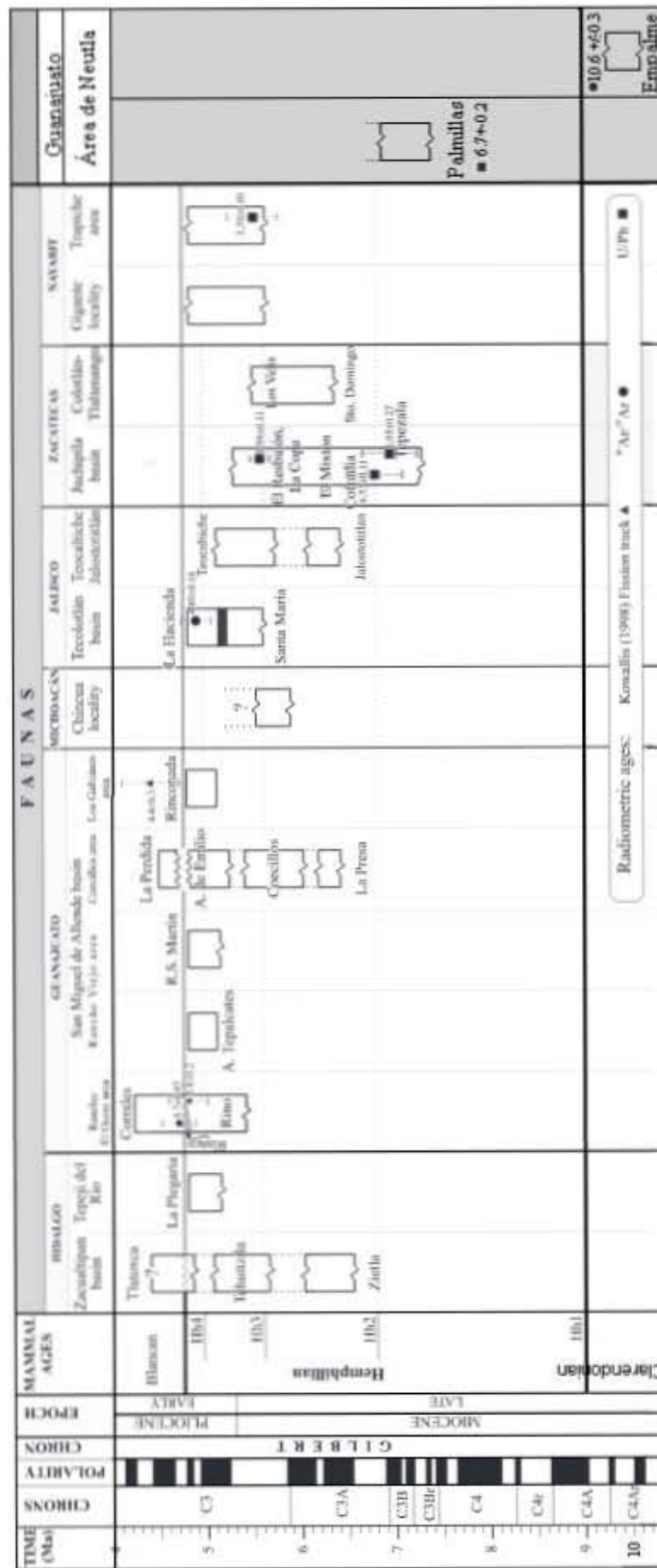


Figura 34. Correlación Cronológica de las faunas del Henfiliano en el Centro de México, tomada de Carranza y Castañeda, *et al* (2013). Se modificó agregando las faunas del área de Neutla (recuadro gris).

Implicaciones Biogeográficas

La subfamilia equinae, es un excelente grupo taxonómico para estudiar biogeografía filogenética, debido a que las relaciones evolutivas entre las especies y el clado son muy cercanas (MacFadden, 1998) y el registro fósil de los équidos está densamente representado en Norteamérica durante este intervalo de tiempo (MacFadden, 1992).

Equinae tuvo su mayor radiación durante el Mioceno de Norteamérica, diversificándose de una sola especie *Parahippus leonensis*, a cerca de 70 especies. Esta radiación está relacionada con los cambios climáticos que alteraron la vegetación de la región de Norteamérica (Maguire and Stigall, 2008). Estos cambios afectaron las áreas de endemismo y provocaron la dispersión, migración y vicarianza de gran cantidad de taxa, entre las diferentes regiones de Norteamérica.

Estos cambios climáticos y/o ecológicos que sucedieron durante el Mioceno tardío en Norteamérica, posiblemente causaron la reducción del rango biogeográfico de *C. martini* desde las Grandes Planicies del Sur de Estados Unidos de América, hasta el Centro de México. El registro previo más austral de *C. martini* es para los estados de Texas y Florida, por lo que el registro de *C. martini* en Palmillas representa el primer registro más al sur que hay de la especie, aumentando su dispersión biogeográfica casi 1 500 km hacia el sur.

En la localidad de de Empalme Escobedo, sucede de forma similar con los registros del género *Protohippus* e *Hipparion*, ambos son los primeros registros para México, por lo que su distribución biogeográfica se extendió desde el sur de Estados Unidos de América hasta el centro de México.

La región de Norteamérica abarcaba desde Canadá hasta la parte norte de Centroamérica, por lo que los taxa podrían dispersarse sin grandes barreras geográficas por toda la región. En las faunas de Estados Unidos existe un ejemplo de estas migraciones entre regiones biogeográficas de Norteamérica. Las grandes áreas de la Costa del Golfo y del sureste continuaron con hábitats para ramoneadores tiempo después que las Grandes Planicies, que se componía principalmente de hábitats áridos, idóneos para pastar (Wolfe, 1985). Esto provocó que la región de la Costa del Golfo se volviera un refugio de los taxa con hábitos ramoneadores que se extinguieron en las Grandes Planicies. La tribu Hipparionini se adaptó a ramonear y a pastar selectivamente,

sobreviviendo en la región de la Costa del Golfo mucho tiempo después que en las Grandes Planicies o la región sureste, lo mismo paso con los équidos *Cormohipparion emsliei*, *Pseudhipparion simpsoni* y *Nannippus* (Webb et al., 1995).

Implicaciones en la Paleoecología

El clima en Norteamérica cambio drásticamente de húmedo y cálido en el Mioceno medio a un clima templado y más árido durante el Mioceno tardío (Maguire y Stigall, 2009), esto coincide con las características de hábitat y alimentación de los taxa de *Calippus martini* y *Merycodus*. Análisis isotópicos de *C. martini* (Feranec y Macfadden, 2006), indican que usaba hábitats abiertos, es decir, pastizales o sabanas, alimentándose principalmente de plantas con un metabolismo fotosintético de plantas C4. Semprebon, *et al.* (2004) analizaron el mesodesgaste y microdesgaste de molares de *Merycodus* sugiriendo que esta especie tenía un hábito mixto entre pacedor y ramoneador.

Es posible hacer una inferencia del ambiente en que habitaron la fauna fósil por los hábitos alimenticios de los taxa encontrados en la localidad de Palmillas. Los cuales habitaron durante el Mioceno tardío un ambiente de pastizal o pradera, con campos abiertos y con clima templado y seco. Esto coincide con diversos estudios palinológicos (Webb, 1977; Metcalfe et al., 2000) que señalan el inicio de la desertificación de Estados Unidos de América a partir del Mioceno medio-tardío y continuó hasta el Pleistoceno.

Mediante las características de hábitat y dieta, y la comparación de otros estudios paleoecológicos del centro de México, que registran la presencia de *E. conversidens* (Pérez-Crespo, 2009), es posible inferir que durante el Pleistoceno el hábitat era pastizal o pradera, con algunos arbustos y árboles. Debido a que *E. conversidens* tenía una dieta de plantas C4 (pastos y algunas hierbas) pero también podía incluir en su dieta plantas C3 (como árboles, arbustos y herbáceas), se infiere que Neutla tenía un clima templado. Este escenario coincide con los estudios de mesodesgaste y microdesgaste de antilocápridos (Semprebon et al., 2004), que indican una mayor abrasión durante el Henfiliano disminuyendo durante el Plioceno hasta la actualidad; lo que indica que durante el Mioceno tardío (Clarendoniano-Henfiliano) había una mayor cantidad de pastizales (que aumentaban la abrasión de la dentición) que disminuyeron durante el Plioceno-Pleistoceno.

VIII. CONCLUSIONES

Se estudiaron dos nuevas localidades, dentro del área de estudio de Neutla, la localidad Palmillas y la de Empalme Escobedo. Los resultados obtenidos son importantes porque se contribuyó a complementar la laguna de información bioestratigráfica que se tenía en México durante el Terciario tardío.

La localidad Palmillas, ubicada a 15 km al Norte del poblado de Neutla, se compone por los équidos *Calippus martini* y *Neohipparion eurystyle*, el antilocáprido *Merycodus* sp., y el camélido *Megatylopus* sp. Los cuales se colectaron en sedimentos fluviolacustres, asignados a la edad de Henfiliano temprano (Mioceno tardío), la cual se confirmó por medio de un análisis radiométrico de U/Pb, obteniendo una edad mínima de depósito de 6.7 ± 0.2 Ma. Esta es la segunda y más antigua mastofauna en México, siendo los fósiles de Palmillas alrededor de un millón de años más antiguos que los de la fauna de Juchipila en Zacatecas.

El registro de la especie *C. martini* es el primero para México, y es el más reciente y al sur de la especie en Norteamérica. Su distribución geográfica se extendió aproximadamente unos 2000 km y 10° de latitud y el rango bioestratigráfico del Clarendoniano tardío al Henfiliano temprano, casi dos millones de años.

La localidad de Empalme Escobedo se compone de solamente dos molares superiores de équidos, un M12 asignado a *Protohippus* y un M12 referido al género *Hipparion*?. Fue asignada a la edad de Clarendoniano (Mioceno medio-tardío), basándonos en análisis radiométricos de Ar^{40} - Ar^{39} realizados por Cerca (2000). Esta es la segunda fauna registrada para esta edad en México.

El registro de *Protohippus* sp. y de *Hipparion*?, son los primeros para ambos géneros en México, por lo que aumentan su alcance biogeográfico desde su registro más al sur de Texas y Florida hasta el Centro de México durante el Mioceno tardío.

Las inferencias del ambiente sedimentario nos dicen que los fósiles se depositaron en ambiente fluviolacustre, y las inferencias ecológicas indican que esta mastofauna habitó en un ambiente de pastizal o pradera, con campos abiertos y con clima templado y seco.

Los cambios climáticos que alteraron la vegetación de la región de Norteamérica que abarcaba desde Canadá hasta la parte Norte de Centroamérica durante el Neógeno tardío, afectaron las áreas de endemismo y provocó la dispersión, migración y vicarianza de los taxa, entre las diferentes regiones de Norteamérica.

Los registros de équidos y antilocápridos descritos en la mastofaunula de Neutla son considerados extintos en la literatura de Norteamérica en los límites del Clarendoniano-Henfiliano. Esto posiblemente se debe a las condiciones ecológicas cambiantes de América del Norte y la invasión de depredadores de Eurasia más eficientes, produjeron una presión ecológica que provocó que algunos taxa migraran hacia el sur y encontraran un refugio que el centro de México durante el Henfiliano.

Hasta ahora la mayoría de la bioestratigrafía del Terciario de Norteamérica está basada en la información obtenida de las faunas de Estados Unidos de América. En México todavía existen grandes zonas del país sin explorar y grandes lagunas en el registro bioestratigráfico. Los resultados obtenidos en este trabajo demuestran que las investigaciones en México son indispensables para complementar la bioestratigrafía de Norteamérica y sobretodo para ayudarnos a comprender cuales fueron los eventos biológicos y geológicos regionales que afectaron la distribución de faunas de mamíferos de Norteamérica hasta moldear la biodiversidad actual.

V. BIBLIOGRAFÍA

- Arellano, A.R.V. 1951. Research in the continental Neogene of México: American Journal of Science. v. 239, p. 604-610.
- Arellano, A.R.V., Azcón, E. 1949. Pre-Equus horses from Goleta (Morelia) Michoacán: Geological Society of America Bulletin. v. 60, p. 1871.
- Artola, J.M., Galera, A. 1994. El tiempo biológico. Asclepio: archivo iberoamericano de historia de la Medicina y Antropología Médica; 46 (2).
- Carranza-Castañeda, O. 1989. Rinocerontes de la fauna Rancho El Ocote, Mioceno tardío (Henfiliano tardío) del estado de Guanajuato: Universidad Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista. v.8, p. 88-89.
- Carranza-Castañeda, O. 1991. Faunas de vertebrados fósiles del Terciario Tardío del centro de México: Soc. Mex. Paleontol., III Cong. Nac. Pal. Memoria. p. 20-26.
- Carranza-Castañeda, O. 1992. Una nueva localidad del Henfiliano Tardío en la Mesa Central de México: Universidad Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, volumen 10, numero 2, p. 179-196.
- Carranza-Castañeda, O. 1994. Mastofauna del Mioceno tardío de la cuenca Carbonífera de Zacualtipán, Hidalgo, México. Pachuca, Hidalgo, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pancromo 23, v.1, no 1, p 40-49.
- Carranza-Castañeda, O. 2006. Late Tertiary fossil localities in central México, between 19°-23° N, *in* Carranza-Castañeda, Oscar, and Lindsay, E.H., eds., Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in México and the Great American Biotic Interchange: Universidad Autónoma de México, Instituto de Geología y Centro de Geociencias. Publicación especial 4, p. 45-60.
- Carranza-Castañeda, O. y Walton, A.H. 1992. Cricetid Rodents from the Rancho El Ocote fauna, late Hemphillian (Pliocene), Guanajuato, Mexico: Universidad Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, v. 10, p. 71-93.
- Carranza-Castañeda, O. y Espinosa-Arrubarrena, L. 1994. Late Tertiary Equids from the state of Hidalgo, Mexico: Universidad Autónoma de México, Instituto de geología, Revista, v. 11, p. 182-192.
- Carranza-Castañeda, O. y Ferrusquía-Villafranca, I. 1978 Nuevas investigaciones sobre la fauna Rancho El Ocote, Plioceno medio, Guanajuato, México: informe preliminar: Universidad Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, v. 2, p. 163-166.

- Carranza-Castañeda, O. y Ferrusquía-Villafranca, I. 1979. El género *Neohipparion* (Mammalia-Perissodactyla) de la Fauna Local El Ocote (Plioceno medio) de Guanajuato, México: Universidad Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, v. 3, p. 29-38.
- Carranza-Castañeda, O. y Miller, W. E. 2001. *Machairodus*, recorded in the Blancan of Guanajuato, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21(S3):38A.
- Carranza-Castañeda, O. y Roldán-Quintana, J. 2007. Mastofaunula de la cuenca de Moctezuma, Cenozoico tardío de Sonora, México, *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, v. 24, núm. 1, p. 81-88
- Cerling, T. E., Hart, J. A. y Hart, T. B. 2004. Stable isotope ecology in the Ituri Forest. *Oecologia* 138:5–12.
- Cope, E. D. 1885. On Luop Fork in Mexico; *Amer. Nat.*, v.19, p 494-495.
- Cope, E. D. 1886. Report in the coal deposit near Zacualtipan in the state of Hidalgo, Mexico. *Amer.Nat.*, v. 23, p. 146-151.
- Cope, E.D. 1889. A review of the North American species of *Hippotherium*. *American Philosophical Society Proceedings*, 26, p. 429-458.
- Dalquest, W.W. y Mooser, O. 1980. Late Hemphillian mammals of the El Ocote local fauna, Guanajuato, Mexico: Texas Memorial Museum, Pearce-Sellards Series, v. 32, p. 1-25.
- Dalquest, W.W. y Hughes, J.T. 1965. The Pleistocene horse *Equus conversidens*: The American Midland Naturalist, 74, 408-417.
- DeNiro, M. J., y Epstein, S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42:495–506.
- Drescher, A.B. 1939. A new Pliocene badger from Mexico: *Southern California Academy of Science Bulletin*, v.38, p. 1-25.
- Solounias, N. y Semprebon, G. 2000. Advances in reconstruction of ungulate ecomorfology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates*, 3366. 49 pp.
- Feranec, R. S. y MacFadden, B. J. 2006. Isotopic discrimination of resource partitioning among ungulates in C3-dominated communities from the Miocene of Florida and California. *Paleobiology*, 32(2), pp. 191–205.
- Fernández López, S. 1997. Fósiles de intervalos sin registro estratigráfico: una paradoja geológica. En Aguirre, E.; Morales, J. y Soria, D. *Registros fósiles e Historia de la Tierra*. Madrid: Editorial Complutense, Cursos de Verano de El Escorial. pp. 79-105.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1978. Distribution of Cenozoic vertebrate faunas in Middle America and problems of migration between North and South America, in Ferrusquía-Villafranca, Ismael. Ed.,

Conexiones terrestres entre Norte y Sudamerica: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 101, p. 193-329.

Ferrusquía-Villafranca, I. 1992. Contribución al conocimiento del Cenozoico en el Sureste de México y de su relevancia en el entendimiento de la evolución geológica regional: VIII Congreso Geológico Latinoamericano, Salamanca, España, Proceedings 4: 40–44.

Ferrusquía-Villafranca, I. 2003. Mexico's Middle Miocene mammalian assemblages: An overview. *American Mus. Nat. Hist., Bull.* N° 279, p. 321-347

Flynn, J.J., Kowallis, B.J., Nuñez, C., Carranza-Castañeda, O., Miller, W.E., Swisher III, C. C. y Lindsay, E. 2005. Geochronology of Hemphillian-Blancan Aged Strata, Guanajuato, Mexico, and implications for timing of the Great American Biotic Interchange. *The Journal of Geology*, 2005, vol. 113, p.287-307.

Freudenberg, W. 1910. Die Säugetierfauna des Pliocäns und Postpliocäns von Mexiko; I Teil, Carnivoren: Geologische und Paläontologische Adhandlungen. v. 9, p. 195-231.

Frick, C. 1937. Horned ruminants of North America. American Museum of Natural History,

Froehlich, D.J. (2002). «Quo vadis eohippus? The systematics and taxonomy of the early Eocene equids (Perissodactyla)». *Zoological Journal of the Linnean Society* 134 (2): pp. 141–256 *Bulletin* 69:1-699.

Gidley, J.W. 1906. New or Little know mammals form the Miocene of South Dakota. Part IV. Equidae. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 22:135-154.

Gray, J.E. 1821. On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Med. Repository Rev*, 15:296-310.

Greory, J. T. 1942. Pliocene vertebrates from Big Spring Canyon, South Dakota. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, 26: 307-446.

Harrison, J. 1985. Giant Camels from the Cenozoic of North America. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*. Número 57, 29 pp.

Hay, O.P. 1913. Notes of some fossils horses, with descriptions of four news species. *U. S. Nat. Mus. Proc.* V. 44. P. 569-594.

Hesse, C. J. 1936. Lower Pliocene vertebrate fossils from the Ogallala Formation (Lavern Zone) of Beaver County, Oklahoma. *Contributions to Paleontology, Carnegie Institute* 476: 52-54.

Hibbard, C.W. 1955. Pleistocene vertebrates from the upper Becerra Formation (Becerra Superior), Valley of Tequiquiac, Mexico, with notes on other Pleistocene form: *University of Michigan, Museum of Paleontology, Contributions*, 12, 47-96.

Hills, V.L. y Harrington, C.R. 2003. New radiocarbon dates for Columbian Mammoth and Mexican horse from southern Alberta and the Late Glacial regional fauna: *Quaternary Science Reviews*, 22, 1521-1523.

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, CH. M. y Manning, E. 1998. Antilocapridae, p. 491–507. *In* Ch. M. Janis, K. M. Scott, and L. L. Jacobs (eds.), *Evolution of Tertiary Mammals of North America*. Vol. 1. Carnivores, Ungulates and Ungulate-like Mammals. Cambridge University Press, London.

Jiménez-Hidalgo, E., Carranza-Castañeda, O. y Montellano-Ballesteros, M. 2004. A Pliocene record of *Capromeryx* (Mammalia: Antilocapridae) in México. *Journal of Paleontology*, 78:1179–1186.

Jimenez-Hidalgo, E., Krister Smith T., Guerrero-Arenas R y Alvarado-Ortega J. The first Late Eocene continental faunal assemblage from tropical North America. *Journal of South American Earth Sciences* 57. p. 39-48.

Koch, P.L., Fogel, M.L. y Tuross, N. 1994. Tracing the diets of fossil animals using stable isotopes, *en* Lajtha, K., Michener, R.H., (eds.), *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*: Blackwell Scientific Publications, Series Methods in Ecology, 63-92.

Koch, P.L., Hoppe, K.A. y Webb, S.D. 1998. The isotopic ecology of late Pleistocene mammals in North America. Part 1. Florida: *Chemical Geology*, 152, 119-138.

Kohn, M.J., McKay, M.P. y Knight, J.L., 2005, *Dinning in the Pleistocene- Who's on the menu?: Geology*, 33, 649-652.

Kohn, M.J., Schoeninger, M.J. y Valley, J.W. 1998. Variability in oxygen isotope compositions of herbivore teeth: reflections of seasonality or developmental physiology?: *Chemical Geology*, 152,97-112.

Kowallis, J.B., Swisher, C.C., Carranza-Castañeda, O, Miller, E.W. y Tingey, G.D. 1998. Fission-track and single crystal $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ laser fusion ages from volcanic ash layers in fossil-bearing Pliocene sediments in central Mexico. *in* Aguirre-Diaz, ed., *Tectonic and magmatic evolution of Mexico during the Cenozoic*. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, v. 15, p. 157-160.

Lance, J.F. 1950. Paleontología y estratigrafía del plioceno de Yepómera, Estado de Chihuahua; parte 1, Équidos, excepto *Neohipparion*: Universidad Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín, p. 54, 83.

Land, L.S., Lundelius, Jr. E.L., Valastro, J.S. 1980. Isotopic ecology of deer bones: *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 31, 143-152.

Ledezma, O. 1960. Bosquejo Geológico de la zona de Neutla, Guanajuato. Tesis profesional. Facultad de Ingeniería. Universidad Nacional Autónoma de México. 166 p. (sin publicar)

Leidy, J. 1882. On remains of horses. Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Proceedings, v.1, p. 290-293.

Leydi, J. 1854. On *Bison latifrons*, *Arctodus pristinus*, *Hippodon speciosus* and *Merycodus necatus*. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. Vol. 7, p. 89-90.

Lindsay, E.H. 1984. Late Cenozoic mammals from northwestern Mexico: Journal of Vertebrate Paleontology, v.1, p. 208-215.

Linnaeus, C. 1758. Systema Naturae per Regna tria Naturae, secundem Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis: Stockholm, Laurentii Salvii, 10th ed., 1823 p.

López Martínez, N. y Truyols Santonja, J. (1994). *Paleontología. Conceptos y métodos*. Editorial Síntesis. Col. Ciencias de la vida, 19. 334 págs. ISBN 84-7738-249-2

MacFadden, B. J. 1984. Systematic and phylogeny of Hipparion, Neohipparion, Nannippus and Cormohipparion (Mammalia-Equidae) from the Miocene and Pliocene of the New World; American Museum of Natural History Bulletin, v.179, p. 1-196.

MacFadden, B. J. 1992. Fossil horses systematics, paleobiology, and evolution of the Family Equidae: Cambridge, Cambridge University Press, 369 p.

MacFadden, B.J. 2000. Cenozoic mammalian herbivores from the Americas: reconstructing ancient diets and terrestrial communities: Annual Review Ecology and Systematic, 31, 33-59.

MacFadden, B. J. (2005). Evolution: Fossil horses. Evidence for Evolution. *Science* 307 (5716): pp. 1728–1730.

MacFadden, B. J. 2006. Early Pliocene (Latest Hemphillian) horses from the Yepómera Local Fauna, Chihuahua, Mexico, in Carranza-Castañeda, Oscar, and Lindsay, E.H., eds., Advances in the 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, p. 33-43.

MacFadden, B. J y Carranza-Castañeda, O. 2002. Cranium of *Dinohippus mexicanus* (Mammalia: Equidae) from the early Pliocene (latest Hemphillian) of Central México, and the origin of Equus. Florida Museum of Natural History Bulletin. V. 43, n. 5, p. 163-185.

Madden, C. T. y Dalquest, W. W. 1990. The last rhinoceros in North America. Journal of Vertebrate Paleontology, 10(2):266–267.

Maguire K.C. y Stigall A.L. 2009. Using ecological niche modeling for quantitative biogeographic analysis: a case study of Miocene and Pliocene Equinae in the Great Plains. Paleobiology, 35(4), 2009, pp. 587–611

Matthew, W.D. 1909. Faunal lists of the Tertiary Mammalia of the west. *In* Cenozoic mammal horizons of western North America, Osborn. Bulletin of the United States Geological Survey, 361, 1-138.

Matthew, W.D. y Stirton, R.A. 1930. Equidae for the Pliocene of Texas. Bull. Dept. Geol. Sci., Univ. California 19:349-396.

McLeod, S.A. 2006. A history of the Caltech collections from the Yepómera area, Chihuahua, Mexico, *in* Carranza-Castañeda, Oscar, and Lindsay, E.H., eds., Advances in the late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Intrechange: Universidad Autónoma de México, Instituto de Geología and Centro de Geociencias, Publicacion Especial 4, p. 1-18.

Metcalf, S.E., O'Hara, S.L., Caballero, M. y Davies, S.J. 2000. Records of Late Pleistocene-Holocene climatic change in Mexico-a review: Quaternary Science Reviews, 19, 699-721.

Miller, W.E. y Carranza-Castañeda, O. 1984. Late Cenozoic mammals from Central Mexico: Journal of Vertebrate Paleontology, v.4, p. 216-236.

Miller, W.E. y Carranza-Castañeda, O. 1998. Importance of the late Tertiary carnivore and equids from the Transmexican Volcanic Belt. Revista Mexicana de ciencias Geológicas. Vol.

Montellano-Ballesteros, M. 1992. Una edad del Irvingtoniano al Rancholabreano para la fauna Cedazo del estado de Aguascalientes: Universidad Nacional. Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, 9(2), 195-203.15. num. 2. p. 161-166.

Montellano-Ballesteros, M. y Jiménez-Hidalgo, E. 2006. Mexican fossil mammals, who, where and when? p. 249-273. *In*: Vega Vera, F., Torrey G. N., Perrillat, M. C., Montellano-Ballesteros, M., Cevallos-Ferriz, S. R. S. y Quiroz-Barroso, S. Eds. Studies on Mexican Paleontology, Topics in Geobiology, 24. Springer, Dordrecht, The Netherlands. ISBN 1-4020-3882-8

Mooser, O. 1958. La fauna Cedazo del Pleistoceno de Aguascalientes en Aguascalientes: Universidad Nacional Autónoma de México, Anales del Instituto de Biología, 29, 409-452.

Mooser, O. 1959. Un équido fósil del género *Neohipparion* de la Mesa Central de México: Universidad Autónoma de México, Instituto de Biología, Anales, v. 30, p. 375-388.

Mooser, O. 1963. *Neohipparion monas* n. sp., équido fósil de de la Mesa Central de México: Universidad Autónoma de México, Instituto de Biología, Anales, v. 34, p. 393-395.

Mooser, O. 1964. Una nueva especie de équido del género *Protohippus* del Plioceno Medio de la Mesa Central de México: Universidad Autónoma de México, Instituto de Biología, Anales, v. 35, p. 157-158.

Mooser, O. 1973. Pliocene horses of the Ocote local fauna, central plateau of Mexico. Southwestern Naturalist, v. 18, p. 257-258.

- Nieto-Samaniego, A., Ojeda-García, A., Alanís-Álvarez, S. y Xu, S. 2012. Geología de la región de Salamanca, Guanajuato, México. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana. Vol. 64, Núm. 3, p. 411-425.
- Novacek, M. J., Ferrusquia-Villafranca, I., Flynn, J. J., Wyss, A. R. and Norell, M. A. 1991. Wasatchian (Early Eocene) and other vertebrates from Baja California, Mexico: the Lomas Las Tetas de Cabra fauna. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 208:1-88.
- Olson, C. E. y Mc Grew. 1941. Mammalian fauna from the Pliocene of Honduras. Bulletin of Geologic Society of America. Vol.52, p. 1219-1254.
- Owen, F.R.S. 1869. On fossil remains of Equines from Central and South America referable to *Equus conversidens*, Ow., *Equus tau*, Ow., and *Equus arcidens*, Ow.: Philosophical Transactions Royal Society of London, 159, 559-573.
- Owen, R. 1848. Description of teeth and portions of jaws of two extinct anthracotheroid quadrupeds... with an attempt to develop Cuvier's idea of classification of pachyderms by the number of their toes. Quart. J. Geol. Soc. London 4:104-141.
- Pérez-Crespo, V.A., Sánchez-Chillón, B., Arroyo-Cabrales, J., Alberdi M.T., Polaco, O.J., Santos-Moreno, A., Benammi M., Morales-Puente P. y Cienfuegos-Alvarado E. 2009. La dieta y el hábitat del mamut y los caballos del pleistoceno tardío de El Cedral con base en isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$): Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, v. 26, núm. 2, p. 347-355.
- Pérez-Crespo, V.A., Alva-Valdivia, L.M., Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O.J. 2010. Uso de los marcadores biogeoquímicos $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ en paleoecología de tetrápodos: Arqueo Ciencias, 5, 15-27.
- Quinn, J. H. 1955. Miocene Equidae of the Texas Gulf Coastal Plains. Bull. Econ. Geol., Univ. Texas Publ. (5516): 1-102.
- Sahney, S., Benton, M.J. and Ferry, P.A. 2010. "Links between global taxonomic diversity, ecological diversity and the expansion of vertebrates on land" (PDF). Biology Letters 6 (4): 544–547.
- Samuels, J.X., Meachen-Samuels J.A. y Gensler P. A. 2009. The first Mid-Blancan occurrence of *Agriotherium* (Ursidae) in North America: a record from Hagerman fossil beds National Monument, Idaho. J. Paleont., 83(4), 2009, pp. 597–603.
- Scopoli, G. A. 1777. Introductio ad historiam naturalem, sistens genera lapidum, plantarum et animalium hactenus detecta, caracteribus essentialibus donata, in tribus divisa, subinde ad leges naturae. Prague, 506 p.
- Semprebon, G., Janis, C. M. y Solounias, N. 2004. The diets of the Dromomerycidae (Mammalia: Artiodactyla) and their response to Miocene vegetational change. Journal of Vertebrate Paleontology 24:427–444.

- Skinner, M. F. y Taylor, B. E. 1967. A revision of the geology and paleontology of the Bijou Hills, South Dakota. *Amer. Mus. Novitates* 2300:1-53
- Skinner, M.F. y Hibbard, C.W. 1972. Order Perissodactyla, *en* Skinner, M.F., Hibbard, C.W. (eds), Early Pleistocene Preglacial and Glacial Rocks and Faunas of North Central Nebraska: American Museum of Natural History, Bulletin, 148, 117-130.
- Steinmann, G. y Doderlein. 1890. *Elemente der Palaontologie*. Willheim Eagemann, Leipzig, p. 848.
- Stirton, R.A. 1935. Phylogeny of North American Equidae. *Bull. Dept. Geol. Sci., Univ. California* 25:165-198.
- Stock, C. 1948. Restos de Tejón (Taxidea) pliocénico del occidente de Chihuahua: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, v.13, p. 69-76.
- Stoll, N.R. 1961. International Code of Zoological Nomenclature adopted by the XV International Congress of Zoology. London, International Trust for Zoological Nomenclature, London, p. 176.
- Tedford, R. H., Albright III, L. B., Barnosky, A. D., Ferrusquia-Villafranca, I., Hunt JR, R.M., Storer, J. E., Swisher III, C. C., Voorhies, M. R., Webb, S. D. y Whistler, D. P. 2004. Mammalian biochronology of the Arikareean through Hemphillian interval (late Oligocene through early Pliocene Epochs). In M. O. Woodburne (ed.), *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America*. Columbia University Press, New York. p. 169–231.
- Wang, X. y Carranza-Castañeda, Ó. 2008. Earliest hog-nosed skunk, *Conepatus* (Mephitidae, Carnivora), from the early Pliocene of Guanajuato, Mexico and origin of South American skunks. *Zoological Journal of the Linnean Society*. v. 154, p. 386–407.
- Webb, D.S. 1977. A history of savanna vertebrates in the new world. Part I. North America: *Annual Review Ecology Systematic*, 8, 355-380.
- Webb, S.D. 1969. The Burge and Minnechaduzza Clarendonian mammalian faunas of north-central Nebraska. *Univ. California Publ. Geol. Sci.* 78:1-191.
- Wislon, R.W. 1937. A new genus of lagomorph from the Pliocene of Mexico: *Southern California Academy of Science Bulletin*, v.36, p. 98-104.
- M. O. Woodburne. 1987. A prospectus of the North American Mammal Ages. In: Woodburne, M. O. (ed.), *Cenozoic Mammals of North America*. University of California Press, Berkeley, CA 285-290 K. Behrensmeyer/K. Behrensmeyer/M. Kosni

VI. APÉNDICE

Se presentan en el cuadro A1 las medidas de los molares superiores de *C. (Grammohippus) martini* y *C. (Grammohippus) cerasinus*, usados para el análisis de discriminantes, se obtuvieron de Hulber (1988) y Quinn (1955).

Cuadro A1. Medidas de los molares superiores de *Calippus (Grammohippus) martini* *Calippus (Grammohippus) cerasinus* (milímetros). Loc. Localidad de colecta CR. Presa de Cragin, Oklahoma. AG. Agrícola fauna y LOV. Sitio Love, Florida, LQ. Presa de Leptarcus, Nebraska y QK. Presa Quarter Kat, Texas.

Características	Especie	Loc	APL	TRW	PRL	PRW	Largo corona
UMCP 32814 (holotipo)	<i>C. martini</i>	CR	19.5	20.6	7.6	4.5	43.2
UF 98294	<i>C. martini</i>	AG	17.6	20.5	6.8	3.9	22.3
UF 98498	<i>C. martini</i>	AG	18.1	18.3	7.4	3.8	34.9
UF 98296	<i>C. martini</i>	AG	22.5	19.3	9.4	4.2	39.9
UCMP 32814 (holotipo)	<i>C. martini</i>	CR	19.1	22.8	6.6	4.2	38.8
Uf 28551	<i>C. martini</i>	AG	19.7	19.8	6.5	4.0	32.0
TM 255-31	<i>C. martini</i>	CR	20.6	19.9	7.3	4.0	28.5
F: AM 114100 (holotipo)	<i>C. cerasinus</i>	LQ	18.5	17.2	5.7	3.3	--
F: AM 114130	<i>C. cerasinus</i>	LQ	17.2	19.1	5.5	3.6	31.0
F: AM 114139	<i>C. cerasinus</i>	QK	20.8	17.1	7.0	3.7	48.6
UF 60292	<i>C. cerasinus</i>	LOV	16.9	17.7	6.2	3.1	33.6
UF 60324	<i>C. cerasinus</i>	LOV	16.5	18.0	5.6	3.1	21.2
UF 60331	<i>C. cerasinus</i>	LOV	18.3	16.9	6.5	3.6	35.8
F: AM 114100 (holotipo)	<i>C. cerasinus</i>	LQ	17.8	18.4	5.6	3.4	30.8