



*Avances en los estudios
paleomastozoológicos en México*

COLECCIÓN CIENTÍFICA

*Avances en los estudios
paleomastozoológicos
en México*

Marisol Montellano Ballesteros
Joaquín Arroyo Cabrales
Coordinadores

SERIE ARQUEOLOGÍA
INSTITUTO NACIONAL DE ANTROPOLOGÍA E HISTORIA

Primera edición: 2002

*D.R. © Instituto Nacional de Antropología e Historia
Córdoba 15, col. Roma, 06700, México, D.F.*

ISBN 970-18-8356-X

Impreso y hecho en México

Índice

Presentación.....	9
Panorama de los mamíferos mesozoicos en México <i>Marisol Montellano Ballesteros.....</i>	11
El registro paleogénico de mamíferos de México y su significación geológica - paleontológica <i>Ismael Ferrusquía-Villafranca, Eduardo Jiménez Hidalgo,</i> <i>Jorge A. Ortiz-Mendieta y Víctor Manuel Bravo Cuevas.....</i>	25
El registro mastofaunístico miocénico de México y sus implicaciones geológico - paleontológicas <i>Eduardo Jiménez Hidalgo, Ismael Ferrusquía-Villafranca y</i> <i>Víctor Manuel Bravo Cuevas.....</i>	47
Inmigrantes sudamericanos en las faunas del Terciario tardío del centro de México <i>Oscar Carranza Castañeda y Wade E. Miller.....</i>	69
Importance of Mexico's late tertiary mammalian faunas <i>Wade E. Miller y Óscar Carranza Castañeda.....</i>	83
La mastofauna del cuaternario tardío de México <i>Joaquín Arroyo Cabrales, Óscar J. Polaco y Eileen Johnson.....</i>	103
Evolutionary history of the fossil marine mammals of Mexico <i>Larry Barnes.....</i>	125
Fossil xenarthra of Mexico: A review <i>H. Gregory MacDonald.....</i>	227

Presentación

Han pasado más de 30 años desde que los trabajos sintéticos acerca del estado del conocimiento de la paleomastofauna mexicana por Álvarez (1965) y Silva-Bárcenas (1969) fueron publicados. Dichos trabajos fueron importantes para evaluar el desarrollo de los estudios sobre los fósiles de mamíferos en México, así como para establecer prioridades a las investigaciones subsecuentes. Desde entonces han aparecido algunos estudios que resumen el estado del conocimiento para algunas paleomastofaunas ya sea regionales (p.e. Carranza- Miller y Castañeda, 1984) o temporales (p.e., Montellano, 1991). Sin embargo, hasta ahora no se habían tratado de sintetizar los conocimientos que se tienen para todo el periodo en que los mamíferos han estado presentes en México.

Este volumen se origina a partir del simposio titulado "*Paleomammalogy in México*", que se realizó en el marco del VII Congreso Teriológico Internacional efectuado en Acapulco, Guerrero, México en el mes de septiembre de 1997. La mayor parte de los participantes en dicho simposio aportaron los manuscritos correspondientes a sus presentaciones, por lo que se ha podido cubrir la temporalidad desde el Mesozoico al Cenozoico tardío o Cuaternario, así como a las mastofaunas de ambientes terrestres y acuáticos. Infortunadamente la revisión histórica del desarrollo del campo en México, de O. J. Polaco, no fue entregada dentro del periodo que se les dio a los autores por lo que no aparece aquí.

Montellano aporta una síntesis de lo poco que se conoce acerca de mamíferos mesozoicos en el país. Falta mucho por hacer en este tema, desde realizar las prospecciones para localizar áreas con fósiles de esta edad. Ferrusquía-Villafranca y colaboradores abordan la revisión de los mamíferos del Paleógeno de una manera general, el cual está restringido al Eoceno y está sólo registrado en tres faunas locales. El registro de mamíferos del Mioceno es analizado por Jiménez y colaboradores, es escaso pero está presente en diferentes latitudes del país, siendo las mejor estudiadas las del sureste mexicano, las cuales dan una idea de la evolución de las faunas en las latitudes bajas de Norte América y sientan las bases para entender la diversidad de mamíferos antes del intercam-

bio faunístico. México tiene una posición biogeográfica interesante que pone en contacto dos regiones: la Neotropical y la Neártica, por lo que el estudio de la fauna en el pasado aporta información básica para entender el evento de intercambio faunístico entre América del Norte y del Sur a finales del Terciario tardío. Los trabajos de Carranza-Castañeda y Miller dan un panorama general tanto de las faunas del Terciario tardío, enfatizando el centro de México, así como de los inmigrantes sudamericanos incluidos en ellas. Arroyo-Cabrales y colaboradores proporcionan un primer análisis de la base de datos de mamíferos del Cuaternario tardío de México, que refleja cuales son los estados mejor estudiados, cómo está formado el registro pleistocénico y los sesgos del mismo. Barnes sintetiza de manera muy completa el registro de mamíferos marinos fósiles, el cual es un grupo generalmente no tomado en cuenta y McDonald hace lo propio con referencia a los xenartros, grupo de origen sudamericano que llegó durante el evento de intercambio faunístico y que enriqueció las faunas mexicanas.

El territorio nacional es grande, hay muchas áreas que explorar y prospectar; falta por conocer un infinito número de aspectos de los mamíferos que vivieron en el pasado: la diversidad, cómo han cambiado y se han diversificado, distribución geográfica y relación entre ellos, entre otros. Esperemos que este volumen motive a los que se inician en este campo de la paleontología y, sirva de referencia para los que ya se dedican a ella.

Queremos agradecer a los doctores María Teresa Alberdi y Clayton Ray por la lectura del manuscrito, sus atinados comentarios mejoraron la redacción y presentación de las aportaciones.

Panorama de los mamíferos mesozoicos en México

Marisol Montellano Ballesteros *

Hasta hace relativamente poco tiempo, el conocimiento de la diversidad y distribución de los mamíferos que convivieron con los dinosaurios durante el Mesozoico era escaso y oscuro. A finales del siglo XIX y principios del XX, algunos paleontólogos como E.D. Cope, O.C. Marsh, Henry F. Osborn, George G. Simpson y Richard Owen, realizaron descubrimientos y estudios de material principalmente en Estados Unidos y Europa; y no podemos dejar de mencionar el trabajo de Florentino Ameghino, en Argentina a principios de siglo, cuyas importantes aportaciones daban una vaga idea de la diversidad de este grupo durante la "Era de los Reptiles". Fue hasta que se utilizaron diferentes técnicas de recolecta, como el tamizado, que se empezaron a formar colecciones de mamíferos mesozoicos y su estudio se sistematizó. En 1979, Lillegraven, Kielan-Jaworowska y Clemens, publicaron el libro "Mesozoic Mammals: The first two thirds of mammalian history", considerado como el conocimiento más avanzado de los mamíferos mesozoicos hasta ese momento. En él se considera el registro fósil del grupo en el espacio y tiempo, así como la clasificación de los mamíferos y las ideas o hipótesis que se proponían acerca de la biología de los mamíferos primitivos, tales como su reproducción.

El Mesozoico se consideraba como la edad de oscuridad de los mamíferos debido al pobre y disperso registro que se tenía, pero a medida que ha pasado el tiempo y que el registro fósil de mamíferos mesozoicos se ha incrementado, nos hemos percatado que la historia es otra. Esta época es sumamente importante ya que en ella se "adquirieron" las características del ser mamífero, entendiéndose por esto la presencia de tres huesecillos en el oído interno, que forman la articulación dentario-escamoso entre cráneo y mandíbula (para diferentes puntos de vista de la diagnosis de Mammalia, ver Rowe, 1988; Wible, 1991; Lucas, 1992). Los fósiles más antiguos considerados mamíferos, han sido descubiertos en depósitos del Triásico Tardío (210 ma) y Jurásico Temprano (205 ma) de Europa occidental (Alemania, Francia, e Inglaterra), África del Sur

* Depto. Paleontología, Instituto de Geología, UNAM

y China (Sigogneau-Russell, 1994; Clemens, 1986). Estos registros consisten en dientes referidos a tres diferentes grupos: harámidos, morgannucodontes y kuehneotéridos. Descubrimientos recientes han provocado cambios en la asignación de la edad de las faunas locales, y los nuevos análisis sistemáticos han modificado nuestra percepción de la evolución de mamíferos y sinápsidos desde el Triásico tardío al Jurásico temprano. Se observa que no sólo existió un linaje de mamíferos, sino que hubo una variedad de linajes con características dentales diferentes, lo que significa que los mamíferos presentaban diferentes adaptaciones y que ocupaban una gran variedad de nichos. Un punto que es importante es que su distribución no está restringida sólo a un continente, sino que es mundial. Lo que sí es común en el grupo es su talla pequeña, el mamífero más grande fue del tamaño de un perro fox-terrier.

A finales del Mesozoico, en el periodo Cretácico, se registra el origen de los dos grandes grupos que actualmente vemos a nuestro alrededor: los marsupiales o metaterios, y los placentados o euterios. Después de la extinción de los dinosaurios y ya entrando en la era Cenozoica, se observa una gran radiación adaptativa de los mamíferos tanto marsupiales como placentados. La gran explosión de formas de los marsupiales se dio en lo que se ha denominado "islas continentes", tierras que quedaron aisladas durante gran parte del Cenozoico, lo que permitió que estos animales desarrollaran gran cantidad de adaptaciones, así tenemos formas saltadoras (kanguros), arborícolas (koala), cavadores (wombats), planeadoras, insectívoras o carnívoras de grandes tallas. Los placentados por su parte, también tuvieron una gran explosión sobre todo en el nicho de la herbivoría, pero también vemos formas que regresaron al mar y otras que conquistaron el aire.

Mesozoico en México

En México se conocen pocas localidades Mesozoicas continentales y representan puntos aislados en el territorio mexicano (Fig. 1).

La localidad más antigua es la del Cañón del Huizachal, en el estado de Tamaulipas, de edad Jurásica temprana (Fastovsky *et al.*, 1998) de la cual se tiene una fauna de vertebrados terrestres que incluye pterosaurio, esfenodontes, tritilodóntido, dinosaurios, cocodrilos, diápsido primitivo y mamíferos, entre otros (Clark *et al.*, 1994). Otras localidades Jurásicas pero con icnofósiles de dinosaurios se han registrado en La Chuta, en la costa pacífica de Michoacán (Ferrusquía *et al.*, 1980) asignada al Jurásico tardío; en Xochitlapilco, en la Mixteca Alta Oaxaqueña, de edad Jurásica media (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 1998; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 1995; Bravo-Cuevas y Jiménez Hidalgo, 1996).

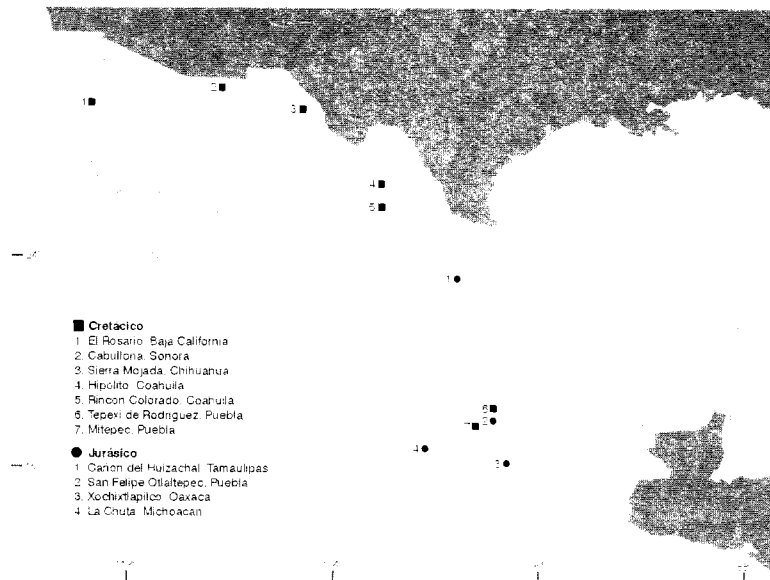


Figura 1. Localidades mesozoicas portadoras de vertebrados en México.

Las demás localidades Mesozoicas continentales conocidas son de edad Cretácica, entre las que se registra el área de El Rosario, en Baja California Sur (Molnar, 1974; Morris, 1967, 1972, 1981); Hipólito, en Coahuila (Murray *et al.*, 1960), Rincón Colorado también en Coahuila (Hernández, 1992; Hernández *et al.*, 1995); la Cuenca Cabullona, en Sonora (Taliaferro, 1933; Lucas y González-León, 1993 y 1996); la Sierra Mojada entre Coahuila y Chihuahua (Janensch, 1926); en el área de Tepexi de Rodríguez, en Puebla, se ha descubierto material de tetrápodos terrestres (Espinosa-Arrubarrena y Applegate, 1996; Reynoso, 1996a, 1997, 1998; Cabral y Applegate, 1993). También se ha registrado una localidad con icnofauna de dinosaurios en Mitepec, en la porción suroccidental de Puebla (Tilton *et al.*, 1993).

De las localidades arriba mencionadas sólo en El Rosario, Baja California, y en Cañón del Huizachal, Tamaulipas, se han recuperado restos mamíferos y éstas son las que se comentarán a continuación.

Cañón del Huizachal, Tamaulipas

Un poco de historia

En 1985, Clark y Hopson dieron a conocer una localidad portadora de vertebrados de edad Jurásica en el Cañón del Huizachal, a 25 km al sur de Ciudad Victoria, en el Estado de Tamaulipas, la cual constituye la localidad terrestre más antigua conocida para México y la segunda portado-

ra de mamíferos Mesozoicos. Durante ocho años se desarrolló en esa localidad un proyecto de colaboración entre las universidades Rhode Island, George Washington y el Instituto de Geología de la UNAM. Como resultado de los trabajos de campo se logró reunir una colección de aproximadamente 5,000 ejemplares de vertebrados fósiles. El material fósil se encuentra alojado en el Museo de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM.

Marco geológico

En la Sierra Madre Oriental, se observan secuencias sedimentarias desde el Pérmico hasta el Cretácico y las mejores exposiciones se encuentran en los cañones localizados al oeste de Ciudad Victoria, entre los que se encuentra el Cañón del Huizachal. En ausencia de capas marcadoras, las relaciones temporales de las unidades en los cañones permanecen oscuras, sin embargo, correlaciones formacionales han sido propuestas (resumen, véase Montellano *et al.*, 1996).

Como parte del proyecto, el estudiante de Geología de la Universidad de Rhode Island, Nicholas Strater, elaboró un mapa geológico del área de estudio. Los resultados señalan que la secuencia estratigráfica que subyace bajo la caliza Zuloaga consta por lo menos de cuatro unidades. La unidad basal del área es vulcanoclástica, está plegada y forma prominentes relieves topográficos dentro del cañón. Entre esta unidad basal y la caliza Zuloaga existe un cuerpo de rocas teñidas por hematita, dándoles un color rojo, donde se reconocen las formaciones La Boca y La Joya. La formación La Boca descansa en discordancia angular sobre las rocas volcánicas prejurásicas. Strater (1993) dividió La Boca en una porción inferior fosilífera, la cual está formada por capas de lutitas arenosas ricas en hematita, de más o menos un metro de espesor, mientras que la superior consiste de areniscas y lutitas intercaladas. Sobreyaciendo en discordancia angular está la formación La Joya. Su base está marcada por un conglomerado de más o menos dos metros de espesor y está formada de areniscas y lutitas ricas en hematita intercaladas, además se observa una estratificación cruzada bien definida en las areniscas.

Recientemente, una datación realizada en zircones de la unidad basal (piroclástica) de la formación La Boca, dio como resultado 186 ± 2 millones de años lo que sugiere una edad de lo más tardío del Jurásico temprano (Fastovsky *et al.*, 1998).

La localidad es también de particular interés desde el punto de vista tafonómico y sedimentológico, pues se ha interpretado como un antiguo flujo de escombros (debris flow), depósito poco común para la preservación de microvertebrados, pues generalmente se encuentran en canales fluviales y llanuras de inundación (Fastovsky *et al.*, 1987 y 1995).

Asociación faunística

La fauna recolectada es netamente terrestre, con la posible excepción de los cocodrilos, y carece de elementos acuáticos como tortugas y peces.

A la fecha, parte del material ha sido identificado y descrito. Los taxa identificados incluyen un nuevo tritilodóntido bautizado como *Bocatherium mexicanum* (Clark y Hopson, 1985), el cual dio a conocer la localidad; un diápsido primitivo de hábitos cavadores *Tamaulipasaurus morenoi* (Clark y Hernández-Rivera, 1994), el cual presenta adaptaciones parecidas a los de los anfisbaénidos actuales; los esfenodontes, que son el grupo más común (Reynoso-Rosales, 1992), entre los que a la fecha se han descrito: *Cynosphenodon huizachalensis*, el cual es el esfenodonte más común en la fauna (Reynoso-Rosales, 1996b); *Zapatodon ejidoensis*, un esfenodonte enano (Reynoso-Rosales y Clark, 1998); un nuevo reptil volador *Dimorphodon weintraubi* (Clark *et al.*, 1998); también se han recolectado restos de cocodrilos y dinosaurios (Clark *et al.*, 1991 y 1994).

Algunas mandíbulas dentadas y un craneo, restos más o menos bien preservados, han sido recolectados e identificados como pertenecientes a mamíferos. El material está bajo estudio por Hopson y Montellano. De una manera preliminar se puede decir que por lo menos existen seis formas diferentes de triconodontes, esto es, con dientes que poseen las tres cúspides de los dientes alineadas longitudinalmente (Montellano *et al.*, 1995). Las mandíbulas presentan diferentes grados de evolución, unas presentan el surco del dentario, lo que supone la presencia de huesos postdentarios, carácter considerado como primitivo dentro del linaje de los "mamíferos", lo que en un sentido estricto sugiere que estos ejemplares no son considerados como mamíferos, sino más bien "mamalia-formes", término acuñado por Rowe (1988). Mientras que otros no lo poseen, sugiriendo que ya habrían alcanzado el grado de "mamífero". Ello plantea el problema de asignar este material tamaulipeco a alguna familia u orden ya descrito; pues aunque la morfología básica de los dientes se ajusta al patrón triconodonte, con pérdida de cúspides en el cíngulo y reducción del mismo, el que algunas formas conserven el surco del dentario no se ajusta a la diagnosis del grupo.

Correlación

La correlación, por medio de la asociación faunística, de esta localidad con otras supuestamente contemporáneas no es fácil de establecer. Por un lado, se conocen pocas localidades asignadas a esta edad, y por otro, las características geológicas de los yacimientos fosilíferos (como las fisuras de Inglaterra, donde organismos de diferentes edades se pudieron haber mezclado) y la falta de edades radiométricas hace difícil

una asignación de edad. Por las razones antes expuestas las edades asignadas a diferentes localidades han cambiado de Triásico tardío a Jurásico temprano o viceversa. Entre las que actualmente se consideran del Jurásico temprano están las fisuras de Bridgend en Glamorgan, Inglaterra (Kermack, Mussett y Rigney, 1973, 1981; Parrington, 1978); la Formación Kota en la India (Data, Yadagiri y Rao, 1978); la Formación Lufeng Inferior en la República Popular China (Sigogneau-Russell y Sun, 1981; Young, 1982 y Sun y Cui, 1986 en Clemens, 1986); la Formación Kayenta en Arizona, Estados Unidos (Clark y Fastovsky, 1986; Jenkins *et al.*, 1983), Grupo Stormberg, en África del Sur (Crompton, 1974).

La fauna de mamíferos encontrada en estas localidades se compone principalmente de morganucodontes y kuehneotéridos, diversas variaciones de triconodontes y de harámidos. Para faunas Jurásicas medias se documenta ya la sobrevivencia de morganucodóntidos y kuehneotéridos, además contiene los primeros registros de multituberculados no-harámidos, docodontes, anfiléstidos, peramúridos y drioléstidos.

La presencia y abundancia de esfenodóntidos y tritilodóntidos se considera como una reminiscencia de las asociaciones de microvertebrados que vivieron en el Jurásico temprano.

El Rosario, Baja California

Un poco de historia

A finales de los años 60's personal del Museo de Historia Natural del Condado de Los Ángeles, California, estuvo trabajando en el área de El Rosario, prospectando y recolectando vertebrados fósiles Cretácicos tardíos y Terciarios tempranos. Como resultado se recolectó una gran cantidad de material fósil que consta de diferentes tipos de dinosaurios, reptiles y peces (Morris, 1967 y 1973).

Parte del material se encuentra depositado en el Museo de Historia Natural del Condado de Los Angeles, y otra parte en el Museo de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM.

Marco geológico

Kilmer (1963) en su tesis doctoral inédita, describió la zona alrededor de la población de El Rosario y estableció la secuencia estratigráfica en la que reconoció las unidades formacionales, de la más antigua a la más reciente: La Bocana Roja, El Gallo y El Rosario.

La formación La Bocana Roja está formada por lutitas rojas y tobas, de donde Molnar (1974) describió un nuevo dinosaurio terópodo *Labocania*

anomala. Le sobreyace de manera discordante una unidad de capas tanto marinas como continentales que constituyen la formación El Gallo, la cual se comentará adelante. En discordancia sobreyace una unidad con depósito marino marginal, la cual fue denominada como formación El Rosario. Durham y Allison (1960) sugirieron una edad Campaniana tardía-maastrichtiana temprana basada en los foraminíferos bentónicos y amonites.

La unidad más rica en fósiles es la formación El Gallo, donde se recolectaron restos de dinosaurios, tortugas, peces, reptiles y madera. También se encontraron invertebrados fósiles, incluidos en lentes marinos dentro de la formación El Gallo, que sugieren una edad de Campaniana media-tardía (Morris, 1967).

Asociación faunística

La forma más abundante de dinosaurio es el hadrosaurio *Hypacrosaurus*, considerado uno de los más grandes hadrosaurios y el cual era conocido sólo en la formación Edmonton en Canadá y en la formación Two Medicine en Montana. Morris (1981) describió también una nueva especie de hadrosaurio *Lambeosaurus laticaudus*. Se encontraron además restos de dinosaurios carnívoros y anquilosaurios.

En 1972, Lillegraven dio a conocer los mamíferos descubiertos en la formación El Gallo. Los restos de mamíferos consisten principalmente en dientes aislados; y los grupos identificados incluyen dos tipos de multituberculados, *Mesodma* cf. *M. formosa* y *Stygimys*; un marsupial, *Pediomys* sp; y un placentado, *Galliolestes pachymandibularis*.

Las diferencias del material de *Stygimys* de Baja California con la especie *S. kuszmauli* de la formación Heli Creek, incluyen el tamaño menor y el que los lados de las cúspides son más suaves y con menos ornamentaciones. Lillegraven, en su descripción original, sugiere que se trata de una especie nueva, pero como el material es muy escaso, prefiere referirlo solo a nivel de género. Este género ha sido reconocido en faunas de edad mamífera Lanciana (maastrichtianas) y pre-Mantuana (Paleoceno más temprano) de Estados Unidos (Lillegraven y McKenna, 1986).

El otro género de multituberculado, *Mesodma*, es un taxón bastante común en las faunas cretácicas de Estados Unidos y Canadá; la especie *formosa* está presente en las asociaciones de mamíferos de edad Lanciana.

El marsupial *Pediomys* sp. presenta las características de la especie *elegans*, descrita para la formación Lance, Montana, pero por el tamaño y las proporciones comparte características con *P. exiguus* de edad aquilana (Lillegraven, 1972).

La especie *Galliolestes pachymandibularis* es el taxón más controversial y ha sido sujeto a varias consideraciones con respecto a sus relaciones filogenéticas. Originalmente, Lillegraven (1972) lo consideró

como perteneciente a la infraclassa Eutheria, debido a la morfología de los cónidos. En 1976, Lillegraven, ya con nuevo material, lo bautizó y apoyó la identificación de placentado. Más tarde Kielan-Jaworowska, Bown y Lillegraven (1979) lo consideraron como Eutheria *incertae sedis* debido a la posición labial del paracónido y al fuerte desarrollo medial de los hipoconúlidos en el talónido. Posteriormente, Clemens (1980) sugiere que es representante de un linaje derivado de un grupo basal de terios, caracterizado por una dentición tribosfénica, y lo considera como un terio de grado metaterio-euterio. Nessov (1985 en Rowe y *et al.*, 1992) lo incluyó otra vez en los Eutheria, en el suborden asiático Mixotheridia.

La discusión reside en la interpretación de la morfología y posición relativa de los cónidos, y en la diagnosis que se haga de los metaterios o euterios; además de la morfología intermedia y no tan clara que presentan los ejemplares.

Correlación

A excepción de *Gallolestes pachymandibularis*, los demás taxa han sido reconocidos en faunas Lancianas (Cretácicas tardías) de Estados Unidos y Canadá. Goodwin y Deino (1989) realizaron análisis radiométricos para la Formación Judith River, en el estado de Montana, donde se han recolectado faunas Juditianas, y obtuvieron resultados de 78 millones de años. Junto con los resultados obtenidos en otras localidades propusieron que la edad mamífera "Juditiana" duró 5 millones de años.

El resultado radiométrico para la formación El Gallo es de 73 +/- 2 millones de años (Dalrymple en Morris, 1973); los mamíferos fueron recolectados por arriba de la toba. Por lo anterior, se considera que los mamíferos de Baja California son más jóvenes que las faunas Juditianas de la región más septentrional del continente americano. Es probable que esta diferencia en tiempo explique el porque las formas de Baja California se parecen un poco más a las formas Lancianas que a las Juditianas.

Cabe mencionar que aunque no se ha descrito formalmente la edad "Edmontoniana", la cual se encuentra entre la Juditiana y la Lanciana, ésta de alguna manera se maneja, y existen faunas representantes de esta edad principalmente en Nuevo México. Podría ser que la fauna de Baja California sea de esta edad. Hay que enfatizar que el material es muy escaso, y salvo los ejemplares de *Gallolestes*, el resto es sólo de dientes aislados, por lo que las identificaciones hay que tomarlas con reserva.

Un poco de biogeografía

Durante el Cretácico América del Norte estaba dividida en dos subcontinentes por el Mar interior del Oeste (Western Interior Sea), que se exten-

día desde el Océano Ártico hasta el ahora Golfo de México. Casi todas las faunas de América del Norte de edad Juditiana y Lanciana, provienen de depósitos a lo largo de las partes bajas de la costa oriental del subcontinente norteamericano occidental. La importancia de la localidad de la formación El Gallo, es que fue el primer vistazo a las faunas mamíferas del Cretácico tardío, de la costa occidental del subcontinente norteamericano occidental.

A excepción de *Gallolestes*, los demás géneros reconocidos en la formación El Gallo se encuentran también en la región de las Montañas Rocallosas, en las formaciones Lance y Hell Creek en Montana y en Scollard en Alberta, Canadá, lo que sugiere que no hubo profundo aislamiento que conllevara a un endemismo muy marcado.

Recientemente, Rowe *et al.*, (1992), en el estudio de la fauna Juditiana Terlingua de la Formación Aguja, en Trans-Pecos, Texas, refirieron material a *Gallolestes pachymandibularis*. Si se confirma la presencia de esta especie en Texas, representaría el primer registro del lado oriental del subcontinente occidental norteamericano cretácico y confirmaría la hipótesis de que se trata de una especie de latitudes bajas.

Comentarios finales

Los mamíferos mesozoicos en México son prácticamente desconocidos, pero las dos faunas locales conocidas a la fecha abren ventanas a dos tiempos de la historia del grupo.

El intervalo de tiempo entre el Triásico tardío y el Jurásico temprano fue importante para los vertebrados, pues fue testigo de una renovación faunística en la que se establecieron los principales linajes de los tetrápodos modernos. La fauna del Cañón del Huizachal está embebida en un tiempo donde los primeros mamíferos se están definiendo y se observan así diferentes intentos de mamíferos, por lo que no es extraño que los taxa ahí encontrados sean nuevos para la ciencia. Además, esta localidad se añade al escaso número de faunas de esta edad conocidas en el mundo.

Dando un brinco en el tiempo hacia finales del Mesozoico, la asociación de mamíferos encontrada en Baja California muestra la característica de que los taxa a nivel genérico son los mismos que en el resto de América del Norte, las ligeras modificaciones pueden deberse a su posición latitudinal o al tiempo.

Al comparar las faunas "contemporáneas" de vertebrados de América del Norte, se han observado diferencias taxonómicas entre las faunas australes y las más septentrionales, por lo que se ha propuesto la hipótesis de que existió un gradiente climático. Infortunadamente, el

conocimiento de las faunas del Cretácico tardío está concentrado en la costa oriental del subcontinente occidental de latitudes altas, mientras lo que sabemos de las faunas de latitudes bajas es escaso. Para confirmar esta hipótesis es necesario llevar a cabo estudios en latitudes bajas, México está en una posición donde se encontraría la respuesta a esta pregunta y probablemente plantearía algunas otras interrogantes.

Bibliografía

- Bravo-Cuevas, V. y E. Jiménez-Hidalgo, "Las dinosauricnitas de México y su significación geológica-paleontológica". Facultad de Ciencias, Tesis de licenciatura (inérita), 1996, 146 pp.
- Cabral, M. A. y S. P. Applegate, "Primer reporte del registro más austral de pterosauros (Archosauria: Pterodactiloidea) del Cretácico de Norteamérica", Sociedad Mexicana de Paleontología, IV Congreso Nacional de Paleontología, México D.F. 1993, p. 24.
- Clark, J. M. y D. E. Fastovsky, "Vertebrate biostratigraphy of the Glen Canyon Group in northern Arizona", en K. Padian (ed.), "The Beginning of the Age of Dinosaurs: Faunal change across the Triassic-Jurassic boundary". Cambridge University Press, New York. 1986, pp. 285-301.
- _____, y R. Hernández-Rivera, "A new burrowing diapsid from the Jurassic La Boca Formation of Tamaulipas, Mexico" en Journal of Vertebrate Paleontology. Núm. 14, 1994, pp. 180-195.
- _____, y J. A. Hopson, "Distinctive mammal-like reptile from Mexico and its bearing on the phylogeny of the Tritylodontidae", en Nature 315, 1986 pp. 398-400.
- _____, J. A. Hopson, R. Hernández, D. E. Fastovsky y M. Montellano, "Foot posture in a primitive pterosaur", en Nature. Núm. 391, 1998, pp. 886-889.
- _____, M. Montellano, J. A. Hopson y R. Hernández, "Mammals and other tetrapods from the Early Jurassic La Boca Formation, Northeastern Mexico", en Journal of Vertebrate Paleontology. Núm. 11(3) 1991, Suppl: 23A
- _____, M. Montellano, J. A. Hopson y D. E. Fastovsky, "An Early or Middle Jurassic tetrapod assemblage from the La Boca Formation, Northeastern Mexico"; en N. C. Fraser y H. D. Sues (eds.), "In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods". Cambridge University Press, New York. 1994, pp. 295-302.
- Clemens, W. A., "*Gallolestes pachymandibularis* (Theria, incertae sedis; Mammalia) from late Cretaceous deposits in Baja California del Norte, Mexico, en PaleoBios. Núm 33, 1994, pp. 1-10.

- Clemens, W. A., "On Triassic and Jurassic mammals", en K. Padian (ed.) "The Beginning of the Age of Dinosaurs: Faunal change across the Triassic-Jurassic boundary". Cambridge University Press, New York. 1986, pp. 237-246.
- Crompton, A. W., "The dentitions and relationships of the southern African Triassic mammals, *Erythrotherium parringtoni* and *Megazostrodon rudnerae*", en British Museum (Natural History) Bulletin (Geology). Núm. 24, 1974, pp. 397-437.
- Datta, P. M., P. Yadagiri y B. R. Rao, "Discovery of Early Jurassic micro-mammals from Upper Gondwana sequence of Pranhita Godavari Valley, India", en Journal Geological Society of India. Núm. 19, 1978, pp. 64-68.
- Durham, J. W. y E. C. Allison, "The geologic history of Baja and its marine faunas". Pt. 1 Geologic history. In Symposium: "The Biogeography of Baja California and Adjacent Seas" en Systematic Zoology. Núm. 9, 1960, pp. 47-91.
- Espinosa-Arrubarrena, L. y S. P. Applegate, "A paleoecological model of the vertebrate bearing beds in the Tlayua Quarries, near Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico", en Arratia, G. y G. Viohl (eds), "Mesozoic Fishes: Systematics and Paleoecology". Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1996, pp. 539-550.
- Fastovsky, D. E., S. A. Bowring y O. D. Hermes, "Radiometric age dates for the La Boca vertebrate assemblage (late Early Jurassic)" en Avances en Investigación: Paleontología de Vertebrados. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México, 1998, pp. 15-18.
- _____, J. M. Clark y J. A. Hopson, "Preliminary report of a vertebrate fauna from an unusual paleoenvironmental setting, Huizachal Group, Early or Mid-Jurassic, Tamaulipas, Mexico", en P. M. Currie, y E. H. Koster (eds.), "Fourth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems", Short Papers. Occasional Papers of the Tyrrell Museum of Paleontology 3, 1987, pp. 82-87.
- Fastovsky, D. E., J. M. Clark, N. H. Strater, M. Montellano, R. Hernández y J. A. Hopson, "Depositional Environments of a Middle Jurassic terrestrial vertebrate assemblage, Huizachal Canyon, Mexico", en Journal of Vertebrate Paleontology. Núm. 15, 1995, pp. 561-575.
- Ferrusquía-Villafranca, I., S. P. Applegate y L. Espinosa-Arrubarrena, "Las huellas más australes de dinosaurios en Norteamérica y su significación geobiológica", en Actas II Congreso Argentino de Paleontología, Buenos Aires, Argentina. Núm. 1, 1978, pp. 249-263.
- Ferrusquía-Villafranca, I., E. Jiménez-Hidalgo y V. M. Bravo-Cuevas, "Jurassic and Cretaceous dinosaur footprints from Mexico: Additions and revisions", en Journal of Vertebrate Paleontology. Núm. 15(3) 1995, Suppl: 28A.

- Goodwin, M. B., y A. L. Deino, "The first radiometric ages from the Judith River Formation (Upper Cretaceous), Hill County, Montana", en *Canadian Journal of Earth Sciences*. Núm. 26, 1989, pp. 1384-1391.
- Hernández-Rivera, R. "New Dinosaur finds in the Cerro del Pueblo Fm., (Upper Cretaceous, Campanian) from Coahuila state, Mexico", en *Journal of Vertebrate Paleontology*. Núm. 12 (3), 1992, Suppl:32A.
- _____, M. C. Aguillón, C. R. Delgado y R. N. Gómez, "The Mexican Dinosaur National Monument", en *Journal of Vertebrate Paleontology*. Núm. 15 (3), 1995, Suppl:34A.
- Janensch. "Dinosaurier reste aus Mexiko Centralblatt für Min. Geol. und Paleont", Abt. 3, 1926, pp. 192-197.
- Jenkins, F. A., W. A. Crompton y W. R. Downs, "Mesozoic mammals from Arizona: new evidence on mammalian evolution", en *Science*. Núm. 222, 1983, pp. 1233-1235.
- Jiménez-Hidalgo E., J. Rueda-Gaxiola y J. Jiménez-Rentería, "Nuevas huellas de dinosaurios en el Jurásico Medio de la Mixteca Alta oaxaqueña", en *Sociedad Mexicana de Paleontología*. VI Congreso Nacional de Paleontología, México, 1998. pp. 36-37.
- Kermack, K. A., F. Mussett y H. W. Rigney, "The lower jaw of *Morganucodon*", en *Zoology, Journal Linnean Society*. Núm. 53, Londres, 1973, pp. 87-175.
- _____, F. Mussett y H. W. Rigney, "The skull of *Morganucodon*", en *Zoology, Journal Linnean Society*, Londres. Núm. 71, 1978, pp. 1-158.
- Kielan-Jaworowska, Z., T. M. Bown y J. A. Lillegraven, "Eutheria", en J. A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, y W. A. Clemens (eds.), "Mesozoic Mammals: The first two-thirds of mammalian history". University of California Press, Berkeley. 1979, pp. 221-258
- Kilmer, F. H., "Cretaceous and Cenozoic stratigraphy and paleontology, El Rosario area, Baja California, Mexico". Unpublished Dissertation, Univ. California, Berkeley. 1963, 210 pp.
- Lillegraven, J. A., "Preliminary report on Late Cretaceous mammals from the El Gallo Formation, Baja California Norte, Mexico", en *Contributions in Science Natural History Museum, Los Angeles County*. Núm 232, 1972, pp. 1-11.
- _____, "A new genus of therian mammals from the Late Cretaceous, El Gallo Formation Baja California, Mexico", en *Journal of Paleontology*, Núm. 50, 1976, pp. 437-444.
- Lillegraven, J. A., Z. Kielan-Jaworowska y W. A. Clemens (eds.), "Mesozoic Mammals: The first two-thirds of mammalian history". University of California Press, 1979, Berkeley, 311 pp.
- Lillegraven, J. A., y M. McKenna, "Fossil mammals from the 'Mesaverde' Formation (Late Cretaceous, Judithian) of the Bighorn and Wind River Basins, Wyoming, with definitions of Late Cretaceous North American

- Land Mammal "Ages". American Museum Novitates, Núm. 2840, 1986, pp 1-68.
- Lucas, S., "Extinction and the definition of the Class Mammalia", en Systematic Biology. Núm. 41, 1992, pp. 370-371.
- _____, y C. González-León, "Fossil Vertebrates from the Upper Cretaceous Cabullona Group, Northeastern Sonora, México", en Journal of Vertebrate Paleontology. Núm. 13(3), 1993, Suppl: 47A.
- Lucas, S., y C. González-León, "Dinosaurios del Cretácico Tardío del Grupo Cabullona, Sonora", en Geología del Noroeste. Núm. 1(2), 1996, pp. 20-25.
- Moinar, R. E., "A distinctive theropod dinosaur from the Upper Cretaceous of Baja California (Mexico)", en Journal of Paleontology. Núm. 48, 1974, pp.1009-1017.
- Montellano-Ballesteros M., Hernández-Rivera, R., J. M. Clark, D. A. E. Fastovsky, V. H. Reynoso-Rosales, N. Strater y J. A. Hopson, "Avances en el estudio de la Fauna de vertebrados jurásicos del Cañón del Huizachal, Tamaulipas, México", en Boletín Sociedad Geológica Mexicana, Tomo LII, no. 3 y 4, 1996, p. 11-20.
- Montellano, M. J. A. Hopson, J. M. Clark, D. E. Fastovsky, y Hernández, R., "Mammals from the middle Jurassic of Huizachal Canyon, Tamaulipas, Mexico", en Journal of Vertebrate Paleontology. Núm. 15 (3), 1995, Suppl: 45A.
- Morris, W. J., "Baja California: Late Cretaceous Dinosaurs", en Science. Núm. 155, 1967, pp. 1539-1541.
- _____, "A giant hadrosaurian dinosaur from Baja California", en Journal of Paleontology. Núm. 46, 1972, pp. 777-779.
- _____, "A review of Pacific Coast hadrosaurs", en Journal of Paleontology. Núm. 47, 1973, pp. 551-561.
- _____, "A new species of Hadrosaurian dinosaur from the Upper Cretaceous of Baja California "*Lambeosaurus laticaudus*", en Journal of Paleontology. Núm 55, 1981, pp. 453-462.
- Murray, G. E., J. A. Wollleben y J. A. Wilson, "Late Cretaceous fossil locality, eastern Parras Basin, Coahuila, Mexico", en Journal of Paleontology. Núm. 34, 1960, pp. 368-370.
- Parrington, R., "A further account of the Triassic mammals". Philosophical Transactions of the Royal Society, Londres 282B, 1978, pp. 197-204.
- Reynoso-Rosales, V., "Descripción de los esfenodontes (Sphenodontia, Reptilia) de la fauna del Cañón del Huizachal (Jurásico Temprano-Medio), Tamaulipas, México". México. UNAM. Facultad de Ciencias, tesis Maestría (inérita), México 1992, 86 pp.
- _____, "Early Cretaceous lepidosaurs (Reptilia: Diapsida) from Central Mexico and the phylogeny of Lepidosauromorphs", Ph. D. Dissertation McGill University, Montreal, Canadá, 1996a, 300 pp.

- _____, "A *Sphenodon*-like sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from Huizachal Canyon, Tamaulipas, Mexico", en *Journal of Vertebrate Paleontology*. Núm. 16, 1996b, pp. 210-221.
- _____, "A beaded sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from the Early Cretaceous of Central México", en *Journal of Vertebrate Paleontology*. Núm. 17, 1997, pp. 52-59.
- _____, "*Huehuecuetzpalli mixtecus*, gen. et sp. nov. a basal squamate (Reptilia) from the Early Cretaceous of Tepexi de Rodríguez, Central México", en *Philosophical Transactions of the Royal Society, Londres* B353, 1998, pp. 457-500.
- _____, y J. M. Clark, "A dwarf sphenodontian from the Jurassic La Boca Formation of Tamaulipas, Mexico", en *Journal of Vertebrate Paleontology*. Núm. 18, 1998, pp. 333-338.
- Rowe, T., "Definition, diagnosis of Mammalia", en *Journal of Vertebrate Paleontology*. Núm. 8, 1988, pp. 241-264.
- _____, R. Cifelli, Th. Lehman, y A. Weil, "The Campanina Terlingua local fauna, with a summary of other vertebrates from the Aguja Formation, Trans Pecos Texas", en *Journal of Vertebrate Paleontology* . Núm. 12, 1992, pp. 472-493.
- Sigogneau-Russell, D., "Les mammifères dans la nuit des temps mesozoïques", en *C.R. La vie des Sciences Tome 11 (4)*, 1994, pp. 243-270.
- _____, y A. Sun, "A brief review of Chinese synapsids", en *Geobios*. Núm. 14, 1981, pp. 275-279.
- Strater, N. H., "Origin of the pre-Late Jurassic strata of Huizachal Canyon (Tamaulipas) and their relationship to the tectonic evolution of northeastern Mexico". Rhode Island University, Master in Science in Geology, 1993, 169 pp. (inérita).
- Taliaferro, N., "An occurrence of Upper Cretaceous sediments in northern Sonora, México", en *Journal Geology*. Núm. 41, 1933, pp. 12-37.
- Tilton, T. L., H. Lang, I. Ferrusquía-Villafranca, J. Pittman y M. Lockley., "Dinosaur footprints in the Mexcala Formation, Central Mixteco Terrane, States of Puebla, Mexico", en Ortega-Gutiérrez, F., *et al.* (eds.), "First Circum-Pacific and Circum-Atlantic Terrane Conference Proceedings", Instituto de Geología, UNAM, México 1993, p. 153.
- Wible, J. R., "Origin of Mammalia: the craniodental evidence reexamined", en *Journal of Vertebrate Paleontology*. Núm. 11, 1991, pp. 1-28.

El registro paleogénico de mamíferos en México y su significación geológico-paleontológica

*Ismael Ferrusquía-Villafranca**

*Eduardo Jiménez Hidalgo**

*Jorge A. Ortiz-Mendieta**

*Víctor Manuel Bravo Cuevas***

Introducción

Los mamíferos, a causa de su estrecha adaptación al ambiente, su alta tasa de evolución y capacidad dispersiva, constituyen excelentes indicadores ambientales, geocronológicos y biogeográficos que permiten descifrar la historia geológica y biótica de una región, así como las relaciones de ésta con otras, independientemente que al presente estén próximas o alejadas de aquélla.

En el caso de México, situado en la zona de enlace entre Norteamérica y Centro-Sudamérica, el registro mastopaleogénico es relevante para un mejor entendimiento del origen, la evolución y las relaciones faunísticas de Norte y Sudamérica, así como de la evolución y diversificación mastofaunística en condiciones tropicales. En el aspecto geológico, el registro contribuiría a la diferenciación estratigráfica del Terciario Continental, subsistema que aloja considerables recursos minerales, energéticos no orgánicos, hidráulicos, etc., aportando indicadores geocronológicos que posibiliten el fechamiento de las unidades estratigráficas, de la deformación que acusen, así como del magmatismo asociado, además de establecer la correlación de un lugar a otro.

Por todo lo anterior, asombra que el esfuerzo dedicado a recuperar e investigar este registro sea todavía tan escaso (Fries *et al.*, 1955; Black y Stephens, 1973; Ferrusquía-Villafranca, 1969, 1984, 1989; Ferrusquía-Villafranca y Wood, 1969; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 1997; Novacek *et al.*, 1991). El propósito de esta contribución es presentar el registro en su conjunto y destacar la relevancia científica particular de algunos de sus componentes, así como la significación del mismo en la solución de algunos problemas geológicos y paleontológicos.

* Depto. Paleontología, Instituto de Geología, UNAM.

** Museo de Investigación y Laboratorio de Paleontología. Centro de Investigaciones Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

Presentación del registro

Generalidades

En su conjunto, el registro incluye ejemplares referibles a 12 órdenes, 27 familias y 37 géneros, casi todos ellos monotípicos de mamíferos eocénicos (TABLAS 1-2), procedentes de faunas locales situadas entre los 21º y 30º de Lat. Norte, en los Estados de Baja California, Chihuahua y Guanajuato (Fig. 1). Estas faunas no son coetáneas, sino sucesivas: La de Baja California es Wasatchiana (*i.e.*, Eocénica temprana, c.a. 55 Ma), la guanajuatense es Bridgeriana-Uintaniana (*i.e.*, Eocénica media, c.a. 48 Ma) y la de Chihuahua es Chadroniana (*i.e.*, Eocénica tardía, c.a. 37 Ma), y registran parcialmente unos 18 Ma de evolución mastofaunística en un extenso territorio de 9º latitudinales de amplitud, situado en Norteamérica Meridional.

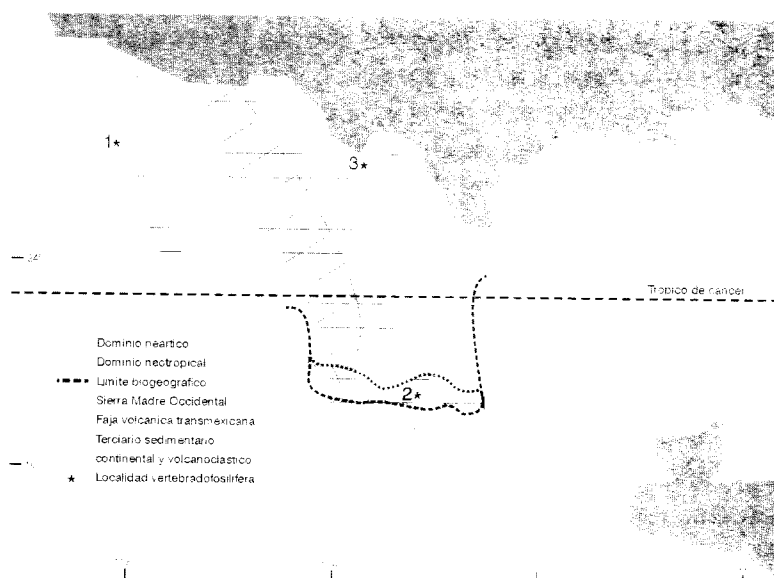


Figura 1. Localidades eocénicas de México. 1. Lomas Las Tetras de Cebra, Wasatchiano de Baja California; 2. Marfil, Bridgeriano-Uintaniano de Guanajuato; 3. Rancho Gaitán, Chadroniano de Chihuahua.

A pesar de su pequeñez, el registro teriológico aportado por estas tres faunas constituye nuestra única ventana para el conocimiento de la mastofauna paleogénica de Norteamérica Meridional en tres “instantes” geocronológicos determinados que ilustran, aunque sea de manera muy limitada, la constitución y evolución faunística de esta región, así como sus relaciones con faunas coetáneas de otras partes de Norteamérica, y en su caso, de Europa, Asia y Sudamérica.

Tabla 1. Paelomastofaunas del Paleógeno en México			
EOCENO			
	Wasatchiano	Bridgeriano-Uintaniano	Chadroniano
	Lomas Las Tetas de Cabra (Baja California)	Marfil (Guanajuato)	Rancho Gaitán (Chihuahua)
Orden Marsupialia			
Familia Didelphidae <i>Estelestes ensis</i>	•		
Orden Carnívora			
Familia Miacidae cf. <i>Viverravus</i> sp. Gen. et sp. indet.	•	•	
Orden Creodonta			
Familia Hyaenodontidae <i>Prollimnocyon</i> sp. Gen. et sp. nov.	•		•
Familia Oxyaenidae <i>Oxyaena</i> sp.	•		
Orden Condylarthra			
Familia Hyopsodontidae <i>Hyopsodus</i> sp. Gen. et sp. Indet	•	•	
Familia Phenacodontidae <i>Ectocion ignotum</i>	•		
<i>Phenacodus</i> cf. <i>P. vortmani</i>	•		
Familia Meniscotheriidae <i>Meniscotherium</i> cf. <i>M. priscum</i>	•		
Orden Mesonychia (Acreodi)			
Familia Mesonychidae <i>Dissacus</i> sp.	•		
Orden Pantodonta			
Familia Pantolambdidae Gen. et sp. nov.	•		
Orden Tillodontia			
Familia Esthonychidae <i>Esthonyx</i> sp.	•		

Continuación de la tabla 1. Paleomastofaunas del Paleógeno en México			
EOCENO			
	Wasatchiano	Bridgeriano-Uintaniano	Chadroniano
	Lomas Las Tetas de Cabra (Baja California)	Marfil (Guanajuato)	Rancho Gaitán (Chihuahua)
Orden Perissodactyla Familia Equidae <i>Hyracotherium seekinsi</i> <i>Mesohippus texanus</i> Familia Brontotheriidae <i>Eotitanops</i> cf. <i>E. princeps</i> <i>Brontops</i> cf. <i>B. branchycephalus</i> Familia Hyracodontidae <i>Hyracodon</i> cf. <i>H. nebraskensis</i> Superfamilia Rhinocerotioidea Gen. et sp. Indet. Superfamilia Tapiroidea Gen. et sp. Indet.	• • •		• • •
Orden Artiodactyla Familia Diacodexidae <i>Diacodexis</i> cf. <i>D. gracilis</i> Familia Agriochoeridae <i>Protoreodon petersoni</i> <i>Agriochoerus maximus</i> Familia Merycoidodontidae <i>Bathygenys reevesi</i> <i>Aclystomycter middletoni</i> <i>Merycoidodon dunagani</i> Familia Hypertragulidae <i>Hypertragulus heikeri</i> Familia Leptomerycidae cf. <i>Leptomeryx</i> sp.	•		• • • • • • •
Orden Rodentia Familia Paramyidae <i>Mitonomys gaitania</i> Gen. et sp. Indet. Familia ?Sciuravidae <i>Floresomys guanajuatoensis</i> Familia Cylindrodontidae <i>Jawilsonomys ojinagaensis</i> <i>J. pintoensis</i> <i>Pseudocylindrodon</i> cf. <i>P. medius</i> Familia Inc. Sed. 1 <i>Guanajuatomys hibbardi</i> Familia Inc. Sed. 2 <i>Marfilomys aewoodi</i>	•	• •	• • • •

Continuación de la tabla 1. Paleomastofaunas del Paleógeno en México			
EOCENO			
	Wasatchiano	Bridgeriano-Uintaniano	Chadroniano
	Lomas Las Tetas de Cabra (Baja California)	Marfil (Guanajuato)	Rancho Gaitán (Chihuahua)
Orden Inc. Sed. 1 Familia Inc. Sed. 3 <i>Wyolestes iglesius</i>	•		
Orden Inc. Sed. 2 (Paleonodontoide pequeño) Familia Inc. Sed. 4 Gen. et sp. nov.		•	

Tabla 2. Resumen taxonómico paleomastofaunístico del Paleógeno en México				
EOCENO				
	Wasatchiano	Bridgeriano-Uintaniano	Chadroniano	Eoceno
	Lomas Las Tetas de Cabra (Baja California)	Marfil (Guanajuato)	Rancho Gaitán (Chihuahua)	Total
Número de órdenes	11 (1)	5 (1)	4	12 (2)
Número de familias	15 (1)	7 (4)	11 (1)	27 (6)
Número de géneros	16	7 (3)	15 (1)	37 (7)
Número de especies	16	8 (3)	16 (1)	38 (7)
Los números entre paréntesis indican taxa indeterminados.				

**Fauna Local Lomas Las Tetas de Cabra,
Formación homónima, Wasatchiano de Baja California Norte**

La fauna procede de un área situada en la parte meridional del Estado, a unos 30 km al sur de Punta Prieta, entre los 28° 41'-28° 44' Lat. N y los

114° 01'-114° 05' Long. W. El rasgo geográfico más importante consiste en dos lomas cónicas pequeñas, localmente llamadas "Las Tetitas" (de Cabra), que representan remanentes de la intensa erosión que ha tenido el terreno. En el área aflora una secuencia de capas rojas designada Formación Lomas Las Tetitas de Cabra (Novacek *et al.*, 1991), consistente en unos 50 m (de espesor) de limolitas y areniscas arkósicas finogranudas, deleznales, ocasionalmente intercaladas por conglomerado de composición similar, depositadas en un ambiente fluvio-lacustre y dispuestas en capas delgadas.

Esta unidad sobryace concordantemente a la Formación Bateque del Eoceno temprano, y está parcialmente cubierta por una unidad miocénica craso a finoclastica, continental, y por aluvión cuaternario en zonas próximas a arroyos así como en el cauce de éstos (Fig. 2).

T.G.	Espesor	Descripción
CUA.	0.5-3.0	Depósitos diversos: Aluvión, coluvión y suelo.
?Mioceno Indif.	6.0	Formación Innombrada: Arenisca y conglomerado filarenítico crema, dispuesto en capas medianas; la porción inferior está muy litificada y forma el cuerpo acantilado "pezón" que corona a las Lomas Las Tetitas de Cabra.
	2.5	
	10.5	
Eoceno tardío Wasatchiano	10.5	Formación Lomas Las Tetitas de Cabra: Arcilita, limolita y arenisca roja, deleznales de composición arkósica, dispuesta en capas delgadas a medianas, ocasionalmente intercaladas por estratos masivos de conglomerado soportado por matriz y composición similar. Esta unidad porta vertebrados en distintos niveles. El registro paleomagnético es inverso y se ha calibrado con una edad de 55 Ma.
	6	
	4.0	
	1.8	
	3.0	
	0.5	
	5.5	
	12.0	
	4.0	
	4.0	
	?	Formación Bateque: Limolitas y lodolitas filareníticas dispuestas en capas delgadas. Porta una fauna abundante de invertebrados marinos.

Figura 2. Columna litoestratigráfica del área Lomas Las Tetitas de Cabra, Baja California. Abreviaturas: T.G., Tiempo Geológico; Indif., Indiferenciado; Cua., Cuaternario. El espesor está expresado en metros.

La edad Eocénica temprana de la Formación Lomas Las Tetitas de Cabra se obtuvo de la mastofauna que porta, distintiva del Wasatchiano de Norteamérica [edad teriocronológica correspondiente al Eoceno temprano de este subcontinente, calibrada entre los 57.5 y 50.5 Ma (Krishtalka

et al., 1987)]. Además, esta unidad porta un registro paleomagnético calibrable entre los 55.0-55.5 Ma (Flynn et al., 1989), y sobreyace concordantemente a la Formación Bateque, cuya fauna (invertebrados marinos) es indicativa del Eoceno temprano.

La composición taxonómica de la fauna está resumida en las Tablas 1-2, sus componentes más significativos se ilustran en la Figura 3. La diversidad registrada incluye 11 órdenes, 15 familias y 16 géneros monotípicos; de éstos, el marsupial *Estelestes ensis* (Fig. 3A) y el pantodonte pantolámbdido (Fig. 3G) son nuevos y endémicos de Baja California, mientras que el resto corresponde a taxa bien conocidos en el Wasatchiano de Estados Unidos, desde Montana y North Dakota hasta New Mexico (Savage y Russell, 1983; Krishtalka et al., 1987; Novacek et al., 1991).

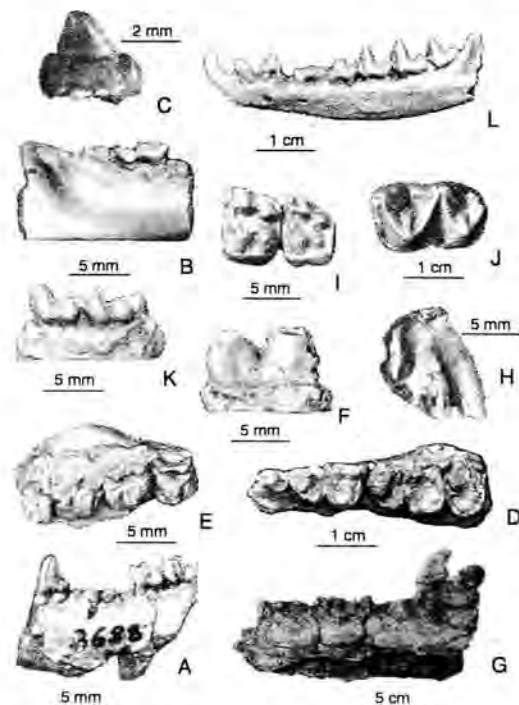


Figura 3. Fauna Loma Las Tetras de Cabra, Wasatchiano de Baja California.

A. Marsupialia: *Estelestes ensis*, fragmento mandibular izquierdo con p3, m3-4, vista labial. **B. Creodonta:** *Prolimnocyon* sp., fragmento mandibular derecho con m1, m2-3, vista labial. **C. Creodonta:** *Oxyaena* sp., p3 izquierdo, vista labial. **D. Condylarthra:** *Ectocion ignotum*, fragmento craneal izquierdo con P2-M3, vista oclusal. **E. Condylarthra:** *Meniscotherium priscum*, fragmento maxilar derecho con P4-M3, vista oclusal. **F. Mesonychia:** *Dissacus* sp., molar inferior derecho (m1 o m2), vista labial. **G. Pantodonta:** *Pantholambdidae* Gen. et sp. nov., mandíbulas izquierda (en primer plano) y derecha. **H. Tillodontia:** *Esthonix* sp., fragmento maxilar derecho con I1-3, vista lateral. **I. Perissodactyla:** *Hyracotherium seekinsi*, M2-3 superiores izquierdos, vista oclusal. **J. Perissodactyla:** *Eotitanops* sp., m2 inferior derecho, vista oclusal. **K. Artiodactyla:** *Diacodexis gracilis*, fragmento mandibular izquierdo con m2-3, vista lateral. **L. Orden inc. Sed.:** *Wyolestes iglesius*, mandíbula izquierda casi completa con c-m3, vista lateral.

El registro muestra un evidente sesgo a favor de mamíferos de talla mediana a grande (>500 g), incluidos algunos de los mayores de esa edad como el pantolámbido y el brontoterio *Eotitanops* cf. *E. princeps*.

En términos de armonía trófica, los mamíferos herbívoros muestran una mayor diversidad que los carnívoros/omnívoros/carroñeros, como ocurre en una comunidad compleja equilibrada actual. La asignación biómica de la fauna corresponde a un bosque caducifolio probablemente asociado a "manchones" de vegetación arbustiva y herbácea, que incluía compuestas, quenopodiáceas y malváceas (Fife, 1968; Martínez-Hernández, com. escr., Nov. 1999; datos inéditos sobre esta flora), próximos a cuerpos de agua lénticos y/o lóticos [evidenciados tanto sedimentológicamente como por la presencia de tortugas dulceacuícolas y cocodrilos (Novacek et al., 1991)].

La composición taxonómica de la fauna es característicamente Wasatchiana, consiste en una combinación de taxa arcaicos (paleocénicos) como los Condylarthra, Mesonychia, Pantodonta y Tillodontia, con taxa modernos como los Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla y Rodentia.

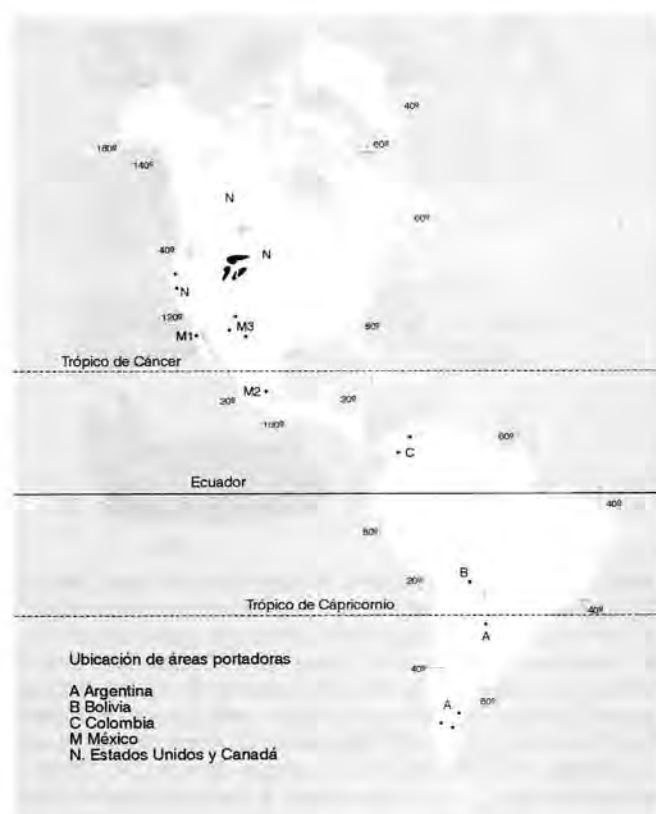


Figura 4. Mapa que muestra la ubicación de las principales áreas portadoras de las mastofaunas eocénicas del Continente Americano. M1, Lomas Las Tetras de Cabra, Baja California; M2, Marfil, Guanajuato; M3, Rancho Gaitán, Chihuahua.

La diversidad de la fauna local Lomas Las Tetas de Cabra es relativamente alta, e incluye 11 de los 23 órdenes y 15 de las 37 familias de mamíferos conocidos para el Wasatchiano temprano (Graybullian) de Norteamérica (Savage y Russell, 1983, p. 78-79).

Esta fauna es la más meridional y occidental del subcontinente mencionado, encontrándose a más de 1,000 km de la localidad Wasatchiana más próxima en New Mexico (Savage y Russell, *op. cit.*; Novacek *et al.*, 1991), y a miles de kilómetros de las localidades coetáneas sudamericanas (Fig. 4). Ello permitió corroborar el alcance subcontinental de los indicadores biogeocronológicos de esta edad, así como la plausibilidad de su reconocimiento en extensiones territoriales de esta magnitud.

Finalmente, en el aspecto geológico, esta fauna permite fechar con precisión la edad de las capas rojas Cenozoicas de la Península de Baja California, lo cual posibilita entender mejor su evolución geológica. La fauna no es sensitiva para establecer la posición paleogeográfica de esta parte de la península durante el Eoceno temprano. Por ello, no se puede invocar a favor o en contra de la aloctonía/autoctonía del territorio peninsular para este tiempo.

Fauna Local Marfil, Conglomerado Rojo, Guanajuato, Bridgeriano-Uintaniano de Guanajuato

La fauna procede del Area Marfil, situada unos 5 km al SSW de la capital estatal, entre los 20° 55'-21° 00' Lat. N y los 100° 15'- 100° 20' Long. W. El terreno tiene un relieve moderado. La unidad más antigua es el Complejo Metamórfico Sierra de Guanajuato, que incluye unidades sedimentarias marinas y se encuentra discordantemente cubierto por una unidad calcárea intensamente plegada. El complejo está intrusionado por troncos granitoides, localmente asociados a mineralización. El Conglomerado Rojo Guanajuato descansa discordantemente sobre el Complejo, tiene unos 2,000 m de espesor, constituido por una intercalación de limolitas, arenisca y conglomerado polimíctico de composición filarenítico-calcilítica, moderadamente litificado, dispuesto en capas medianas a gruesas; están presentes también algunos interestratos de tobas silíceas vítrico-líticas algo alteradas. El ambiente deposicional es fluvial e incluye los subambientes de abanico aluvial, canal y terrazas de inundación.

El Conglomerado Rojo está sobreyacido discordantemente por unidades volcánicas lávicas y piroclásticas de probable edad Miocénica, a su vez sobreyacidas por un conglomerado volcarenítico deleznable y por depósitos Cuaternarios aluviales y coluviales (Fig. 5). El Conglomerado está afectado por fallas normales y muestra inclinaciones de 15°-20° de dirección variable.

T.G.	Espesor	Descripción
CUA.	3.5-5.0	Depósitos diversos: Aluvión, coluvión y suelo
Plioc.	15.0	Unidad conglomerática superior: Volcanita deleznable dispuesta en capas gruesas.
?Mioceno	?300	Unidad volcánica superior: Toba y lapilitoba andesítica, dispuesta en estratos masivos, intercalada por aglomerado ya arenisca tobácea en capas delgadas.
	?300	Unidad volcánica inferior: Tobas y lapilitobas riolíticas en capas gruesas a masivas.
Eoceno tardío	6-10	Unidad informal La Buña: Toba silícica soldada de color rosa, verde y crema, intercalada por arenisca tobácea fina, dispuesta en capas delgadas.
	70-700	Conglomerado Rojo de Guanajuato, Miembro Superior: Conglomerado volcarenítico a litarenítico (granito - clastos frecuentes), en capas masivas, con escasas intercalaciones de arenisca y limolita de composición similar; la litificación es variable.
Cretácico temprano	900-1300	Conglomerado Rojo de Guanajuato, Miembro Inferior: Volcanitas de textura variable (dominan las finogranudas), litificación variable, dispuestas en capas delgadas a gruesas, intercaladas por derrames andesíticos y basálticos, así como por arenisca tobácea. Porta vertebrados escasos en varios niveles.
?Trias.-Jurásico	?	Unidad informal calcárea: Micrita gris oscura, bien litificada, con lentes de pedernal negro.
	?	Complejo Sierra de Guanajuato (C.S.): Esquisto, filita y granulita asociadas a calizas y silicolestitas muy litificadas, marinas, así como derrames basálticos. Intrusión al Complejo el Tronco La Luz (T.L.), de composición granítica.

Figura 5. Columna litoestratigráfica del área Marfil, Guanajuato centro-occidental. Abreviaturas, T.G. Tiempo Geológico; ?Trias.-Juras., ?Triásico-Jurásico; Plio., Plioceno; Cua., Cuaternario. El espesor está expresado en metros. (Modificada de Edwards, 1955, Fig. 18).

Dado que existe un marco geológico parecido en los distritos mineros de Zacatecas, Hidalgo y Guerrero, portadores de yacimientos de plata económicamente importantes, se consideró crítico conocer la edad de las unidades conglomeráticas rojas basales de la secuencia Cenozoica en esta amplia zona de México, las cuales estarían cronológica y genéticamente relacionadas al intenso proceso de actividad tectónica Terciaria temprana conocido como Orogénesis Laramide, el cual incluyó, en México, plegamiento, fallamiento levantamiento regional, formación de la Sierra Madre Oriental así como de otros sistemas montañosos, y la actividad magmática extrusiva e intrusiva responsable de la formación de los yacimientos minerales presentes en esta región. Se ha considerado muy importante fechar estos conglomerados, y en la década de los 50 se realizó un esfuerzo de prospección paleontológica tendiente a encontrar mamíferos en el Conglomerado Rojo de Guanajuato, coordinado por el Dr. Carl Fries del Instituto de Geología, UNAM, que condujo al hallazgo del roedor ?sciurávido *Floresomys guanajuatoensis* (Fig. 6A), el cual por su carácter endémico, indicaba una edad ubicable en el intervalo geocronológico Eoceno tardío-Oligoceno temprano (Fries et al., 1955). El hallazgo

y descripción de *Guanajuatomys hibbardi* (Black y Stephens, 1973; Fig. 6B, este trabajo), otro roedor protrogomorfo endémico, no permitió incrementar la precisión de la edad.

En 1987-1990, el primer autor encabezó un proyecto interdisciplinario extenso sobre el Terciario Continental de México, que incluía Guanajuato (Ferrusquía-Villafranca, 1990). La prospección paleontológica permitió incrementar la biodiversidad registrada con un carnívoro miácido referible con duda a *Viverravus sp.*, un condylartro hiopsodóntido muy pequeño, parecido a *Haplomylus* o a *Apheliscus*, un nuevo roedor protrogomorfo, *Marfilomys aewoodi* (Fig. 6C), así como un pequeño y enigmático mamífero seguramente nuevo para la ciencia, que en algunos rasgos semeja a los xenartros y paleonodontes. La presencia de carnívoros y condylartros referibles en principio a taxa tardieocénicos de Norteamérica (Savage y Russell, 1983), incrementa la posibilidad de que la edad de la fauna local Marfil sea Eocénica tardía y así se le ha considerado (Ferrusquía-Villafranca, 1987, 1989).

Esta misma asignación geocronológica se aplica al Conglomerado Rojo de Guanajuato, y tal vez a las unidades equivalentes en Zacatecas, Hidalgo y Guerrero. Sin embargo, el problema de la edad de estas unidades y de la fauna local Marfil todavía no está plenamente resuelto. Se requiere investigación adicional, particularmente un intenso trabajo paleontológico que incremente cualitativa y cuantitativamente la biodiversidad registrada, así como intentar una calibración radioisotópica y/o magnetoestratigráfica que corrobore las inferencias biocronológicas. Cabe destacar que la unidad portadora, el Conglomerado Rojo de Guanajuato, contiene material lítico susceptible de ser investigado con estas metodologías.

La fauna local Marfil incluye al presente 5 órdenes, 7 familias (4 de ellas indeterminadas) y otros tantos géneros (Tablas 1-2). Solamente los roedores (Figs. 6A-C), se han estudiado formalmente. *Marfilomys aewoodi* acusa, por sus rasgos craneales y dentales, un considerable parecido con *Platypitامys* (cf. Wood y Patterson, 1959; Patterson y Wood, 1982) del Eoceno medio de la Patagonia, taxon ancestral de los roedores caviomorfos sudamericanos (Patterson y Wood, *op. cit.*). Ello indicaría la presencia en Norteamérica Meridional de roedores protrogomorfos cenozoicos tempranos, morfológicamente afines al ancestro conocido de los caviomorfos sudamericanos, del cual *Marfilomys* sería un sobreviviente. El registro de *Marfilomys aewoodi* en el Bridgeriano-Uintaniano de México Central, robustece la hipótesis del origen de los roedores caviomorfos sudamericanos a partir de inmigrantes mesoamericanos durante el Cenozoico temprano (Landry, 1957; Patterson y Pascual, 1968; Wood, 1981, 1985; Patterson y Wood, 1982) y no de inmigrantes africanos, como sostienen Hoffstetter, 1971, 1975; Hoffstetter y Lavocat, 1970; Lavocat, 1971; Hartenberger, 1980, y otros paleontólogos franceses.

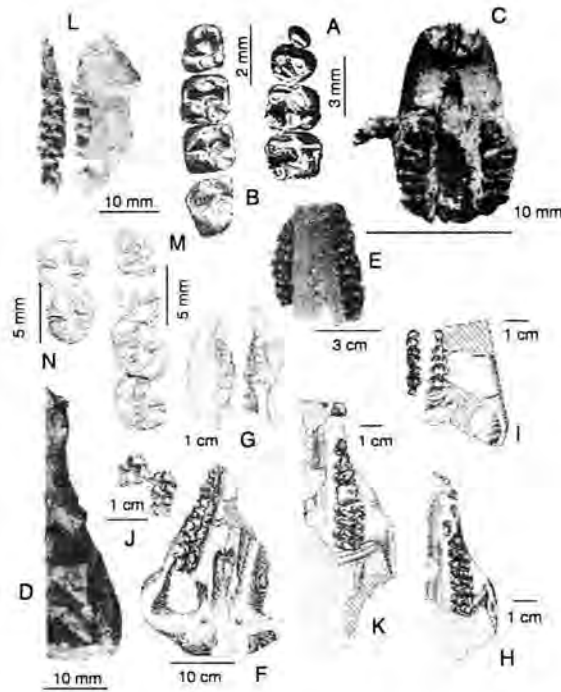


Figura 6. Faunas locales de Marfil (Bridgeriano-Uintaniano) de Guanajuato y Rancho Gaitán (Chadroniano) de Chihuahua.

A. Rodentia: *Floresomys guanajuatoensis*, p4-m3 inferiores izquierdos, vista oclusal. **B. Rodentia:** *Guanajuatomys hibbardi*, P4-M3 superiores derechos, vista oclusal. **C. Rodentia:** *Marfilomys aewoodi*, cráneo con la batería dental completa, vista ventral. **D. Creodonta:** *Hyaenodontidae* Gen. et sp. nov, cráneo con la batería dental, vista ventral de la mitad izquierda. **E. Perissodactyla:** *Mesohyppus texanus*, región palatina del maxilar con la batería dental, vista ventral. **F. Perissodactyla:** *Brontops* cf. *B. brachycephalus*, cráneo casi completo, vista ventral mostrando P2-M3 derechos. **G. Perissodactyla:** *Hyracodon nebraskensis*, fragmento craneal mostrando P2-M3 izquierdos en vista lateral (imagen derecha) y oclusal. **H. Artiodactyla:** *Protoreodon petersoni*, fragmento craneal, vista ventral de la mitad izquierda mostrando la batería dental casi completa. **I. Artiodactyla:** *Agrichoerus maximus*, fragmento mandibular derecho con m1-m3 en vistas lateral y oclusal. **J. Artiodactyla:** *Bathygenys reevesi*, M1-M3 superiores derechos, vista oclusal. **K. Artiodactyla:** *Merycoodon dunagani*, cráneo incompleto, vista ventral de la mitad izquierda, mostrando la batería dental. **L. Rodentia:** *Mitonomys gaitania*, fragmento mandibular derecho con p4-m3, en vistas lateral y oclusal. **M. Rodentia:** *Jawilsonomys ojinaensis*, P4-M3 superiores derechos, vista oclusal. **N. Rodentia:** *Jawilsonomys pintoensis*, m2-m3 inferiores izquierdos en vista oclusal.

Por otro lado, el enigmático paleonodontoide tiene una morfología craneal sugestiva de afinidades con los xenartra (Edentata), que son mamíferos sudamericanos nativos. Su presencia en México Central tal vez esté relacionada con la posible inmigración de taxa originados en Sudamérica, que aparecen en el Cenozoico temprano de Norteamérica y Asia, como los Dinocerata y Arctostylopoidea (Gingerich, 1985), sin tener ancestros locales conocidos. De ser esto así, podría decirse que hubo inmigración cenozoica temprana tanto de mamíferos mesoameri-

canos a Sudamérica (*Condylarthra* p. ej., Simpson, 1980; Simpson *et al.*, 1962; Patterson y Pascual, 1968), como de mamíferos sudamericanos a lo que ahora es Mesoamérica, y a partir de allí a Norteamérica y Asia (Gingerich, *op cit.*). En este sentido, la fauna local Marfil, es de gran importancia científica por incluir taxa relacionados con ambos procesos migratorios. Finalmente, la presencia del tapiroide indica el potencial hallazgo de mamíferos de talla grande, seguramente integrantes de la teriofauna tardieocénica de México Central.

En lo geológico, la fauna es uno de los datos geocronológicos que permiten establecer la edad del Conglomerado Rojo de Guanajuato, el cual regionalmente está ligado al inicio de la Orogénesis Laramide en México. Desde la perspectiva paleontológica, esta fauna muestra endemismo considerable, afinidades norte y sudamericanas y se encuentra a unos 1,100 km al sur de las localidades Bridgerianas-Uintanianas de Texas Occidental, que son las más próximas en Estados Unidos, y a miles de kilómetros de las localidades sudamericanas tardieocénicas más próximas (Fig. 4). Todo ello le confiere a esta fauna una considerable significación científica.

Fauna Local Rancho Gaitán, Formación Prietos, Chadroniano de Chihuahua nororiental

La fauna procede del área homónima, situada entre los 29° 49'-29° 57' Lat. N y los 104° 39'-104° 49' Long. W, distante unos 25 km al NE de Ojinaga; tiene forma de triángulo rectángulo, con la hipotenusa paralela al Río Bravo. El relieve es abrupto y la única vía de acceso es una brecha no transitable en la estación de lluvias. El sumario geológico siguiente, se tomó de Heiken (1971) y Ferrusquía-Villafranca *et al.* (1997).

El basamento precenozoico (Fig. 7) está representado por la unidad tardicretácica marina y transicional Formación Ojinaga, de 900 m de espesor, constituida por pizarra gris verdosa, calcarenita y caliza micrítica; tiene una extensión superficial considerable y localmente porta dinosaurios. La Formación Prietos sobreyace discordantemente a la unidad anterior, tiene un espesor de 250 m, incluye un conglomerado calcilitítico basal, una secuencia piroclástica tobáceo-laháritica parcialmente retrabajada, que en la parte superior muestra intercalaciones de arenisca y limolita tobácea y es portadora de vertebrados fósiles; un conglomerado inmaduro de calcilitita y volcarenita forma la parte alta de esta unidad.

La Formación Prietos (Fig. 7) está sobreyacida por 100 m de derrames basálticos, a su vez cubiertos por la ?Riolita Mesa Mitchell, de constitución piroclástica y lávica con unos 40-120 m de espesor, a la cual sobreyace en discordancia una sucesión de derrames andesíticos referibles a la Unidad

T.G.		Espesor	Descripción
Cuaternario	PLT.	0-30	Depósitos diversos: Aluvión, coluvión y travertino.
	?	0-150	Unidad Informal Relleno de Bolson: Conglomerado y arenisca muy gruesa (texturalmente) de litarenita volcánica, inmadura, calcicementada.
? Neogeno	Indif.	0-100	Unidad Informal Vallecito: Derrames andesíticos rojizo oscuro. La base y cima de cada derrame es escoriácea. Tiene algunas fracturas verticales de contracción ("columnar jointing"). Existe un interestrato de toba litica cerca de la cima.
Oligoceno	Temprano	40-120	?Riolita Mesa Mitchell: Toba soldada vítrico-cristalina, de color blanco a gris; sillar de textura y color similar. Se reconocen dos o tres unidades de enfriamiento. La unidad muestra derrames andesíticos rojizo-anaranjados interestratificados. Se conocen fechas K-Ar de 32.28 Ma para esta unidad en la Sierra Vieja, Texas.
Eoceno tardío	Chadroniano	0-100	Unidad Informal Derrames Basálticos: Derrames masivos de color gris claro a oscuro, sin fracturas de enfriamiento. Los derrames están separados unos a otros por zonas escoriáceas.
		0-35	Formación Prietos, Miembro Conglomerático Superior: Conglomerado inmaduro, calcimentado de litarenita (con calizo y andestoclastos). Diaestratificado.
		37-73	Formación Prietos, Miembro Tobáceo Superior: Toba vítica rosa, gris y blanca masiva, interestratificada por arenisca tobácea derivada de ella; muestra interestratos arenoconglomeráticos. Porta a la fauna local Rancho Gaitán (vertebrados y gastrópodos dulceacuícolas).
		0-122	Formación Prietos, Miembro Tobáceo Inferior: Alternancia de Tobas y brechas laháricas lítico-víticas, de colores rojo oscuro a púrpura, estratificadas masivamente apreciándose considerable retrabajamiento.
Cretácico	Tardío	0-20	Formación Prietos, Miembro Conglomerático Inferior: Conglomerado inmaduro de calizo y dioritoclastos, grueso.
		932	Formación Ojinaga: Pizarra (sedimentaria) de color gris verdoso, con lentes pequeños de arenisca y caliza.

Figura 7. Columna litoestratigráfica de Rancho Gaitán, Chihuahua nororiental. Abreviaturas, T.G. Tiempo Geológico; Indif. Indiferenciado. Plt. Pleistoceno. El espesor está expresado en metros.

Informal Vallecitos, que corona la secuencia Terciaria y tiene un espesor de 100 m. Depósitos Cuaternarios aluviales, coluviales, suelo y travertino completan la columna estratigráfica. Fallamiento normal afecta la secuencia Terciaria produciendo numerosos bloques basculados.

La edad Chadroniana de la Formación Prietos se deriva de la fauna que porta, típica de esta edad biogeocronológica en Norteamérica (Savage y Russell, 1983; Emry *et al.*, 1987) y además es muy semejante a la fauna local Little Egypt, Toba Chambers de Texas Occidental, asignada confiablemente al Chadroniano (Wilson, 1970, 1977, 1980; Wilson y Schiebout, 1981). La Toba Chambers, por su posición y relaciones estratigráficas similares, es correlacionable con la Formación Prietos y subyace a la Riolita Bracks, de la cual se tienen edades radioisotópicas de 37.4 Ma (McDowell, 1979; Wilson, 1980), este dato indica la edad

mínima para esta unidad, para la Formación Prietos y para las faunas Little Egypt y Rancho Gaitán.

La fauna local Rancho Gaitán (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 1997) incluye 4 órdenes, 11 familias y 15 géneros, casi todos ellos monotípicos (Tablas 1-2); los componentes más significativos se ilustran en la Figura 6 D-N. El registro muestra un marcado sesgo hacia herbívoros de talla mediana a grande (masa corporal > 1 kg). El único taxon de hábitos carnívoros y/o carroñeros es el hyaenodóntido nuevo (Fig. 6D), cuya morfología craneal y dental tiene una paradójica combinación de rasgos primitivos y avanzados. Los perisodáctilos incluyen al équido *Meshippus texanus* (Fig. 6E), al rinoceronte acornado (*i.e.*, sin cuernos) *Hyracodon nebraskensis* (Fig. 6G) y al titanoterio *Brontops* cf. *B. brachycephalus* (Fig. 6F), que fue el mamífero de mayor talla de esta fauna, con una masa corporal semejante a la del rinoceronte africano pero de mayor estatura al morro.

Los artiodáctilos (Fig. 6H-K) muestran mayor diversidad (4 familias y 7 géneros, cf. Tabla 1), están representados por taxa de talla pequeña a mediana (de chevrotin a venado), braquidontes y de patrón oclusal crescéntico ("selenodontoide"). Los mamíferos pequeños son roedores (Fig. 6L-N) e incluyen tanto taxa arcaicos braquidontes, e.g. el parámyido *Mitonomys gaitania*, de tamaño semejante a una marmota, como taxa más avanzados, ejemplificados por los cilindrodóntidos (*Jawilsonomys ojinagaensis*, *J. pintoensis* y *Pseudocylindrodon* cf. *P. medius*), que son roedores subhipsodontes que muestran sorprendentes afinidades asiáticas (Burke, 1936; Ferrusquía-Villafranca y Wood, 1969; Korth, 1981).

La mastofauna indica que la comunidad a la que pertenecían debió ser de tipo subtropical y estar ubicada próxima a cuerpos de agua permanentes. La presencia de gasterópodos de gran talla en el área (*Lysinoe* sp. nov., cf. Roth, 1984) sugiere también este mismo marco ecológico, el cual contrasta con el paisaje xérico actual de Chihuahua Nororiental. Cabe destacar que la información geológica disponible indica que durante el Eoceno tardío, la Paleobahía Río Bravo (Río Bravo Embayment) penetraba profundamente en el continente (Murray, 1961) de modo que el Area Rancho Gaitán habría estado más cerca del litoral de lo que está en la actualidad (*ca.* 450 km vs. 750 km), y que el relieve era mucho más bajo, ya que la Orogénesis Laramide apenas se iniciaba. Ambos factores habrían permitido un acceso franco a los vientos húmedos del Golfo de México propiciando así la existencia de un clima subtropical en el Noreste del país.

En el aspecto geológico, la fauna es significativa porque ayuda a establecer la edad del vulcanismo silícico explosivo en Chihuahua Nororiental, el cual podría estar relacionado con el que originó a la Sierra Madre Occidental (McDowell y Clabaugh, 1979). Asimismo, contribuye a

fechar la edad de la deformación estructural extensional que afectó la región y generó las cuencas (fosas tectónicas) donde se ha conservado la secuencia terciaria.

Con relación a la significación paleontológica de la fauna local Rancho Gaitán, puede decirse que ésta es la única fauna Chadroniana conocida de México y Centroamérica; su correlativo meridional más próximo, se encuentra unos 4,800 km al sur, en Colombia, Sudamérica (Fig. 4). La afinidad de esta fauna es principalmente norteamericana, pero vale destacar la sorprendente semejanza que tienen los roedores cilindrodóntidos del Rancho Gaitán con los de Asia Central. Asimismo, esta fauna documenta la existencia de una comunidad subtropical de estacionalidad poco marcada en esta parte de México durante el Eoceno tardío (ca. 37 Ma), la cual contrasta con la comunidad xérica actual.

Sumario y conclusiones

El registro mastopaleogénico de México se restringe al Eoceno, en el intervalo de los 55 a 37 Ma, y está constituido por tres asociaciones o faunas locales procedentes de otras tantas áreas en Baja California Norte, Chihuahua y Guanajuato; todas ellas se encuentran al Norte de la Faja Volcánica Transmexicana.

En conjunto, el registro incluye 36 géneros, casi todos monotípicos referibles a 27 familias de los órdenes Marsupialia, Carnivora, Creodonta, Condylarthra, Mesonychia, Pantodonta, Tillodontia, Perissodactyla, Artiodactyla, Rodentia y dos de ubicación taxonómica incierta. La mayoría de los géneros muestran afinidades "holárticas" *i.e.*, norteamericanas y/o euroasiáticas; casi todos constituyen los registros biogeográficos más meridionales de Norteamérica para el intervalo geocronológico considerado; los registros coetáneos hacia el sur en el Continente Americano se encuentran en Sudamérica.

La fauna local Las Tetras de Cabra se recolectó en la parte meridional de Baja California Norte, de estratos de la formación continental homónima que sobreyacen diacrónicamente a la Formación Bateque, de origen marino y edad eocénica temprana. La fauna incluye 16 géneros monotípicos, 15 familias y 11 órdenes, tiene una edad Wasatchiana (Eocénica temprana) calibrada en 55 Ma. Esta fauna consiste en una combinación de órdenes arcaicos y modernos; su diversidad es sorprendentemente alta ya que contiene la mitad de los órdenes y casi la mitad de las familias de mamíferos reconocidos para esta edad en toda Norteamérica. El área de procedencia de esta fauna se encuentra a más de 1,000 km de la localidad Wasatchiana más próxima en Estados Unidos (New Mexico), lo cual corrobora el alcance continental de los taxa

que definen al Wasatchiano en este subcontinente. Ambos hechos confieren gran relevancia científica a esta fauna.

La fauna local Marfil procede de la parte meridional de Guanajuato, de estratos del Conglomerado Rojo de Guanajuato; incluye 5 órdenes, 7 familias, y 8 géneros monotípicos y tiene una edad Bridgeriana-Uintaniana (Eocénica tardía). El fechamiento de la unidad portadora de la vertebrado-fauna es importante, dado que ésta y otras unidades de constitución y posición estratigráfica semejante en México, se encuentran genéticamente ligadas al inicio de la importante actividad tectónica terciaria regional, conocida como Orogénesis Laramide. La presencia de *Marfilomys*, cuyos rasgos son semejantes a los de *Platypitams*, el taxón considerado ancestral de los roedores caviomorfos sudamericanos, sugiere que éstos se originaron en el Cenozoico temprano a partir de inmigrantes mesoamericanos. De igual forma, la existencia de un paleonodontoide afín a los xenartra tal vez esté relacionada con la probable inmigración de taxa sudamericanos a Norteamérica en ese mismo intervalo.

La fauna local Rancho Gaitán proviene de la porción Nororiental de Chihuahua, de estratos de la Formación Prietos; está representada por 4 órdenes, 11 familias y 15 géneros, casi todos ellos monotípicos, y tiene una edad Chadroniana (ca. 37 Ma). Es la única fauna de esta edad conocida en México y Centroamérica; su correlativo austral más próximo se encuentra unos 4,800 km al sur, en Colombia. Esta fauna ayuda a establecer la edad del vulcanismo silícico explosivo en Chihuahua nororiental, el cual parece estar genéticamente relacionado con el que originó a la Sierra Madre Occidental, y de manera específica al Complejo Volcánico Superior; dicho complejo forma la mayor parte de esta enorme cordillera. Asimismo, contribuye a fechar la edad de la deformación estructural extensional de la región. La afinidad biogeográfica de esta fauna es principalmente “neártica” (norteamericana), pero cabe destacar la semejanza que tienen los roedores cilindrodóntidos de Rancho Gaitán con los de Asia Central, lo cual implicaría la posibilidad de que algunos inmigrantes “paleárticos”, estuviesen presentes en Chihuahua Nororiental durante el Eoceno tardío.

Agradecimientos

Los autores desean expresar su agradecimiento sincero a los doctores Marisol Montellano Ballesteros, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, y Joaquín Arroyo Cabrales, Instituto Nacional de Antropología e Historia, por su invitación a colaborar en el presente volumen. Asimismo, agradecen a los responsables editoriales de: American Museum of Natural History Bulletin, Natural History

Museum of Los Angeles-Science Series, Texas Memorial Museum-Pearce Sellards Series, Texas Tech. University-Occasional Papers, al Instituto Nacional de Antropología e Historia-Colección Científica, y a la Sociedad Geológica Mexicana-Boletín, por haber permitido reproducir algunas de sus ilustraciones.

Créditos de las ilustraciones de la Figura 3: A-L se tomaron del American Mus. Nat. Hist. Bull., 208, 1991, Figs. 7, 10, 11B, 13B, 15a, 19B, 21B, 22B, 24B, 25a, 26a, 28B respectivamente. Figura 6: A-B fueron tomadas del Texas Tech University Museum-Occasional Papers, v. 14 (1973), Figs. 5 y 1 respectivamente. La C se tomó del Nat. Hist. Mus. Los Angeles-Science Ser., v. 33 (1989), Fig. 4. D-E y L proceden del Inst. Nal. Antrop. Hist.-Colec. Cient., v. 357 (1997), Figs. 4, 8, 1 y 2 respectivamente. F-I y K provienen del Soc. Geol. Mex. Bol., v. 30 (1969), Figs. 4, 5A, 6A, 5D y 6C respectivamente. M-N se tomaron de la Texas Mem. Mus. The Pearce-Sellards Ser.,

Bibliografía

- Black, C. C. y J. J. Stephens III., "Rodents from the Paleogene of Guanajuato, México". Museum Texas Tech. Univ., Occasionals Papers. Núm. 14, 1973, pp. 1-10.
- Burke, J. J., "*Ardynomys* and *Desmatolagus* in the North American Oligocene". Annals Carnegie Museum. Núm. 25, 1936, pp. 134-54.
- Edwards, J. D., "Studies of some Early Tertiary conglomerates of Central México". U.S. Geological Survey, Prof. Paper H., 1955 pp. 153-185.
- Emry, R. J., L. S. Rusell y P. R. Bojork, "The Chadronian, Orellan, and Whitneyan North American land mammal ages" en M.O. Woodburne (ed.), "Cenozoic mammals of North America-Biochronology". University of California Press, Berkeley, 1987, pp. 118-149.
- Fife, D. L., "Geology of the Bahia Santa Rosalia Quadrangle, Baja California, México". San Diego State Univ., Master's Thesis, 1968, 100 pp. (inérita).
- Ferrusquía-Villafranca, I., "Rancho Gaitán local fauna, Early Chadronian, northeastern Chihuahua". Sociedad Geológica Mexicana, Boletín Número 30, 1969, pp. 99-138.
- _____, "A review of the Early and Middle Tertiary mammal faunas of Mexico". Journal Vertebrate Paleontology. Núm. 4, 1984, pp.187-198.
- _____, "Reubicación geocronológica del Conglomerado Guanajuato basado en nuevos mamíferos". Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto Geología, Simposio sobre la Geología de la Región de la Sierra de Guanajuato, 1987, p. 21.
- _____, "A new rodent genus from Central México and its bearing on the origin of the Caviomorpha", en C.C. Black y M.R. Dawson (eds.),

- "Papers on fossil rodents in honor of Albert Elmer Wood". Natural History Museum, Los Angeles County, Science Ser. 33, 1989, pp. 91-117
- _____, "Informe Técnico Final del Proyecto CONACyT 50992 "Contribución a la diferenciación estratigráfica del Terciario continental de México: Estados de Aguascalientes, Guanajuato, Oaxaca y Chiapas," Partes I-VII. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología y CONACyT, 1990, 1-462 pp, 39 figs., 12 láms. (mapas y secciones esc. 1:50,000), Inédito.
- Ferrusquía-Villafranca, I. y A. E. Wood, "New fossil rodents from the Early Oligocene Rancho Gaitán local fauna, northeastern Chihuahua, México". Texas Memorial Museum, Pearce-Sellards Ser. Núm. 16, 1969, pp. 1-13.
- Ferrusquía-Villafranca, I., H. Barrios-Rivera y C. Galindo-Hernández, "Los mamíferos eocénicos de México: Revisión y adición a la fauna local Rancho Gaitán, Formación Prietos, Chadroniano de Chihuahua Nororiental", en J. Arroyo-Cabral y O. J. Polaco (eds.), "Homenaje en honor al Profesor Ticul Álvarez. México D.F.", Instituto Nacional Antropología e Historia, S.E.P., Colección Científica 357, 1997, pp. 97-134.
- Flynn, J. J., R. M. Cipelletti y M. J. Novacek, "Chronology of Early Eocene marine and terrestrial strata, Baja California, Mexico". Geological Society America, Bulletin. Núm. 101, 1989, pp. 1182-1196.
- Fries, C. C., C. W. Hibbard y D. H. Dunkle, "Early Cenozoic vertebrates in the Red Conglomerate at Guanajuato, México". Smithsonian Misc. Collect. Núm. 123, 1955, pp. 1-25.
- Gingerich, P. D., "South American mammals in the Paleocene of North America", en G. Stehli y S. D. Webb (eds.), "The great American faunal interchange", New York, Plenum Press, 1985, pp. 123-137
- Hartenberger, J. L., "Donnés et hypotheses sur la radiation initiale des rongeurs", en "Mémoire Jubilaire de R. Lavocat", Paleovertebrata, 1980, pp. 285-301.
- Heiken, G., "Tertiary stratigraphy of Cerros Prietos, Municipio de Ojinaga, Chihuahua, México". Texas Journal Science. Núm. 22, 1971, pp. 327-342.
- Hoffstetter, R., "Le peuplement mammalien de l'Amérique du Sud Rôle des continents austraux comme centres d'origine, de diversification et de dispersion pour certains groupes mammaliens". Academia Brasileira Ciencias, Anais 43(Supl.), 1971, pp.125-144.
- _____, "El origen de los Caviomorpha y el problema de los Hystrognathi (Rodentia)". Actas, Primer Congreso Argentino Paleontología y Bioestratigrafía, Tucumán. Núm. 2, 1975, pp. 505-528.
- _____, y R. Lavocat, "Découverte dans le Deseadien de Bolivie de Genres pentalophodontes appuyent les affinités africaines des rongeurs caviomorphes". Academie Sciences, Paris, Comptes Rendus, Ser.D. Núm. 271, 1970, pp. 172-175.

- Krishtalka, L., R. M. West, C. C. Black, M. R. Dawson, J. J. Flynn, W. D. Turnbull, R. K. Stucky, M. C. McKenna, T. H. Bown, D. J. Golz y J. A. Lillegraven, "Eocene (Wasachian through Duchesnian) Biochronology of North America" en M. O. Woodburne, (ed.), "Cenozoic mammals of North America - Biochronology and Biostratigraphy". University California Press, Berkeley, 1987, pp. 77-117.
- Korth, W. W., "New Oligocene rodents from western North America". Carnegie Museum, Natural History, Anales. Núm. 50, 1981, pp. 289-318.
- Landry, S.O., "The interrelationships of the New and the Old World Hystricomorph rodents". University of California Publications, Zoology. Núm. 56, 1957, pp. 1-118.
- Lavocat, R., "Affinities systématiques des caviomorphes et des phiomorphes et origine africaine des Caviomorphes". Academia Brasileira Ciencias, Anais, 42 (Supl.), 1971, pp. 515-522.
- McDowell, F. W., "Potassium-Argon dating in the Trans-Pecos Texas Volcanic Field", en "Cenozoic Geology of the Trans-Pecos Volcanic Field of Texas". University Texas, Bureau Economic Geology, Guidebook 19, 1979, pp. 10-18.
- McDowell, F. W., y S. E. Clabaugh, "Ignimbrites of the Sierra Madre Occidental, and their relations to tectonic history of Western Mexico", en C. E. Chapin y W. E. Elston (eds.), "Ash-flow tuffs. Geological Society America", Special Paper. Núm. 180, 1979, pp. 113-124.
- Murray, G., "Geology of the Atlantic and Gulf Coast Providence of North America". New York, Harper y Row Publish., 1961, 609 p.
- Novacek, M. J., I. Ferrusquía-Villafranca, J. J. Flynn, A. R. Wyss y M. Norell, "Wasachian (Early Eocene) mammals and other vertebrates from Baja California, México: The Lomas Las Tetas de Cabra fauna", American Museum Natural History Bulletin 208, 1991, pp. 1-88.
- Patterson, B., y R. Pascual, "The fossil mammal fauna of South America. Quarterly", Review Biology. Núm. 43, 1968, pp. 409-451.
- Patterson, B., y E. A. Wood, "Rodents from the Desadan Oligocene of Bolivia and the relationships of the Caviomorpha". University Harvard, Museum Comparative Zoology, Bulletin. Núm. 149, 1982, pp. 371-543.
- Roth, B., "Lysinoe (Gasteropoda: Pulmonata) and other land snails from the Eocene-Oligocene of Trans-Pecos Texas, and their paleoclimatic significance". The Veliger. Núm. 149, 1982, pp. 200-218.
- Savage, D. F., y D. E. Russell, "Mammalian paleofaunas of the World". London, Addison-Wesley Publ. Comp., 1983, 432 pp.
- Simpson, G. G., J. L. Minoprio y R. Pascual, "The mammalian fauna of the Divisadero Largo Formation, Mendoza, Argentina". University Harvard, Museum Comparative Zoology, Bulletin. Núm. 127, 1962, pp. 239-293.
- _____, "Splendid isolation-The curious history of South American Mammals". Yale University Press, New Haven, Connecticut, 1980, 266 pp.

- Wilson, J. A., "Vertebrate biostratigraphy of Trans-Pecos and Northern Mexico", en K. Seewald, y D. Sundeen (eds.), "The Geologic framework of the Chihuahua Tectonic Belt". Symposium in honor of Professor R. K. DeFord. West Texas Geological Society and University Texas-Austin, 1970, pp. 157-166.
- _____, "Stratigraphic occurrence and correlation of Early Tertiary vertebrate faunas of Trans-Pecos Texas, Part I: Vieja area". Texas Memorial Museum, Bulletin Núm. 25, 1977, pp.1-42.
- _____, "Geochronology of The Trans-Pecos Texas Volcanic Field". New Mexico Geological Society, Guidebook 3, First. Field Conference, 1980, pp. 205-211.
- Wilson, J. A., y J. A. Schiebout, "Early Tertiary vertebrate faunas, Trans-Pecos Texas: Amynodontidae". Texas Memorial Museum, The Pearce-Sellards Ser. 33, 1981, pp. 1-62.
- Wood, A. E., "The origin of the caviomorph rodents from the source in Middle America: A clue to the area of the origin of the platyrrhine primates", en R. L. Ciochon, y A. B. Chiarelli (eds.), "Evolutionary Biology of the New World monkeys and continental drift". New York. Plenum Press, 1981, pp. 79-91.
- _____, "Northern waif primates and rodents" en G. Stehli, y S. D. Webb (eds.), "The great American faunal interchange", Plenum Press, New York, 1985, pp. 267-282.
- Wood, A. E., y B. Patterson, "The rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonia and the beginnings of South American rodent evolution". University Harvard, Museum Comparative Zoology, Bulletin. Núm. 120, 1959, pp. 279-428.

El registro mastofaunístico miocénico en México y sus implicaciones geológico-paleontológicas

*Eduardo Jiménez-Hidalgo, Ismael Ferrusquía-Villafranca **
*Víctor Manuel Bravo-Cuevas ***

Introducción

El Mioceno fue una época de gran actividad tectónica conducente a la formación de enormes cordilleras, vulcanismo intenso y variaciones en el nivel del mar, que modificaron la configuración del litoral. También ocurrieron cambios climáticos importantes a escala mundial, que dieron lugar al desarrollo y diversificación de ecosistemas con una vegetación abierta (*i.e.*, de cubierta arbórea limitada y preponderancia de pastos y vegetación baja), de pobre calidad y baja biomasa, así como al desarrollo de grandes herbívoros que se alimentaban de ella (Potts y Behrensmeyer, 1992). Durante el Mioceno temprano ocurrió un incremento global en la temperatura comparable sólo con el acaecido en el Eoceno (Janis, 1982). Al inicio del Mioceno medio descendió notoriamente la temperatura y se estableció un marcado gradiente térmico latitudinal, que afectó también el régimen de lluvia y produjo una marcada estacionalidad. Apareció vegetación de baja biomasa y calidad (sabana, estepa), tanto en latitudes altas como en bajas (Wolf, 1985; Singh, 1988), de suerte que durante el Mioceno tardío, se intensificó la baja de temperatura y ocurrió la expansión de la vegetación típica de hábitats abiertos y áridos (Janis, 1982). Estos cambios ambientales y bióticos introdujeron nuevas presiones de selección para los vertebrados (en especial los mamíferos) presentes en esta época, modulando su evolución de muy diversas formas.

El extenso territorio nacional contiene registros tangibles de los procesos ocurridos durante el Mioceno, cuyo estudio en el ámbito geológico coadyuvaría a la diferenciación estratigráfica del Terciario, y en el paleontológico, a un mayor conocimiento de los mamíferos prepliocénicos del país. Esto es fundamental para el cabal entendimiento de la evolución faunística en el Continente Americano, así como para dilucidar la evolución biogeográfica y ponderar la posibilidad de que algunos taxa se

* Depto. Paleontología, Instituto de Geología, UNAM.

** Museo de Investigación y Laboratorio de Paleontología. Centro de Investigaciones Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

hubiesen diversificado en regiones tropicales de gran complejidad geomorfológica (Mesoamérica por ejemplo), desplazándose posteriormente hacia otras. De igual forma, se contribuiría al entendimiento de la evolución geológica y tectónica Cenozoica, toda vez que los mamíferos, debido a su rápida diferenciación cronológica y ecobiogeográfica, constituyen excelentes indicadores geocronológicos, ecológicos y biogeográficos en secuencias continentales, donde otros indicadores son escasos o inexistentes; por ello su estudio e investigación sistemática reviste gran importancia.

México cuenta con un registro fósil de vertebrados moderadamente satisfactorio a partir del Mioceno medio (Ferrusquía-Villafranca, 1978, 1990a), el cual procede de nueve áreas; cuatro de ellas se encuentran en el noroeste del país, una en el centro y cuatro en el sureste (Fig.1). De éstas, cinco son Hemingfordianas y cuatro Barstovianas.

El propósito del presente trabajo es dar a conocer el estado actual del conocimiento de las faunas mesomiocénicas mexicanas, así como discutir algunas de sus implicaciones geológicas y paleobiológicas. Las faunas del Mioceno tardío serán tratadas en otro capítulo de este mismo volumen.

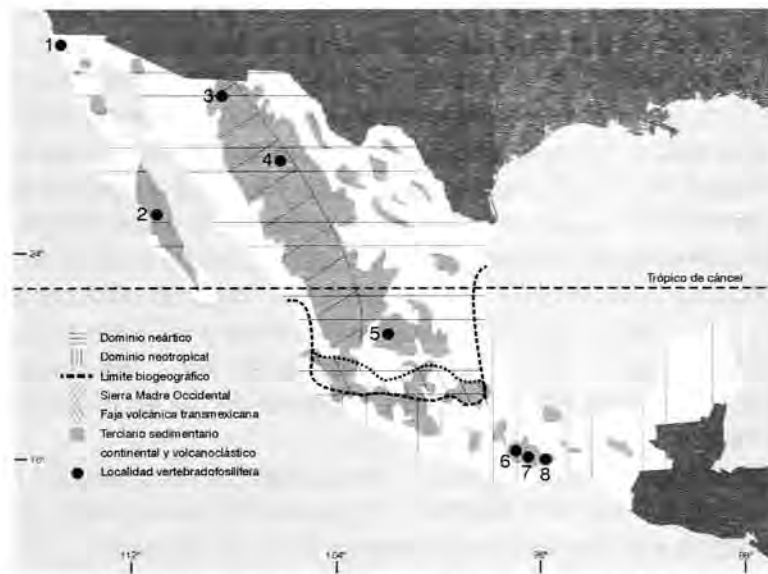


Figura 1. Localidades miocénicas de México consideradas en este trabajo.

1.- La Misión, Hemingfordiano de Baja California; 2.- La Purísima, Barstoviano de Baja California Sur; 3.- Tubutama, Hemingfordiano de Sonora; 4.- Yécora, Hemingfordiano de Sonora; 5.- El Zoyatal, Hemingfordiano de Aguascalientes; 6.- Suchilquitongo, Hemingfordiano de Oaxaca; 7.- Matatlán, Barstoviano de Oaxaca; 8.- Nejapa, Barstoviano de Oaxaca; 9.- Ixtapa, Barstoviano de Chiapas.

El registro mastofaunístico del noroeste

Estos registros provienen de localidades ubicadas en los Estados de Baja California, Baja California Sur y Sonora. Tres de ellas son de edad Hemingfordiana y una es de edad Barstoviana; los registros terrestres fueron estudiados y dados a conocer por Ferrusquía-Villafranca (1990a), y hasta la fecha no se ha realizado trabajo paleontológico ulterior en las áreas.

Marco geográfico y geológico

Fáunula La Misión, Hemingfordiano de Baja California

El área de donde proceden los fósiles se encuentra en la porción noroccidental de Baja California (Fig. 1), entre los 32° 01'-32° 10' Lat. N y los 116° 45'- 116° 53' Long. W. De acuerdo con Minch *et al.* (1970) y Ferrusquía-Villafranca (1990a), el basamento cristalino está formado por cuerpos de roca prebatolíticos metavolcánicos y metasedimentarios referibles a la Formación Alisitos, la cual se halla intrusionada por un cuerpo cuarzodiorítico relacionado con la actividad batolítica regional. Dicho cuerpo, a su vez, está discordantemente cubierto por la Formación Rosario, de edad Campaniana-Maestrichtiana. La secuencia cenozoica incluye a la Formación Playa Rosarito, brechas sedimentarias y depósitos Cuaternarios. La Formación Playa Rosarito se encuentra constituida por una secuencia de derrames basálticos de olivino, cubiertos por una unidad delgada -principalmente marina- formada por lapilli pumáceo fino, tobas y areniscas arkósicas fino- a crasogranudas, mal clasificadas, diversamente consolidadas y dispuestas en estratos delgados. De esta unidad, procede la Fáunula La Misión, así como otros fósiles. Con base en los moluscos *Turritella ocoyana*, *Chione temblorensis* y *Anadara topangensis*, Minch *et al.* (1970) fecharon a la Formación Playa Rosarito (y a sus fósiles) como perteneciente al Hemingfordiano, equivalente a la Formación Temblor de California, Estados Unidos.

Fáunula La Purísima, Barstoviano de Baja California Sur

El área se encuentra en la parte noroeste de Baja California Sur, entre los 26° 05'-26° 15' Lat. N y los 112° 00'-112° 15' Long. W (Fig. 1). La unidad más antigua que aflora es la Formación San Gregorio, del Oligoceno tardío; ésta consiste de diatomita laminada, areniscas y pizarras fosfatadas interestratificadas, así como de tobas vítricas. La Formación San Isidro sobreyace de manera discordante a la unidad anterior y está constituida por areniscas, limolitas y pizarras, coquina y conglomerados. Esta uni-

dad se encuentra en contacto transicional diacrónico con la Formación Comondú y porta los vertebrados fósiles. Con base en el fechamiento radiométrico de las tobas interestratificadas de la Formación Comondú, se obtuvo una edad de 13-14.5 Ma, que la ubica en el Barstoviano y proporciona la edad de los mastofósiles (Ferrusquía-Villafranca, 1990a). Las unidades anteriores se hallan discordantemente cubiertas por derrames basálticos de clinopiroxena y olivino. Culmina la secuencia con los depósitos cuaternarios (*op. cit.*).

Hallazgo único Tubutama, Hemingfordiano de Sonora

El área se encuentra en la porción noroeste de Sonora, entre los 30° 55'-31° 05' Lat. N y los 111° 20'-111° 35' Long. W (Fig. 1). De acuerdo con Arriaga-Meléndez *et al.* (1986) y Ferrusquía-Villafranca (1990a), el basamento cristalino incluye esquisto de muscovita-biotita y gneiss cuarzo-feldespático; su edad no se conoce con precisión y ha sido asignado tentativamente como Mesozoico Indiferenciado. Esta unidad se halla intrusionada por un granito Cretácico. Pequeños cuerpos de areniscas y pizarras Cretácicas tardías completan la secuencia Mesozoica. La secuencia Cenozoica incluye cinco unidades informales que sobreyacen discordantemente a la anterior. La primera de ellas consiste en piroclastos andesíticos y riolíticos, así como en brechas y aglomerados; con base en fechamiento radioisotópico se obtuvo una edad de 33.9 Ma, que la ubican en el Oligoceno tardío. La segunda unidad sobreyace concordantemente a la primera e incluye areniscas subarkósicas lacustres y limo dispuesto en estratos delgados. La tercera, en su parte basal, está constituida por derrames basálticos; en su parte media consiste en areniscas arkósicas fino- a mesogranudas con estratificación delgada a mediana, intercaladas por limo y arcilla. De estratos de esta misma composición se recolectó el material fósil, y a partir de éste se obtuvo una edad Hemingfordiana para los estratos portadores (Ferrusquía-Villafranca, 1990a). La cuarta unidad sobreyace concordantemente a la anterior y se halla constituida por areniscas subarkósicas de grano grueso y estratificación mediana; la quinta, también sobreyace concordantemente a la anterior y está constituida por un conglomerado polimíctico rojo. La Formación ?Báucarit sobreyace discordantemente a la unidad anterior. Terminan la secuencia depósitos cuaternarios que incluyen aluvión y suelo.

Hallazgo único Yécora, Hemingfordiano de Sonora

El área se halla unos 240 km al ESE de Hermosillo Sonora, entre los 28° 15'-28° 25' Lat. N y los 108° 45'-109° 00' Long. W (Fig. 1). La secuencia

terciaria incluye una unidad volcánica indiferenciada conformada por derrames basálticos, andesíticos y piroclásticos; esta unidad se ha asignado tentativamente al Oligoceno tardío (Ferrusquía-Villafranca, 1990a). La unidad siguiente está constituida por tobas silíceas y areniscas arkósicas. De esta unidad fue recuperado el material fósil, y con base en él, se le asigna una edad Hemingfordiana. La última unidad está formada por material volcánico indiferenciado probablemente de edad Pliocénica. El Cuaternario está representado por aluvión (*op. cit.*)

Diversidad taxonómica

En el registro mastofaunístico del Noroeste mexicano, se encuentran representados 4 órdenes, 5 familias, 5 géneros y 6 especies (Tablas 1 y 2).

Tabla 1. Diversidad taxonómica registrada durante el mioceno medio en México. Abreviaturas: LM, La Misión, Baja California; TB, Tubutama, Sonora; Ye, Yécora, Sonora; Zo, Zoyatal, Aguascalientes; Su, Suchilquitongo, Oaxaca; LP, La Purísima, Baja California Sur; Ma, Matatlán, Oaxaca; Ne, Nejapa, Oaxaca; Ix, Ixtapa, Chiapas.									
	Mioceno Medio								
	Hemingfordiano					Barstoviano			
	Norte		Centro	Sur		Norte	Sur		
	LM	TB	Ye	Zo	Su	LP	Ma	Ne	Ix
Orden Carnívora									
Familia Felidae Gen. & sp. indet.							•		
Familia Mustelidae cf. <i>Leptarctus</i> sp							•		
<i>Plionictis oaxaquensis</i>								•	
Familia Canidae <i>Euplocyon</i> cf. <i>E. praedator</i> Gen. & sp. indet.						•		•	
Orden Rodentia									
Fam., Gen. et sp. indet. A								•	
Fam., Gen. et sp. indet. B							•		
Orden Lagomorpha									
Familia Leporidae <i>Hypolagus sonoranus</i> cf. <i>Prosthennops</i> sp.			•					•	

Continuación de la tabla 1. Diversidad taxonómica registrada durante el mioceno medio en México.

Abreviaturas: **LM**, La Misión, Baja California; **TB**, Tubutama, Sonora; **Ye**, Yécora, Sonora; **Zo**, Zoyatal, Aguascalientes; **Su**, Suchilquitongo, Oaxaca; **LP**, La Purísima, Baja California Sur; **Ma**, Matatlán, Oaxaca; **Ne**, Nejapa, Oaxaca; **Ix**, Ixtapa, Chiapas.

	Mioceno Medio								
	Hemingfordiano					Barstoviano			
	Norte			Centro	Sur	Norte	Sur		
	LM	TB	Ye	Zo	Su	LP	Ma	Ne	Ix
Orden Artiodactyla									
Familia Tayassuidae									
<i>Dyseohyus</i> cf. <i>D. stirtoni</i>				•					
Familia Merycoidodontidae									
<i>Merychys elegans</i>				•					
<i>Merychys</i> aff. <i>M. minimus</i>					•				
Familia Camelidae									
<i>Aguacalientia wilsoni</i>				•					
cf. <i>Pliauchenia</i> sp.								•	
cf. <i>Procamelus</i> sp.								•	
cf. <i>Protolabis</i> sp.							•	•	
<i>Stenomylus tubutamensis</i>		•							
Gen. & sp. indet.	•								
Familia Protoceratidae									
cf. <i>Paratoceras</i> sp.					•				
Gen. et sp. nov.					•				
?Protoceratidae Gen. & sp. Indet.							•	•	
Familia Leptomerycidae									
? <i>Pseudoparablastomeryx</i> sp.							•		
Infraorden Pecora									
Fam., Gen. et sp. indet A							•	•	
Fam., Gen. et sp. indet B							•	•	
Familia Antilocapridae									
<i>Merycodus sabulonis</i>								•	
?Antilocapridae Gen. & sp. indet.								•	
Orden Perissodactyla									
Familia Equidae									
<i>Merychippus</i> cf. <i>M. sejunctus</i>							•	•	
<i>Merychippus</i> cf. <i>M. californicus</i>								•	
<i>Merychippus</i> cf. <i>M. primus</i>							•	•	
<i>Merychippus</i> sp.					•				
<i>Calippus</i> sp.								•	
? aff. <i>Cormohipparion</i> sp. n. Descr.									•
<i>Pliohippus</i> aff. <i>P. pernix</i>							•	•	
<i>Neohipparion</i> aff. <i>N. trampasense</i>								•	
Familia Rhinocerotidae									
cf. <i>Menoceras</i> sp.				•					
cf. <i>Teleoceras</i> sp.									•
Gen. et sp. indet.					•		•	•	

Continuación de la tabla 1. Diversidad taxonómica registrada durante el mioceno medio en México. Abreviaturas: LM, La Misión, Baja California; TB, Tubutama, Sonora; Ye, Yecora, Sonora; Zo, Zoyatal, Aguascalientes; Su, Suchilquitongo, Oaxaca; LP, La Purísima, Baja California Sur; Ma, Matatlán, Oaxaca; Ne, Nejapa, Oaxaca; Ix, Ixtapa, Chiapas.									
	Mioceno Medio								
	Hemingfordiano					Barstoviano			
	Norte			Centro	Sur	Norte	Sur		
	LM	TB	Ye	Zo	Su	LP	Ma	Ne	Ix
Orden Proboscidea									
Familia Gomphotheriidae <i>Gomphotherium</i> sp.								•	•
Orden Desmostyliaa									
Familia Desmostylidae <i>Desmostylus hesperus</i> <i>Desmostylus</i> sp.	•					•			

Fáunula La Misión

Los fósiles recuperados de la Formación Playa Rosarito son en su mayoría marinos e incluyen diatomeas, foraminíferos, gasterópodos, pelecípodos, cangrejos, tiburones, rayas, aves, cetáceos, pinípedos, *Desmostylus* sp. y al camélido Gen. et sp. indet., único organismo terrestre de este conjunto (Minch *et al.*, 1970; Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

Fáunula La Purísima

Esta fáunula está constituida por el mamífero marino *Desmostylus hesperus*, y el cánido *Euplocyon* cf. *E. praedator* (Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

Hallazgo único Tubutama

Este se halla representado por una nueva especie de camélido, *Stenomylus tubutamensis* (Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

Hallazgo único Yecora

De esta área se recuperó *Hypolagus sonoranus*, un lepórido que originalmente fue reconocido como *Archeolagus sonoranus* (Álvarez, 1963), y cuya asignación taxonómica fue modificada por Ferrusquía-Villafranca (1990a).

**Tabla 2. Resumen taxonómico
paleomastofaunístico del mioceno medio mexicano**

Abreviaturas: **LM**, La Misión, Baja California; **TB**, Tubutama, Sonora;
Ye, Yécora, Sonora; **Zo**, Zoyatal, Aguascalientes; **Su**, Suchilquitongo, Oaxaca;
LP, La Purísima, Baja California Sur; **Ma**, Matatlán, Oaxaca; **Ne**, Nejapa, Oaxaca; **Ix**, Ixtapa, Chiapas.

	Hemingfordiano					Barstoviano				Mioceno Medio total
	LM	TB	Ye	Zo	Su	LP	Ma	Ne	Ix	
Número de órdenes	2	1	1	2	2	2	4	5	2	7
Número de familias	2	1	1	4	4	2	10 (3)	12 (3)	3	18 (4)
Número de géneros	2 (1)	1	1	4	5 (1)	2	11 (4)	19 (8)	3	35 (9)
Número de especies	2 (1)	1	1	4	5 (1)	2	12 (4)	22 (8)	3	40 (10)
Los números entre paréntesis indican taxa indeterminados.										

Consideraciones paleobiológicas

El Norte de México incluye algo más de la mitad de todo el territorio nacional. El intervalo geocronológico Hemingfordiano-Barstoviano corresponde a unos 10 Ma. El registro mastofaunístico de este vasto territorio y extenso intervalo lamentablemente es muy escaso, incluye sólo tres registros Hemingfordianos y uno Barstoviano, evidenciando lo reducido y aleatorio del muestreo realizado, así como la enorme posibilidad de encontrar taxa adicionales. Tal vez lo más significativo sea la presencia de una nueva especie de camélido estenomilino, ya que este linaje es muy diferente al resto de los camélidos y tiene una distribución que se restringe al Suroeste de Estados Unidos-Noroeste de México. El lepórido *Hypolagus* es el registro miocénico más meridional de esta familia en Norteamérica.

Significación geológica

La presencia de los registros teriológicos ha contribuido a establecer la edad geológica de la secuencia Terciaria en las localidades donde se les ha encontrado. Ello ha posibilitado un mejor entendimiento de su evolución geológica. En Baja California, donde se puede apreciar una interdigitación

de estratos marinos y continentales, sería posible realizar una calibración geocronológica altamente confiable (Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

El registro mastofaunístico del centro

La única fauna reconocida en esta región es la fauna local El Zoyatal, recolectada en el estado de Aguascalientes, a la cual se le ha asignado una edad Hemingfordiana media. Esta fauna fue descrita por Dalquest y Mooser (1974), originalmente estaba constituida por el rinoceronte *Aphelops*, el tayasúido *Dyseoyus* cf. *D. stirtoni*, el oreodonte *Merychys* cf. *M. elegans*, y el camélido *Miotylopus wilsoni*, que representaba una nueva especie. Posteriormente, Stevens (1977) revisó el material de camélido y observó que no pertenecía a *Miotylopus*, sino que en realidad representaba un nuevo género, al cual nombró *Aguascalientia*, conservando el nombre específico; asimismo, asignó de manera definitiva el oreodonte a *Merychys elegans*. Algunos años después Ferrusquía-Villafranca (1990a), determinó que el rinoceronte era más cercano a *Menoceras*, y lo asignó de manera tentativa a este género. Es de señalar, que actualmente *Dyseoyus stirtoni* es un sinónimo de *Prosthennops xiphodonticus* (Wright, 1998).

Marco geográfico y geológico

El área se ubica en la porción central del estado, entre los 21° 46'-21° 58' Lat. N y los 102° 08'-102° 20' Long. W. La unidad litoestratigráfica más antigua que aflora en el área es la Riolita Ojo Caliente (Hernández-Láscares, 1981), cuyo contacto superior es discordante con el aluvión cuaternario. La edad de esta riolita se desconoce. La siguiente unidad es la Toba Zoyatal, la cual está constituida por tobas riolíticas cristalovítricas medianamente o bien soldadas, de grano medio, estratificación fina a media, localmente retrabajada. Estratos de esta composición portaron los vertebrados fósiles recuperados, que permitieron ubicar esta unidad en el Hemingfordiano medio (Stevens, 1977; Ferrusquía-Villafranca, 1990a). Fuera del área, la Toba Zoyatal sobreyace no concordantemente a cuerpos riolíticos semejantes a los de la Riolita Ojo Caliente. La Toba Aguascalientes y otros depósitos cuaternarios, incluidos aluvión, coluvión y suelo, sobreyacen discordantemente a las unidades precedentes (Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

Diversidad taxonómica

En la fauna El Zoyatal, se encuentran representados 2 órdenes y 4 familias, géneros y especies (Tablas 1-2).

Consideraciones paleobiológicas

El registro mastofaunístico está conformado exclusivamente por herbívoros de talla mediana y grande, lo cual refleja un sesgo en el muestreo, ya que en una comunidad equilibrada existen organismos de muy diversas tallas (y hábitos alimenticios). Se infiere que el ambiente en el que se desarrolló la fauna estaba constituido por una sabana boscosa, dada la presencia de los taxa ramoneadores *Aguascalientia wilsoni* y el oreodonte, así como por el rinoceronte pacedor cf. *Menoceras*; ello indica que en el área coexistieron vegetación baja, pastos y zonas arboladas.

Con relación a *Aguascalientia wilsoni*, Stevens (1977) propone que el linaje al que pertenece (Floridatragulinae) probablemente derivó de algún ancestro presente en México o América Central, lo cual explicaría la escasez del registro de este tipo de camélidos en los Estados Unidos.

Significación geológica

La presencia de la fauna local El Zoyatal, permitió establecer la edad geológica de la Toba Zoyatal, que es una unidad litoestratigráfica de gran extensión en el Centro de México. Dado el carácter volcánico y volcanoclástico de esta unidad, su fechamiento también permite conocer la edad de la actividad volcánica silícica explosiva de esta región, la cual a su vez está asociada a deformación extensional y al desarrollo de fosas y pilares tectónicos en la Altiplanicie mexicana.

El registro mastofaunístico del sureste

En esta zona del país es donde se ha realizado mayor cantidad de trabajo geológico y paleontológico, el cual se inició con el informe de Stirton (1954), en el que describe material perteneciente al équido *Merychippus* y a un camélido indeterminado, procedentes de estratos cercanos al poblado El Gramal, área Nejapa del estado de Oaxaca; esta fauna fue nombrada por el autor como fauna local El Gramal y constituye el primer registro de mamíferos mesomiocénicos de México y Mesoamérica. Posteriormente Wilson (1967) visitó la localidad y encontró material adicional de *Merychippus*, así como nuevo material perteneciente a *Gomphotherium* y a un protocerátido. Tiempo después el mismo autor realizó trabajo paleontológico en el Valle de Oaxaca (Wilson y Clabaugh, 1970), donde recolectó material asignable al oreodonte *Merychys* al noroeste del valle, y a *Merychippus* en su porción suroccidental. Esta es la primera mención de restos fósiles mesomiocénicos en el Valle de Oaxaca. El trabajo paleontológico fue continuado intermiten-

temente en la década siguiente, y fue hasta los 80's cuando se trabajó ya de manera sistemática (Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

El registro se halla representado por tres faunas oaxaqueñas (una de ellas es Hemingfordiana media y las otras dos son Barstovianas medias), y una chiapaneca (también Barstoviana).

Marco geográfico y geológico

Fauna Suchilquitongo, Hemingfordiano medio de Oaxaca Central

El área de donde proceden los restos fósiles se encuentra en la parte nor-occidental del Valle de Oaxaca, entre los 17°10'-17°20' Lat. N y los 96°45'-97° 00' Long. W (Fig. 1). La unidad más antigua es el Complejo Oaxaqueño constituido por metamorfitas de alto grado. Sus relaciones estratigráficas son discordantes con las adyacentes unidades Meso y Cenozoicas; su edad probable es Proterozoica tardía (Fries *et al.*, 1962; Anderson & Silver, 1971). La siguiente unidad es un Complejo Metamórfico ?Paleozoico (Ferrusquía-Villafranca, 1990b), conformado por un esquisto de cuarzo-albita-clorita-epidota. Esta unidad está en contacto por falla con la secuencia Cretácica.

La secuencia Jurásica se encuentra representada por la Formación Yogana. Esta unidad descansa discordantemente sobre el Complejo Oaxaqueño y se encuentra sobreyacida por calizas Cretácicas aptianas y Aptiano-cenomanianas (*op. cit.*).

La Formación Suchilquitongo, de origen fluvial y lacustre, portadora de la fauna, se encuentra constituida por sedimentos volcanoclásticos finos (limolitas, arcillitas y limolitas tobáceas), sedimentos finos asociados (limolitas, arcillitas, areniscas y conglomerados) y tobas interestratificadas a varios niveles por calizas silicificadas. Sobreyace discordantemente al basamento Precenozoico y es sobreyacida por el Conglomerado Telixtlahuaca o por los depósitos cuaternarios. El Miembro Etlá de esta formación (Wilson y Clabaugh, 1970), está constituido por una toba vítrica bien litificada. Estudios radioisotópicos del Miembro Etlá proporcionaron una edad de 19.3-20.6 Ma (Ferrusquía-Villafranca y McDowell, 1996 en prensa), que biogeocronológicamente la ubican en el Hemingfordiano medio, y establecen esta fecha como la edad máxima de la mastofauna Suchilquitongo.

La última unidad Terciaria que aparece en el área es el Conglomerado Telixtlahuaca (Ferrusquía-Villafranca, 1990b), constituido por conglomerados polimícticos interestratificados con arcillitas, limolitas y areniscas tobáceas. Sobreyace discordantemente al Complejo Oaxaqueño y está sobreyacido discordantemente por los depósitos aluviales Cuaternarios. La edad probable de esta unidad es Plioceno (Wilson y Clabaugh 1970).

Finalmente, depósitos Cuaternarios (aluvión y suelo) completan la secuencia Cenozoica.

Fauna Matatlán, Barstoviano medio de Oaxaca Central

El área de donde proceden los fósiles se encuentra en la porción suro-oriental del Valle de Oaxaca, entre los 16°50'-17°00' Lat. N y los 96°15'-96°30' Long. W (Fig. 1). La secuencia Precenozoica incluye cuerpos formados por calizas y calcarenitas de edad Cretácica, que se encuentran sobreyacidas por las unidades Cenozoicas (Ferrusquía-Villafranca, 1990c). La secuencia Terciaria está representada por la Toba Mitla, la Formación Matatlán, y la Unidad Informal Conglomerática (*op. cit.*).

La Toba Mitla está formada por tobas félsicas de flujo y comprende dos miembros informales. El Miembro Informal Inferior presenta con más frecuencia variedades tobáceas vítricas y liticovítricas. En el Miembro Informal Superior las variedades texturales más comunes son la cristalo-vítrica y la vítrico-cristalina. Esta toba sobreyace discordantemente a las calizas Cretácicas y se encuentra subyacida en discordancia por la Formación Matatlán. El fechamiento radiométrico de muestras del Miembro Informal Superior indica edades radioisotópicas K-Ar de 14.3 a 15.3 Ma (Ferrusquía-Villafranca, 1990c; Ferrusquía-Villafranca & McDowell, 1996 en prensa), que denotan una edad Barstoviana media.

La Formación Matatlán (Ferrusquía-Villafranca, 1990c), portadora de los restos fósiles, se encuentra constituida por sedimentos volcanoclásticos finos, sedimentos finos asociados, así como por arcillitas y tobas interestratificadas a varios niveles. La fracción volcánica original estuvo expuesta a la intemperización y a la erosión, y fue selectivamente redepositada mediante procesos fluviales y lacustres. De esta variedad se recuperaron los ejemplares de vertebrados fósiles. La Formación Matatlán sobreyace discordantemente a la Toba Mitla, así como a la secuencia Cretácica, y subyace de manera discordante a los depósitos Cuaternarios. Los datos geocronométricos obtenidos para la Toba Mitla, que oscilan entre 14.3 a 15.3 Ma, corresponden al Barstoviano medio y establecen la edad máxima probable para la Formación Matatlán y el conjunto paleomastofaunístico recuperado de ella.

La Unidad Informal Conglomerática completa la secuencia Terciaria y se encuentra representada por un conglomerado deleznable de gravas, guijas y cantos de caliza, vulcanitas riolíticas y riodacíticas, interestratificado por arenisca tobácea; aparentemente sobreyace de manera discordante a las areniscas tobáceas de la Formación Matatlán, por lo que se propone que este cuerpo tenga una edad probablemente Post-miocénica i.e. Pliocénica (Ferrusquía-Villafranca, 1990c). Finalmente, el sistema Cuaternario está representado por depósitos aluviales, coluviales y suelos.

***Fauna Nejapa, Barstoviano medio de
la Región Occidental del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca***

El área de donde proceden los fósiles se encuentra ubicada en la parte centro-meridional del Estado, entre los 16°30'-16°40' Lat. N y los 95°55'-96°10' Long. W (Fig. 1). El basamento Precenozoico incluye a la Unidad Informal Tobácea Lajarcia y a la Unidad Informal Lávica. La primera está constituida por una toba vitríca a cristalovítrica; sus relaciones estratigráficas y su edad se desconocen y sólo con base en el metamorfismo que se presenta se da una asignación Precenozoica. La Unidad Informal Lávica está constituida por una andesita, una toba cristalina y una roca afanítica filitizada alterada. Las relaciones estratigráficas y edad de la Unidad Informal Lávica no se conocen con precisión, al igual que con la unidad anterior, la asignación Precenozoica se basa en el metamorfismo que presentan los cuerpos incluidos (Ferrusquía-Villafranca, 1990d).

La secuencia Cenozoica se halla representada por el Conglomerado Limón, la Toba Yautepec, la Formación El Camarón y los depósitos Cuaternarios.

El Conglomerado Limón está constituido por un conglomerado de filarenitas y calcilita de cantos y gravas; sus relaciones estratigráficas son imprecisas, el contacto inferior no aflora, sin embargo, en la parte suroriental del cuerpo, la Toba Yautepec sobreyace de manera discordante al Conglomerado Limón. La edad del conglomerado se interpreta a través de su posición estratigráfica, y se considera Premiocénica media [Ferrusquía-Villafranca, 1995 (en prensa)].

La Toba Yautepec está constituida por tobas vítricas, vítrico-cristalinas, lapílicas pumíticas de composición riolítica y soldamiento variable. Se encuentra sobreyacida de modo discordante por la Formación El Camarón. El fechamiento radiométrico de muestras líticas de la toba indica edades radioisotópicas K-Ar de 14.96 a 16.47 Ma [(Ferrusquía-Villafranca, 1990a, 1990d y 1995 (en prensa)); Ferrusquía-Villafranca y MacDowell, 1996 en prensa), que indican que la unidad se generó en el Mioceno medio.

La Formación El Camarón está integrada por el Miembro Informal Inferior y el Miembro Informal Superior. El primero se halla constituido por tobarenita arcillo-limosa y limo-arcillosa; de estratos de esta composición proceden los restos de vertebrados fósiles. El Miembro Informal Superior está en contacto gradual con el Inferior y se encuentra constituido por tobarenita y conglomerado. Las estructuras primarias de esta unidad son indicativas de ambientes fluviales y lacustres. Esta formación sobreyace de modo discordante a la Toba Yautepec, y a su vez se encuentra sobreyacida discordantemente por los depósitos Cuaternarios. Las edades radioisotópicas de la parte superior de la Toba Yautepec (14.96 a 16.47

Ma) indican una edad Miocénica media (Barstoviano medio), por lo que esta es la edad máxima de la Formación El Camarón; ésta asignación se confirma por la composición taxonómica de los mastofósiles recuperados de ella (Ferrusquía-Villafranca, 1990d). Finalmente, el Sistema Cuaternario incluye depósitos aluviales, coluviales y suelos.

Fauna Local Ixtapa, Barstoviano de Chiapas

El área de donde proceden los fósiles se encuentra en la porción nor-oriental del Estado, entre los 16° 45'-16° 55' Lat. N y los 92° 50'-93° 00' Long. W. La unidad más antigua que aflora en la zona es la Formación Ocozocuatla, del Cretácico tardío y de origen marino. La secuencia Terciaria sobreyace de manera concordante a la unidad anterior; incluye a los Grupos La Esperanza, Simojovel, Modelo y Río Hondo, de origen litoral y marino. El llamado Grupo Río Hondo (indiferenciado), sobreyace discordantemente a las unidades anteriores, consiste en conglomerados, areniscas y limolitas así como volcanoclásticos. Subsecuentemente, en un estudio geológico detallado del área [Ferrusquía-Villafranca, 1996 (1997)], esta unidad fue descartada y en su lugar se propusieron varias formaciones, una de ellas es la Formación Ixtapa. De esta unidad se recolectaron los restos fósiles, y con base en ellos, se asignó una edad barstoviana a ésta. Finalmente, areniscas tobáceas, aluvión y suelo culminan la secuencia (Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

Diversidad taxonómica

En el registro mastofaunístico del sureste se encuentran representados 5 órdenes, 16 familias, 25 géneros y 29 especies (Tablas 1-2), tanto de carnívoros como de herbívoros de diferentes tallas, lo cual sugiere que a pesar de la relativa escasez del registro, éste refleja cierta armonía trófica de la comunidad a la que perteneció esta fauna.

Consideraciones paleobiológicas

De los taxa reconocidos en esta región del país, los carnívoros ocupan una pequeña fracción y se encuentran representados por los mustélidos *Plionictis oaxaquensis* de talla pequeña, y cf. *Leptarctus* sp. de talla mediana, un félido de talla grande, comparable en tamaño con un tigre, y un cánido de talla mediana, semejante en tamaño al de un pastor alemán.

Los mamíferos herbívoros son predominantes y presentan una gran diversidad de tallas, que van desde el tamaño de una liebre, ejemplificado por el artiodáctilo *Pseudoparablastomeryx* sp., hasta organismos ligeramente más pequeños que un elefante asiático, tal es el caso de

Gomphoterium sp. En lo que respecta a los hábitos alimenticios, las mastofaunas incluyen pacedores, como los équidos, rinocerótidos y antilocápridos; ramoneadores como los gonfoterios, leptomerícidos y oreodontes, así como mamíferos de dieta mixta, es decir que se alimentaban tanto de pastos como de vegetación arbustiva y arbórea, como los camélidos, protocerátidos y tayasúidos.

En lo general el registro sugiere asociaciones faunísticas equilibradas, semejantes a las comunidades actuales, en las que la mayor parte de la biomasa está constituida por los herbívoros y sólo una pequeña porción por los carnívoros.

Los pacedores indican que en el Sureste Mexicano existieron zonas abiertas con pastos y vegetación baja; en tanto que los ramoneadores y los de dieta mixta denotan zonas arboladas. De esa forma, se infiere que el marco ambiental de esta región durante el Mioceno fue una sabana asociada a un bosque tropical, con un mosaico de estos dos tipos de vegetación, en el que la primera ocuparía las planicies donde se hallarían los pacedores; y el bosque, ocupando las laderas de montañas y un mosaico de lomeríos, se trataría posiblemente de selva baja caducifolia, en donde se encontrarían los ramoneadores y los herbívoros de dieta mixta.

Significación geológica

En los Valles Centrales de Oaxaca se recolectaron la fauna Hemingfordiana Suchilquitongo, y la fauna Barstoviana Matatlán de sendas localidades distantes unos 60 km; ambas proceden de estratos tobáceos asociados a unidades piroclásticas, las Tobas Etlá y Mitla respectivamente, de apariencia megascópica y composición semejante, pero de edades diferentes: 20 Ma en la primera y 15 Ma en la segunda. Este hecho es indudablemente peculiar, ya que denota la existencia de por lo menos dos pulsos de actividad volcánica silícica explosiva en esta región, separados en el tiempo por un intervalo de 5 Ma. Dado que el fechamiento es crítico, el poder corroborar la edad radioisotópica obtenida de las tobas con la paleontológica, resulta muy importante.

Por otro lado, las edades Barstovianas de las faunas Nejapa e Ixtapa corroboran también las edades radioisotópicas de 15 Ma que se han obtenido para las Tobas Yautepéc e Ixtapa, las cuales evidencian que la actividad volcánica silícica explosiva mesomiocénica se extendía desde la parte sur de los Valles Centrales en Oaxaca, a la Región Istmica y hasta el centro-oeste de Chiapas, en una faja de por lo menos 300 km de longitud. Este hecho no concuerda con la interpretación geológica prevaleciente, que asocia la actividad volcánica y magmática en el sureste mexicano con el desplazamiento hacia el oriente del llamado Bloque Chortis (Centroamérica Septentrional), que habría expuesto sucesivamente el

Margen Pacífico de México a la subducción de la Placa Cocos. La solución a este problema requiere extenso trabajo geológico y paleontológico adicional. La actividad volcánica en esta región ha estado asociada a deformación tectónica conducente al desarrollo de pilares (horsts) y fosas (grabens), en estas últimas se ha conservado la secuencia Terciaria. Ello le ha conferido una gran complejidad fisiográfica a este territorio. La edad obtenida por las faunas contribuye a establecer la edad de la deformación en la región.

Consideraciones generales

Diversidad taxonómica total

En su conjunto, el registro mastofaunístico continental del Mioceno medio mexicano incluye 6 de los 9 órdenes y 17 de las 38 familias reconocidas para esta época en Norteamérica (Savage y Russell, 1983). Cabe destacar que aun cuando los taxa al nivel ordinal representan el 66.6%, y los de nivel familiar el 44.7 %, el trabajo paleontológico realizado en el Mioceno medio de México se inició de manera sistemática hace no más de 30 años, lo cual implica un considerable avance en el conocimiento en tan poco tiempo; si a esto se suma la cantidad de paleontólogos que han trabajado en el país, este esfuerzo es aun más loable.

Consideraciones paleobiológicas de algunos taxa

Limitaciones de espacio impiden discutir la significación paleobiológica de las faunas mencionadas, por lo cual sólo se tocarán estos aspectos para algunos de los taxa de mayor relevancia paleontológica, tales como los Equidae, que han sido utilizados como ilustraciones paradigmáticas de la evolución orgánica, y los Protoceratidae, de los cuales se tiene un nuevo género y especie en México.

El conjunto équido Barstoviano del Sureste mexicano resulta de gran interés en varios aspectos: El primero de ellos es que incluye una paradójica combinación de taxa reliquia y taxa avanzados, cuya interpretación tiene por lo menos dos posibilidades diferentes. Entre los taxa reliquia, se encuentran *Merychippus* cf. *M. primus*, previamente reconocido en el Hemingfordiano de Nebraska. Esta especie coexiste con otras dos de este mismo género: *M.* cf. *M. californicus* y *M.* cf. *M. sejunctus* (Fig. 2), características del Barstoviano del suroeste y la Cordillera de Estados Unidos. El conjunto incluye también taxa pertenecientes a los dos linajes derivados de *Merychippus*, el Hiparionini y el Equini (antes designado Pliohippini). Entre los primeros están *Cormohipparion* sp. n. descr. y

Neohipparion aff. *N. trampasense*; ambos géneros tienen especies en el suroeste y en la Planicie Costera de Estados Unidos asignables al Barstoviano medio y tardío, así como al Clarendoniano temprano. El linaje Equini está representado por una especie pequeña, *Calippus* sp. y por una grande, *Plihippus* aff. *P. pernix*. *Calippus* tiene especies referibles al Barstoviano y *P. pernix* se ha descrito como del Clarendoniano de la región occidental de Estados Unidos.

Una de las alternativas de interpretación es considerar que los équidos evolucionaron principalmente en Norteamérica, ya que en Estados Unidos se han encontrado numerosas localidades que los portan. Subsecuentemente se habrían extendido al sur, haciendo su aparición en el registro fósil mexicano. Esta interpretación se contrapone al hecho de que la mayor diversidad de los organismos se encuentra en regiones tropicales, donde presumiblemente ocurrió diferenciación, y posteriormente pasó a latitudes más altas. La otra interpretación, congruente con este hecho, es considerar que el complejo de especies referible al género *Merychippus sensu lato*, se diversificó en Mesoamérica, es decir, en una región tropical, de donde con posterioridad habría pasado a latitudes altas. La presencia de especies que ahora reconocemos como pertenecientes a los linajes derivados de *Merychippus*, coexistiendo con especies de este género, tanto propias del Barstoviano, que es la edad objetivamente demostrable de este conjunto (así como de las Faunas Matatlán, Nejapa e Ixtapa, de donde procede), como sobrevivientes o reliquias de edades más antiguas (*M.* cf. *M. primus*, del Hemingfordiano), se explicaría en términos de la plasticidad del genoma merychippine enfrentado a condiciones microecológicas diferentes, y tal vez contrastantes, presentes en un área relativamente restringida, como es el caso de Oaxaca centro-oriental, que tiene una fisiografía muy complicada con mesetas y planicies asociadas espacialmente a montañas y sierras de escarpe variable, cursada por numerosos ríos, arroyos y barrancas con una cobertura vegetal netamente tropical.

Otro de los aspectos que hace importante a este conjunto es su considerable diversidad taxonómica, que incluye siete especies de équidos. Esta diversidad es alta pero resulta comparable a la que se ha observado en otras faunas de la Planicie Costera y la Región Cordillerana de Estados Unidos, y un poco mayor a la diversidad que tienen los équidos de la sabana africana. La coexistencia de tantas especies de requisitos ecológicos semejantes, implica una considerable subdivisión de la zona adaptativa que ocupa esta familia, y que fenéticamente se puede expresar en diversidad de tallas, morfología dental y hábitos y preferencias alimenticias. Esta expectativa del modelo teórico se cumple en el conjunto de équidos Barstovianos del sureste mexicano, que muestran tallas pequeñas, medianas y grandes, así como morfologías dentales diferentes.

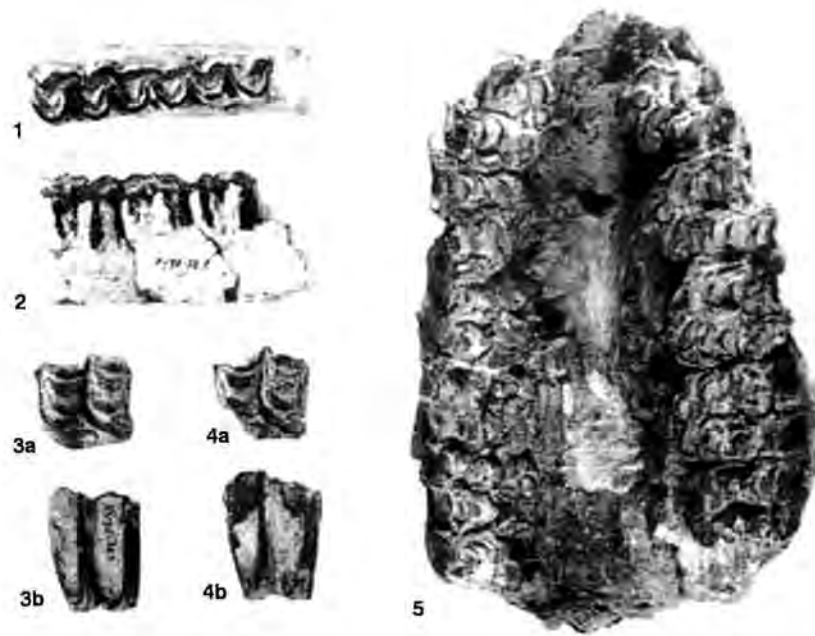


Figura 2. Especies merychippines miocénicas de Oaxaca, sureste de México: Nejapa (1-4) y Matatlán (5). 1-2, *Merychippus* cf. *M. primus*, FV97-22.1, fragmento mandibular izquierdo con p4-m2: 1, vista oclusal; 2, vista labial. 3-4, *Merychippus* cf. *M. californicus*, FV96-63, molar 1 izquierdo: 3a, vista oclusal; 3b, vista labial. FV96-59, molar 2 izquierdo, 4a, Vista oclusal, 4b, vista labial. 5, *Merychippus* cf. *M. sejunctus*, FV97-82, fragmento maxilar con serie dental izquierda P2-M2, y serie dental derecha con P2-M2 y mitad anterior de M3, vista oclusal. Escala: x 0.6.

Por otro lado, la filogenia de los protocerátidos, que son artiodáctilos superficialmente parecidos a los cérvidos pero que no tienen representantes actuales, es bien conocida, e incluye como el taxa más recientemente diferenciado a *Kyptoceras amatum*, del Henfiliano más tardío (ca. 5 Ma) de Florida Central, el cual es un mamífero de talla mediana a grande (tamaño semejante al de un burro) que tiene peculiaridades tanto en el cráneo, la cornamenta y en los dientes, mostrando cierta semejanza con *Syndyoceras*, del Arikareano tardío (ca. 22 Ma), que obligan a considerarlos como un linaje diferente (Kyptoceratini) al del resto de los protocerátidos conocidos, a pesar de que en el intervalo de 17 Ma que separa ambos registros no existía ningún otro miembro del mismo. El Dr. David Webb (1981), quien describió a *Kyptoceras*, sugiere que tal vez los kyptoceratines estaban presentes en Mesoamérica durante este lapso, y a partir de ellos se habría originado el propio *Kyptoceras*.

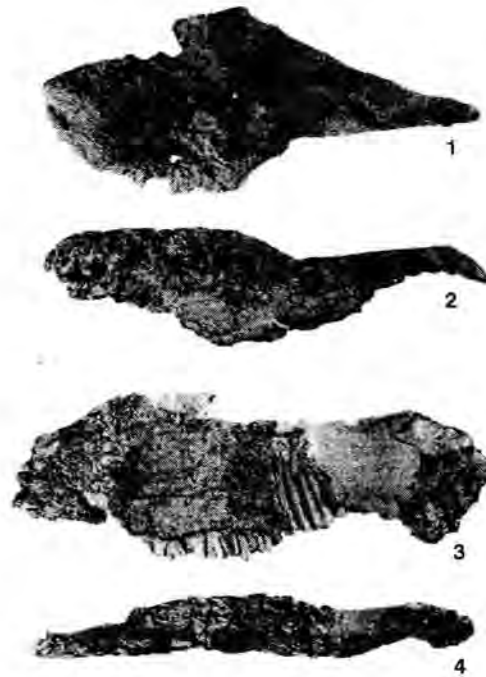


Figura 3. Protoceratidae gen. y sp. nov., Fauna Suchilquitongo, Hemingfordiano medio de Oaxaca central. Ejemplar Tipo FV88-787. Maxila derecha con DP2-M2, articulada con la premaxila y la región palatina del maxilar. 1, vista lateral; 2, vista ventral; 3, maxila izquierda con DP2-M2, vista lateral; 4, vista ventral. Escala: x 0.4.

La presencia del protocerátido nuevo (Fig. 3) en el Hemingfordiano medio (ca. 20 Ma) de Oaxaca central que tiene los rasgos propios de los Kiptoceratini, ciertamente podría situarse en la línea evolutiva que condujo a *Kyptoceras*, y de hecho puede considerársele en la actualidad como su grupo hermano más cercano, comprobando así lo apropiado de la sugerencia realizada por Webb; asimismo establece la posibilidad de encontrar kiptoceratines Barstovianos y Clarendonianos en el sureste de México.

Sumario y conclusiones

El registro teriológico Miocénico (excluyendo al Henfiliano) mexicano proviene de 9 localidades, 4 de ellas se ubican en el Noroeste, una en el Centro y 4 en el Sureste del país (Fig. 1). De éstas, 5 son de edad Hemingfordiana y 4 son Barstovianas (Tablas 1- 2).

Este registro está constituido por 17 familias, 34 géneros, y 38 especies de organismos terrestres referibles a los siguientes órdenes:

Carnivora, Rodentia, Lagomorpha, Artiodactyla, Perissodactyla y Proboscidea (Tablas 1-2), los cuales representan 2/3 de la diversidad taxonómica registrada en Norteamérica a nivel ordinal, y casi la mitad de la reconocida a nivel familiar. También en este registro se encuentra un orden, familia, género y posiblemente dos especies de mamíferos marinos (Tablas 1-2).

Los taxa reconocidos presentan una afinidad biogeográfica norteamericana, lo cual indica que la barrera que impidió el intercambio faunístico terrestre entre Norte y Sudamérica debió mantenerse efectiva; esto concuerda con la información geológica disponible para Centroamérica Meridional.

La mayoría de los restos fósiles provienen de unidades volcanoclásticas de origen fluviolacustre, y unos cuantos de unidades transicionales. En el aspecto geológico, los registros mamíferianos han contribuido a establecer y/o corroborar la edad geológica de la secuencia Terciaria en las localidades donde se les ha encontrado. En las localidades donde existen estratos marinos y continentales, permitirían correlacionar y calibrar dichas unidades.

En el aspecto paleontológico, las localidades donde se ha realizado menos trabajo de esta índole, evidencian la posibilidad de encontrar taxa adicionales, y con ello incrementar la base factual de mamíferos Miocénicos mexicanos. En las localidades donde más se ha trabajado, situadas en el Sureste de México, las asociaciones mastofaunísticas reconocidas presentan patrones ecológicos semejantes a los de las comunidades actuales. Además, a partir de ellos, fue posible reconstruir de manera indirecta el probable ambiente en el que se desarrollaron.

El registro del sureste, ubicado en una zona netamente tropical, aporta datos objetivos que contribuirán a esclarecer la evolución mastofaunística del Continente Americano, así como la evolución biogeográfica mesoamericana.

La presencia de ciertos taxa (équidos, protocerátidos) sugiere que probablemente en ciertas regiones del país (Mesoamérica), haya ocurrido la diversificación de algunos taxa. Empero, es necesario realizar mayor cantidad de estudios para corroborar esta hipótesis.

Agradecimientos

Los autores expresan su agradecimiento sincero a los doctores Marisol Montellano Ballesteros del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México; y Joaquín Arroyo Cabrales del Instituto Nacional de Antropología e Historia, por su invitación a colaborar en el presente volumen.

Bibliografía

- Álvarez, T., "Nueva especie de *Archeolagus* (Leporidae) basada en restos procedentes de Sonora, México". *Acta Zoológica Mexicana*, 1963. Núm. 3, pp. 361-394.
- Anderson, T. H., y L. T. Silver, "Age of granulite metamorphism during the Oaxaca orogeny, Mexico". *Geological Society America. Resúmenes*, 1971, p. 492.
- Arriaga-Meléndez, H., Peña-Rocha, L., y A. Gómez-Caballero., "Resultados de la evaluación del Depósito de Boratos del área Tubutama, Sonora". *GEOMIMET*, 1986, núm 141, pp. 41-60.
- Dalquest, W. W., y O. B. Mooser, "Miocene vertebrates from Aguascalientes, Central Mexico". *Texas Memorial Museum, Pearce Sellards Ser.*, 1974, nº 21, 10 pp.
- Ferrusquía-Villafranca, I., "Distribution of Cenozoic vertebrate faunas in Middle America and problems of migration between North and South America"., en Ferrusquía-Villafranca, I. (ed.) "Conexiones terrestres entre Norte y Sudamérica", Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, 1978, Boletín 101, pp. 193-321.
- _____, "Biostratigraphy of the Mexican continental Miocene: Part I. Introduction and the Northwestern and Central faunas; Part II, The Southeastern (Oaxacan) faunas; Part III. The Southernmost (Chiapas) fauna and concluding remarks on the discussed vertebrate record". *Paleontología Mexicana*, 1990a. Núm. 56, 149 pp.
- _____, "Geología Cenozoica del área Suchilquitongo, Estado de Oaxaca". Informe Técnico final del Proyecto CONACyT N° 50992, titulado "Contribución a la diferenciación del Terciario Continental de México: Estudios geológico-paleontológico-geocronométrico-magnetoestratigráficos en los Estados de Aguascalientes, Guanajuato, Oaxaca y Chiapas". Parte III. 1990b, 160 pp.
- _____, "Geología Cenozoica del área Tlacolula-Mitla-Matatlán, Estado de Oaxaca". Idem. Parte IV., 1990c, 182 pp.
- _____, "Geología Cenozoica del área Nejapa, Estado de Oaxaca". Idem. Parte V, 1990d, 237 pp.
- _____, "Contribución al conocimiento geológico del Estado de Oaxaca, México; el área Nejapa de Madero" (en prensa). Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, 1995, Boletín 111.
- _____, "Contribución al conocimiento de la geología cenozoica del área Ixtapa-Soyaló, Chiapas". Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, 1996 (1997), Boletín 109, 296 pp.
- Ferrusquía-Villafranca, I., y W. F. McDowell, "The Cenozoic magmatic and sedimentary record of seven selected areas across Southeastern Mexico. Its bearing to better understand the geologic evolution of this

- region". (en prensa), Geological Society of America, 1996, Bulletin.
- Fries, C. C., E. Schmitter Jr., E., P. E. Damon, y D. E. Livingston., "Rocas precámbricas de edad grenvilliana de la parte central de Oaxaca en el sur de México". Universidad Nacional Autónoma México, Instituto de Geología, 1962, Boletín 64, pp. 45-53.
- Hernández-Láscares, D., "Estratigrafía de la Región Central de Aguascalientes, Ags., México". La Gaceta Geológica, 1981. Núm. 6, pp. 17-40.
- Janis, M. C., "Evolution of horns in ungulates: Ecology and paleoecology". Biological Review, 1982. Núm. 57, pp. 261-318.
- Minch, J. A., K. C. Schulte, y G. Hoffman, "A Middle Miocene age for Rosarito Beach Formation in north-western Baja California, México". Geological Society America, Bulletin, 1970. Núm. 81, pp. 3149-3154.
- Potts, R., y A. K. Behrensmeyer, "Late Cenozoic terrestrial ecosystems". en A. K. Behrensmeyer, J. D. Damuth, W. A. DiMichele, R. Potts, H.D. Sues, y S.L. Wing (eds.), "Terrestrial ecosystems through time". Chicago Press, 1992, pp. 419-541.
- Savage, D. E., y D. E. Russell, "Mammalian paleofaunas of the world". Addison-Wesley Publishing, Massachusetts, 1983, 431 pp.
- Singh, G., "History of arid land vegetation and climate: a global perspective". Biological Review, 1988. Núm. 63, pp. 156-196.
- Stevens, M. S., "Further study of Castolon local fauna (Early Miocene), Big Bend National Park, Texas". Texas Memorial Museum, Pearce-Sellards, 1977, Ser. nº 28, pp. 1-69.
- Webb, D. S., "*Kryptoceras amatorum*, new genus and species from the Pliocene of Florida, the last protoceratid artiodactyl". Journal Vertebrate Paleontology, 1981. Vol. 1, pp. 357-365.
- Wilson, J. A., "Additions to El Gramal local fauna, Nejapa, Oaxaca". Sociedad Geológica Mexicana, 1967, Boletín 30, pp. 1-4.
- Wilson, J. A., y S. E., Clabaugh, "A new Miocene formation and a description of volcanic rocks, Northern Valley of Oaxaca, State of Oaxaca". Sociedad Geológica Mexicana, Libro Guía, Excursión México Oaxaca, 1967, pp. 120-128.
- Wolf, J. A., "Distribution of major vegetational types during the Tertiary", en "The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide". Geophysical Monograph, 1985. Núm. 32, pp. 357-375.
- Wright, D. B., "Tayassuidae" en C. M. Janis, K. M. Scott, y L. L. Jacobs, (eds.), "Evolution of Tertiary mammals of North America". Cambridge University Press, 1998, pp. 439-462.

Inmigrantes sudamericanos en las faunas del terciario tardío del centro de México

Óscar Carranza Castañeda *
Wade E. Miller **

Introducción

En las cuencas sedimentarias que se encuentran en la Faja Volcánica Transmexicana (Ferrari, 1994), se ha descubierto abundante material fósil de mamíferos del Terciario tardío (Carranza y Miller, 1998). La situación geográfica de la Mesa Central, limitada al este y al oeste por la Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre Occidental respectivamente, constituyó un extenso corredor que permitió un dinámico desplazamiento de faunas durante los últimos diez millones de años. Este corredor tuvo su máxima importancia una vez que se estableció la conexión terrestre que permitió el intercambio de faunas entre las Américas. Las condiciones ecológicas relacionadas con la posición geográfica del centro de México, fueron factores que favorecieron la existencia de grandes biocenosis, cuyos vestigios se encuentran en el registro fósil de las cuencas sedimentarias de la Faja Volcánica Transmexicana (Miller y Carranza, 1984; Carranza y Miller, 1997, 1998; Ferrari *et al.*, 1994).

Entre las cuencas sedimentarias que han sido mejor estudiadas están las de Tecolotlán, en el estado de Jalisco; Zacualtipán y Tula en el estado de Hidalgo, y especialmente el graben de San Miguel Allende, en el estado de Guanajuato. Esta última es en donde mejor se ha definido la secuencia bioestratigráfica del Terciario tardío continental de México; la información obtenida sirve de referencia básica para las nuevas investigaciones que se realizan en el centro de México (Carranza y Ferrusquía, 1978; Carranza y Walton, 1992; Carranza y Miller, 1996 y Miller y Carranza, 1998).

El material fósil recolectado demuestra la existencia de dos edades de mamíferos, Henfiliano (Mioceno) y Blancano (Plioceno). Ambas están representadas por una gran diversidad y abundancia de taxa de origen holártico: 16 familias y 56 géneros (Carranza y Walton, 1992). Asociados con estos taxa, se han recolectado restos de inmigrantes sudamericanos que representan 5 familias y 5 géneros. Esta coexistencia de faunas

* Centro de Geociencias UNAM Juriquilla, Querétaro.

** Department of Geology, Brigham Young University.

sugiere que la conexión terrestre entre las Américas fue gradualmente eficiente desde los límites del Henfiliano tardío y el Blancano temprano, para permitir el inicio del intercambio de faunas.

En este trabajo se dan a conocer los hallazgos de inmigrantes sudamericanos, en las localidades de San Miguel de Allende, en el estado de Guanajuato; Zacualtipán en el estado de Hidalgo y Tecolotlán, en el estado de Jalisco (Fig. 1). Enfatizando la coexistencia de faunas holárticas y neotropicales desde el Henfiliano tardío y con más evidencia en el Blancano temprano. El material fósil que se menciona en este trabajo se encuentra depositado en la Colección del Museo de Paleontología del Instituto de Geología, de la UNAM, en la ciudad de México.



Figura 1. Localización de los estados estudiados.

Faunas

Estado de Guanajuato

La primera mención de inmigrantes sudamericanos en faunas del Terciario tardío en el estado de Guanajuato fue de Arellano en 1951. En este trabajo, menciona la existencia de escudos de gliptodontes recolectados en Rancho Viejo, en el área de San Miguel de Allende, sin referirlo a ningún nivel estratigráfico.

En las investigaciones que se iniciaron en 1974, se han descubierto localidades donde están representadas asociaciones de taxa que indi-

can dos edades de mamíferos norteamericanas: Henfiliano y Blancano; y también se ha recolectado abundante material de mamíferos de origen sudamericano.

Rancho del Ocote

La edad de esta fauna ha sido ampliamente discutida en varios trabajos (Carranza y Ferrusquía, 1978; Dalquest y Mooser, 1980; Miller y Carranza, 1984; Carranza, 1989; Carranza y Miller, 1996).

El primer informe de inmigrantes sudamericanos en esta localidad fue de Dalquest y Mooser (1980), en el cual se hace la descripción de un molar superior de *Megalonyx*.

En años posteriores, durante los diferentes trabajos de campo realizados en esta localidad, se recolectaron en el estrato inferior dos molares completos de *Megalonyx*. La fauna asociada está compuesta de *Neohipparion eurystyle*, *Nannippus minor*, *Astrohippus stockii*, *Agriotherium schneideri*, *Pseudaelurus cf. intrepidus* y *Machairodus cf. coloradensis*.

En el estrato que le sobreyace, que contiene abundantes lentes de ceniza volcánica, se recolectó un fragmento de fíbula determinado como *Glossotherium* (Montellano y Carranza, 1981 y 1986). En este nivel estratigráfico, la fauna asociada está representada por *Notolagus velox*, *Calomys winkleri*, *Calomys baskini*, *Prosigmodon chihuahuensis*, *Prosigmodon ferrusquiai*, *Hipolagus mexicanus*, *Paenemarmota* sp., *Osteoborus cyonoides*, *Canis ferox*, *Rhynchotherium* sp., *Astrohippus soc-kii*, *Dinohippus mexicanus*, *Prosthennops* sp., *Megatylopus cf. matthewi* y *Hemiauchenia vera*. El análisis por fission-track de las cenizas volcánicas de este estrato dio un resultado de 4.8 ma (Kowallis *et al.*, 1986).

En sobreposición de estos niveles estratigráficos, en algunos sitios de la localidad se encuentran sedimentos que contienen material de *Nannippus peninsulatus* y *Spermophilus* sp. Asociados con estos taxa se recolectaron fragmentos y una placa completa de un edentado con caparazón indeterminado. El escudo completo tiene forma rectangular, los bordes están aserrados para su articulación con las placas adyacentes. En la parte dorsal, la región marginal presenta un surco poco profundo separado de las suturas por solo unos milímetros. La parte central sólo contiene numerosas perforaciones de diferente diámetro, es ligeramente más convexa que la región marginal y no presenta ninguna ornamentación. Estos caracteres lo diferencian de los escudos de gliptodontes que se han recolectado en otras localidades del área de estudio.

El análisis de las cenizas volcánicas de este estrato, por medio de fission track, dio un resultado de 4.6 ma y por medio de $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$, se obtuvo 4.7 ma (Kowallis *et al.*, 1998). Los resultados obtenidos de los fechamientos radiométricos y la presencia de *Nannippus peninsulatus*,

que sólo se ha recolectado en el área de estudio en localidades del Blancano, permiten suponer que el espécimen de este edentado representa el primer registro del género en faunas de América del Norte.

Es incuestionable que el material fósil de *Megalonyx* y *Glossotherium*, recolectado en la localidad de Rancho el Ocote, está asociado con taxa considerados índices estratigráficos de Henfiliano tardío de América del Norte. Esta coexistencia es la primer evidencia de la integración de faunas de origen holártico y neotropical que se conoce del Terciario tardío de México, y en el caso de *Glossotherium* incluye las faunas de América del Norte. En lo referente a los escudos de este edentado, su relación con la fauna recolectada en el mismo estrato y la relación estratigráfica de los estratos donde se han obtenido fechamientos radiométricos, son los criterios para asignarlo al Blancano. Sin embargo, es necesario prospectar más en el área para confirmarlo.

Arroyo El Tanque

En la parte noreste del área de estudio, correspondiente a la ranchería de Los Galvanes, se encuentra la localidad Arroyo El Tanque. En esta localidad se recolectó la primer evidencia de gliptodontes en el área de estudio. La placa, en general, presenta los caracteres típicos del género: forma poliédrica, ornamentación periférica y una figura central evidente. El tamaño y la relación de las figuras periféricas, lo diferencian de los escudos de los gliptodontes pleistocénicos descritos en México.

En el mismo nivel estratigráfico se recolectaron diferentes elementos esqueléticos de *Glossotherium*. El material consiste en un fragmento de mandíbula, elementos carpales y del tarso, así como huesos dérmicos. Este material fue discutido por Montellano y Carranza (1981 y 1986).

Otro de los inmigrantes sudamericanos recolectados en esta localidad, es un fragmento de mandíbula con p/4, m/1-3 que corresponde a un individuo joven de capibara. Los caracteres que presenta no difieren de la descripción de *Nechoerus cordobai* (Carranza y Miller, 1988).

La fauna asociada que se encuentra en este nivel estratigráfico, está representada por *Rhynchotherium* sp., *Nannippus peninsulatus*, *Equus simplicidens*, *Platygonus* cf. *alemanii* y *Spermophilus* sp., lo cual confirma la edad Blancana asignada a las localidades donde se han recolectado estos roedores caviomorfos.

Arroyo Belén

En esta localidad se recolectó un cráneo y elementos post-craneales de *Rhynchotherium*, además de molariformes de *Nannippus peninsulatus*. Asociado a este material, se recolectaron placas con caracteres simila-

res al espécimen descrito en la localidad del Rancho El Ocote, por lo cual también se asignó al género *Pamphaterium*.

Del material recolectado de *Pamphaterium*, varias placas están articuladas. Cada placa tiene forma rectangular y en los bordes se observan las profundas suturas de articulación con las placas contiguas. Algunos de los escudos son más alargados y en corte transversal son convexos. El carácter más significativo se encuentra en el borde posterior de la región dorsal, donde se observa un área de grandes puntuaciones. Este carácter sugiere la imbricación de varias placas, lo cual proporciona al animal un caparazón con cierto grado de flexibilidad.

El segundo grupo de placas tienen forma de rectangular a cuadrada con los bordes redondeados. En corte transversal son planas y delgadas, en la región dorsal sólo se observan perforaciones capilares, no presentan ornamentaciones periféricas más que en algunas de ellas y se puede observar un surco débil en su borde posterior.

En el estrato que le sobreyace se recolectó un fragmento de caparazón de *Glyptotherium*. El material consiste en algunos escudos marginales y de la región media lateral. En general, los escudos tienen una forma de polígono irregular. En las placas de la región media dorsal, la figura central ocupa la mayor parte del escudo. Las ornamentaciones periféricas son pequeñas, casi reducidas al margen, y se encuentran en un número que varía de 9 a 11.

Este carácter contrasta con los escudos de gliptodontes pleistocénicos recolectados en otras localidades de México, los cuales son más grandes y gruesos, tienen una forma constante más o menos hexagonal y sus figuras centrales son más reducidas en relación al tamaño total de la placa, además, la ornamentación periférica es notablemente más grande que las placas pliocénicas del Arroyo Belén.

Es importante puntualizar que el nivel estratigráfico donde se recolectó el material mencionado anteriormente, es correlacionable con el estrato donde se recolectó el material descrito de la localidad de Arroyo El Tanque.

Cuesta Blanca

En la región sureste del área de estudio, en la ranchería de Rancho Viejo, se encuentra la secuencia Henfiliana-Blancana más importante.

En la base de la secuencia se encuentra la localidad de Arroyo Tepalcates, que contiene abundante fauna típica del Henfiliano. Le sobreyace en discordancia erosional, representada por una capa de caliche de 1 a 2 m de espesor, la secuencia sedimentaria de las localidades más representativas del Blancano de México.

La localidad de Cuesta Blanca contiene abundante material fósil de capibaras, los cuales fueron descritos por Carranza y Miller (1980, 1981, 1988). En prospecciones recientes llevadas a cabo en esta localidad, se ha recobrado un mayor número de especímenes de carpinchos. El nuevo material solo confirma las descripciones realizadas en trabajos previos. La abundancia de material sugiere la existencia de una población de carpinchos bien establecida. En el mismo estrato se recolectó una falange que por sus caracteres corresponde a un milodóntido.

Es importante señalar que en trabajos recientes se ha incrementado el conocimiento de la fauna asociada en los estratos que contienen capibaras. Además de los équidos *Nannippus peninsulatus* y *Equus simplicidens*, se ha descrito material fósil de carnívoros, *Felis* cf. *F. studeri*, (Carranza y Miller, 1996) y *Borophagus diversidens* (Miller y Carranza, 1998). Debido a la importancia de estos descubrimientos, se realizaron nuevos fechamientos radiométricos de las cenizas volcánicas interestratificadas con el material fósil mencionado. Los resultados obtenidos por medio del método $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ 3.3 Ma (Kowallis *et al.*, 1998), lo cual corresponde al Blancano temprano, misma edad a la que fueron asignados en trabajos previos (Carranza y Miller, *op cit*).

Estado de Jalisco

La cuenca sedimentaria de Tecolotlán, se localiza a 110 km al suroeste de la ciudad de Guadalajara, en el estado de Jalisco. Los trabajos de investigación realizados a partir de 1995 han mostrado una secuencia sedimentaria que contiene abundante fauna que caracteriza la edad henfiliana tardía. La fauna está compuesta de *Notolagus velox*, *Nannippus minor*, *Neohipparion eurystyle*, *Dinohippus mexicanus*, *Teleoceras* cf. *T. fossiger*, *Agriotherium schneideri*, *Canis ferox*.

En el área de estudio se encuentran cenizas volcánicas interestratificadas con el material fósil. Un fechamiento radiométrico de estas cenizas, ha dado una edad de 4.8 ma (Kowallis *et al.*, 1998).

A la secuencia sedimentaria que contiene esta fauna, le sobreyace una serie de estratos que contienen abundante material fósil en el que los équidos son abundantes. Sin embargo, la comparación y estudio preliminar que se ha realizado de estos especímenes muestra caracteres semejantes a *Equus (Dolichohippus) simplicidens* y a otras formas más avanzadas de *Equus*. Por este motivo, la edad de esta fauna se asigna tentativamente al Blancano más tardío o al Irvingtoniano más temprano (Miller y Carranza, 1998).

En la base de esta secuencia se han recolectado numerosos escudos de *Glyptotherium*, que están asociados a los équidos mencionados en el párrafo anterior. Los caracteres que se observan en estos escudos

son muy similares a los descritos para los gliptodontes pleistocénicos de México, y son más grandes que los recolectados en la localidad de Arroyo Belén, en el estado de Guanajuato.

En el museo local de la población de Tecolotlán se encuentra un caparazón casi completo, que fue recolectado dentro de las inmediaciones de la cuenca de Tecolotlán. Este no ha sido descrito y fue identificado como *Glyptotherium cylindricum* por el Ing. Federico Solórzano del Museo de Antropología de la ciudad de Guadalajara. Considerando que este caparazón proviene de la misma área donde hemos recolectado los escudos de gliptodonte, ambos serían de la misma especie, sin embargo, se desconoce el nivel estratigráfico donde el caparazón fue recolectado, por lo cual es necesario hacer comparaciones objetivas con los gliptodontes descritos en México para definir su posición taxonómica.

En el mismo nivel estratigráfico se recolectó un p/4 completo y un m3/ de capibara, que es asignado al género *Nechoerus*. El p/4 presenta caracteres similares a los recolectados en la localidad de Cuesta Blanca, en el estado de Guanajuato, sin embargo, Álvarez (1971) ilustra la amplia variabilidad de este premolar en los carpinchos recolectados en el área de Chapala, en el mismo estado, por lo cual su valor taxonómico es reducido. En cambio el m3/ presenta un tamaño y forma de las placas semejantes a los del holotipo de *Nechoerus cordobai*, descrito en el área de San Miguel de Allende (Carranza y Miller, 1988), y es más pequeño que el molar de los ejemplares pleistocénicos de Chapala. Sin embargo, aún no es posible determinar con certeza la edad de la fauna asociada a los capibaras y gliptodontes recolectados en esta secuencia estratigráfica. Tentativamente esta fauna ha sido asignada al Blancano más tardío o al Irvingtoniano más temprano (Miller y Carranza, *op cit*).

Estado de Hidalgo

Las recientes investigaciones realizadas en la cuenca de Zacualtipán (Carranza 1991 y 1994) han contribuido con nueva información para establecer la bioestratigrafía del área y definir la edad de la fauna de Tehuichila, que se conoce desde finales del siglo pasado (Leidy, 1882), y de la cual se describieron taxa representativos de dos edades de mamíferos (Ferrusquía, 1978; Carranza, 1991).

Los últimos trabajos de campo llevaron al descubrimiento de la localidad de Zietla, distante sólo 5 km al norte de la ranchería de Tehuichila. En esta localidad se recolectaron *Neohipparion eurystyle*, *Dinohippus interpolatus*, *Calippus* (*Grammohippus*) *castilli*, *Agriotherium* sp., *Prosthennops* sp., además de dos molares de un individuo juvenil de *Megalonyx*. La edad de la fauna fue asignada al Henfiliano tardío (Carranza, 1994; Carranza y Espinosa, 1995).

Discusión

Los primeros inmigrantes sudamericanos registrados en América del Norte son *Megalonyx* y *Pliometanastes*, ambos se han encontrado en las faunas del Henfiliano, sin embargo, *Pliometanastes* sólo se ha descrito en faunas del Henfiliano temprano (Lindsay *et al.*, 1984). El género *Megalonyx* está bien documentado en las faunas del Henfiliano-Blancano de América del Norte. Una de las especies *Megalonyx mathisi* fue descrita para la fauna de Black Rascal Creek, del condado de La Merced en California y asignada al Henfiliano tardío. La edad radiométrica obtenida por medio de potasio-argón, fue de 5.2 ma. Otra de las especies descritas de este género, *Megalonyx leptostomus*, es ampliamente conocido en faunas blancanas de América del Norte.

La presencia de *Megalonyx*, en las localidades de Rancho El Ocote, en el estado de Guanajuato y en Zietla en el estado de Hidalgo, asociados con taxa representativos del Henfiliano de América del Norte, son los registros más australes de este género y los primeros que se conocen del Henfiliano tardío de México.

La edad de las localidades donde fueron recolectados ha sido determinada por la fauna de mamíferos de gran talla que se han descrito en ellas. En el caso de Rancho El Ocote, se han obtenido edades absolutas de 4.8 ma del análisis de las cenizas volcánicas del estrato que sobreyace al nivel estratigráfico, donde se recolectaron los especímenes mencionados en este trabajo. Este resultado confirma la edad de Henfiliano de la fauna de esta localidad.

Los registros de *Glossotherium*, mencionados por Montellano y Carranza (1981), de la fauna de Rancho El Ocote, fueron cuestionados por Marshall (1985). Debido a que sólo se trata de un elemento postcranial, la identificación se limita a considerarla como perteneciente a un milodóntido. Sin embargo, está asociado a *Neohipparion eurystyle*, *Astrohippus stockii*, *Dinohippus mexicanus* y *Rhynchotherium* sp., lo que implica la posibilidad de ser el primer registro de un milodóntido en las faunas del Henfiliano.

El material de *Glossotherium* de Arroyo El Tanque y Cuesta Blanca, está asociado con fauna típica del Blancano de América del Norte. El análisis de las cenizas interestratificadas con el material fósil, ha obtenido fechamientos radiométricos por el método de "fission-track" que han proporcionado edades de 4.1 ± 0.5 ma y 3.9 ± 0.3 ma (Kowallis *et al.*, 1998). Estas evidencias, la fauna asociada y las edades radiométricas, demuestran que el material de *Glossotherium* del área de San Miguel de Allende es el registro más antiguo de este taxón en América del Norte.

La información disponible previa a los trabajos realizados en México, menciona la existencia de este taxón en las faunas de Cita Canyon y

Blanco del Estado de Texas; Flat Tire y Tusker, en el Estado de Arizona; Haile XV A y Santa Fé River, en el Estado de Florida. Todas estas faunas han sido asignadas al Blancano tardío (Marshall, 1979; Lundelius *et al.*, 1987). Las edades radiométricas mencionadas en estas faunas están en el rango de 2.5 a 2.8 ma (Marshall *op cit*), correspondiente al Blancano tardío (Lindsay *et al.*, 1984). Estos resultados confirman la aseveración hecha acerca de los registros fósiles de México. En las localidades de San Miguel Allende, *Neoschoerus* está mejor representado. Se han recolectado especímenes en diferentes localidades del área de estudio. Esto indica la existencia de una población bien establecida, asociada con taxa representativos del Blancano de América del Norte.

Recientemente se obtuvieron edades radiométricas de las cenizas volcánicas de los estratos de la localidad de Cuesta Blanca, donde se ha recolectado el mayor número de ejemplares de este roedor. El resultado de este análisis por $^{40}\text{Ar} / ^{39}\text{Ar}$, dio un resultado de 3.32 ± 0.02 ma. (Kowallis *et al.*, 1998). Esta edad contrasta con los 2.5 ma asignados a las faunas de Flat Tire y Tusker, en el Estado de Arizona, donde se describió *Neoschoerus*, que había sido considerado el registro más antiguo de América del Norte (Lindsay *et al.*, 1984).

En el caso de *Glyptotherium* y del edentado indeterminado, de la localidad de Arroyo Belén, los dos especímenes fueron recolectados en la mismo nivel estratigráfico, que se correlaciona con el estrato de donde proviene el material de *Glossotherium*, de la localidad del Arroyo El Tanque. Esto implica la primera evidencia de la integración de faunas holárticas y neotropicales en América del Norte. Estos taxa representan los primeros registros en faunas de América del Norte.

Los registros de *Neoschoerus* y *Glyptotherium*, en el área de Tecolotlán del estado de Jalisco, son asignados tentativamente al Blancano tardío-Irvingtoniano, pero es necesario hacer mejores comparaciones de la fauna asociada a ellos, especialmente los équidos, para definir su edad. Sin embargo, es posible adelantar que estos registros son más recientes que los mencionados para el área de San Miguel de Allende, en Guanajuato.

Hasta ahora, no se tiene conocimiento de otros descubrimientos de inmigrantes sudamericanos en las faunas del Terciario tardío de México. En la fauna asociada de las localidades de Yepómera y La Concha, en el estado de Chihuahua, no se ha hecho mención de inmigrantes sudamericanos (Lindsay, 1984).

Conclusión

Las faunas del Henfiliano tardío mencionadas en este trabajo, incuestionablemente contienen los índices estratigráficos y demás taxa que tipifi-

can esta edad de mamíferos en América del Norte. La presencia de *Megalonyx* y *Glossotherium* en los estratos Henfilianos del Rancho El Ocote y la localidad de Zietla, Hidalgo, son la evidencia de la primera integración en México de taxa de origen neotropical con las faunas de América del Norte.

Los registros de los inmigrantes sudamericanos *Glossotherium*, *Glyptotherium* y un edentado indeterminado, asociados con las faunas holárticas del Blancano temprano de América del Norte, sugieren que las condiciones geológicas y ecológicas a través del puente panameño eran lo bastante eficientes para permitir el inicio del intercambio de faunas entre las Américas. Los fechamientos radiométricos obtenidos de las cenizas volcánicas interestratificadas con el material fósil mencionado en este trabajo, apoyan la idea de que el intercambio de faunas entre la Américas se inició antes de los tres millones de años sugeridos por Marshall (1979 y 1985), basado exclusivamente en la evidencia fósil de las faunas del Blancano de Texas, Arizona y Florida.

Agradecimientos

El material mencionado en este trabajo es resultado de la continuidad de años de colecta en el área de San Miguel de Allende. Muchos fueron los participantes y es difícil mencionarlos a todos, por lo cual los autores agradecen su participación. Sin embargo, es importante señalar que la Dra. Marisol Montellano, la M. en C. Ana Lilia Avilés y el M. en C. René Hernández participaron en los primeros descubrimientos del material fósil que se menciona.

Especialmente, queremos mencionar la memoria del Dr. Bob Slaughter, de South Methodist University, por sus invaluable consejos y el apoyo que nos brindó en los últimos años de su vida.

Al Sr. Harley J. Garbani, a quien corresponde una gran parte del éxito de este proyecto, por su participación por 24 años en los trabajos de campo en Guanajuato y Jalisco. Al Sr. Gerardo Álvarez, del Instituto de Geología, por su colaboración en los diferentes proyectos de investigación y por la preparación del material fósil.

A la National Geographic (Grant 3446-86), por su financiamiento para las investigaciones de las conexiones terrestres entre las Américas. The National Science Foundation (Grants EAR 8620155 y 9316895), por su apoyo en la investigación de las cuencas del centro de México y los fechamientos radiométricos que se mencionan en este trabajo.

A The Center for the Field Research y a los voluntarios de EarthWatch, por su apoyo al proyecto Mexican Megafauna para realizar los trabajos de campo en Guanajuato los últimos 10 años. Al CONACYT (Proyecto 1466) y

la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, por su apoyo para realizar la investigación en el estado de Hidalgo.

Finalmente, agradecemos al Instituto de Geología de la UNAM y a Brigham Young University, instituciones a las que pertenecen los autores, por las facilidades que les han dado para la realización de este trabajo y el apoyo para las investigaciones en el estado.

Bibliografía

- Álvarez, Ticul, "Variación de la figura oclusal del premolar inferior en carpinchos fósiles (Rodentia-Hydrochoeridae) de Jalisco, México", Instituto Nacional Antropología e Historia, México, 1971, Ser. Investigaciones. Núm. 21, pp. 1-35.
- Arellano, A. R. V., "Research in the continental Neogene of Mexico: American Journal Science", 1951. Núm. 249, pp. 604-616.
- Carranza Castañeda, O., "Rinocerontes de la fauna local Rancho El Ocote, Mioceno tardío (Henfiliano tardío) del Estado de Guanajuato". Universidad Nacional Autónoma México, Instituto Geología, 1989, Revista número 8, pp. 88-99.
- _____, "Faunas de vertebrados fósiles del Terciario tardío del Centro de México". en Memoria III Congreso Nacional de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología México, D. F., 1991, pp. 20-26.
- _____, "Mastofauna del Mioceno tardío de la cuenca carbonífera de Zacualtipán, Hidalgo, México", Pachuca, Hidalgo. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Revista de Investigación. Pancromo 23, 1994, Núm. 1, pp. 40-49.
- _____, y L. Espinosa Arrubarena, "Late Tertiary equids from the State of Hidalgo, Mexico". Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 1995. Núm. 11, pp. 182-192.
- Carranza Castañeda, O. e I. Ferrusquía Villafranca, "Nuevas investigaciones sobre la fauna del Rancho El Ocote, Plioceno medio de Guanajuato, México, informe preliminar", Universidad Nacional Autónoma México, Instituto Geología, 1978, Revista número 3, pp. 29-38.
- _____, I. Ferrusquía Villafranca y E. W. Miller, "Roedores caviomorfos pliocénicos de la región central de México". Porto Alegre, Brasil. Anais do II Congreso Latinoamericano Paleontología, 1984. Núm. 2, pp. 721-729.
- _____, y E. W. Miller, "The earliest capibara record in North America". Geol. Soc. America, Abstr. with Programs, 1980. Núm. 12 p. 339.
- _____, y _____, "Roedores caviomorfos de la Mesa Central de México, Blancano temprano (Plioceno tardío) de la fauna local Rancho Viejo, Estado de Guanajuato". Universidad Nacional Autónoma México,

- Instituto Geología, 1980, Revista número 7, pp. 182-199.
- _____ y _____, "Hemphillian and Blancan Felids from central Mexico". *Journal Paleontology*, 1996. Núm. 70 pp. 509-518.
- _____ y _____, "Paleofaunas de Vertebrados de las cuencas sedimentarias del Terciario tardío de la Faja Volcánica Transmexicana". Universidad Autónoma Estado Hidalgo. Avances en Investigación, Publicación Especial 1, 1998, Paleontología de Vertebrados, pp. 85-95.
- _____ y H. A. Walton., "Cricetid rodents from the Rancho El Ocote fauna, late Hemphillian (Pliocene), State of Guanajuato". Universidad Nacional Autónoma México, Instituto Geología, 1992. Núm. 10, pp. 71-93.
- Dalquest, W. W., y O. Mooser., "Late Hemphillian mammals of the Ocote Local fauna, Guanajuato, Mexico", *Texas Mem. Museum Pearce Sellards*, 1980. Núm. 32, pp. 1-25.
- Ferrari, L., H. V. Garduño, G. Pasquare, y A. Tibaldi., "Volcanic and tectonic evolution of central Mexico: Oligocene to present", *Geofísica Internacional*, 1994. Núm. 33, pp. 91-105.
- Ferrusquía Villafranca, I., "Disribution of Cenozoic vertebrate fauna in middle America and problems of migration between North and South America". Universidad Nacional Autónoma de México, 1978, Boletín número 101, pp. 193-329.
- Kowallis , B. J., J. Heaton y K. Bringhurst, "Fission track dating of volcanically derived sedimentary rocks". *Geology*, 1986. Núm. 14, pp. 19-22.
- _____, C. C. Swisher, O. Carranza-Castañeda, E. W. Miller y G. D. Tingey, "Preliminary radiometric dates in selected late Tertiary vertebrate faunas from Mexico". Univ. Autón. Estado, Hidalgo. Avances en Investigación, Publicación Especial 1, 1998, Paleontología de Vertebrados, p. 103-108.
- Leidy, J., "On remains of horse. Academy of Natural Sciences of Philadelphia", *Proceedings*, 1882. Núm. 1, pp. 290-293.
- Lindsay, H. E., "Late Cenozoic mammals from northwestern Mexico". *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1984. Núm. 4, pp. 208-215.
- _____, N. D. Opdyke, y N. M. Jonhson, "Blancan-Hemphilliam land mammal ages and late Cenozoic mammal dispersal events", *Nature*, 1984. Núm. 287, pp. 135-138.
- Lundelius, E. L., T. Downs, E. H. Lindsay, H. A. Semken, R. J. Zakrzewski, C. S. Churcher, C. R. Harrington, G. E. Schultz, and S. D. Webb, "The North American Quaternary Sequence", *en* M. O. Woodburne (ed.), "Cenozoic Mammals of North America: Geochronology and Biostratigraphy". University of California Press, Berkeley, California, 1987, pp. 211-235.
- Miller, E. W. y O. Carranza-Castañeda, "Late Cenozoic mammals from central Mexico". *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1984. Núm. 4, pp. 216-236.

- _____, "*Agriotherium schneideri* from the Hemphillian of central Mexico". *Journal Mammalogy*, 1996, Núm 77, pp. 568-577.
- _____, "Late Tertiary canids from central Mexico". *Journal Paleontology*, 1998. Núm. 72, pp. 546-556.
- Montellano-Ballesteros, M. y O. Carranza-Castañeda, "Edentados pliocénicos de la Región Central de México". *Anais do II Congresso Latino Americano de Paleontologia*, Porto Alegre, Brasil, 1981. Núm. 2, pp. 683-697.
- _____, "Descripción de un milodóntido del Blancano temprano de la Mesa Central de México". *Universidad Nacional Autónoma México, Instituto Geología*, 1986, Revista número 6, pp. 193-203.

Importance of Mexico's late Tertiary mammalian faunas

Wade E. Miller *

Óscar Carranza Castañeda **

Abstract

Mexico's late Tertiary mammalian fauna is very important to an understanding of the represented taxa and their histories for all North America and beyond. This is despite the fact that research in Mexico can still be considered in beginning stages. Extensive fossiliferous exposures in this country are the southernmost ones on the continent for the Late Tertiary, and appear to mark the most nearly complete sections across the Hemphillian-Blancan boundary (earliest Pliocene) anywhere. During these ages the Great American Faunal Interchange between North and South America was in initial stages. The mammals involved in this major immigration/emigration event continue to be discovered as field work proceeds. Many new late Tertiary mammalian taxa have been uncovered in Mexico. These have aided greatly in understanding evolutionary as well as distributional histories. This includes greater knowledge regarding extinction events. Climatic and environmental histories of North America, for the past 10 million years, can be better understood through a study of Mexico's fossil mammals and the deposits in which they occur. The extensive field and laboratory work now going on promises to add much useful knowledge to the disciplines mentioned above.

Introduction

With few exceptions, late Tertiary mammalian faunas from Mexico have been poorly known until recently. Even now it is recognized that research relating to this field is still in beginning stages. Nevertheless, these faunas contain much valuable information for a variety of reasons. They offer a valuable resource in dating late Cenozoic sediments for much of Mexico. Key species that contain important information on evolution, extinctions, climatic and environmental changes through time have been identified in these faunas, and they include some of the earliest immigrants known from South America.

* Department of Geology, Brigham Young University.

** Centro de Geociencias UNAM Juriquilla, Querétaro.

The first apparent report of a late Tertiary mammal from Mexico was made 135 years ago (Falconer, 1863, *in* Osborn, 1936). However, only minimal paleontological research in the country was conducted prior to the mid-to late 1970's. This is despite the fact that researchers from Mexico, the United States and Europe have had involvement. The first reported find was that of a new species of mastodont, *Rhynchotherium tlascalae* (Falconer, 1863, *in* Osborn, 1936) from the state of Tlaxcala east of Mexico City. For more than 100 years after this few reported studies were made on late Tertiary mammals from the country. Those that were, rarely contained meaningful stratigraphic data associated with the fossils, and in most cases insufficient locality information to relocate the sites (e.g., Cope, 1885, 1886; Cuatáparo and Ramírez, 1875; Dalquest and Mooser, 1980; Felix and Lenk, 1891; Freudenberg, 1910; Leidy, 1882; Mooser, 1964). Marginally more attention was paid to the geology with the work begun in the 1930's in the northwestern state of Chihuahua. It was here that the fossiliferous Hemphillian age Yepómera deposits were beginning to be collected and studied. Important as this fauna is, only modest geologic study has yet been made (Lance, 1950; Lindsay, 1984a).

With work begun in the 1970s, much more attention was paid to recording the geologic and stratigraphic context in which terrestrial fossils were found in Mexico (Carranza and Ferrusquia, 1979; Ferrusquia, 1978; Miller, 1980). Beginning in the mid 1970's paleontologists at the Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, began making comprehensive studies on late Cenozoic sites yielding terrestrial vertebrates. Attention since then has been paid to locating accurately each collected fossil, as well as recording the relevant stratigraphy and sedimentology. Paleontologists and geologists from the United States have assisted in these studies in recent years. The intent has been to correlate fossiliferous units throughout their occurrences in central and northern Mexico, to the better known ones in the United States and to each other. Extensive fossiliferous late Tertiary exposures south of central Mexico are very poorly known due to heavy vegetative cover and minimal field work. Of necessity, a majority of research involves just the northern two-thirds of the country. While Blancan and Hemphillian mammalian faunas in this region are now known to be reasonably abundant, Clarendonian and earlier faunas thus far have poor representation in general, and no known representation in the sediment-filled basins associated with the Transmexican Volcanic Belt (TVB).

Currently research on late Tertiary vertebrate faunas and accompanying geology is being conducted across central Mexico (Carranza *et al.*, 1994; Miller and Carranza, 1997) from latitudes of approximately 19 to 23 degrees north, which included southernmost Baja California at the time of deposition. The Mexican states involved in this study principally include

Hidalgo, Querétaro, Guanajuato, Jalisco, Michoacán and Baja California Sur. In addition to the paleontological research being conducted through the Universidad Nacional Autónoma de México, recent studies are also being made by paleontologists and geologists at the University of Hidalgo. Late Tertiary terrestrial deposits under investigation in these states yielding Hemphillian and Blancan age vertebrates largely occur as alluvial and fluvial sediments, but with occasional intercalated volcanic ashes. These deposits for the most part unconformably overlie volcanic rocks, usually andesites and basalts, of early to mid-Miocene age. In the above states the fossiliferous deposits are associated with the TVB and occupy the uppermost beds of a series of north-south trending grabens. In early to middle Miocene time, extensional forces along the TVB have recently been reported (Aguirre *et al.*, 1997; Alaniz *et al.*, 1997). Fission track and $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ datings run on volcanic rock and ash samples from several basins in central Mexico have produced mid- to late Tertiary ages from 31 to 3.3 Ma (Kowallis *et al.*, 1998), with the older dates relating to volcanic rock underlying graben fill. Several of the dates run on sanidine and zircon crystals in ash beds associated with diagnostic mammalian fossils, have yielded ages compatible with the Hemphillian and Blancan Mammal ages, 3.3 to 9.0 Ma. The above authors also listed ages for associated volcanic rocks from 22 to 31 Ma. This work was done mainly in the state of Guanajuato. It is hoped that research will be increased in other areas of Mexico relating to late Cenozoic terrestrial faunas, with careful attention being paid to the geological context.

Faunas

Essentially, the Hemphillian and Blancan age faunas constitute most all that is known of late Tertiary mammals from Mexico. Older Miocene deposits from southern Mexico, though, have yielded some scattered mammalian fossils. Taxa include *Gomphotherium* sp., *Merychippus* sp. and *Oxydactylus*. However, current field work in Chiapas and Oaxaca has led to new and important discoveries (Ferrusquía, 1978, 1996 and pers. comm.). With few exceptions the Hemphillian and Blancan mammals known from Mexico have been found as scattered remains laid down mostly within alluvial and fluvial and, occasionally, lacustrine deposits. Although, a few heavy concentrations of fossil vertebrates have been discovered in the northern two-thirds of Mexico, most finds have been made as isolated occurrences or as modest local accumulations. However, this may take place over widespread areas allowing for sizeable aggregates of specimens. Recent field work has shown this to be true in many of the grabens associated with the Transmexican Volcanic Belt.

Field work involving recovery of late Tertiary vertebrates, especially mammals, has almost all been done in the states indicated in the Figure 1 Index Map. Undoubtedly discoveries of terrestrial fossils of this age will be made in other areas when further investigations are conducted. As stated above, it has only been within the past 25 years that intensive vertebrate paleontological field work has taken place. Several of current studies on the late Tertiary are now underway describing the fossil vertebrates, especially mammals, that have been collected over this time. These include not only faunal but geological and geochronological studies.



Figure 1. Important Late Tertiary Vertebrate localities in Mexico.

Hemphillian

Figure 1 indicates states and areas within them in Mexico where Hemphillian age mammals have been recovered. Table 1 lists all known taxa of this age thus far identified. While most material has been studied to some extent, more in depth studies should lead to additional species identifications. Although Hemphillian aged specimens have been known since the latter part of the last century, most taxa reported were isolated finds. Not until the 1930's to 1950's were concentrated deposits of vertebrates, mostly mammals, discovered and reported. The two most important of these are the Yepómera in west central Chihuahua (Wilson, 1937, 1949; Drescher, 1939; Stock, 1948, 1950; Lance, 1950; Lindsay, 1984a) and El Ocote in northeastern Guanajuato (e.g., Arellano, 1951; Carranza, 1989; Mooser, 1958, 1959; Dalquest and Mooser, 1980; Miller and Carranza, 1984). These two

areas were most intensively studied and their fossils collected beginning in the 1970's. Surveys in areas adjacent to these deposits led to discoveries of additional late Tertiary localities yielding reasonably abundant and diverse mammals, as well as other vertebrates, in Chihuahua and Guanajuato (Lindsay, 1984a; Miller and Carranza, 1984). Additional work in states across central Mexico in the past decade has led to the discovery of many new Hemphillian aged local faunas (Carranza, 1989, 1992; Carranza and Miller, 1994, 1996a). With the discovery of new Hemphillian age sites, the list of known mammals from Mexico has grown appreciably since the 1970's and taxa that were previously only tentatively identified have since been verified. Some of the largest numbers of additions to taxa have been made in the area of small mammals, especially rodents and lagomorphs. Several new taxa representing these orders have been named in recent years (e.g., Miller and Carranza, 1982; Carranza and Walton, 1992). By far the most abundant mammalian fossils in Hemphillian deposits are the equids. Currently recognized species include *Calippus castilli*, *Neohipparion eurystyle*, *Astrohippus* (= *Pliohippus*) *stockii*, *Dinohippus interpolatus*, *D. mexicanus*, and *Nannippus minor*. These equids are clearly the most important taxa in correlating deposits throughout Mexico.

Among the geologically early recorded South American immigrants into North America, are ground sloths that have been recovered from central Mexico. The two genera thus far identified are *Megalonyx* and *Paramylodon* (= *Glossotherium*) (Montellano-Ballesteros and Carranza, 1986). Based on a skull, dentary and several postcranial bones, a new species of *Canis* has been identified from the Hemphillian in central Mexico that appears to be the oldest report of that genus anywhere. The new species, *Canis ferox*, represents an ancestral coyote (Miller and Carranza, 1998). Some of the latest known occurrences of several mammalian genera are found in Hemphillian deposits of Mexico. These include *Gomphotherium*, *Stegomastodon*, *Osteoborus*, *Agriootherium*, *Pseudaelurus*, *Machairodus*, *Teleoceras*, *Calippus*, *Astrohippus*, *Dinohippus*, *Neohipparion*, and *Prosthennops*. This should not be considered unusual since these genera (and probably a number of others) should have their last occurrences in Mexico, as many relict faunas are found in southern regions. While some taxa might have existed farther south later in time in Central America, heavy vegetative cover probably prevented some species from dispersing farther south than central Mexico.

Blancan

If *Rhynchotherium tascalae* reported by Falconer (1863) is Blancan and not Hemphillian, then fossils of this age represent the first reported late Tertiary record in Mexico. However, prior to the late 1970s, mammalian

taxa of either age were mostly reported as rare isolated finds, and without detailed stratigraphic data (Miller, 1980; Miller and Carranza, 1984). In the past 20 years a number of new localities, mostly in the central part of the country, have yielded Blancan (Pliocene) age mammals (Fig. 1). Unfortunately, known Blancan deposits are fewer than, and have not produced as great numbers of mammals as, those of the Hemphillian. However, as new sites are discovered and previously known ones re-collected, many more Blancan age mammals will be available for study in the near future.

As stated above, early reports of Pliocene age (=Blancan) mammals from Mexico were made by Cope and a few others. In 1936 Osborn described another new species of *Rhychotherium*, *R. browni*. It was recorded near San José de Pimas in the state of Sonora. Based on advanced characters this new species is probably Blancan in age. Additional Blancan fossils come from at least two widely separated localities in west central Chihuahua (Lindsay, 1984a). These local faunas have produced an amphibian, bird, insectivore, lagomorphs, rodents, carnivores, mastodons, equids, peccary, camel and antilocaprid. Only from central Mexico have other Blancan mammals been reported. Similar taxa have been recovered here, but from more widespread deposits (Table 1).

Almost all Mammalian species and most genera known from the late Hemphillian are absent in the Blancan. A major faunal turnover occurred at this time (Webb, 1984). For example, the great diversity of equids noted for the Hemphillian is basically reduced to two species in the Blancan, *Nannippus peninsulatus* and *Equus (Dolichohippus) simplicidens*. However, these two genera, especially *Equus*, are reasonably abundant in Blancan deposits and make excellent index fossils. While *Dinohippus mexicanus* has been found in latest Hemphillian deposits, no specimens have been identified in early Blancan ones. It appears that the transition from *Dinohippus* to *Equus* occurred at this time. This agrees with statements made by others (e.g., Lindsay, 1984b; MacFadden, 1984; Dalquest, 1988). Finds that we have made demonstrate specimens that have characters intermediate between *Dinohippus* and *Equus*.

These characters include the "heel" of the protocone being intermediate in size and shape between typical *Dinohippus mexicanus* and *Equus (Dolichohippus) simplicidens*, cheek teeth having less curvature than *D. mexicanus* but not being as straight as in *E. simplicidens*, and a degree of hypsodonty that is intermediate between these two species. *Teleoceras*, the remaining rhinocerotid in the late Hemphillian of North America, has not been found in any Blancan deposits. Additional South American immigrants to the above mentioned Hemphillian ground sloths occur in Blancan age sediments. These include an armadillo, *Holmesina*, a glyptodont, *Glyptotherium*, and a capybara, *Neochoerus*. A modest

diversity of rodents, and lagomorphs has been reported for both the Hemphillian and Blancan in Mexico, with the greatest being among the cricetid rodents. However, only one arvicolid (microtine) has yet been reported. This is *Pliophenacomys* from the late Blancan of Chihuahua (Lindsay, 1984a). One reason more small mammals have not been found is that only limited screen washing has yet been done. A variety of conditions has rendered this process difficult. It is because of this limitation that insectivores and chiropterans are still very poorly known from the late Tertiary of Mexico. Another under-represented group is the mammalian carnivores (Carranza and Miller, 1996b; Miller and Carranza, 1998). All known Blancan as well as earlier late Tertiary mammals reported from Mexico are listed in Table 1.

Discussion

With many additional discoveries of late Tertiary mammalian fossils, throughout widespread areas of Mexico in the past 25 years, much has been learned regarding the total fauna and its importance (e.g., Carranza, 1989; Carranza and Ferrusquía, 1978, 1979; Carranza and Walton, 1992; Carranza and Miller, 1988; Ferrusquía, 1978; Lindsay, 1984a; Miller, 1980; Miller and Carranza, 1982, 1984; Repenning, 1962). This importance has yet to be fully recognized, though, as many articles pertaining to mammalian chronologies and dispersals in North America fail to include the work being done in Mexico (e.g., Lundelius *et al.*, 1987; Tedford *et al.*, 1987; Woodburne and Swisher, 1995). With the continued research planned on late Tertiary vertebrate fossils from Mexico, it will undoubtedly be demonstrated that much valuable information is available from this area.

Many new mammalian taxa have been named from late Tertiary fossils recovered in Mexico. This dates back to Falconer's 1863 description of a new species of the proboscidean, *Rhynchotherium tlascae*. Since then, particularly in the past three decades, many more have been described. Ones currently considered valid are indicated in Table 1. These new taxa provide important information regarding the evolution and distributional patterns of the groups to which they belong, and the timing of events. This includes not only indigenous North American forms, but immigrants from South America and Eurasia. The fact that southcentral Mexico offers the southernmost region in North America to provide widespread mammalian local faunas, emphasizes its key position for late Cenozoic biotic studies for North America. Baja California with its unique peninsular configuration can be better understood regarding the time of its isolation, particularly the southern portion, by the fauna recovered there. This fauna also helps in an interpretation of climatic conditions (Miller, 1980).

Careful collecting of late Tertiary mammals in Mexico since the 1970's, has enabled much more precise correlations to be made on a regional and continental basis (Carranza *et al.*, 1994). Refinements are continually being made. Geochronologic studies recently being conducted have greatly enhanced these refinements. This has been done utilizing widespread volcanic ashes associated with many of the fossil-bearing strata. Both fission track dating, based largely on zircon grains, and single-crystal sanidine $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ laser-fusion techniques have proven useful in establishing ages. Using both these methods a Blancan-Hemphillian boundary age of approximately 4.8 Ma has been obtained (Kowallis *et al.*, 1998). Additionally, paleomagnetic age dating is currently underway on fossiliferous sediments in Guanajuato. In combination the various geochronological techniques employed should provide much greater precision in timing various faunal events.

In 1984 Webb discussed mammalian extinctions in North America over the past 10 million years. He indicated that eight extinction events occurred during this time, five of which were in the late Tertiary. The largest was the late Hemphillian event, larger than that at the close of the Rancholabrean age (late Pleistocene) in which 62 genera disappeared. Since many species have been known to survive longer in southern portions of their ranges, it can be expected that an appreciable number of the 62 genera will have had their latest occurrences in recoverable deposits in Mexico, especially in the southern part of the country. Instances of this are listed under "Fauna" above. Disappeared taxa in the other four late Tertiary events probably include genera last occurring in Mexico. It is anticipated that continued research on the Mexican mammalian fauna will establish this. With the geochronologic research being conducted concomitantly with faunal recovery, greater precisions for times of extinctions of mammalian genera in Mexico will be possible.

Unfortunately no fossil floras have been found in association with the late Tertiary vertebrate faunas known in Mexico. Therefore, climatic and environmental interpretations can thus far be based only on the faunas. If fossil pollen can be recovered at any of the productive faunal sites, the situation would be greatly improved. An increase in the number of hypsodont mammals, as well as an increase in hypsodonty within taxa in the Blancan over the Hemphillian, argues for more extensive coverage by grasses, probably in a savanna setting. But since brachyodont animals are still reasonably well represented, more vegetated areas must also have been present. However, not only tropical mammals have been identified. Based on mammals such as *Neoschoerus* and *Rhynchotherium*, and on fish, turtles and crocodiles, it appears that warm and wet conditions prevailed in at least the southern half of Mexico throughout the Blancan.

Conclusions

Considering that minimal collecting and research has been done regarding late Tertiary mammals from Mexico until the mid 1970's, the wealth of information now available on this subject is both surprising and encouraging. It enables accurate correlations to be made with the more comprehensively studied faunas to the north. This then permits more accurate studies to be made regarding both the evolution of diverse mammals and their distributions through time. Mexico's key geographic position, coupled with abundant fossil-bearing strata that are exceptionally complete for the late Tertiary, makes it ideal for study of taxa involved in the Great American Faunal Interchange between North and South America. Major extinctions, especially during the late Hemphillian, indicate that pronounced environmental changes were transpiring. Undoubtedly, climatic changes were a significant factor. These topics need to be studied in detail for Mexico using the ever growing collection of fossils. Table 1 provides the most comprehensive list of fossil mammals from the late Tertiary of Mexico that has yet been made. It is hoped that this will furnish a sufficient data base for further research by others.

Acknowledgments

It is not possible to recognize all those who have collected late Tertiary mammalian fossils from Mexico over the years, making possible the present study. However, a number of people have provided invaluable assistance to us over the past 24 years. These include Harley Garbani of Hemet, California. Ismael Ferrusquía, René Hernández, Marisol Montellano, Luis Espinosa, Gerardo Álvarez, all at the Instituto de Geología of the Universidad Nacional Autónoma de México. Steve Robison, Sharen Campbell, Samuel Webb, James Barton and Gary Heaston, all former students at Brigham Young University, helped in collecting fossils in Baja California. Jimmie Jefferies, of Cabo San Lucas, aided greatly by collecting numerous fossils from southern Baja California, and Juan Alvarez of Santa Anita, Baja Sur, collected many important fossils from this region as well. The late Allen O'Brien of Newport Beach, California, provided monetary and other support.

The National Science Foundation grants (EAR 8620155 and 9316895) provided critical funding for much of the collecting. The Center for Field Research (Earthwatch) of Watertown, Massachusetts, provided funding and volunteers for 10 years to do fossil collecting in central Mexico. Field and research support were generously provided by the Instituto de Geología of the Universidad Nacional Autónoma de México and the

Department of Geology at Brigham Young University. Another institution that gave needed support is the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. We extend our deepest gratitude for all the individuals named as well as unnamed above for the valuable assistance so kindly given. Special thanks are given to Leena Rogers for patiently typing this manuscript in its several iterations.

Table 1. Mammalian faunal list of late Tertiary genera and species from Mexico (by state).														
EM, Earlier Miocene; H, Hemphillian; B, Blancan.														
Taxa	Son.	Chih.	Ags.	S.L.P.	Jal.	Gto.	Qro.	Hgo.	Mich.	Mex.	Tlax.	Oax.	Chis.	B.C.S.
Order Insectivora <i>Notiosorex repenningi</i> <i>Notiosorex</i> sp.		H B												
Order Chiroptera <i>Plionycteris</i> sp.		H						H						
Order Edentata <i>Glyptotherium</i> sp. <i>Holmesina</i> sp. <i>Paramylodon</i> sp. <i>Megalonyx</i> sp.						B B H,B	H		H					
Order Lagomorpha <i>Archaeolagus sonoranus</i> <i>Hypolagus mexicanus</i> <i>Hypolagus</i> cf. <i>H. vetus</i> <i>Hypolagus</i> sp. <i>Notolagus velox</i> <i>Paranotolagus complicatus</i> <i>Pratilepus ?kansasensis</i>	EM					B H B B								B
Order Rodentia <i>Spermophilus pattersoni</i> <i>Spermophilus matachicensis</i> <i>Spermophilus shotwelli</i> <i>Spermophilus</i> sp. <i>Ammospermophilus jeffriesi</i> <i>Paenemarmota barbouri</i> <i>Perognathus henryredfieldi</i> <i>Perognathus</i> sp. <i>Prodipodomys idahoensis</i> <i>Pliogeomys carranzai</i> <i>?Pliogeomys</i> sp. <i>Geomys minor</i> <i>Copemys</i> near cf. <i>C. valensis</i> <i>Calomys elachys</i> <i>Calomys baskini</i> <i>Calomys winklerorum</i> <i>Calomys</i> sp. <i>Baromys kolbi</i> <i>Prosigmodon oroscoi</i>			H H H H H H H H,B H,B H H,B H H H H,B H,B H						? ,B H					B

Table 1. Mammalian faunal list of late Tertiary genera and species from Mexico (by state).

EM, Earlier Miocene; H, Hemphillian; B, Blancan.

Taxa	Son.	Chih.	Ags.	S.L.P.	Jal.	Gto.	Qro.	Hgo.	Mich.	Mex.	Tlax.	Oax.	Chis.	BCS.
<i>Prosigmodon chihuahuaensis</i>			H,B				H							
<i>Prosigmodon ferrusquiai</i>						H								
<i>Neotoma</i> cf. <i>N. sawrockensis</i>						H	H							
<i>Neotoma</i> sp.						H								
<i>Pliophenacomys</i> sp.		B												
<i>Nechoerus cordobai</i>					?H	B								
<i>Nechoerus</i> sp.							B							
Order Carnivora														
<i>Canis ferox</i>					H		H							
Canid indet.		H,B												
<i>Vulpes</i> sp.		H												
<i>Cerdocyon avius</i>														B
<i>Osteoborus cyonoides</i>					H	H								
<i>Osteoborus</i> cf. <i>O. cyonoides</i>			H	H					H					
<i>Borophagus matthewi</i>										B				
<i>Borophagus diversidens</i>						B								
<i>Borophagus</i> ? <i>diversidens</i>								B						B
<i>Agriotherium schneideri</i>						H								
<i>Agriotherium</i> cf. <i>A. schneideri</i>			H			H			H					
<i>Tremarctos</i> sp.									B					
<i>Taxidea mexicana</i>		H												
cf. <i>Mustela</i>						H								
cf. <i>Trigonictis</i>						H								
<i>Chasmaporthetes johnstoni</i>			B											
<i>Pseudaelurus</i> ? <i>intrepidus</i>						H								
? <i>Pseudaelurus</i> sp.		H												
<i>Felis</i> cf. <i>F. studeri</i>						B								B
<i>Felis</i> ? <i>lacustris</i>														
<i>Machairodus</i> cf. <i>M. coloradensis</i>						H								B
? <i>Machairodus</i> sp.														B
<i>Nimravides catacopsis</i>		H												
Order Proboscidea														
<i>Gomphotherium</i> sp.													EM	EM
<i>Stegomastodon</i> sp.						H								
cf. <i>Stegomastodon</i>		H,B												
<i>Cuvieronius</i> sp.			H,B											
<i>Rhynchotherium browni</i>	?B													
<i>Rhynchotherium tlascalae</i>										?H				
<i>Rhynchotherium</i> sp.					H	H								
<i>Gomphotheriid</i> indet.									?H					
Order Perissodactyla														
<i>Aphelops</i> sp.			EM											
? <i>Aphelops</i>														
<i>Teleoceras fossiger</i>		H				H		H						
<i>Teleoceras</i> sp.						H			H					
<i>Merychippus</i> sp.													EM	EM
<i>Calippus castilli</i>														
<i>Neohipparion eurystyle</i>		H				H								
<i>Nannippus minor</i>		H				H								

Table 1. Mammalian faunal list of late Tertiary genera and species from Mexico (by state).

EM, Earlier Miocene; H, Hemphillian; B, Blancan.

Taxa	Son.	Chih.	Ags.	S.L.P.	Jal.	Gto.	Qro.	Hgo.	Mich.	Mex.	Tlax.	Oax.	Chis.	B.C.S.
<i>Nannippus peninsulatus</i>		B			B	B		B	B					
<i>Astrohippus stockii</i>		H			H	H		H	H					
<i>Dinohippus interpolatus</i>					H	H		H						
<i>Dinohippus mexicanus</i>		H			H	H		H	H					
<i>Equus simplicidens</i>						B		B	B					B
<i>Equus</i> sp.		B												
Order Artiodactyla														
<i>Dyseophyus</i> cf. <i>D. stirtoni</i>			EM											
<i>Prosthennops</i> sp.		H				H		H						
<i>Platygonus</i> sp.							B							
<i>Tayassuid</i>								H						
<i>Merychys</i> cf. <i>M. elegans</i>			EM											
<i>Merychys</i> sp.													EM	

Abbreviations for the names of the states: **Son.**, Sonora; **Chih.**, Chihuahua; **Ags.**, Aguascalientes; **S.L.P.**, San Luis Potosí; **Jal.**, Jalisco; **Gto.**, Guanajuato; **Qro.**, Querétaro; **Hgo.**, Hidalgo; **Mich.**, Michoacán; **Mex.**, Estado de México; **Tlax.**, Tlaxcala; **Oax.**, Oaxaca; **Chis.**, Chiapas; **B.C.S.**, Baja California Sur.

Importancia de las faunas de mamíferos de México del Terciario Tardío

El conocimiento de la paleontología de vertebrados del Terciario tardío de México, se encuentra en sus primeras etapas de desarrollo. Desde el siglo pasado y hasta los años setenta del presente son muy escasos los trabajos donde se describen formalmente las faunas de vertebrados, a pesar de la importancia que tienen para fechar los sedimentos continentales del Cenozoico tardío y su contribución para el conocimiento de la evolución y extinción de diferentes taxa. En el centro de México, se encuentran evidencias de importantes eventos biológicos y geológicos que se han sucedido en América del Norte, como el inicio del intercambio de faunas entre las Américas, a través del puente panameño y la integración en el centro de México de las faunas de origen holártico con las faunas neotropicales.

Una de las primeras descripciones que se hicieron formalmente de material fósil de México, es la de *Rhynchotherium tlascae* (Falconer 1863, in Osborn 1939), recolectado en el estado de Tlaxcala. Los trabajos paleontológicos posteriores fueron escasos y carecían de información estratigráfica, debido a que el material era recolectado en forma fortuita, sin estar dentro de un proyecto de investigación.

A partir de los años treinta, cuando se descubrió la localidad de Yepómera en el estado de Chihuahua, al noroeste de México, dio

comienzo la investigación formal de las faunas de mamíferos fósiles. En esta área se llevaron a cabo estudios estratigráficos y geológicos del área fosilífera, además se realizaron fechamientos radiométricos y análisis paleomagnéticos; y se describió la diversa y abundante fauna de vertebrados fósiles (Lance, 1950; Lindsay, 1984).

A partir de los años setenta, se prestó más atención a la estratigrafía y geología de las localidades donde se recolectó el material de vertebrados fósiles. En Baja California Sur, se dio a conocer la fauna de Las Tunas (Miller, 1980). En el centro de México, investigadores del Instituto de Geología de la UNAM, iniciaron los trabajos de investigación en el área de San Miguel de Aliende, en el estado de Guanajuato (Carranza y Ferrusquía, 1978 y 1979). Desde entonces, los estudios de las faunas de vertebrados del Terciario tardío, se han extendido a otros estados del país. En los últimos cinco años, la investigación se ha centrado en las cuencas sedimentarias de la Faja Volcánica Transmexicana (FVT), entre los paralelos 23° y 19° N. En esta nueva etapa de la investigación, otras instituciones como la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, están iniciando sus proyectos de investigación en los estados de Puebla, Hidalgo y Tlaxcala.

Los resultados de las investigaciones realizadas en los últimos 25 años en el centro de México en los estados de Guanajuato, Hidalgo, Michoacán, Jalisco, Zacatecas y México, demuestran la superposición de dos asociaciones faunísticas, que representan dos edades de mamíferos, Henfiliano (Mioceno) y Blancano (Plioceno). Hasta ahora, no se conoce ninguna localidad del Clarendoniano y del Mioceno medio en la parte central de México. Los resultados obtenidos demuestran la importancia de la Mesa Central, como un basto corredor para el desplazamiento de faunas durante esta época cuyas evidencias quedaron incluidas en el registro fósil.

Por otra parte, se han iniciado los fechamientos radiométricos de las cenizas volcánicas intercaladas en los estratos fosilíferos, estableciendo mayor precisión en la correlación de las faunas de México con las de los Estados Unidos de América del Norte. Además, la información obtenida contribuye a documentar cuando se iniciaron eventos tan importantes como el inicio del gran intercambio de faunas entre Norte y Sudamérica.

Las faunas de vertebrados del Henfiliano y del Blancano, se encuentran en depósitos aluviales y fluviales, frecuentemente con intercalaciones de ceniza volcánica. Estos depósitos se encuentran rellenando cuencas, que se formaron como resultado de los eventos geológicos de la Faja Volcánica Transmexicana durante el Oligoceno-Mioceno (Aguirre *et al*, 1997; Alaníz *et al*, 1997). La secuencia estratigráfica general de estas cuencas es de calizas Cretácicas, a las que sobreyacen en discordancia erosional riolitas y basaltos del Oligoceno-Mioceno (Carranza *et*

a/, 1994; Kowallis et al, 1986, 1998). Los fechamientos radiométricos de $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ obtenidos de las rocas ígneas y cenizas volcánicas han dado edades de 3.1 a 3.3 Ma y los análisis de zircones y cristales de sanidino, recolectados en las capas de ceniza volcánica interestratificada con los estratos fosilíferos, han proporcionado edades de 3.3-3.9 Ma (Kowallis et al, 1986, 1998).

Al sur de la Faja Volcánica Transmexicana, es mínima la información acerca de la bioestratigrafía continental terciaria. Uno de los limitantes, es la intensa vegetación que cubre las rocas, sólo en la parte suroeste del país, en la región Mixteca, el Dr. Ismael Ferrusquía y su grupo (comunicación personal), están estudiando la fauna del Mioceno medio, única de esta edad que se conoce en esta parte de México hasta ahora.

Faunas

Las únicas faunas del Mioceno medio que se conocen en México, se encuentran en la parte sur del país. Los taxa descritos incluyen *Gomphotherium*, *Merychippus* y *?Oxidactylus* (Ferrusquía 1978, comunicación personal 1998). Sin embargo, la investigación continua en los estados de Chiapas y Oaxaca.

Indudablemente, el conocimiento del Terciario tardío continental de México se ha estudiado intensamente después de los años setenta. El resultado es el descubrimiento de numerosas localidades fosilíferas con la sobreposición de dos edades de mamíferos: Henfiliano y Blancano.

Algunas de las localidades conocidas, han producido poco material fósil, sin embargo, no se han prospectado con gran intensidad, este es el caso de la cuenca de Zacualtipán, la cual se conoce desde el siglo pasado. En los últimos cinco años se está descubriendo la riqueza y diversidad del material fósil, especialmente anfibios y roedores entre otros taxa, la edad de la fauna es del Henfiliano y Blancano (Carranza, 1991 y 1994).

Las localidades que contienen mayor diversidad y abundancia de mamíferos fósiles, son Yepómera, en el estado de Chihuahua, y en el área de San Miguel de Allende en el estado de Guanajuato, se encuentran localidades con abundante material fósil y más importante aún es la superposición Henfilianas y Blancanas.

Faunas del Henfiliano

Aunque fósiles del Henfiliano se conocen desde el siglo pasado, (Leidy 1882; Cope 1885, 1886), fue a partir del descubrimiento de la fauna de

Yepómera, en el estado de Chihuahua (Wilson, 1937 y 1949; Drescher, 1939; Stock, 1948 y 1950; Lance, 1950; Lindsay, 1984) y el área de Rancho El Ocote en San Miguel de Allende, en el estado de Guanajuato (Arellano, 1951; Carranza, 1989; Mooser, 1958 y 1959; Dalquest y Mooser, 1980; Miller y Carranza, 1981), cuando los estudios taxonómicos y de otras especialidades se han profundizado.

En el área de Yepómera y San Miguel de Allende, ocurren las más altas concentraciones de fósiles conocidas hasta ahora en México, en ambas también se encuentran en sobreposición faunas del Henfiliano-Blancano, carácter que se conoce hasta ahora sólo en México (Lindsay, 1984a; Miller y Carranza, 1984).

En nuevas prospecciones que se realizan en otros estados de la FVT, se ha descubierto nuevas localidades del Henfiliano (Carranza, 1989, 1989, 1996 y 1998; Carranza y Miller, 1994 y 1996) en los estados de Jalisco, Hidalgo, Michoacán y Zacatecas.

El material fósil más abundante son los équidos *Calippus castilli*, *Dinohippus interpolatus*, *Nannippus minor*, *Neohipparion eurystyle*, *Astrohippus stockii* y *Dinohippus mexicanus*. Los roedores y lagomorfos Henfilianos han sido estudiados parcialmente (Miller y Carranza, 1992; Carranza y Walton, 1992). Es importante destacar que en estas faunas, se recolectaron dos de los primeros inmigrantes sudamericanos, *Megalonyx* y *Paramylodon* (= *Glossotherium*) sugiriendo la coexistencia de fauna holártica y neotropical en América del Norte. También se recolectó el registro más antiguo de cánidos en América del Norte, que fue descrito como una nueva especie *Canis ferox*. Esta especie es el ancestro de los coyotes (Miller y Carranza, 1998).

En las faunas del Henfiliano de México, se encuentran los últimos registros de diferentes géneros: *Gomphotherium*, *Osteoborus*, *Agriotherium*, *Pseudaelurus*, *Machairodus*, *Teleoceras*, *Calippus*, *Astrohippus*, *Dinohippus*, *Neohipparion* y *Prosthennops*.

Faunas del Blancano

Tal vez, el primer registro en México de un taxón del Blancano es el de *Rhynchotherium falconeri* (Falconer 1863 in Osborn 1939). Antes de los años setenta, la única localidad de esta edad descrita en México, era la fauna de Las Tunas (Miller, 1980; Miller y Carranza, 1984).

En los últimos 20 años de investigación, se ha descrito nuevas faunas de esta edad en el noroeste de México. La fauna de La Concha, en el estado de Chihuahua (Lindsay, 1984), que contiene aves, insectívoros, lagomorfos, roedores, carnívoros, mastodontes, équidos, pecaríes, camellos y antilocápridos. En el centro de México en la fauna de Rancho

La Goleta, en el estado de Michoacán, se describe *Rhynchotherium falconeri* (Carranza, 1976).

Sin embargo, es en San Miguel Allende, en el estado de Guanajuato, donde se conoce las faunas de Rancho Viejo y Los Galvanes, que contienen la mayor diversidad de taxa de esta edad en México. Es importante hacer notar que un alto porcentaje de los taxa descritos en las faunas Henfilianas, se extinguen en el Blancano. Un ejemplo, son los équidos, de cuatro especies que se reconocen en el Henfiliano, sólo dos existen en el Blancano, *Nannippus peninsulatus* y *Equus simplicidens*. Este último es muy abundante, nunca se ha recolectado *Dinohippus*, en localidades del Blancano, aunque algunos de los especímenes de la colección de vertebrados fósiles de Guanajuato, presentan caracteres intermedios entre estos dos géneros. Esto sugiere que muy probablemente la transición *Dinohippus-Equus*, se llevó a cabo en el centro de México y las evidencias fósiles se encuentran en las localidades del Blancano en el área de San Miguel de Allende.

La mayor diversidad de inmigrantes sudamericanos está representada en las localidades del Blancano de Guanajuato: *Pampatherium*, *Glyptotherium*, *Paramylodon* (= *Glossotherium*) y *Neochlorus*. Los análisis de las cenizas volcánicas intercaladas con los estratos donde se recolectaron estos inmigrantes, han proporcionado edades de 3.6 Ma, lo que indica que son los primeros inmigrantes de América del Sur integrados en faunas de origen holártico y abre la posibilidad que el puente panameño se estableció antes de los tres millones de años (Marshall, 1985), iniciándose un dinámico intercambio de faunas entre las Américas.

En relación al estudio de los roedores del Blancano, es mínimo el trabajo realizado. En Chihuahua, se ha descrito un roedor arborícola *Pliophenacomys*. Hasta ahora, es mínimo el trabajo de tamizado para obtener material de roedores u otros mamíferos de talla pequeña, en faunas del Blancano, por lo cual es casi desconocida la fauna asociada de micromamíferos. En la tabla 1, se enlista la fauna que se ha descrito de localidades del Blancano de México.

Literature cited

- Aguirre-Díaz, G. J., L. Ferrari, G. Carrasco-Núñez, M. López-Martínez, J. Urrutia-Fucugauchi, and S. A. Nelson, "El Cinturón volcánico Mexicano: un nuevo proyecto multidisciplinario". II Convención Sobre la Evolución Geológica de México y Recursos Asociados, Pachuca, Hidalgo, México, 1987 p. 269-273.
- Alaniz-Álvarez, S. A., A. F. Nieto Ramaniego, and L. Ferrari. "Relación entre la Reactivación de estructuras y el estilo del volcanismo en la

- faja volcánica transmexicana". II Convención Sobre la Evolución Geológica de México y Recursos Asociados, Pachuca, Hidalgo, México. 1997 p. 287-288.
- Arellano, A. R. V. "Research in the continental Neogene of Mexico". American Journal of Science 249. 1951. pp. 604-616.
- Carranza-Castañeda, O. "Biostratigrafía de los sedimentos continentales del Terciario tardío, del área de San Miguel de Allende, Guanajuato, México". Unpublished Ph.D. dissertation, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, 1989, 173 pp.
- _____. "Una nueva localidad del Hemphilliano tardío en la Mesa Central de México". Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista 10. 1992, pp. 179-196.
- Carranza-Castañeda, O., and I. Ferrusquía-Villafranca. "Nuevas investigaciones sobre la fauna Rancho El Ocote Plioceno medio de Guanajuato, México". Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista. 1978, pp. 163-166.
- _____. "El género *Neohipparion* (Mammalia-Perissodactyla) de la fauna local Rancho El Ocote (Plioceno, Medio) de Guanajuato, México". Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista 3, 1979, pp. 29-38.
- Carranza-Castañeda, O., and W. E. Miller, "Roedores caviomorfos de la Mesa Central de México, Blancano temprano (Pliocene tardío) de la fauna local Rancho Viejo, estado de Guanajuato". Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista 7, 1988, pp. 182-199.
- _____. "Development of late Tertiary paleontology in Mexico". Journal of Vertebrate Paleontology 14(3). 1994, Suppl:20A.
- _____. "New late Cenozoic vertebrate localities in Jalisco, Mexico." Journal of Vertebrate Paleontology, Abstracts of Papers. 1996a, 16:26A.
- _____. "Hemphillian and Blancan felids from central Mexico". Journal of Paleontology 70. 1996b, pp. 509-518.
- Carranza-Castañeda, O., M. S. Petersen, and W. E. Miller, "Geology of the northern San Miguel Allende area". Geology Publications, Brigham Young University Geology Studies 40, 1994, pp. 1-9.
- Carranza-Castañeda, O., and A. H. Walton. "Cricetid rodents from the Rancho El Ocote fauna, late Hemphillian (Pliocene), state of Guanajuato". Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista 10, 1992, pp. 71-93.
- Cope, E. D., "On Loup Fork in Mexico". American Naturalist 19. 1885, pp. 494-495.
- _____. "Report on the coal deposits near Zacualtipán in the state of Hidalgo, Mexico". American Naturalist 23. 146-151. 1886, pp. 146-151.

- Cuatáparo, J. N., and S. Ramírez, "Descripción de un mamífero fósil de especie desconocida, perteneciente al género *Glyptodon*, encontrado en las capas postterciarias de Tequixquiac, en el Distrito de Zumpango". Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística, Boletín 2. 1825, pp 354-362.
- Dalquest, W. W., "*Astrohippus* and the origin of Blancan and Pleistocene horses". The Museum, Texas Technical University, Occasional Papers 116. 1988, pp. 1-23.
- Dalquest, W. W., and O. Mooser, "Late Hemphillian mammals of the Ocoite local fauna, Guanajuato, Mexico". Texas Memorial Museum, Pearce-Sellards Series 32. 1980, pp.1-25.
- Dresher, A. B., "A new Pliocene badger from Mexico". Southern California Academy of Science Bulletin 38. 1939, pp. 57-62.
- Felix, J., and H. Lenk, "Beiträge zur Geologie und Paläontologie der Republik Mexiko". Paleontographica 37. 1891, pp. 117-210.
- Ferrusquia-Villafranca, I., "Distribution of Cenozoic vertebrate faunas in Middle America and problems of migration between North and South America". Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 101. 1978, pp. 193-329.
- _____, "Contribución al conocimiento geológico de Chiapas: El área Ixtapa-Soyaló". Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 109. 1996, pp. 1-130.
- Freudenberg, W., "Die Säugetier Fauna des Pliocäns und Postpliocäns von Mexiko. 1. Carnivoren". Geologische und Paläontologische Abhandlungen 9. 1910, pp. 195-231.
- Kowallis, B. J., C. C. Swisher III, O. Carranza-Castañeda, W. E. Miller, and D. G. Tingey, "Preliminary radiometric dates in selected late Tertiary vertebrate faunas from Mexico". Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Avances en Investigación, Publicación Especial 1, Paleontología de Vertebrados, 1988, pp. 103-108
- Lance, J. F. "Paleontología y estratigrafía del Plioceno de Yepómpera, Estado de Chihuahua. 1. Equidos, excepto *Neohipparion*". Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 54. 1950, pp. 1-81.
- Leidy, J., "On remains of horses". Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Proceedings 1. 1882, pp. 290-293.
- Lindsay, E. H., "Late Cenozoic mammals from northwestern Mexico". Journal of Vertebrate Paleontology 4. 1984a, pp. 208-215.
- _____, "Fossils of the San Pedro Valley". Arizona Bureau of Geology and Mineral Technology, Fieldnotes 14. 1984b, pp. 1-9.
- Lundelius, E. L., T. Downs, E. H. Lindsay, H. A. Semken, R. J. Zakrzewski, C. S. Churcher, C. R. Harrington, G. E. Schultz, and S. D. Webb, "The North American Quaternary Sequence", in M. O. Woodburne (ed.),

- "Cenozoic Mammals of North America: Geochronology and Biostratigraphy". University of California Press, Berkeley, California, 1987. pp. 211-235.
- MacFadden, B. J., "*Astrohippus* and *Dinohippus* from the Yepómera local fauna (Hemphillian, Mexico) and implications for the phylogeny of one-toed horses". *Journal of Vertebrate Paleontology* 4. 1984, pp. 273-283.
- Miller, W. E., "The late Pliocene Las Tunas local fauna from southernmost Baja California, Mexico". *Journal of Paleontology* 54. 1980, pp. 762-805.
- Miller, W. E., and O. Carranza-Castañeda, "New lagomorphs from the Pliocene of central Mexico". *Journal of Vertebrate Paleontology* 2. 1982, pp. 95-107.
- _____, "Late Cenozoic mammals from central Mexico". *Journal of Vertebrate Paleontology* 4. 1984, pp. 216-236.
- _____, "Mexico's importance in an understanding of late Tertiary mammalian faunas". *Seventh International Theriological Congress, Acapulco, Mexico, Abstracts*, 1997, pp. 242.
- _____, "Late Tertiary canids from Central Mexico". *Journal of Paleontology*, 72. 1988, pp. 546-556.
- Montellano-Ballesteros, M., and O. Carranza-Castañeda, "Descripción de un milodóntido del Blancano temprano de la Mesa Central de México". *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista* 6. 1986, pp. 193-203.
- Mooser, O., "Una cebrá fósil de la Mesa Central de México". *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Anales* 28. 1958, pp. 359-363.
- _____, "Un équido fósil del género *Neohipparion* de la Mesa Central de México". *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Anales* 30. 1959, pp. 375-388.
- _____, "Una nueva especie de équido del género *Protohippus* del Plioceno medio de la Mesa Central de México". *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Anales* 35. 1964, pp. 157-158.
- Osborn, H. F., "Proboscidea: A monograph of the discovery, evolution, migration, and extinction of the mastodonts and elephants of the World; v. I, Moertherioidea, Deinotherioidea, Mastodontoidea". *American Museum of Natural History Press*, 1936, 802 pp.
- Repenning, C., "The giant ground squirrel *Paenemarmota*". *Journal of Paleontology* 36. 1962, pp. 540-556.
- Stock, C., "Uncovering the ancient life of Mexico". *California Institute of Technology, Division of Geological Sciences Contribution* 445. 1948, pp. 29-31.
- _____, "Note on a hyaenarctid bear from the middle Pliocene of Chihuahua". *Southern California Academy of Science Bulletin* 49. 1950, pp. 1-2.

- Tedford, R. H., M. F. Skinner, R. W. Fields, J. M. Rensberger, D. P. Whistler, T. Galusha, B. E. Taylor, J. R. MacDonald, and S. D. Webb, "Faunal succession and biochronology of the Arikareean through Hemphillian interval (late Oligocene through earliest Pliocene epochs) in North America", in M. O. Woodburne (ed.), "Cenozoic Mammals of North America: Geochronology and Biostratigraphy". University of California Press, Berkeley, California, 1987, pp. 153-210
- Webb, S. D., "Ten million years of mammal extinctions in North America". in P. S. Martin, and R. G. Klein (eds.), "Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution". University of Arizona Press, 1984, pp. 189-210.
- Wilson, R. W., "A new genus of lagomorph from the Pliocene of Mexico". Southern California Academy of Science Bulletin 36. 1937. pp. 98-104.
- _____, "Rodents of the Rincon fauna, western Chihuahua, Mexico". Carnegie Institute of Washington Publication 584. 1949. pp. 165-176.
- Woodburne, M. O., and C. C. Swisher III, "Land mammal high-resolution geochronology, intercontinental overland dispersals, sea level, climate and vicariance". Geochronology Time Scales and Global Stratigraphic Correlation, Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication 54. 1995, pp. 335-364.

La mastofauna del cuaternario tardío en México

Joaquín Arroyo-Cabrales *

Óscar J. Polaco *

Eileen Johnson **

Antecedentes

La meta fundamental al estudiar la paleomastozoología del Cuaternario, es comprender las interrelaciones existentes entre los cambios ambientales y los faunísticos (Graham, 1986, 1992a; Graham y Mead, 1987). Aunque es obvia tal conexión, los mecanismos que traducen una en la otra son pobremente conocidos (Werdelin y von Koenigswald, 1994). La comprensión de dichas interrelaciones facilitaría la interpretación y la separación de aquellos cambios inducidos por el hombre, de los que corresponden a causas naturales (PAGES, 1992). Sin embargo, son pocos los estudios que se han dirigido a entender dichos mecanismos; por ejemplo, Toomey y colaboradores (1993) han mostrado la importancia de los vertebrados fósiles en la reconstrucción de los modelos paleoclimáticos de los últimos 14 000 años en la Planicie Edwards de Texas.

Hay dos preguntas relevantes acerca de la relación entre las respuestas faunísticas a los cambios climáticos, que una base de datos deberá ayudar a responder. La primera se refiere a las hipótesis sobre la estructura de las comunidades bióticas y la manera en que éstas responden a los cambios climáticos, ya sea como un todo (Hipótesis Comunitaria) o de forma individual (Hipótesis Individualista). La hipótesis comunitaria hace uso del Modelo Clementsiano, que sugiere que las comunidades son agrupamientos de especies fuertemente ligados y altamente evolucionados que cambian su distribución geográfica como una unidad biogeográfica intacta. Este modelo permitiría predecir fácilmente la posición geográfica preferida por futuras comunidades dados cambios climáticos específicos.

En la hipótesis individualista, el Modelo Gleasoniano predice que las especies responderán a cambios ambientales de acuerdo con sus propios límites de tolerancia y, por ello, se dispersarán a diferentes tiempos

* Laboratorio de Paleozoología, INAH.

** Museum of Texas Tech University.

y en diferentes direcciones. Por lo tanto, las comunidades serían asociaciones efímeras de especies en el tiempo geológico. Para este modelo, los corredores o avenidas para la dispersión son esenciales para permitir una respuesta a cambios futuros, y las predicciones de cambio deben realizarse a nivel de las especies individuales. El uso de una base de datos, y el conocer la distribución de las especies durante períodos temporales discretos, permitirá probar ambas hipótesis.

La segunda pregunta se refiere a las migraciones y las rutas de migración. Ello es importante pues la presencia de dichas rutas de migración es crítica para las posibilidades de sobrevivencia y adaptación en ambientes cambiantes (Werdelin y von Koenigswald, 1994).

El Pleistoceno es la época geológica más reciente, previa a la actual, el Holoceno, y ambas constituyen el Periodo Cuaternario. Se considera que duró de aproximadamente 1.8 millones de años antes del presente (AP) hasta 11,500 años AP, y se caracteriza por los climas intensamente estacionales y altamente cíclicos, procediendo episódicamente, con aumentos progresivos hasta llegar a completas condiciones glaciares hace cerca de 0.4 millones de años. En especial el Pleistoceno tardío (120,000-11,500 años AP) fue un complejo periodo de cambios: climáticos, de las comunidades florística y faunística, y de impacto en los paisajes, que representan ecosistemas ahora extintos.

En México, los sedimentos pleistocénicos están ampliamente distribuidos en todo el país; sin embargo, la mayoría de los hallazgos son aislados, sin controles estratigráficos ni radiométricos; en algunos casos, ni siquiera una localización segura y con pobres descripciones. De las dos edades de mamíferos terrestres reconocidas para el Pleistoceno de Norteamérica, la Irvingtoniana y la Rancholabreana, la mayor diversidad de mamíferos se conoce para la segunda de ellas, ya que las localidades irvingtonianas son muy pocas, si no es que sólo se tiene el registro confiable de dos, El Golfo (Sonora) y El Cedazo (Aguascalientes) (Shaw, 1981; Montellano-Ballesteros, 1992). Este número tan reducido de localidades irvingtonianas puede sugerir: 1) Falta de técnicas radiométricas más finas; 2) falta de excavaciones prospectivas en búsqueda de localidades del Pleistoceno temprano; o 3) que no las hay.

Hace 25 años, cinco grandes faunas fueron propuestas para el Pleistoceno de México (Ferrusquía-Villafranca, 1977), las faunas locales Cueva de San Josecito y El Cedazo, y los conjuntos faunísticos Mexicano, de Chapala y del Valle de Puebla-Tlaxcala. Desde entonces, los especialistas que han re-estudiado las dos faunas locales han proporcionado datos más detallados, tanto cronológica como estratigráficamente (Arroyo-Cabral, 1994; Montellano-Ballesteros, 1992); y por otro lado, en la búsqueda por hallar evidencia de la presencia temprana del hombre en México, diversas exploraciones arqueológicas han traspasa-

La mastofauna del cuaternario tardío en México

Joaquín Arroyo-Cabral *
Óscar J. Polaco *
Eileen Johnson **

Antecedentes

La meta fundamental al estudiar la paleomastozoología del Cuaternario, es comprender las interrelaciones existentes entre los cambios ambientales y los faunísticos (Graham, 1986, 1992a; Graham y Mead, 1987). Aunque es obvia tal conexión, los mecanismos que traducen una en la otra son pobremente conocidos (Werdelin y von Koenigswald, 1994). La comprensión de dichas interrelaciones facilitaría la interpretación y la separación de aquellos cambios inducidos por el hombre, de los que corresponden a causas naturales (PAGES, 1992). Sin embargo, son pocos los estudios que se han dirigido a entender dichos mecanismos; por ejemplo, Toomey y colaboradores (1993) han mostrado la importancia de los vertebrados fósiles en la reconstrucción de los modelos paleoclimáticos de los últimos 14 000 años, en la Planicie Edwards de Texas.

Hay dos preguntas relevantes acerca de la relación entre las respuestas faunísticas a los cambios climáticos, que una base de datos deberá ayudar a responder. La primera se refiere a las hipótesis sobre la estructura de las comunidades bióticas y la manera en que éstas responden a los cambios climáticos, ya sea como un todo (Hipótesis Comunitaria) o de forma individual (Hipótesis Individualista). La hipótesis comunitaria hace uso del Modelo Clementsiano, que sugiere que las comunidades son agrupamientos de especies fuertemente ligados y altamente evolucionados que cambian su distribución geográfica como una unidad biogeográfica intacta. Este modelo permitiría predecir fácilmente la posición geográfica preferida por futuras comunidades dados cambios climáticos específicos.

En la hipótesis individualista, el Modelo Gleasoniano predice que las especies responderán a cambios ambientales de acuerdo con sus propios límites de tolerancia y, por ello, se dispersarán a diferentes tiempos

* Laboratorio de Paleozoología, INAH.

** Museum of Texas Tech University.

y en diferentes direcciones. Por lo tanto, las comunidades serían asociaciones efímeras de especies en el tiempo geológico. Para este modelo, los corredores o avenidas para la dispersión son esenciales para permitir una respuesta a cambios futuros, y las predicciones de cambio deben realizarse a nivel de las especies individuales. El uso de una base de datos, y el conocer la distribución de las especies durante períodos temporales discretos, permitirá probar ambas hipótesis.

La segunda pregunta se refiere a las migraciones y las rutas de migración. Ello es importante pues la presencia de dichas rutas de migración es crítica para las posibilidades de sobrevivencia y adaptación en ambientes cambiantes (Werdelin y von Koenigswald, 1994).

El Pleistoceno es la época geológica más reciente, previa a la actual, el Holoceno, y ambas constituyen el Periodo Cuaternario. Se considera que duró de aproximadamente 1.8 millones de años antes del presente (AP) hasta 11,500 años AP, y se caracteriza por los climas intensamente estacionales y altamente cíclicos, procediendo episódicamente, con aumentos progresivos hasta llegar a completas condiciones glaciares hace cerca de 0.4 millones de años. En especial el Pleistoceno tardío (120,000-11,500 años AP) fue un complejo periodo de cambios: climáticos, de las comunidades florística y faunística, y de impacto en los paisajes, que representan ecosistemas ahora extintos.

En México, los sedimentos pleistocénicos están ampliamente distribuidos en todo el país; sin embargo, la mayoría de los hallazgos son aislados, sin controles estratigráficos ni radiométricos; en algunos casos, ni siquiera una localización segura y con pobres descripciones. De las dos edades de mamíferos terrestres reconocidas para el Pleistoceno de Norteamérica, la Irvingtoniana y la Rancholabreana, la mayor diversidad de mamíferos se conoce para la segunda de ellas, ya que las localidades irvingtonianas son muy pocas, si no es que sólo se tiene el registro confiable de dos, El Golfo (Sonora) y El Cedazo (Aguascalientes) (Shaw, 1981; Montellano-Ballesteros, 1992). Este número tan reducido de localidades irvingtonianas puede sugerir: 1) Falta de técnicas radiométricas más finas; 2) falta de excavaciones prospectivas en búsqueda de localidades del Pleistoceno temprano; o 3) que no las hay.

Hace 25 años, cinco grandes faunas fueron propuestas para el Pleistoceno de México (Ferrusquía-Villafranca, 1977), las faunas locales Cueva de San Josecito y El Cedazo, y los conjuntos faunísticos Mexicano, de Chapala y del Valle de Puebla-Tlaxcala. Desde entonces, los especialistas que han re-estudiado las dos faunas locales han proporcionado datos más detallados, tanto cronológica como estratigráficamente (Arroyo-Cabral, 1994; Montellano-Ballesteros, 1992); y por otro lado, en la búsqueda por hallar evidencia de la presencia temprana del hombre en México, diversas exploraciones arqueológicas han traspasa-

do los límites del Holoceno, proveyendo con esto de un minucioso registro de los últimos 40,000 años (Tlapacoya, Estado de México; El Cedral, San Luis Potosí; Gruta de Loltún, Yucatán, entre otros) (Lorenzo y Mirambell, 1986a, 1986b; Schmidt, 1988).

El objetivo de este estudio es generar una base de datos que complemente la información relativa a las faunas pleistocénicas presentada hace más de 20 años por Ferrusquía-Villafranca (1977), adicionando los nuevos datos que se han colectado en este periodo.

Un aspecto sobresaliente de este proyecto es que estará vinculado a otros dos proyectos en curso, uno en México, el otro en Estados Unidos de América (E. U. A.). El proyecto ATLAS MASTOZOLÓGICO DE MÉXICO está recopilando la información disponible acerca de los mamíferos recientes colectados en el país. El formato de su base de datos fue proporcionado para ser utilizado desde el inicio en la base de datos a desarrollar (Arita, comunicación personal, 1995). Así, este trabajo será un complemento del proyecto citado y permitirá estudiar detalladamente los cambios en la distribución de los mamíferos de México desde el inicio del Cuaternario Tardío.

El segundo proyecto es la BASE DE DATOS ELECTRÓNICA QUE DOCUMENTA LA DISTRIBUCIÓN DURANTE EL CUATERNARIO TARDÍO DE LAS ESPECIES DE MAMÍFEROS, conocida como FAUNMAP (FAUNMAP Working Group, 1994). Dicho proyecto ha reunido registros de más de 2,000 sitios de E. U. A., tanto paleontológicos como arqueológicos, que contienen restos de mamíferos. El proyecto, que está cerca de completarse (R. Graham, comunicación personal, 1997), permite tanto el análisis distribucional (horizontal) como cronológico (vertical) de los ecosistemas a través de los últimos 40,000 años. Dicho esfuerzo se ha continuado de manera similar con las localidades en Canadá (Graham, 1992b).

Conjuntamente, FAUNMAP y este proyecto proveerán con una base de datos necesaria para el estudio en Norteamérica del desarrollo paleoambiental, paleoclimático y de los ecosistemas durante el Cuaternario Tardío.

Metodología

Se creó una base de datos electrónica que permitiera manipular la información recabada de manera más eficiente. El modelo de la base de datos se generó partiendo del utilizado en el proyecto FAUNMAP (FAUNMAP Working Group, 1994), así como de las propuestas en el Instructivo para la Conformación de Datos Compatibles con el Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (CONABIO, 1995). De hecho, se trató de seguir, en su mayoría, los mismos formatos para los diferentes archivos

del modelo, con objeto de asegurar el posible intercambio de información entre estos archivos en el futuro.

La lista base de los taxa de mamíferos se generó a partir de tres fuentes básicas: 1) la lista de mamíferos recientes utilizada en el proyecto ATLAS MASTOZOOLÓGICO DE MÉXICO y proporcionada por el Dr. Héctor T. Arita (Instituto de Ecología, UNAM); 2) la lista de taxa incluidos en el proyecto FAUNMAP (FAUNMAP Working Group, 1994); 3) la lista de especies que se señalan como presentes en México durante el Pleistoceno por Kurten y Anderson (1980) y Barrios Rivera (1985); y 4) el listado obtenido a partir del libro de Wilson y Reeder (1993). Durante el análisis de la base de datos, se han realizado correcciones al listado faunístico con base en la literatura taxonómica más reciente, lo que ha permitido contar con un listado más preciso de la mastofauna rancholabreana de México.

Los sitios se registraron tanto para taxa individuales como para complejos faunísticos. Los criterios para la incorporación de cada localidad a la base de datos fueron: 1) localización geográfica conocida, 2) control cronológico (fechamientos radiométricos, correlación estratigráfica, asociaciones culturales, etc.), 3) material estudiado, y 4) ejemplares, réplicas o fotografías depositados en una colección pública.

Los datos acerca del nombre del sitio, niveles de excavación, cronologías absoluta y relativa, asociaciones culturales, sistemas de deposición, atributos culturales y especies de mamíferos en cada sitio se recopilaron de la literatura científica, incluyendo tesis, reportes de contratos e informes del Laboratorio de Paleozoología de la Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico del Instituto Nacional de Antropología e Historia, que contiene la mayor parte de la documentación acerca de los estudios realizados por científicos mexicanos. Otra fuente importante de información fue el Archivo Técnico del Consejo de Arqueología del mismo Instituto, que reúne los reportes de estudios arqueológicos hechos en México (tanto por nacionales como por extranjeros) en los últimos 50 años. Asimismo, se consultaron los acervos de las bibliotecas Central Eusebio Dávalos Hurtado y de Arqueología Profesor José Luis Lorenzo, ambas del Instituto Nacional de Antropología e Historia, y de los institutos de Geología e Investigaciones Antropológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, la Biblioteca del Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables y de aquéllas especializadas en México que se hallan en Estados Unidos de América (p. e., Smithsonian Institution).

La base de datos propuesta se restringió a los últimos 120,000 años debido a varias causas. Primero, este periodo temporal cumple con el objetivo de la Corriente II de PAG 3 de "... reconstruir la historia de los cambios climáticos y ambientales a través de un ciclo glacial completo,

con objeto de incrementar el entendimiento de los procesos naturales que reflejan los cambios climáticos globales” (PAGES, 1992). Segundo, el registro fósil de los últimos 120,000 años reúne el tiempo ecológico con el evolutivo, ofreciendo la oportunidad única de examinar con detalle los procesos de cambio en la distribución de los taxa como resultado de las fluctuaciones ambientales. Más aún, parte de este periodo está esencialmente dentro de los límites del fechamiento por radiocarbono. Tercero, la cantidad de información disponible para México durante el periodo considerado, excede con mucho a aquella existente para cualquier otro periodo geológico.

Resultados y discusión

En total se han revisado 2214 documentos, correspondiendo a: 1) Artículos en revistas, libros o capítulos de libro, disponibles ampliamente; 2) Tesis de licenciatura o posgrado, así como resúmenes de presentaciones en congresos o simposios, disponibles en universidades e instituciones académicas; 3) Informes de trabajo, incluyendo tres categorías: abierto, restringido, cerrado; disponibles según sea el caso, a investigadores acreditados. Al respecto, de 871 documentos que cuentan con dicha información en la base de datos, 447 son artículos de revista (51,3%), 94 artículos de libro (10,8%), 24 libros, 11 tesis de licenciatura, 6 de maestría, 3 de doctorado, 15 resúmenes, 55 informes abiertos y 216 restringidos (31,1% de los informes).

De un total de 856 documentos con la información disponible, 659 son considerados como fuente primaria (77,0%), es decir, donde se documentan estudios realizados directamente con ejemplares; 142 son considerados como fuente secundaria (16,6%), donde sólo se hace mención de los taxa, pero sin revisión de ejemplares; y 55 son considerados generales (6,4%), donde se menciona la presencia de algún grupo de mamíferos, sin especificar especies o localidades específicas en México.

Hasta el momento, se tienen documentados los registros para 776 localidades en todo el país, abarcando los 31 estados y el Distrito Federal; aunque dichas localidades han sido preliminarmente depuradas, se considera que un análisis posterior permitirá tener un número más exacto de las mismas. Lo anterior se señala debido a que aún existen algunas localidades que pudieran estar repetidas, pero no se han detectado por tener diferente designación en la base de datos, además de aquellas que quedaron de manera general (Información NO Disponible - 57, 7,35%).

Del análisis de la lista de localidades por estado (Tabla 1), es notorio y, probablemente obvio, que la mayor cantidad de sitios se concentra en

el centro del país, en especial en el Estado de México (145, 18.69%), Distrito Federal (70, 9.02%) y Puebla (57, 7.35%). El número de localidades no está relacionado con la superficie del estado, puesto que los mayores estados, como Chihuahua y Sonora, presentan el número promedio o menos de localidades fosilíferas. Aunque se requiere un análisis profundo de la topografía y geomorfología de los diferentes estados, es evidente que futuras prospecciones paleontológicas deben abocarse a cubrir de manera completa muchos de los estados de la República Mexicana.

Tabla 1. Número de localidades y porcentaje (%) por estado para el Cuaternario tardío.

Estado	Número de localidades	Porcentaje (%)
Aguascalientes	21	2.71
Baja California	2	0.26
Baja California Sur	11	1.42
Campeche	4	0.52
Coahuila	21	2.71
Colima	1	0.13
Chiapas	26	3.35
Chihuahua	23	2.96
Distrito Federal	70	9.02
Durango	13	1.68
Estado de México	145	18.69
Guanajuato	13	1.68
Guerrero	12	1.55
Hidalgo	33	4.25
Estado no identificado	57	7.35
Jalisco	30	3.87
Michoacán	23	2.96
Morelos	14	1.80
Nayarit	4	0.52
Nuevo León	28	3.61
Oaxaca	20	2.58
Puebla	57	7.35
Querétaro	8	1.03
Quintana Roo	16	2.06
San Luis Potosí	15	1.93
Sinaloa	7	0.90
Sonora	17	2.19
Tabasco	44	5.68
Tamaulipas	22	2.84
Tlaxcala	10	1.29
Veracruz	19	2.45
Yucatán	22	2.84
Zacatecas	8	1.03
Total	776	100.00

Lo anterior se ve reforzado por el número de publicaciones que se consultaron y que registraba un estado o estados en particular (Tabla 2). Las entidades con un mayor número de publicaciones son, en orden descendente, Estado de México (514, 23.22%), Distrito Federal (207, 9.35%), Nuevo León (192, 8.67%) y Puebla (147, 6.64%), además de aquellas en las que la información acerca del estado es No Disponible (196, 8.85%).

Tabla 2. Número de publicaciones que hacen referencia a un estado en particular y porcentaje (%) de las mismas por estado para el Cuaternario tardío en México.

Estado	Número de publicaciones	Porcentaje (%)
Aguascalientes	96	4.34
Baja California	3	0.14
Baja California Sur	17	0.77
Campeche	4	0.18
Coahuila	42	1.90
Colima	1	0.05
Chiapas	52	2.35
Chihuahua	58	2.62
Distrito Federal	207	9.35
Durango	19	0.86
Estado de México	514	23.22
Guanajuato	36	1.63
Guerrero	14	0.63
Hidalgo	51	2.30
Estado no identificado	196	8.85
Jalisco	103	4.65
Michoacán	34	1.54
Morelos	17	0.77
Nayarit	5	0.23
Nuevo León	192	8.67
Oaxaca	51	2.30
Puebla	147	6.64
Querétaro	8	0.36
Quintana Roo	18	0.81
San Luis Potosí	55	2.48
Sinaloa	13	0.59
Sonora	55	2.48
Tabasco	5	0.23
Tamaulipas	47	2.12
Tlaxcala	19	0.86
Veracruz	37	1.67
Yucatán	85	3.84
Zacatecas	13	0.59
Total	2214	100.00

Notable por no aparecer con un número grande de localidades por estado, es Nuevo León. Sin embargo, el alto número de publicaciones en que se hace referencia a dicho estado se debe a que en el mismo se halla la Cueva de San Josecito, que es el sitio paleontológico más estudiado para el Pleistoceno tardío de México (Arroyo-Cabrales, 1994). Un aspecto sobresaliente de comentar acerca de la base de datos creada, es que se puede tener acceso al conjunto de datos, ya sean estratigráficos o radiométricos, que están disponibles de los diferentes sitios arqueológicos y paleontológicos con registros de taxa fósiles en el país.

Por ejemplo, en la Tabla 3, se enlistan los sitios que disponen fechamientos por radiocarbono u otros métodos de alguno de sus estratos; en su mayoría, dichos sitios corresponden a aquéllos en los que existe o existió la posibilidad de hallar restos de animales extintos asociados con evidencia de actividad humana (El Cedral, Tlapacoya, Santa Isabel Ixtapan, etc.), a diferencia de aquéllos que están en un contexto estrictamente paleontológico (Cueva de San Josecito).

Un análisis más profundo de dicho conjunto de datos posibilitará la planeación de una estrategia de muestreo sistemático de aquellas regiones clave para entender las comunidades faunísticas del Pleistoceno tardío en México.

Previas a este proyecto, hay disponibles varias publicaciones que trataron de sintetizar el conocimiento acerca de las faunas de vertebrados fósiles de México, incluyendo los catálogos de Maldonado-Koerdell (1948), Silva-Bárcenas (1969) y Barrios Rivera (1985), así como el estudio más especializado de Álvarez (1965) en referencia a mamíferos fósiles. Asimismo, Ferrusquía-Villafranca (1977) publica un estudio analítico de las faunas de vertebrados por periodos geológicos, incluyendo el Pleistoceno.

Las cinco grandes faunas que se conocían en 1977 conformaban un complejo formado por 10 órdenes, 31 familias, 66 géneros, 86 especies, y 32 géneros o especies no determinadas, totalizando 225 unidades taxonómicas para mamíferos. Los órdenes incluían Didelphimorphia, Xenarthra, Insectivora, Primates, Carnivora, Proboscidea, Perisodactyla, Artiodactyla, Rodentia y Lagomorpha.

La base de datos desarrollada muestra un cambio cualitativo y cuantitativo importante, así, la lista resultante (Tabla 4) incorpora 13 órdenes de la Clase Mammalia, incluyendo Proboscidea que actualmente no se encuentra en el Continente Americano. Los órdenes que no fueron registrados previamente son Cetacea, Chiroptera y Sirenia. Cuarenta y cuatro familias están representadas, incluyendo cinco extintas (Gomphotheriidae, Mammutidae, Glyptodontidae, Megatheriidae y Mylodontidae) y otras seis extirpadas, tres del Continente Americano (Herpestidae, Equidae y Elephantidae) y tres de Norteamérica (Camelidae, Hydrochoeridae y Megalonychidae).

Tabla 3. Sitios con taxa extintos que han sido fechados por métodos convencionales. Las iniciales de los métodos son: ¹⁴C - Radiocarbono estándar; HIOB - Hidratación de obsidiana; ND - Desconocido.

Sitio	Intervalo de fechamientos (años antes del presente)	Método
Cueva de San Josecito	28,005-44,520	¹⁴ C
El Cedral	2,480-33,300	¹⁴ C
Valsequillo	20,780	ND
Los Reyes La paz	9,670-10,800	HIOB
Los Reyes Acozac	10,400	HIOB
Santa Isabel Iztapan	11,003-16,000	¹⁴ C
Chimalhuacán	8,300	HIOB
Santa Lucía	11,580	ND
Zohapilco	2,595-14,770	¹⁴ C
Cueva de Loltún	1,805	¹⁴ C
Santa Martha	6,910-9,330	¹⁴ C
San Bartolo Atepehuacan	9,670-31,850	¹⁴ C
Los Álamos	4,300-10,700	ND
Santa Isabel Iztapan I	6,200-9,000	HIOB
Texcoco	12,600	HIOB
Santa Lucía I	23,900-26,300	ND
Santa Lucía II	11,170	¹⁴ C
Ciudad de los Deportes	18,700	¹⁴ C
San Marcos Necoxtla	8,709-14,960	¹⁴ C
Tlapacoya	21,700-33,500	¹⁴ C
Tlapacoya IV	2,595-2,990	ND
Valle de Tehuacán	8,463	ND
Distrito Federal	7,940-8,540	¹⁴ C
Cueva Frigüel	7,300-8,870	ND
Guilá Naquitz	4,300-10,700	¹⁴ C

De un total de 146 géneros, 27 están extintos (18.5%) y ocho se consideran extirpados, aquéllos que ya no se distribuyen en territorio mexicano pero sí en otras regiones (6.2%), i.e., *Bison*, *Cervus*, *Cuon*, *Tremarctos*, *Equus*, *Synaptomys*, *Marmota* y *Myrmecophaga*. Finalmente, se tienen enlistadas 286 especies de las cuales 85 están extintas (29.7%) y 12 extirpadas (4.2%), a saber: *Bison bison*, *Cervus elaphus*, *Canis rufus*, *Cuon alpinus*, *Mustela nigripes*, *Sorex cinereus*, *Equus caballus*, *Neotoma cinerea*, *Neotoma floridana*, *Synaptomys cooperi*, *Marmota flaviventris* y *Myrmecophaga tridactyla*.

Tabla 4. Especies registradas en la base de datos: La Mastofauna del Cuaternario tardío de México. Se señala con una diéresis (*) los taxa extintos.

Orden	Familia	Género	Especie
Artiodactyla	Antilocapridae	<i>Antilocapra</i>	<i>Antilocapra americana</i>
		<i>Capromeryx*</i>	<i>Capromeryx mexicana*</i>
			<i>Capromeryx minor*</i>
		<i>Stockoceros*</i>	<i>Stockoceros conklingi*</i>
		<i>Tetrameryx*</i>	<i>Tetrameryx mooseri*</i>
			<i>Tetrameryx shuleri*</i>
			<i>Tetrameryx tacubayensis*</i>
	Bovidae	<i>Bison</i>	<i>Bison alaskensis*</i>
			<i>Bison antiquus*</i>
			<i>Bison bison</i>
			<i>Bison latifrons*</i>
			<i>Bison priscus*</i>
		<i>Euceratherium*</i>	<i>Euceratherium collinum*</i>
		<i>Oreamnos*</i>	<i>Oreamnos harringtoni*</i>
		<i>Ovis</i>	<i>Ovis canadensis</i>
	Camelidae	<i>Camelops*</i>	<i>Camelops hesternus*</i>
			<i>Camelops minidokae*</i>
			<i>Camelops mexicanus*</i>
			<i>Camelops traviswhitei*</i>
		<i>Eschatius*</i>	<i>Eschatius conidensis*</i>
		<i>Hemiauchenia*</i>	<i>Hemiauchenia blancoensis*</i>
			<i>Hemiauchenia macrocephala</i>
		<i>Procamelops*</i>	<i>Procamelops minimus*</i>
	Cervidae	<i>Cervus</i>	<i>Cervus elaphus</i>
		<i>Mazama</i>	<i>Mazama americana</i>
		<i>Navahoceros*</i>	<i>Navahoceros fricki*</i>
		<i>Odocoileus</i>	<i>Odocoileus halli*</i>
			<i>Odocoileus hemionus</i>
			<i>Odocoileus virginianus</i>
Carnívora	Tayassuidae	<i>Pecari</i>	<i>Pecari tajacu</i>
		<i>Platygonus*</i>	<i>Platygonus alemanii*</i>
			<i>Platygonus compressus*</i>
			<i>Platygonus ticuli*</i>
		<i>Tayassu</i>	<i>Tayassu pecari</i>
	Canidae	<i>Canis</i>	<i>Canis cedazoensis*</i>
			<i>Canis dirus*</i>
			<i>Canis edwardii*</i>
			<i>Canis latrans</i>
			<i>Canis familiaris</i>
			<i>Canis lupus</i>
			<i>Canis rufus</i>
	Felidae	<i>Cuon</i>	<i>Cuon alpinus</i>
		<i>Urocyon</i>	<i>Urocyon cinereoargenteus</i>
		<i>Herpailurus</i>	<i>Herpailurus yagouaroundi</i>
		<i>Leopardus</i>	<i>Leopardus pardalis</i>
			<i>Leopardus wiedii</i>

Continuación de la tabla 4. Especies registradas en la base de datos: La Mastofauna del Cuaternario tardío de México. Se señala con una diéresis (*) los taxa extintos.

Orden	Familia	Género	Especie
		<i>Lynx</i>	<i>Lynx rufus</i>
		<i>Panthera</i>	<i>Panthera atrox*</i>
			<i>Panthera onca</i>
		<i>Puma</i>	<i>Puma concolor</i>
		<i>Smilodon*</i>	<i>Smilodon fatalis*</i>
			<i>Smilodon gracilis*</i>
	Herpestidae	<i>Chasmaporthetes*</i>	<i>Chasmaporthetes johnstoni*</i>
	Mustelidae	<i>Conepatus</i>	<i>Conepatus leuconotus</i>
			<i>Conepatus mesoleucus</i>
		<i>Lontra</i>	<i>Lontra longicaudis</i>
		<i>Mephitis</i>	<i>Mephitis macroura</i>
			<i>Mephitis mephitis</i>
		<i>Mustela</i>	<i>Mustela frenata</i>
			<i>Mustela nigripes</i>
		<i>Spilogale</i>	<i>Spilogale putorius</i>
		<i>Taxidea</i>	<i>Taxidea taxus</i>
	Otariidae	<i>Zalophus</i>	<i>Zalophus californianus</i>
	Procyonidae	<i>Bassariscus</i>	<i>Bassariscus astutus</i>
			<i>Bassariscus ticolli*</i>
		<i>Nasua</i>	<i>Nasua narica</i>
		<i>Potos</i>	<i>Potos flavus</i>
		<i>Procyon</i>	<i>Procyon lotor</i>
			<i>Procyon pygmaeus</i>
	Ursidae	<i>Arctodus*</i>	<i>Arctodus pristinus*</i>
			<i>Arctodus simus*</i>
		<i>Tremarctos</i>	<i>Tremarctos floridanus*</i>
		<i>Ursus</i>	<i>Ursus americanus</i>
Cetacea	Delphinidae	<i>Stenella</i>	<i>Stenella attenuata</i>
Chiroptera	Emballonuridae	<i>Balantiopteryx</i>	<i>Balantiopteryx io</i>
		<i>Pteropteryx</i>	<i>Pteropteryx macrotis</i>
		<i>Saccopteryx</i>	<i>Saccopteryx bilineata</i>
	Molossidae	<i>Eumops</i>	<i>Eumops bonariensis</i>
			<i>Eumops perotis</i>
			<i>Eumops underwoodi</i>
		<i>Molossus</i>	<i>Molossus rufus</i>
		<i>Nyctinomops</i>	<i>Nyctinomops aurispinosus</i>
			<i>Nyctinomops laticaudatus</i>
		<i>Promops</i>	<i>Promops centralis</i>
		<i>Tadarida</i>	<i>Tadarida brasiliensis</i>
	Mormoopidae	<i>Mormoops</i>	<i>Mormoops megalophylla</i>
		<i>Pteronotus</i>	<i>Pteronotus davyi</i>
			<i>Pteronotus parnellii</i>
	Natalidae	<i>Natalus</i>	<i>Natalus stramineus</i>
	Phyllostomidae	<i>Artibeus</i>	<i>Artibeus jamaicensis</i>
			<i>Artibeus lituratus</i>
		<i>Carollia</i>	<i>Carollia brevicauda</i>

Continuación de la tabla 4. Especies registradas en la base de datos: La Mastofauna del Cuaternario tardío de México. Se señala con una diéresis (*) los taxa extintos.

Orden	Familia	Género	Especie
			<i>Carollia perspicillata</i>
		<i>Centurio</i>	<i>Centurio senex</i>
		<i>Chiroderma</i>	<i>Chiroderma villosum</i>
		<i>Choeronycteris</i>	<i>Choeronycteris mexicana</i>
		<i>Chrotopterus</i>	<i>Chrotopterus auritus</i>
		<i>Dermanura</i>	<i>Dermanura phaeotis</i>
		<i>Desmodus</i>	<i>Desmodus draculae*</i>
			<i>Desmodus rotundus</i>
			<i>Desmodus stocki*</i>
		<i>Diphylla</i>	<i>Diphylla ecaudata</i>
		<i>Enchisthenes</i>	<i>Enchisthenes hartii</i>
		<i>Glossophaga</i>	<i>Glossophaga soricina</i>
		<i>Leptonycteris</i>	<i>Leptonycteris curasoae</i>
			<i>Leptonycteris nivalis</i>
		<i>Macrotus</i>	<i>Macrotus californicus</i>
		<i>Micronycteris</i>	<i>Micronycteris megalotis</i>
		<i>Mimon</i>	<i>Mimon bennettii</i>
		<i>Sturnira</i>	<i>Sturnira lilium</i>
		<i>Tonatia</i>	<i>Tonatia evotis</i>
	Vespertilionidae	<i>Antrozous</i>	<i>Antrozous pallidus</i>
		<i>Corynorhinus</i>	<i>Corynorhinus townsendii</i>
		<i>Eptesicus</i>	<i>Eptesicus brasiliensis</i>
			<i>Eptesicus furinalis</i>
			<i>Eptesicus fuscus</i>
		<i>Lasionycteris</i>	<i>Lasionycteris noctivagans</i>
		<i>Lasiurus</i>	<i>Lasiurus cinereus</i>
			<i>Lasiurus intermedius</i>
			<i>Lasiurus ega</i>
		<i>Myotis</i>	<i>Myotis californicus</i>
			<i>Myotis keaysi</i>
			<i>Myotis thysanodes</i>
Didelphimorphia	Didelphidae	<i>Caluromys</i>	<i>Caluromys derbianus</i>
		<i>Didelphis</i>	<i>Didelphis marsupialis</i>
			<i>Didelphis virginiana</i>
		<i>Marmosa</i>	<i>Marmosa canescens</i>
			<i>Marmosa lorenzoi*</i>
			<i>Marmosa mexicana</i>
		<i>Philander</i>	<i>Philander opossum</i>
Insectivora	Soricidae	<i>Cryptotis</i>	<i>Cryptotis mexicana</i>
			<i>Cryptotis mayensis</i>
			<i>Cryptotis parva</i>
		<i>Notiosorex</i>	<i>Notiosorex crawfordi</i>
		<i>Sorex</i>	<i>Sorex cinereus</i>
			<i>Sorex oreopolus</i>
			<i>Sorex saussurei</i>

**Continuación de la tabla 4. Especies registradas en la
base de datos: La Mastofauna del Cuaternario tardío
de México. Se señala con una diéresis (*) los taxa extintos.**

Orden	Familia	Género	Especie
Lagomorpha	Leporidae	<i>Aztlanolagus*</i>	<i>Aztlanolagus agilis*</i>
		<i>Lepus</i>	<i>Lepus alleni</i>
			<i>Lepus californicus</i>
			<i>Lepus callotis</i>
		<i>Romerolagus</i>	<i>Romerolagus diazi</i>
		<i>Sylvilagus</i>	<i>Sylvilagus audubonii</i>
			<i>Sylvilagus bachmani</i>
			<i>Sylvilagus brasiliensis</i>
			<i>Sylvilagus cunicularius</i>
			<i>Sylvilagus floridanus</i>
			<i>Sylvilagus hibaldi*</i>
			<i>Sylvilagus leonensis*</i>
Perissodactyla	Equidae	<i>Equus</i>	<i>Equus alaskae*</i>
			<i>Equus caballus</i>
			<i>Equus calobatus*</i>
			<i>Equus complicatus*</i>
			<i>Equus conversidens*</i>
			<i>Equus excelsus*</i>
			<i>Equus fraternus*</i>
			<i>Equus giganteus*</i>
			<i>Equus mexicanus*</i>
			<i>Equus occidentalis*</i>
			<i>Equus parastylidens*</i>
			<i>Equus pacificus*</i>
			<i>Equus tau*</i>
	Tapiridae	<i>Tapirus</i>	<i>Tapirus bairdii</i>
			<i>Tapirus haysii*</i>
Primates	Cebidae	<i>Alouatta</i>	<i>Alouatta palliata</i>
			<i>Alouatta pigra</i>
			<i>Ateles geoffroyi</i>
	Homidae	<i>Homo</i>	<i>Homo sapiens</i>
Proboscidea	Elephantidae	<i>Mammuthus*</i>	<i>Mammuthus columbi*</i>
			<i>Mammuthus imperator*</i>
			<i>Mammuthus primigenius*</i>
	Gomphotheridae*	<i>Cuvieronius*</i>	<i>Cuvieronius oligobunus*</i>
			<i>Cuvieronius tropicus*</i>
			<i>Stegomastodon*</i>
			<i>Stegomastodon mirificus*</i>
	Rodentia	<i>Mammut*</i>	<i>Mammut americanum*</i>
		<i>Agouti</i>	<i>Agouti paca</i>
		<i>Dasyprocta</i>	<i>Dasyprocta mexicana</i>
			<i>Dasyprocta punctata</i>
		<i>Erethizon</i>	<i>Erethizon dorsatum</i>
		<i>Sphiggurus</i>	<i>Sphiggurus mexicanus</i>
		<i>Cratogeomys</i>	<i>Cratogeomys bensoni*</i>
			<i>Cratogeomys castanops</i>
			<i>Cratogeomys gymnurus</i>

Continuación de la tabla 4. Especies registradas en la base de datos: La Mastofauna del Cuaternario tardío de México. Se señala con una diéresis (*) los taxa extintos.

Orden	Familia	Género	Especie
			<i>Cratogeomys merriami</i>
			<i>Cratogeomys tylosinus</i>
		<i>Orthogeomys</i>	<i>Orthogeomys grandis</i>
			<i>Orthogeomys hispidus</i>
			<i>Orthogeomys onerosus*</i>
		<i>Thomomys</i>	<i>Thomomys bottae</i>
			<i>Thomomys umbrinus</i>
	Heteromyidae	<i>Chaetodipus</i>	<i>Chaetodipus hispidus</i>
			<i>Chaetodipus nelsoni</i>
			<i>Chaetodipus huastecensis*</i>
			<i>Chaetodipus penicillatus</i>
		<i>Dipodomys</i>	<i>Dipodomys nelsoni</i>
			<i>Dipodomys phillipsii</i>
			<i>Dipodomys spectabilis</i>
		<i>Heteromys</i>	<i>Heteromys desmarestianus</i>
			<i>Heteromys gaumeri</i>
		<i>Liomys</i>	<i>Liomys irroratus</i>
		<i>Perognathus</i>	<i>Perognathus flavus</i>
	Hydrochoeridae	<i>Nechoerus*</i>	<i>Nechoerus aesopi*</i>
	Muridae	<i>Baiomys</i>	<i>Baiomys intermedius*</i>
			<i>Baiomys musculus</i>
			<i>Baiomys taylori</i>
		<i>Hodomys</i>	<i>Hodomys allenii</i>
			<i>Hodomys sp. nov.*</i>
		<i>Microtus</i>	<i>Microtus californicus</i>
			<i>Microtus guatemalensis</i>
			<i>Microtus meadensis*</i>
			<i>Microtus mexicanus</i>
			<i>Microtus oaxacensis</i>
			<i>Microtus pennsylvanicus</i>
		<i>Microtu</i>	<i>Microtus umbrosus</i>
			<i>Microtus quasiater</i>
		<i>Neotoma</i>	<i>Neotoma albigula</i>
			<i>Neotoma angustapalata</i>
			<i>Neotoma anomala*</i>
			<i>Neotoma cinerea</i>
			<i>Neotoma floridana</i>
			<i>Neotoma lepida</i>
			<i>Neotoma magnodonta*</i>
			<i>Neotoma mexicana</i>
			<i>Neotoma micropus</i>
			<i>Neotoma phenax</i>
			<i>Neotoma tlapacoyana*</i>
		<i>Neotomodon</i>	<i>Neotomodon alstoni</i>
		<i>Nyctomys</i>	<i>Nyctomys sumichrasti</i>
		<i>Oligoryzomys</i>	<i>Oligoryzomys fulvescens</i>

**Continuación de la tabla 4. Especies registradas en la
base de datos: La Mastofauna del Cuaternario tardío
de México. Se señala con una diéresis (*) los taxa extintos.**

Orden	Familia	Género	Especie
		<i>Ondatra</i>	<i>Ondatra nebracensis*</i>
		<i>Onychomys</i>	<i>Onychomys leucogaster</i>
		<i>Oryzomys</i>	<i>Oryzomys alfaroi</i>
			<i>Oryzomys couesi</i>
			<i>Oryzomys melanotis</i>
		<i>Otonyctomys</i>	<i>Otonyctomys hatti</i>
		<i>Otodylomys</i>	<i>Otodylomys phyllotis</i>
		<i>Peromyscus</i>	<i>Peromyscus boylii</i>
			<i>Peromyscus difficilis</i>
			<i>Peromyscus eremicus</i>
			<i>Peromyscus leucopus</i>
			<i>Peromyscus levipes</i>
			<i>Peromyscus maldonadoi*</i>
			<i>Peromyscus maniculatus</i>
			<i>Peromyscus melanophrys</i>
			<i>Peromyscus melanotis</i>
			<i>Peromyscus mexicanus</i>
			<i>Peromyscus ochraventer</i>
			<i>Peromyscus pectoralis</i>
			<i>Peromyscus truei</i>
			<i>Peromyscus yucatanicus</i>
		<i>Reithrodontomys</i>	<i>Reithrodontomys fulvescens</i>
			<i>Reithrodontomys megalotis</i>
			<i>Reithrodontomys mexicanus</i>
			<i>Reithrodontomys montanus</i>
		<i>Sigmodon</i>	<i>Sigmodon curtisi*</i>
			<i>Sigmodon hispidus</i>
		<i>Synaptomys</i>	<i>Synaptomys cooperi</i>
		<i>Tylomys</i>	<i>Tylomys nudicaudus</i>
	Sciuridae	<i>Ammospermophilus</i>	<i>Ammospermophilus interpres</i>
		<i>Cynomys</i>	<i>Cynomys ludovicianus</i>
		<i>Glaucomys</i>	<i>Glaucomys volans</i>
		<i>Marmota</i>	<i>Marmota flaviventris</i>
		<i>Sciurus</i>	<i>Sciurus alleni</i>
			<i>Sciurus yucatanensis</i>
			<i>Sciurus aureogaster</i>
			<i>Sciurus deppei</i>
			<i>Sciurus nayaritensis</i>
			<i>Sciurus variegatoides</i>
		<i>Spermophilus</i>	<i>Spermophilus mexicanus</i>
			<i>Spermophilus spilosoma</i>
			<i>Spermophilus variegatus</i>
Sirenia	Trichechidae	<i>Trichechus</i>	<i>Trichechus manatus</i>
Xenarthra	Dasypodidae	<i>Cabassous</i>	<i>Cabassous centralis</i>
		<i>Dasypus</i>	<i>Dasypus novemcinctus</i>
		<i>Holmesina*</i>	<i>Holmesina septentrionalis*</i>

Continuación de la tabla 4. Especies registradas en la base de datos: La Mastofauna del Cuaternario tardío de México. Se señala con una diéresis (*) los taxa extintos.

Orden	Familia	Género	Especie
		<i>Pampatherium*</i>	<i>Pampatherium mexicanum*</i>
	Glyptodontidae*	<i>Glyptotherium*</i>	<i>Glyptotherium floridanum*</i>
			<i>Glyptotherium mexicanum*</i>
			<i>Glyptotherium cylindricum</i>
	Megalonychidae*	<i>Megalonyx*</i>	<i>Megalonyx wheatleyi*</i>
	Megatheriidae*	<i>Eremotherium*</i>	<i>Eremotherium laurillardi*</i>
		<i>Nothrotheriops*</i>	<i>Nothrotheriops mexicanum*</i>
	Mylodontidae*	<i>Glossotherium*</i>	<i>Glossotherium harlani*</i>
	Myrmecophagidae	<i>Myrmecophaga</i>	<i>Myrmecophaga tridactyla</i>
			<i>Tamandua mexicana</i>

Con respecto al fenómeno de extinción, el porcentaje varía de un orden a otro, siendo mayor en la megafauna (Tabla 5), p. e., se tienen registros para el Pleistoceno tardío de 10 especies extintas (71.4% del total para el orden) de Xenarthra, 25 (73.5%) de Artiodactyla, 13 (86.7%) de Perissodactyla y 7 (100%) de Proboscidea. En comparación, los órdenes que incluyen una mayoría de micromamíferos fueron los menos afectados por las extinciones, p.e., Lagomorpha con tres especies (25%), Didelphimorphia con una (14.3%), Rodentia con 13 (13.5%), Chiroptera con 2 (4.1%) y Primates sin especies extintas. No se ha considerado el Orden Cetacea porque pocas exploraciones paleontológicas han sido dirigidas a estudiar el registro pleistocénico del mismo; igual sucede con Sirenia. Con respecto a Carnivora, es interesante señalar que una cuarta parte de las especies (11, 28.2%) se extinguieron a fines del Pleistoceno, y en su mayoría corresponden a los animales de mayor tamaño, como el lobo pleistocénico *Canis dirus*, los tigres dientes de sable *Smilodon* y el león pleistocénico *Panthera atrox*.

Tabla 5. Número de especies por familia y orden de mamíferos para el Cuaternario tardío en México. El porcentaje corresponde al total de especies por taxón sobre el número total de especies

Orden	Familia	Número de especies			Porcentaje (%)
		Total	Fósil	Viva	
Artiodactyla		34	25	9	11.89
	Antilocapridae	7	6	1	2.44
	Bovidae	8	6	2	2.80
	Camelidae	8	8	0	2.80
	Cervidae	6	2	4	2.10
	Tayassuidae	5	3	2	1.75
Carnivora		39	11	28	13.64
	Canidae	9	3	6	3.15
	Felidae	9	3	6	3.15
	Herpestidae	1	1	0	0.35
	Mustelidae	9	0	9	3.15
	Otariidae	1	0	1	0.35
	Procyonidae	6	1	5	2.10
	Ursidae	4	3	1	1.40
Cetacea		1	0	1	0.35
	Delphinidae	1	0	1	0.35
Chiroptera		49	2	47	17.13
	Emballonuridae	3	0	3	1.05
	Molossidae	8	0	8	2.80
	Mormoopidae	3	0	3	1.05
	Natalidae	1	0	1	0.35
	Phyllostomidae	22	2	20	7.70
	Vespertilionidae	12	0	12	4.20
Didelphimorphia		7	1	6	2.44
	Didelphidae	7	1	6	2.44
Insectivora		7	0	7	2.44
	Soricidae	7	0	7	2.44
Lagomorpha		12	3	9	4.20
	Leporidae	12	3	9	4.20
Perissodactyla		15	13	2	5.25
	Equidae	13	12	1	4.54
	Tapiridae	2	1	1	0.70
Primates		4	0	4	1.40
	Cebidae	3	0	3	1.05
	Hominidae	1	0	1	0.35
Proboscidea		7	7	0	2.44
	Elephantidae	3	3	0	1.05
	Gomphotheridae	3	3	0	0.70
	Mammutidae	1	1	0	0.35
Rodentia		96	13	83	33.57
	Agoutidae	1	0	1	0.35
	Dasyproctidae	2	0	2	0.70
	Erethizontidae	2	0	2	0.70
	Geomyidae	10	2	8	3.50
	Heteromyidae	11	1	10	3.85

Continuación de la tabla 5. Número de especies por familia y orden de mamíferos para el Cuaternario tardío en México. El porcentaje corresponde al total de especies por taxón sobre el número total de especies					
Orden	Familia	Número de especies			Porcentaje (%)
		Total	Fósil	Viva	
	Hydrochoeridae	1	1	0	0.35
	Muridae	56	9	47	19.58
	Sciuridae	13	0	13	4.54
Sirenia		1	0	1	0.35
	Trichechidae	1	0	1	0.35
Xenarthra		14	10	4	4.90
	Dasypodidae	4	2	2	1.40
	Glyptodontidae	3	3	0	1.05
	Megalonychidae	1	1	0	0.35
	Megatheridae	3	3	0	1.05
	Myiodontidae	1	1	0	0.35
	Myrmecophagidae	2	0	2	0.70
Total		286	85	201	

Finalmente, si comparamos las faunas del Cuaternario en México (Tabla 6), ya sean la fósil (este estudio) y la reciente (Arita y Ceballos, 1997; Ramírez-Pulido *et al.*, 1996; no se consideran el Orden Cetacea, ni las familias Otariidae y Phocidae del orden Carnivora), se observa que la fauna reciente casi duplica el número de especies de la fósil, y esto está dado en su mayoría por los vertebrados pequeños (Rodentia, 132 especies más; Chiroptera, 88; Insectivora, 16); mientras que es notoria la depauperización de megaherbívoros de los órdenes Xenarthra (10 especies fósiles más), Perissodactyla (14) y Artiodactyla (26). Por otro lado, aunque la diferencia para Carnivora es pequeña entre el número de especies fósiles (39) y las recientes (33), es notorio que hubo un cambio notable de taxa representados pues las 11 especies de megacarnívoros se extinguieron a fines del Pleistoceno. La diferencia entre mamíferos pequeños fósiles y recientes puede deberse, fundamentalmente, a un sesgo en la colecta de vertebrados fósiles previo a la década de los 1960's, por lo que para mucho sitios excavados en la primera mitad del siglo, únicamente se conocen huesos de grandes mamíferos, pues su excavación y exhibición era el énfasis que en dicho periodo tenía la paleontología de vertebrados.

Sin embargo, consideramos que el registro de mamíferos para el Pleistoceno de México, y fundamentalmente para su parte final, es bastante completo, puesto que tenemos representadas más del 42% (192) de las especies conocidas actualmente para el país, lo que nos coloca arriba del porcentaje de 10% que Paul (1998) señala como adecuado para muchos propósitos de investigación biológica y geológica. De

hecho, estamos de acuerdo con dicho autor con respecto a tener un registro adecuado para realizar inferencias faunísticas y paleoambientales, además, es claro que el mismo es perfectible.

Tabla 6. Número de especies fósiles y recientes por orden de mamíferos para el Cuaternario tardío en México		
Orden	Número de especies	
	Fósil	Viva
Artiodactyla	34	8
Carnivora	39	33
Chiroptera	49	137
Didelphimorphia	7	8
Insectivora	7	23
Lagomorpha	12	14
Perissodactyla	15	1
Primates	4	4
Proboscidea	7	0
Rodentia	96	228
Sirenia	1	1
Xenarthra	14	3
Total	286	453

Conclusiones

Para el Cuaternario tardío de México se reconocen 286 especies pertenecientes a 146 géneros, 44 familias y 13 órdenes. Una tercera parte de dichas especies ya no ocurren en territorio mexicano, ya sea por que se extinguieron (casi 30%) o porque su distribución ya no alcanza el país.

El análisis más profundo de la base de datos nos permitirá inferir patrones en la formación de comunidades mastofaunísticas en el Pleistoceno tardío de México. Sin embargo, es importante que futuras investigaciones paleontológicas se aboquen a obtener un registro más detallado, tanto estratigráfica como radiométricamente, para poder realizar inferencias más sólidas.

Bibliografía

- Álvarez, T., "Catálogo Paleomastozoológico Mexicano". Publicaciones del Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, 1965. Núm. 17, pp. 1-70.
- Arita, H. T. y G. Ceballos, "Los mamíferos de México: distribución y estado de conservación. The mammals of Mexico: distribution and con-

- servation status". *Revista Mexicana de Mastozoología*, 1997. Núm. 2, pp. 33-71.
- Arroyo-Cabral, J., "Taphonomy and Paleoecology of San Josecito Cave, Nuevo León, México". Ph. D. Dissertation, Department of Biological Sciences, Texas Tech University, Lubbock, 1994, 237 pp.
- Barrios Rivera, H., "Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México". Tesis Profesional no publicada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 1994, 474 pp.
- CONABIO. "Instructivo para la Conformación de Datos Compatibles con el Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad". Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 1995, 20 pp.
- FAUNMAP Working Group. FAUNMAP. "A database documenting late Quaternary distributions of mammal species in the United States". Illinois State Museum, Scientific Papers, 1994. Núm. 25, pp. 1-690.
- Ferrusquía-Villafranca, I., "Distribution of Cenozoic vertebrate faunas in Middle America and problems of migration between North and South America", en I. Ferrusquía-Villafranca (ed.), "Conexiones Terrestres entre Norte y Sudamérica". Boletín del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, 1977, XIII, Núm. 101, pp. 193-321.
- Graham, R. W., "Response of mammalian communities to environmental changes during the late Quaternary", en J. Diamond, y T. J. Case (eds.), "Community Ecology", Harper & Row, New York, 1986, pp. 300-313.
- _____, "Late Pleistocene faunal changes as a guide to understanding effects of greenhouse warming on the mammalian fauna of North America", en R. L. Peters y T. E. Lovejoy (eds.), "Global warming and biological diversity", Yale University Press, New Haven, 1992a, pp. 76-87.
- _____, "FAUNMAP an electronic database documenting late Quaternary distributions of mammal species". Federal Archaeology Report, 1992b, Fall 1992, pp. 11-12.
- _____, y J. I. Mead., "Environmental fluctuations and evolution of mammalian faunas during the last deglaciation in North America", in *The Geology of North America. Volume K-3. "North America and adjacent oceans during the last deglaciation"*. Geological Society of America, Boulder, Colorado, 1978, pp. 371-402.
- Kurtén, B. y E. Anderson., "Pleistocene Mammals of North America". Columbia University Press, New York, 1980, 442 pp.
- Lorenzo, J. L. y L. Mirambell., "Tlapacoya: 35000 años de historia del Lago de Chalco". Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, Colección Científica, 1986a. Núm. 155, pp. 1-297.
- _____, "Preliminary report on archeological and paleoenvironmental studies in the area of El Cedraí San Luis Potosí, México, 1977-1980", en A. L. Bryan (ed.), "New evidence for the Pleistocene peopling of

- the Americas". Center for the Study of the Early Man, University of Maine, Orono, Peopling of the Americas series, 1986b, pp. 107-113.
- Maldonado-Koerdell, M., "Los vertebrados fósiles del Cuaternario de México". *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 1948. Núm. 9, pp. 1-35.
- Montellano-Ballesteros, M., "Una edad del Irvingtoniano al Rancholabreano para la fauna Cedazo del estado de Aguascalientes". *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología*, 1992, *Revista número 9*, pp. 195-203.
- PAGES (Past Global Changes Project). "Proposed implementation plans for research activities". *IGBP Global Change Report*, 1992. Núm. 19, pp. 1-110.
- Paul, C. R. C., "Adequacy, completeness and the fossil record", *en* S. K. Donovan, y C. R. C. Paul (eds.), "The Adequacy of the fossil record". John Wiley & Sons, Chicester [sic] UK, 1998, pp. 1-22.
- Porter, S. (editor)., "Late-Quaternary environments of the United States. Volume 1. The Late Pleistocene". *University of Minnesota Press, Minneapolis*, 1993, 407 pp.
- Ramírez-Pulido, J., A. Castro-Campillo, J. Arroyo-Cabrales y F. A. Cervantes, "Lista taxonómica de los mamíferos terrestres de México". *Occasional Papers of The Museum, Texas Tech University*, 1996. Núm. 158, pp. 1-62.
- Schmidt, P. J., "La entrada del hombre a la Península de Yucatán", *en* A. González-Jácome (ed.), "Orígenes del Hombre Americano (Seminario)". *Secretaría de Educación Pública, México*, 1998, pp. 245-261.
- Shaw, C. A., "The middle Pleistocene El Golfo local fauna from north-western Sonora, Mexico". *Masters Thesis, California State University, Long Beach*, 1981, 141 pp.
- Silva-Bárcenas, A., "Localidades de vertebrados fósiles en la República Mexicana". *Paleontología Mexicana, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 1969, Núm. 28, pp. 1-34.
- Toomey, R. S., III, M. D. Blum y S. Valastro, Jr., "Late Quaternary climates and environments of the Edwards Plateau, Texas". *Global and Planetary Change*, 1993, Núm. 7, pp. 299-320.
- Werdelin, L. y W. von Koenigswald., "Climate and fauna: a database of the Quaternary mammals of Europe". *EuroMam Newsletter*, 1994, Núm. 1, pp. 9-15.
- Wilson, D. E. y D. M. Reeder, "Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference". Segunda edición. *Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.*, 1993, 1206 pp.

Evolutionary history of the fossil marine mammals of México

Lawrence G. Barnes *

Abstract

Fossil marine mammals of México are more numerous and diverse than might appear from the published record; the study is still in its formative stages. At least 101 taxa of fossil marine mammals, extending back to late Oligocene time (*circa* 28 Ma) are known from México, and of these, 13 are species that were named on the basis of Mexican holotypes. Pinnipeds have previously been reported from very few Mexican marine deposits, but a moderate diversity of Mexican fossil otarioid pinnipeds has been found in deposits ranging in age from middle Miocene to Pleistocene. These represent the subfamilies Otariinae, Allodesminae, Imagotariinae, Dusiathinae, and Odobeninae, but the only Mexican pinnipeds that have been named or identified at the species level are a fur seal (Otariinae) and walrus (Odobeninae) of latest Miocene age from Isla de Cedros. No Mexican records are presently known of the primitive Enaliarctinae, nor of the derived Desmatophocinae. The true seals (Phocidae), although inhabiting both the Atlantic and Pacific coasts of México during the Holocene, are as yet unknown in the Mexican fossil record.

The herbivorous, quadrupedal, amphibious desmostylians are comparatively abundant in Mexican fossil marine mammal assemblages. Late Oligocene desmostylians from Baja California are among the chronologically earliest representatives of this extinct order. Both of the more derived desmostylian families, Paleoparadoxiidae and Desmostylidae, are present in middle Miocene deposits, but they are not known from late Miocene deposits as they are in California and Japan. This may be attributable to the scarcity of late Miocene deposits in México.

Dugongid sirenians are present, comparatively abundantly, in most Mexican marine mammal assemblages of early Miocene to late Pliocene age, but they are unknown from deposits bordering the Gulf of California. Dugongids persisted at least until latest Miocene time (*circa* 6 Ma) on the Yucatán coast. Now the order is represented there solely by manatees (Trichechidae), but there is no fossil record of that family from any place in México.

* Curator of Vertebrate Paleontology, Natural History Museum of Los Angeles County.
Profesor Visitante, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional.
Profesor Visitante, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California.

Cetacea are the most abundant mammals in Mexican marine Cenozoic deposits. Diverse, primitive, late Oligocene Odontoceti from Baja California Sur may help elucidate origins of later odontocete families and perhaps the origin of echolocation. A few rare platanistoid dolphins and kentriodontid delphinoids (related to the ancestors of later dolphins, porpoises and belugas) are present in Baja Californian middle Miocene deposits. The most primitive known porpoise (Phocoenidae) is *Piscolithax tedfordi* from the latest Miocene of Isla de Cedros, Baja California. Phocoenids were relatively abundant in latest Miocene and Pliocene time along the west coast of México and in the Gulf of California. Long-snouted pontoporiid dolphins, related to South American *Pontoporia*, were likewise present in latest Miocene and Pliocene time on the west coast of Baja California and bordering the Gulf of California. These were possibly the most nearly ubiquitous near shore odontocetes of the time in the eastern North Pacific. Likewise, monodontids related to the recent belugas are present in the same deposits in Baja California, comprising the most southerly records of the family. Delphinidae, related to recent *Delphinus*, *Stenella* and *Lagenorhynchus*, are present in Pliocene deposits on the west coast of México and in the Gulf of California. The rather sudden appearance of these derived dolphins at this time is consistent with the pattern observed worldwide.

Beaked whales (Ziphiidae) existed throughout the later Tertiary, but this family is as yet entirely unknown in the Mexican fossil record. Sperm whales (Physeteridae) are present but rare in Mexican rocks of middle Miocene, latest Miocene, and Pliocene age, represented by teeth and periotics. Pygmy sperm whales (Kogiidae), in contrast, are relatively common in Baja Californian Peninsula rocks of latest Miocene and Pliocene age.

Various primitive toothed mysticetes of late Oligocene age from Baja California belong to the Family Aetiocetidae and to other as yet undefined families. Their contemporaries were several various-sized species of baleen-bearing mysticetes; cetotheriids or members of unrecognized families. Future study will reveal the fascinating patterns of early mysticete diversity, the taxonomy of toothed mysticetes, and the mode of acquisition of the unique feeding mechanism - baleen. As elsewhere, Mexican middle Miocene through Pliocene deposits contain relatively common, small- to medium-sized, baleen-bearing mysticetes of the Family Cetotheriidae. In latest Miocene and Pliocene time, cetotheriids were succeeded by more derived baleen-bearing mysticetes of the Family Balaenopteridae, a world-wide phenomenon at the time. There is no known Mexican fossil record of gray whales (Family Eschrichtiidae) nor of right whales (Family Balaenidae). These whales are known as fossils elsewhere and should be expected in sediments of appropriate age in México.

Introduction

This report is developed from a presentation (Barnes, 1997b) at the symposium, "Paleomammalogy in México", convened during the **Seventh International Theriological Congress**, which was held from 6 to 11 September 1997 in Acapulco, México. Research on the fossil mari-

ne mammals of México has progressed remarkably in the past 25 years (see Barnes, 1972, 1973b, 1977, 1983, 1984, 1997a, 1997b, 1998b; Barnes *et al.*, 1985; Barnes *et al.*, 1998; Domning, 1971, 1972, 1978, 1989b, 1990, 1994; Espinosa-Arrubarrena *et al.*, 1998; Fordyce *et al.*, 1992, 1995; Miyazaki *et al.*, 1992, 1995; Repenning and Tedford, 1977); however, the study is still in its formative stages.



Figure 1. Map of México showing localities that have yielded fossil marine mammals (from Barnes, 1998b). Numbers on map indicate collecting areas and fossil localities as follows: 1, Tepetate Fm., middle Eocene, Baja California Sur. 2, San Juan de la Costa Local Fauna, El Cien Fm., late Oligocene, Baja California Sur. 3, El Cien Local Fauna, El Cien Fm., late Oligocene, Baja California Sur. 4, San Hilario Local Fauna, El Cien Fm., late Oligocene, Baja California Sur. 5, Bahía de San Carlos and Punta San Telmo Local Fauna, ?San Gregorio Fm., late Oligocene, Baja California Sur. 6, Rancho La Palma Local Fauna, unnamed F., latest Oligocene or earliest Miocene, Baja California Sur. 7, Unnamed F., earliest Miocene, Chiapas. 8, La Purísima Local Fauna, Isidro Fm., early middle Miocene, Baja California Sur. 9, San Ignacio Local Fauna, Isidro Fm., early middle Miocene, Baja California Sur. 10, Punta Pequeña Local Fauna, Isidro Fm., early middle Miocene, Baja California Sur. 11, Mesa La Misión Local Fauna, Rosarito Beach Fm., middle middle Miocene, Baja California. 12, Mesa Los Indios Local Fauna, Rosarito Beach Fm., middle middle Miocene, Baja California. 13, Arroyo Las Chivas Local Fauna, Tortugas Fm., middle middle Miocene, Baja California Sur. 14, Isla de Cedros Local Fauna, Almejas Fm., latest Miocene to early Pliocene, Baja California. 15, Vizcaino Peninsula localities, Almejas Fm., latest Miocene to early Pliocene, Baja California Sur. 16, Rancho El Refugio Local Fauna, Refugio Fm., latest Miocene or early Pliocene, Baja California Sur. 17, Rancho Algodones Local Fauna, Refugio Fm., latest Miocene or early Pliocene, Baja California Sur. 18, Kambul Cenote, Noc Ac, Carrillo Puerto Fm., latest Miocene or earliest Pliocene, Yucatán. 19, Colonia Yucatán Local Fauna, Carrillo Puerto Fm., latest Miocene or earliest Pliocene, Yucatán. 20, El Rifle Local Fauna, Salada Fm., Pliocene, Baja California Sur. 21, Magdalena Plain, Salada Fm., Pliocene, Baja California Sur. 22, Santa Rosalía Local Fauna, Tirabuzón Fm., middle Pliocene, Baja California Sur. 23, El Rosario, unnamed terrace deposit, Pliocene, Baja California. 24, Playa de Tijuana, San Diego Fm., late Pliocene, Baja California. 25, Isla Tiburón, unnamed deposit, Pleistocene, Sonora.

Many exciting new discoveries of fossil marine mammals have been reported recently in meeting abstracts, and soon these will be more fully documented in studies that are now underway. All of the groups of fossil marine mammals that are known in the Republic of México are summarized here, and it is hoped that this will be a guide to the research that has been done in the past and a stimulus for investigations in the future.

The first named fossil marine mammal from México was the dugongid sea cow, *Dioplotherium allisoni* (Kilmer, 1965). Now, at least 101 taxa of fossil marine mammals, ranging in age from late Oligocene through Pleistocene age, are known from México (Barnes, 1997b, 1998b), and of these, 13 are species that were based on Mexican holotypes (see in part Vidal, 1991). México's southerly fossil marine mammal assemblages differ from those that are found elsewhere in the North Pacific basin. Apparently this reflects both latitudinal differences and paleobiogeographic patterns. As we learn more about the fossil marine mammals of México, broad patterns will become discernible.

The Mexican fossil marine mammal record consists primarily of Pacific taxa, because most of the known marine mammal-bearing deposits are on the Baja California Peninsula (Darton, 1921; Morris, 1978; Barnes, 1998b). The known Atlantic fossil marine mammal record of México is restricted to latest Miocene sirenians from the Yucatán Peninsula.

Ma	Época	Subépoca	Asociaciones y faunas locales
2	Pleistoceno		25
	Plioceno	Tardío / Temprano	24 / 20, 21, 22, 23, 15, 16, 17, 18, 19
10	Mioceno	Tardío	14
		Medio	11, 12, 13, 8, 9, 10
20		Temprano	7
	Oligoceno		6
30		Tardío	2, 3, 4, 5
		Temprano	
40	Eoceno	Tardío	
50		Medio	1

Figure 2. Geologic correlations of local faunas and fossil marine mammal assemblages from México, numbers indicating assemblages are the same as in Figure 1 (from Barnes, 1998b:fig. 2; correlations based on Harland *et al.*, 1990).

Figura 2. Correlaciones geológicas de faunas locales y asociaciones de mamíferos marinos fósiles de México, los números indican las asociaciones que son las mismas que las de la Figura 1. (Tomado de Barnes, 1998; fig. 2; correlaciones basadas en Harlan *et al.*, 1990).

The fossil marine mammal faunules of México can be joined into aggregate assemblages, some constituting local faunas (Fig. 1), to reveal the outline of marine mammal evolution in México (see Barnes, 1998b). This review is intended to be principally taxonomic in nature. In the following text, the major taxonomic groups of fossil marine mammals from the Republic of México, and localities that yielded them, are discussed. The aggregate fossil marine mammal assemblages in México were reviewed geochronologically by Barnes (1998b), and this provided a geologic framework for the marine mammal fossil record. The assemblages are briefly summarized here in their geochronologic sequence (Fig. 2) in order to provide an outline for the following discussions of the various marine mammal groups. Also presented is a synthetic classification of all of the fossil marine mammal taxa known from México. The Literature Cited section includes all titles dealing with the fossil marine mammals of México.

Methods and materials

Millions of years before present is abbreviated as Ma. Geologic ages and terminology generally follows Harland *et al.* (1990).

In some fossil deposits, the only remains of Cetacea are isolated periotics, or inner ear bones. The periotics of Odontoceti are relatively easily identified at the family level, sometimes at the genus level, but only rarely at the species level. However, Kellogg (1931) used isolated fossil periotics from the middle Miocene Sharktooth Hill Bonebed in California, as holotypes to establish new species of Odontoceti in the absence of skulls or skeletons. This has led to the false perception that isolated fossil and modern cetacean periotics can be reliably identified to the species, and that species of fossil Cetacea may be confidently named on the basis of isolated periotics.

Unfortunately, this is true only for a very few cetaceans. Kasuya (1973) has shown that even among living genera of Odontoceti that contain more than one species, it is not always possible to separate the species using the periotic alone. Barnes (1977) noted that isolated periotics can be used in a fossil assemblage to determine species diversity, and that when skeletons are recovered with periotics the periotics should be described and illustrated, but that the periotic is not a reliable basis for naming new species. The periotics of baleen whales (Mysticeti) are less well studied than those of Odontoceti, and it is not clear at present how useful they might be for systematics (Oishi and Hasegawa, 1995).

In the present state of knowledge, isolated odontocete periotics can be used to determine species diversity in a fossil assemblage, to identify

animals to the nearest genus or species, and to determine relative abundances of groups of Cetacea in an assemblage. Conclusions can also be made about the evolution and biogeography of Cetacea from this data. Fossil periotics in most collections were collected randomly in the field, by prospecting the outcrops. Therefore, it is usually safe to assume that there is little or no human bias in the sampling and that the collections reflect the approximate relative abundances of taxa in the assemblages. Institutions cited in the text are abbreviated as follows:

CAS -Department of Geology, California Academy of Sciences, San Francisco, California, U.S.A.

ECOSUR -El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo, México.

FCM -Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, México.

IGM -Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.

LACM -Section of Vertebrate Paleontology, Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, California, U.S.A.

MRAH -Museo Regional de Antropología e Historia, La Paz, Baja California Sur, México.

ROFOMEX -Roca Fosfórica Mexicana, La Paz and San Juan de la Costa, Baja California Sur, México.

SDSNH -Department of Geology, San Diego Society of Natural History, San Diego, California, U.S.A.

SDSU -Department of Geology, California State University, San Diego, California.

UABC -Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, México.

UABCS -Museo de Historia Natural, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Baja California Sur, México.

UCMP -Museum of Paleontology, University of California, Berkeley, California, U.S.A.

UCR -Department of Geological Sciences, University of California, Riverside, California, U.S.A.

UNAM -Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.

USNM -Department of Paleobiology, United States National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C., U.S.A.

The fossil marine mammal assemblages of México

Barnes (1998b) reviewed the fossil marine mammal assemblages of México and established a geochronologic sequence of local faunas and

fossil assemblages (Fig. 1). These range in age from late Oligocene through Pleistocene (Fig. 2). The Tepetate Formation may contain marine mammals of middle Eocene age, the oldest in México. Following, in chronological sequence, are the local faunas and fossil-producing areas in México that have yielded fossil marine mammals. After this list, more detailed geographic and geologic information is provided for each of these marine mammal assemblages.

Outline of local faunas and assemblages

Tepetate Formation, middle Eocene part, Baja California Sur
Undetermined (possibly marine) mammal
El Cien Formation, late Oligocene, Baja California Sur
San Juan de la Costa Local Fauna
El Cien Local Fauna
San Hilario Local Fauna
?San Gregorio Formation, late Oligocene, Baja California Sur
Punta San Telmo Local Fauna
Unnamed Formation, latest Oligocene or earliest Miocene, Baja California Sur
Rancho La Palma Local Fauna
Unnamed Formation, early Miocene, Chiapas
Undetermined sirenians
Ysidro Formation, Ysidro Sandstone Member, early middle Miocene, Baja California Sur
La Purísima Local Fauna
San Ignacio Local Fauna
Punta Pequeña Local Fauna
Rosarito Beach Formation, Los Indios Member, middle middle Miocene, Baja California
Mesa La Misión Local Fauna
Mesa Los Indios Local Fauna
Tortugas Formation, middle middle Miocene, Baja California Sur
Arroyo Las Chivas Local Fauna
Almejas Formation, latest Miocene to early Pliocene, Baja California and Baja California Sur
Isla de Cedros Local Fauna
Vizcaino Peninsula assemblages
Refugio Formation, latest Miocene or early Pliocene, Baja California Sur
Rancho El Refugio Local Fauna
Rancho Algodones Local Fauna
Carrillo Puerto Formation, latest Miocene or earliest Pliocene, Yucatán

Kambul Cenote at Noc Ac
 Colonia Yucatán Local Fauna
 Salada Formation, Pliocene, Baja California Sur
 El Rifle Local Fauna
 Magdalena Plain localities
 Tirabuzón Formation, middle Pliocene, Baja California Sur
 Santa Rosalía Local Fauna
 Unnamed Terrace Deposit, Pliocene, Baja California
 El Rosario locality (sirenian)
 San Diego Formation, late Pliocene, Baja California
 Playa de Tijuana locality (sirenian)
 Unnamed deposit, Pleistocene, Sonora
 Isla Tiburón locality (pinniped)

The fossil marine mammal-producing deposits and areas of México

Middle Eocene Tepetate Formation, Baja California Sur

The Tepetate Formation is a marine deposit, ranging in age from possibly Cretaceous, and Paleocene to middle Eocene (Fulwider, 1976; Carreño *et al.*, 1997; Schwennicke and Plata-Hernández, 1997), and is widespread in south-central Baja California Sur. The formation yields diverse fossil invertebrates and occasionally sharks. A few fragments of mammal bone (in UABCS) have been found in middle Eocene beds (circa 42 to 50 Ma) in the upper part of the Tepetate Formation, but none of these are diagnostic at the ordinal level. Their large size suggests that they might belong to Cetacea, and if this is true, these are the oldest cetacean remains in the North Pacific realm.

Late Oligocene El Cien Formation, Baja California Sur

The San Juan Member of the El Cien Formation, of late Oligocene age (circa 23 to 29 Ma), at San Juan de la Costa on the west shore of Bahía de La Paz, Baja California Sur (see Anonymous, 1992; Martínez-Hernández, 1992; Schwennicke and González-Barba, 1998; González-Barba, 1997 [sharks]; Cruz-Marín, 1997; Cruz-Marín and Barnes, 1995, 1996; Cruz-Marín *et al.* (1995a, 1995b) [Cetacea]) yields the San Juan de la Costa Local Fauna (Barnes, 1998b). Some specimens have been discovered in mining excavations of the company Roca Fosfórica Mexicana, S.A., (ROFOMEX) for phosphates; other fossils have been collected from natural rock outcrops.

Farther west, other late Oligocene exposures of the El Cien Formation near El Cien (IGM locality 118 ["Ten Minute Locality"], IGM locality 1376 ["Cruzando al Camino"], and IGM locality 1379; see Morris, 1978; Applegate and Wilson, 1976; Applegate, 1986; Carreño *et al.*, 1997; Cevallos-Ferriz, 1997 [fossil wood]; González-Barba, 1997 [sharks]) have produced the El Cien Local Fauna (of Barnes, 1998b).

Other nearby correlative localities in the El Cien Formation (IGM locality 1380 [near San Hilario, see Barrios-Rivera, 1985]; the San Hilario Local Fauna, Barnes, 1998b); IGM locality 1564 [Cerro Colorado]; IGM locality 2540 [Mesa de Borregos] have all yielded partial skeletons of cetaceans. A rhyolite tuff in the base of the El Cien Formation here gave a date of about 25.5 Ma (see Smith, 1991; table 1).

The fossils from the El Cien Formation comprise the oldest substantial fossil marine mammal assemblage in México, a mammalian assemblage comprised solely of cetaceans, totalling possibly 16 species (Barnes, 1998b:table 1). Reports of Desmostylians from the El Cien Formation are in error, and the specimens are actually Cetacea (see Barnes, 1998b). This is the southernmost late Oligocene marine mammal assemblage in the North Pacific basin and includes the oldest identifiable Cetacea discovered in México. The cetacean assemblage at this southern latitude appears to be different from contemporaneous assemblages elsewhere on the Pacific margin (Barnes *et al.*, 1995). The composition of the cetacean assemblage resembles that of Late Oligocene age from the Olympic Peninsula in Washington by having primitive Odontoceti and both toothed and baleen-bearing Mysticeti (Barnes *et al.*, 1995a, 1995b, 1995c; Barnes and Goedert, 1996). It differs from correlative assemblages from Hokkaido, Japan, which lack baleen-bearing Mysticeti, and from those in New Zealand, which lack toothed Mysticeti. A previously unrecognized taxon of odontocete from the El Cien Formation was the Masters Thesis research of Arturo Cruz-Marín (Cruz-Marín, 1997; Cruz-Marín and Barnes, 1996), and a review of the cetacean assemblage will comprise the Doctoral research of Cruz-Marín (Cruz-Marín and Barnes, 1995).

Late Oligocene, Punta San Telmo, Baja California Sur

Late Oligocene beds, probably referable to the San Gregorio Formation, are exposed in the sea cliffs facing the Golfo de California at Punta San Carlos, Bahía de San Carlos, approximately 3 km north of Punta San Telmo in central Baja California Sur (IGM locality 1578 [Punta San Carlos]; IGM locality 2520 [Punta San Telmo]; see Vanderhoof, 1941, 1942; Durham, 1950; Reinhart, 1953, 1959:figs. 9c, e; Mitchell, 1963 Applegate and Wilson, 1976; Barrios-Rivera, 1985; Applegate, 1986).

1998b) yields fossil mollusks, barnacles, echinoderms, sharks, bony fishes, turtles, and marine mammals. The age of this formation is early middle Miocene, transitional between the Vaqueros and Temblor provisional provincial mega-invertebrate stages of Addicott (1972; see Kilmer, 1965; Domning, 1971; 1978), approximately 15 to 16 Ma, and therefore correlative with the late part of the Hemingfordian and the early part of the Barstovian North American Land Mammal ages. The sharks in these assemblages are typical of middle Miocene assemblages from California (Howard and Barnes, 1987).

The Ysidro Sandstone Member exposed in Arroyo La Purísima and at La Purísima (IGM localities 239, 254, and 2536, specimens in UCMP [Domning, 1978]; and in LACM [Barnes, 1998b]) has yielded a marine vertebrate assemblage characterized by taxa listed by Barnes (1998b:table 2), by Kilmer (1965), and by Domning (1971; 1978), and named by Barnes (1998b) the La Purísima Local Fauna.

Farther north, near San Ignacio, outcrops that appear to be part of the Ysidro Formation have yielded an articulated partial skeleton of a whale (in IGM). Several other localities are recorded near San Ignacio and in the canyon of Río San Ignacio (LACM 65101, 65102, IGM 248). These localities produce the San Ignacio Local Fauna (Barnes, 1998b). From the Ysidro Formation at IGM locality 267 1 km north of San Ysidro was collected a small odontocete periotic (Barnes, 1998b:table 2).

The Ysidro Sandstone Member is also exposed near the Pacific coast to the west of La Purísima, at Punta Pequeña (LACM locality 3887), at San Juanico, and at a locality north of San Juanico that is called La Cocina (IGM locality 283). These localities yield diverse invertebrate and vertebrate assemblages, and the aggregate marine vertebrate assemblage was named by Barnes (1998b) the Punta Pequeña Local Fauna. This local fauna is characterized by the taxa that are listed by Reinhart (1959), Domning (1972; 1978, see his fig. 37 for a columnar section), and Barnes (1998b:table 2).

Middle middle Miocene Los Indios Member of the Rosarito Beach Formation, La Misión, Baja California

The middle middle Miocene (circa 13 to 15 Ma) Los Indios Member of the Rosarito Beach Formation exposed near La Misión, north of Ensenada in northern Baja California, has yielded an extensive assemblage of invertebrates and vertebrates (Minch, 1967; Minch et al., 1970, 1984; Deméré et al., 1984; Barrios-Rivera, 1985; Ashby, 1989; Aranda-Manteca, 1990; González-Barba, 1990; Aranda-Manteca and Barnes, 1991a, 1991b, 1992, 1993b, 1996, 1998b; Aranda-Manteca and Domning, 1987a, 1987b; Aranda-Manteca et al., 1991, 1994; Gascón-Romero, 1991, 1997; Gascón-

Romero and Aranda-Manteca, 1992, 1997; Gascón-Romero et al., 1991a, 1991b, 1993a, 1994, 1997a; Barradas and Stewart, 1993; Stewart and Aranda-Manteca, 1993; Barnes and Hirota, 1995; Barnes and Aranda-Manteca, 1997a, 1997b, 1997c; Barnes, 1998b:table 3). Collections from this formation are housed at UABC, FCM, UCMP, LACM, SDSNH, and SDSU. The fossil birds indicate the same stage of evolution as those from the middle Miocene Topanga Formation in southern California (Howard and Barnes, 1987).

Two main areas of outcrop of the Rosarito Beach Formation, Mesa La Misión and Mesa Los Indios, produce respectively, the Mesa La Misión and the Mesa Los Indios local faunas, both named by Barnes (1998b). Specimens from the Rosarito Beach Formation are exceptionally well preserved, and this is taxonomically the most diverse middle Miocene marine mammal assemblage from México (Deméré et al., 1984; Aranda-Manteca, 1990; and Barnes, 1998b:table 3). A recently awarded National Geographic Society grant to Francisco J. Aranda-Manteca (UABC, Ensenada) is supporting collection and preparation of the mysticetes from this deposit and will permit more detailed study of them and other taxa.

Middle middle Miocene Tortugas Formation, Vizcaino Peninsula, Baja California Sur

The middle middle Miocene (circa 13 to 15 Ma) Tortugas Formation on the Vizcaino Peninsula in northern Baja California Sur (see Minch et al., 1976; Helenes-Escamilla and Ingle, 1979; Helenes-Escamilla, 1980; Applegate et al., 1981) has produced small but significant fossil marine vertebrate assemblages (localities CAS 945 and 960; IGM 126, 237, 2521, 2523, 2524, 2525, 2527, 2528, 2529, and 2531; LACM 3892; and specimens in UABC FCM; Barnes et al., 1992; Barnes, 1998b). These are the southern-most middle Miocene marine vertebrate localities found in México. The specimens are exceptionally well preserved, but most of them are isolated limb bones, not articulated skeletons, and diagnostic skulls or jaws are very rare. Therefore, although the assemblages appear to be diverse, precise identifications of the fossils are as yet tenuous. The marine vertebrate assemblage from around Arroyo Las Chivas near Asunción (LACM locality 3892, specimens also in UABC FCM), is relatively diverse and comprises the Arroyo Las Chivas Local Fauna (Barnes, 1998b:table 4). The fossils are derived from a bone-bearing pebble bed that is stratigraphically near the base of the Tortugas Formation, associated with beds that contain the middle Miocene gastropod mollusk *Turritella ocoyana*, and is overlain by beds yielding Luisian (Middle Miocene) age foraminifera. The sharks in the Arroyo Las Chivas Local Fauna are typical middle Miocene species such as those in Barstovian-

correlative assemblages from the Sharktooth Hill Bonebed in central California and the Topanga Formation in southern California (see Howard and Barnes, 1987). Marine crocodiles are also part of the Arroyo Las Chivas Local Fauna.

***Latest Miocene Lower Member of the
Almejas Formation, Isla de Cedros, Baja California***

The Lower Member of the Almejas Formation of late Miocene age (circa 9 to 6 Ma), on Isla de Cedros, off the west coast of southern Baja California (Hertlein, 1925; Jordan and Hertlein, 1926; Hanna, 1927; Beal, 1949; Mina, 1957; Durham and Allison, 1960; Kilmer, 1977, 1979, 1984; Barnes, 1984: fig. 1), produces more than 75 species of sharks, bony fishes, birds, and marine mammals (Aranda-Manteca and Barnes, 1993a, 1995; Barnes, 1972, 1973b, 1977, 1984, 1985a, 1985b, 1988a, 1988b, 1991, 1992a, 1992b, 1992c, 1993a, 1993b, 1993c, 1993d, 1993f; Barnes and González-Barba, 1993; Barnes et al., 1997; Barradas and Stewart, 1993; Flores-Trujillo, 1998; Gascón-Romero, 1997; Gascón-Romero and Aranda-Manteca, 1997; Gascón-Romero et al., 1993b, 1997b; Howard, 1970, 1971; Repenning and Tedford, 1977; Stewart, 1997). This formation produces the most diverse fossil marine mammal assemblage known in all of México (Barnes, 1998b:table 5), and the most diverse fossil marine vertebrate assemblage of its age known from the entire North Pacific realm (Barnes et al., 1997). The fossil marine vertebrate assemblage from the Lower Member of the Almejas Formation was named the Isla de Cedros Local Fauna by Barnes (1998b). The collections are housed in UABC, UNAM (IGM), UCR, and LACM.

Invertebrate fossils that aid in geochronology are found only in the Upper Member of the Almejas Formation, stratigraphically above the vertebrate-bearing horizons, and these invertebrates are correlative with those from the San Diego Formation, of late Pliocene age, in southern California (Hertlein, 1925; Jordan and Hertlein, 1926; Kilmer, 1977, 1979, 1984). The marine vertebrate assemblage is correlative with those from the lower parts of the Purísima and Capistrano formations in California, both of latest Miocene age, and from parts of the Pisco Formation in Perú (Repenning and Tedford, 1977; Barnes, 1973b, 1977, 1984, 1992a).

The Almejas Formation was probably deposited in a relatively calm, near shore environment (Barnes, 1992a, 1993d; Aranda-Manteca and Barnes, 1995; Aranda-Manteca and Sánchez-Gutiérrez, 1997) on the protected side of ancestral Isla de Cedros. The marine mammals in the Isla de Cedros Local Fauna include a mixture of near-shore and pelagic animals. Extant relatives of some of the marine mammal species still live in the same area. The closest living relatives of others now live in different

ocean basins and/or different latitudes. A third component of the assemblage includes animals with no living close relatives.

Work on the fossils from the Pisco Formation by de Muizon (1981, 1984, 1988) revealed an important, southern hemisphere, fossil marine vertebrate assemblage with some strange, apparently endemic species as well as some others that have close relationships with species from Isla de Cedros. The intriguing similarities and differences between these two assemblages merit further analysis and comparisons. Also, these two assemblages contain apparently antitropical (= bitemperate) taxon pairs of marine mammals (see Barnes, 1985a, 1992a), analogous to some living northern and southern hemisphere cetacean species, and these need further comparison using additional specimens. The fossils from Isla de Cedros and Perú now represent one of the few situations in the world where correlative northern and southern hemisphere fossil marine vertebrate assemblages can be compared.

Latest Miocene to early Pliocene Almejas Formation, Vizcaino Peninsula, Baja California Sur

The Almejas Formation also crops out on the mainland of Baja California on the Vizcaino Peninsula (Minch *et al.*, 1976), however in this area it has been neither studied nor prospected as intensively for fossils as it has on Isla de Cedros. Several localities have been recorded, but the stratigraphic and geographic data for most of them is poor. Unlike the situation on Isla de Cedros, stratigraphic members have not been designated within the Almejas Formation on the Vizcaino Peninsula, and precise geochronologic zonation has not been established for the deposit. Furthermore, although the outcrops of the Almejas Formation on the Vizcaino Peninsula have been generally correlated with those of the Almejas Formation on Isla de Cedros (Mina, 1948; Durham and Allison, 1960), no precise correlation has been made between the two deposits.

A preliminary list of the fossil marine mammals from the Almejas Formation on the Vizcaino Peninsula was presented by Barnes (1998b:table 6). Marine vertebrate fossils (sharks, bony fishes, turtles, birds, and mammals) have been recovered from localities IGM 155 ("área de Bahía Tortugas"), IGM 156 ("Campamento de Carlos"), IGM 157 ("Loma de la Sección"), IGM 158 ("Cerro Pelón"), IGM 159 ("Planicie sur del Cerro Pelón"), IGM 235 (known as "Yellow Cut"), IGM 251 ("Arroyo Tiburón"), and IGM 266 ("north of Bahía Asunción").

The vertebrate fossils from these localities in IGM mostly appear to be typical of those that have also been reported from Isla de Cedros. Sharks are abundant and have a late Miocene to early Pliocene aspect. The flightless auk, *Mancalla* sp., as on Isla de Cedros, is abundant, but fossil pin-

nipeds seem less common on the Vizcaino Peninsula than on Cedros. In the IGM collection are delphinid periotics of a highly evolved taxon that resembles both *Delphinus* and *Stenella*. The same or a similar taxon is present in the Pliocene San Diego Formation in California (Barnes, 1973a) and in the Pliocene Tirabuzón Formation at Santa Rosalia in Baja California Sur (Flores-Olvera and Barnes, 1991). These younger fossils indicate that some vertebrate-bearing facies of the Almejas Formation on the Vizcaino Peninsula are geochronologically younger than those that produce the Isla de Cedros Local Fauna in the Lower Member of the Almejas Formation on Isla de Cedros (Barnes, 1998b).

***Latest Miocene or early Pliocene
Refugio Formation, Rancho el Refugio and
Rancho Algodones, Santiago area, Baja California Sur***

Assemblages of marine vertebrates of latest Miocene or earliest Pliocene age have been collected from sediments exposed northeast of San José del Cabo in southern Baja California Sur. These deposits previously have been referred to as the Salada Formation, and more recently called the Refugio Formation (Heim, 1922; Beal, 1948; Mina, 1957; Pantoja-Alor and Carrillo-Bravo, 1966; Morris, 1978; Barrios-Rivera, 1985; González-Barba *et al.*, 1998; Barnes, 1998b). Smith (1991) indicated them as being Pliocene in age.

Localities at Rancho el Refugio, 17 km east-southeast of Santiago (CAS locality 33849, and specimens in USNM), produce mammals and mollusks (see Hertlein, 1925; 1966; Lindsay, 1965; Repenning and Tedford, 1977; Morris, 1978). The marine vertebrate assemblage from the Refugio Formation in the area of Rancho el Refugio comprises the Rancho el Refugio Local Fauna (proposed by Barnes, 1998b), and was obtained from the locality that was described by Repenning and Tedford (1977). This is the southernmost assemblage of its age and the southernmost locality for fossil pinnipeds in the North Pacific basin.

Another fossil-producing area in the Refugio Formation at Rancho Algodones (IGM locality 92) has yielded marine vertebrates (Espinosa-Arrubarrena, 1979; Torres-Roldán, 1980; Espinosa-Arrubarrena and Applegate, 1981; Barnes, 1998b) and invertebrates (Durham, 1979). The assemblage from this locality was given the name Rancho Algodones Local Fauna by Torres-Roldán (1980). Barnes (1998b) included within the Rancho Algodones Local Fauna additional fossil vertebrates from other nearby sites in the Refugio Formation (IGM locality 93 ["Los Dientes Grandes"], IGM locality 116 ["De la Ballena Pequeña"], IGM locality 602 ["Palma de Agua"], and IGM locality 1384 [Rancho Algodones]).

Latest Miocene or earliest Pliocene
Carrillo Puerto Formation, Yucatán Peninsula

The name Carrillo Puerto Formation has been applied to a white, shelly limestone unit of latest Miocene or earliest Pliocene age in the northern Yucatán Peninsula. Fossil vertebrates occur in this deposit at Noc Ac, near Mérida, (Domning, 1989b), and southwest of Colonia Yucatán (Domning, 1990), and the fossils are conserved at UNAM). The vertebrate assemblage from near Colonia Yucatán was designated as the Colonia Yucatán Local Fauna (Barnes, 1998b). Sirenians from the Carrillo Puerto Formation are the geologically youngest named members of the Family Dugongidae documented in the Caribbean realm.

In 1996, representatives of ECOSUR, UNAM, USNM, and LACM returned to the type locality of the extinct dugongid sirenian, *Corystosiren varguezí*, near Colonia Yucatán, and collected another dugongid cranium, and with it associated selachians and invertebrates (deposited in IGM). Although the limestone that encases the fossils is extremely hard, the fossils are well preserved and they would be extremely useful for ecologic, taxonomic, and morphologic studies. This site is the most dense fossil accumulation of sirenians in all of México. Many skeletons and bones of dugongids are exposed at the locality, and this amazing site merits further investigation and protection as part of México's patrimony (Barnes and Domning, 1998).

Pliocene Salada Formation, Baja California Sur

Shallow water sediments (Heim, 1922; Mina, 1957; del Rosal-Pardo *et al.*, 1997; Schwennicke, 1997) of the Salada Formation, of Pliocene age (circa 3 to 5 Ma), exposed south of Santa Rita and on the Llano de la Magdalena, Baja California Sur, yield assemblages of near-shore marine vertebrates. The type section of the Salada Formation, located in Arroyo Salada on the Magdalena Plain (Heim, 1922; Smith, 1992), has yielded fossil sharks and bony fishes (Ashby, 1987), but as yet no marine mammals. Fossil marine mammals have been collected in the Salada Formation from farther east on the Magdalena Plain near Santa Rita (LACM locality 5499; Barnes, 1998b).

At another locality near the El Rifle microwave station south of Santa Rita, isolated bones of marine mammals occur in beds that also yield fossils of invertebrates, sharks, and teleost fishes. The assemblage from this area, collected from outcrops in the bluffs extending from the northwest to the southeast, south of the El Rifle Microwave Station (localities IGM 122, 124, 2552; see Barrios-Rivera, 1985; Barnes, 1993e, 1994a, 1994b, 1995, 1998b), was designated as the El Rifle Local Fauna by Barnes

(1998b:table 7). This is the most diverse early Pliocene marine vertebrate assemblage in Baja California Sur, and is unusual for its southerly occurrences of a monodontid, pontoporiid, and walrus-like pinnipeds, and for a late occurrence of an imagotariine pinniped.

***Middle Pliocene Tirabuzón Formation,
Santa Rosalía, Baja California Sur***

The Tirabuzón Formation (also called in some publications the Salada Formation and the Gloria Formation) of middle Pliocene age (*circa* 3 to 4 Ma) is exposed approximately 5 km north of Santa Rosalía, on the east coast of Baja California Sur (see Beal, 1948; Wilson, 1955; Morris, 1978; Carreño, 1982; Barrios-Rivera, 1985; Barnes, 1998b). The vertebrate assemblage from the Tirabuzón Formation yields the Santa Rosalía Local Fauna (named by Barnes, 1998b), and specimens are conserved at UNAM (IGM localities 81, 366, 2558), UABCS, and LACM (locality 6597).

The fossil assemblage includes invertebrates, fillings of the spiral burrows of decapod crustaceans (hence the names "Tirabuzón" and "Corkscrew"; see Wilson, 1985), various sharks and fishes (Applegate, 1978; Applegate and Espinosa-Arrubarrena, 1981; work in progress by Shelton P. Applegate and Luis Espinosa at UNAM), sea turtles, otariine pinnipeds, and various types of Cetacea, mostly represented by periotics and some postcranial bones. This is the only diverse fossil marine mammal assemblage from the Proto-Gulf of California (Flores-Olvera and Barnes, 1991), and it provides the best available opportunity to compare the living Gulf fauna with a fossil one.

Unnamed Pliocene Terrace Deposit, El Rosario, Baja California

An unnamed terrace deposit of Pliocene age is exposed northwest of El Rosario in Baja California. The locality lies inland from México Highway 1. Domning (1978) cited a questionable "Middle Pliocene" age for this site, but ages of early to late Pliocene have also been suggested (Kilmer, 1963; Domning, 1978) based on the fossil invertebrates from the deposit. The only marine mammal fossil reported from this deposit is a partial mandible (UCMP 62775) of a hydrodamaline dugongid sirenian (Domning, 1978).

***Late Pliocene San Diego Formation,
Playa de Tijuana, Baja California***

The late Pliocene (*circa* 1.6 to 3.4 Ma) San Diego Formation is exposed in hills and mesas around San Diego in California (Barnes, 1973a; Deméré, 1981), and south of Tijuana in Baja California (Aranda-Manteca

and Téllez-Duarte, 1989). From the San Diego Formation in México Domning (1978:161) reported an isolated vertebra (UCMP 105617) of a large sirenian, which he identified as belonging to the Recent genus of Steller's sea cow, *Hydrodamalis*. The locality that yielded the sirenian specimen is inland from México Highway 1, south of Playa de Tijuana, and is stratigraphically above a contact with Miocene basalts. Invertebrates have also been collected in the San Diego Formation at this site. Fossils of the same or a closely related species of *Hydrodamalis* have been reported from correlative exposures of the San Diego Formation in San Diego by Domning and Deméré (1984).

Pleistocene, Isla Tiburón, Sonora

A single fossil sea lion bone is known from Isla Tiburón in the Gulf of California, State of Sonora (Chiasson, 1961; Barnes, 1998b). The specimen was obtained by William Smith from a Seri Indian, and further investigation might yield more specimens from the area. The geologic age is presumably Pleistocene because marine deposits of this age are known on Isla Tiburón. There is no more precise geologic data available.

The fossil marine mammals of México

The fossil marine mammal record of México spans from middle Eocene to Pleistocene, and is comprised of four mammalian orders. These are the pinniped Carnivora (fur seals, sea lions, and walruses, but lacking phocid seals in México), the Cetacea (whales, dolphins, and porpoises), the Desmostylia (desmostylians), and the Sirenia (sea cows and dugongs, but lacking manatees in México). These mammalian groups are discussed in the following text, in this sequence and approximately taxonomically. The cetaceans are the most abundant fossil marine mammals in México, followed by the pinnipeds, the sirenians, and then the desmostylians. The cetaceans are also the only group that is represented throughout the entire history of fossil marine mammals in México. The pinnipeds first appear in the Mexican record in early middle Miocene time (a single partial canine of uncertain identity from the Punta Pequeña Local Fauna is the oldest record), and have a relatively continuous record to the Pleistocene, thence to the Recent. The sirenians are represented from early Miocene to late Pliocene time on both the east and west coasts of México, but survive today only along the coasts of the Caribbean and the Gulf of México. The desmostylians are known only from Late Oligocene through middle Miocene deposits in México, and the order became extinct in the late Miocene elsewhere in their range.

Order Carnivora (Pinnipeds)

The fossil pinniped record of México consists only of the Family Otariidae, in the broad sense (e.g. Barnes, 1989): the fur seals, sea lions, walruses, and their extinct relatives. Here I use a classification of otarioid pinnipeds that is based on that proposed by Mitchell (1968) and Barnes (1989), who recognized seven subfamilies; namely Enaliarctinae, Otariinae, Desmatophocinae, Allodesminae, Imagotariinae, Dusignathinae, and Odobeninae, within a single family, the Otariidae. This use of the family is equivalent in content to the Superfamily Otarioidea as used by Repenning and Tedford (1977).

Fossil true seals of the Family Phocidae are known from farther north in California and Oregon from latest Pliocene and Pleistocene deposits (Barnes and Mitchell, 1975), so fossil phocids may be expected in México also. Furthermore, because Caribbean monk seals, harbor seals, and elephant seals are part of the Recent fauna of México, the fossil relatives of these most likely will eventually be found in México, at least in Pleistocene deposits.

The fossil record of the Otariidae (*sensu lato*) in the North Pacific extends from the late Oligocene to the late Pleistocene, is taxonomically diverse, and is continually becoming more extensive as additional discoveries are made. For example, 18 additional species of extinct otariids have been named since the review by Barnes *et al.* (1985). The fossil pinniped record from the eastern North Pacific (west coast of North America) includes representatives of all named otariid subfamilies, and the theoretical center of otariid pinniped evolutionary history is usually considered to be the eastern North Pacific. Fossils of the subfamilies Otariinae, Allodesminae, Imagotariinae, Dusignathinae, and Odobeninae have been found in México and are reviewed in the following text. Representatives of the subfamilies Enaliarctinae and Desmatophocinae have not yet been found in México, but they should be expected in the record.

The enaliarctines are the most primitive group of Otariidae. They are known from California, Oregon, Washington and Japan, and range from late Oligocene to middle Miocene in age (Barnes, 1979, 1989, 1990, 1997a). Enaliarctines are small- to medium-sized pinnipeds, with generalized morphologies. Their dentition was undoubtedly suited for piscivory, but all enaliarctines have carnassial cheek teeth and other primitive characters that they retained from their terrestrial carnivoran ancestors.

Subfamily Otariinae (Fur Seals and Sea Lions)

The known history of the Subfamily Otariinae, which includes the living sea lions and fur seals, extends back to late Miocene time (*circa* 10 to 12

Ma). Otariinae apparently evolved from the Enaliarctinae (Mitchell, 1968; Repenning and Tedford, 1977; Barnes, 1989; Berta, 1991), and became diverse in late Miocene and Pliocene time. The small fur seal-like otariid, *Pithanotaria starri* Kellogg, 1925, from California is the earliest known otariine. Living fur seals of the genus *Arctocephalus* are relatively primitive otariines, and among the living pinnipeds they are closest to the primitive Enaliarctinae.

The earliest known otariines in México are fur seals in the genus *Thalassoleon* Repenning and Tedford, 1977, and all known Mexican specimens of the genus are from the latest Miocene (*circa* 6 to 9 Ma) Lower Member of the Almejas Formation on Isla de Cedros, Baja California. The large and relatively highly evolved fur seal, *Thalassoleon mexicanus* Repenning and Tedford, 1977 (see Fig. 3), from the base of the Almejas Formation (*circa* 9 Ma), appears to be near the ancestry of the living fur seals of the genera *Arctocephalus* and *Callorhinus* (Repenning and Tedford, 1977). Higher in the Almejas Formation there is a more derived species, which has near single-rooted cheek teeth, more like those of Recent sea lions. Although precise relationships have not been determined for *Thalassoleon*, its Mexican species are likely related to the common ancestor of fur seals of the genus *Arctocephalus* and sea lions of the genus *Zalophus*, both of which now live along the coasts of Baja California.

Later fossil otariines are notable for their rarity in the Mexican record. The Early Pliocene (*circa* 3 to 5 Ma) Salada Formation near El Rife in Baja California Sur has yielded a large, "typical", modern sea lion. It is a rare pinniped in the assemblage and its relationships cannot be determined precisely from the partial humerus (IGM 6269) that is the primary indicator of its presence. This one specimen indicates, however, that this sea lion was about the size of a Recent adult male Steller Sea Lion (*Eumetopias*).

A few rare postcranial bones of otariines, belonging to animals about the size of an adult female *Zalophus californianus*, are known from the middle Pliocene (*circa* 3 to 4 Ma) Santa Rosalia Local Fauna on the east coast of Baja California Sur (see Barrios-Rivera, 1985; Barnes, 1998b; IGM locality 81; LACM 76644 [cuboid]). Although presently not identifiable at the species level, these fossils do indicate the presence of a small otariine in the local fauna, and these are the earliest known fossil otariines from the Gulf of California realm.

One Pleistocene fossil sea lion phalanx is known from Isla Tiburón, in the Gulf of California, Sonora. The specimen (LACM 4333) was obtained by William Smith from a Seri Indian. Its geologic age is presumably Pleistocene because marine deposits of this age are known on Isla Tiburón; no more precise geologic data is available. Chiasson (1961) concluded that the phalanx closely matches the proximal phalanx of the

first digit of the right pes of the Recent California sea lion, and he identified it as "probably *Z. californianus*" (Chiasson, 1961). This identification might seem tenuous, but the bones of the first digits of otariids are distinguishable from those of the other digits, and Chiasson seems to be correct, at least in the anatomical allocation of this fossil. He also compared the phalanx with that of *Eumetopias jubata*, and concluded that it was most like that of *Zalophus californianus*.

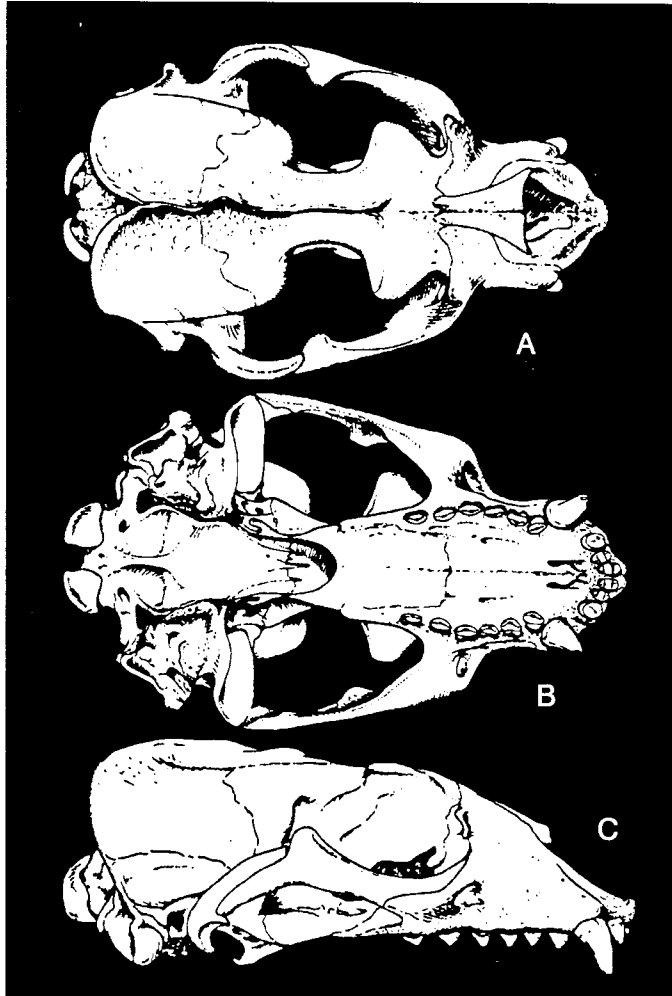


Figure 3. The fur seal-like otarioid, *Thalassoleon mexicanus* Repenning and Tedford, 1977, holotype skull, IGM 5317, Isla de Cedros Local Fauna, Almejas Formation, latest Miocene, Baja California; a, dorsal view; b, ventral view; c, right lateral view (after Repenning and Tedford, 1977:fig. 5).

Figura 3. El otarioide parecido a foca (fur seal), *Thalassoleon mexicanus* Repenning y Tedford, 1977, cráneo holotipo, IGM 5317, fauna local de Isla de Cedros, Formación Almejas, Mioceno más tardío, Baja California; a vista dorsal; b, vista ventral; c, vista lateral derecha (después de Repenning y Tedford, 1977: fig. 5)

The identification of this specimen offered by Barnes (1998b), *Zalophus*, aff. *Z. californianus*, differs from that offered by Chiasson and indicates less certainty of its assignment to the living species. This is the only fossil of *Zalophus* that has been recorded from México, and it indicates that *Zalophus californianus*, or a species closely related to it, inhabited the Gulf of California in Pleistocene time.

Subfamily Allodesminae (Extinct Allodesmine Sea Lions)

Fossil otariids of the extinct Subfamily Allodesminae were large, relatively highly evolved pinnipeds that became abundant and diverse in middle Miocene time in the North Pacific. Allodesmines left no living descendants, but were a highly successful group in their time. These heavy-bodied, large-eyed, deep-diving pinnipeds propelled themselves with their forelimbs (Aranda-Manteca and Barnes, 1992; Barnes and Hirota, 1992, 1995). Their diversity suggests that allodesmines were a rapidly evolving group during the Miocene.

Some allodesmines appear to have been adapted to roles that were later filled by dusignathine and imagotariine otariids, and by phocids (Mitchell, 1975; Barnes, 1972). Although some allodesmines were in some ways convergent with living seals of the Family Phocidae, the Allodesminae are an otariid group and are not closely related to Phocidae (Barnes and Hirota, 1995).

The Allodesminae are represented by eight species in four genera (*Brachyallodesmus* Barnes, 1995 (in Barnes and Hirota, 1995); *Atopotarus* Downs, 1956; *Megagomphos* Hirota, 1995 (in Barnes and Hirota, 1995); and *Allodesmus* Kellogg, 1922). The allodesmine record is restricted to the North Pacific Ocean, and fossils are known from rocks of early middle Miocene to late Miocene age in Baja California, California, Oregon, Washington and Japan (Barnes and Hirota, 1995), and the subfamily probably had a circum-North Pacific distribution. Allodesmines are characterized by extreme sexual dimorphism, large orbits, retracted orbital margins of the zygomatic arch, a deeply mortised jugal-squamosal junction, wide palates, bulbous cheek tooth crowns, nearly flat tympanic bullae, large ear ossicles, and deep mandibles.

The southernmost documented allodesmines are from the middle middle Miocene (*circa* 13 to 15 Ma) Tortugas Formation on the Vizcaino Peninsula in Baja California (Barnes, 1998b). A few postcranial allodesmine bones (in UNAM) appear to represent *Allodesmus* sp., and are virtually indistinguishable from specimens from the middle Miocene Sharktooth Hill Bonebed in central California. Due to northward movement of the Pacific Plate, the Vizcaino Peninsula is now farther north than it was during middle Miocene time. This indicates that the allodesmines

from the Vizcaino Peninsula lived in more southerly latitudes than their discovery location is now, and that they might have been adapted to relatively warm ocean temperatures.

A partial skeleton identified as *Allodesmus* sp. was found in the middle middle Miocene Rosarito Beach Formation (*circa* 13 to 15 Ma) near La Misión in Baja California (Aranda-Manteca and Barnes, 1992; Barradas and Stewart, 1993), and additional bones of the same taxon have been collected subsequently (UABC - FCM). This is a relatively primitive allodesmine. It is not conspecific with the allodesmine from the Tortugas Formation, nor with any of the allodesmines reported from the middle Miocene Round Mountain Silt in California (Barnes and Hirota, 1995), and it appears to represent a previously unnamed species (Aranda-Manteca and Barnes, 1992).

Subfamily Imagotariinae (“Pseudo-Sea Lions”)

A vernacular name for members of the Subfamily Imagotariinae, “pseudo-sea lions”, not only reflects the meaning of the group's name, but also their morphology and relationships. The subfamily apparently evolved from the primitive Enaliarctinae (Kohn *et al.*, 1995), shares common ancestry with the walruses and “pseudo-walruses”, yet retained primitive dentitions indicative of piscivory. The earliest Imagotariinae are species of *Prototaria* Takeyam and Ozawa, 1984, of early middle Miocene age from Japan (Kohn *et al.*, 1995), and slightly younger *Proneotherium* Barnes, 1995 (in Kohn *et al.*, 1995), from Oregon. Middle Miocene *Neotherium* Kellogg, 1931, from California shares characters with the larger and more derived late middle Miocene *Imagotaria* Mitchell, 1968, from California.

A few isolated specimens of *Neotherium*-like imagotariines are known from the middle middle Miocene (*circa* 13 to 15 Ma) exposures of the Tortugas Formation on the Vizcaino Peninsula in Baja California (Barnes, 1998b). These are the earliest imagotariines reported from México.

A relatively large imagotariine pseudo-sea lion is present in the Pliocene (*circa* 3 to 5 Ma) El Rifle Local Fauna (Barnes, 1998b). The species is represented by two calcanea (in IGM), a bone which is distinctive in the Imagotariinae. These specimens are the chronologically latest and southernmost reported Imagotariinae. In California the last known Imagotariinae are in late Miocene deposits (Repenning and Tedford, 1977). Possibly the Imagotariinae survived later in México's more southerly latitudes at a time when the Otariinae were becoming more diverse and replacing them ecologically in the more northerly latitudes.

Subfamily Dusignathinae ("Pseudo-Walruses")

The extinct Subfamily Dusignathinae was diverse in latest Miocene and Pliocene time. Fossil Dusignathinae are known only from the eastern North Pacific, and the group survived until approximately 2 to 3 Ma, the last known member being *Dusignathus seftoni* Deméré, 1994, from the late Pliocene San Diego Formation in California. Unlike true walruses of the Subfamily Odobeninae, dusignathines have un-reduced and in some cases enlarged lower canine tusks, and some taxa have greatly enlarged upper canine tusks, for example *Gomphotaria pugnax* (Barnes and Raschke, 1991). Although they have some walrus-like characters, dusignathines are on a divergent lineage and are best considered to be "pseudo-walruses" (Barnes and Raschke, 1991).

The oldest and most primitive known dusignathine is a small pinniped from the middle middle Miocene (*circa* 13 to 15 Ma) Arroyo las Chivas Local Fauna of Baja California Sur (Barnes *et al.*, 1992; Barnes, 1998b). Originally reported as an imagotariine, this taxon is represented by a comparatively stout mandible (UABC FCM 0072), which has an elliptical symphyseal surface, only two nutrient foramina on the lateral surface, and a thick and laterally bowed angle. It has four premolars and two molars, and the premolar crowns are inflated, lack accessory cusps, and have only very slight lingual cingula. This new taxon will elucidate the origins of the Dusignathinae. Repenning and Tedford (1977) identified a large pseudo-walrus from the 6 to 9 Ma Isla de Cedros Local Fauna as a male *Dusignathus santacruzensis* Kellogg, 1927. The specimen has large upper cheek teeth and upper canines, all of which have roots that are large diameter and round in cross section. Sexual dimorphism of *D. santacruzensis* has not been objectively demonstrated, and the holotype of this species, from the latest Miocene Purísima Formation at Santa Cruz, California, is considerably smaller than the specimen from Isla de Cedros. To record the presence of this large dusignathine in the Isla de Cedros Local Fauna, I emend the identification to aff. *Dusignathus santacruzensis*.

Regardless of the identity of the large pseudo-walrus reported by Repenning and Tedford from Isla de Cedros, there is at least one additional species of pseudo-walrus in the assemblage. Posterior limb bones clearly representing two different species of these large walrus-like pinnipeds have been recovered from the Almejas Formation, and it is presently not possible to determine which, if either, is the same taxon as that reported by Repenning and Tedford (1977).

A possible very late occurrence of a dusignathine is represented by a small, cylindrical tusk from the middle Pliocene (*circa* 3 to 5 Ma) Santa Rosalía Local Fauna. This tooth (LACM 76647) is not complete, but its root is cylindrical and has annular rings, not fluted striae as in *Gomphotaria*.

Subfamily Odobeninae (Walruses)

Aivukus cedrosensis Repenning and Tedford, 1977 (see Fig. 4), of latest Miocene age (circa 8 to 9 Ma) from the Isla de Cedros Local Fauna in México, has been thought in the past to be related to the ancestry of the modern walrus (see Repenning and Tedford 1977); however, it is too divergent to be directly ancestral to the living *Odobenus* Brisson, 1762. The recently discovered odobenine, *Protodobenus japonicus* Horikawa, 1995, from early Pliocene (circa 4.9 Ma) rocks in Japan, has the most primitive features known among any extant or fossil Odobeninae, and it seems to be a more likely sister taxon of the later odobenines than *Aivukus cedrosensis*. Its discovery demonstrates that walruses share ancestry with generalized otarioid pinnipeds, and that Odobeninae existed earlier in the western North Pacific than has been known previously (eg. Repenning and Tedford 1977; Repenning *et al.*, 1979).

At least two different lineages of odobenine walruses that had lost all of their cheek teeth are represented by an undescribed latest Miocene species from central California (Barnes and Perry, 1989) and by *Valenictus chulavistensis* Deméré, 1994, from San Diego, California. These taxa serve to indicate the remarkable past diversity of odobenines, and their surprising southerly distributions. This lineage probably was present in México, but this has not yet been demonstrated.

Some rare, highly derived walrus-like otarioids appeared relatively late in time, in the latest Miocene and Pliocene, and seem to have been restricted to inland seas and other shallow water environments in California and Baja California (Repenning and Tedford, 1977; Barnes, 1993, 1994a, 1994b). The only named genus of this group is *Valenictus* Mitchell, 1961, originally known only by *V. imperialensis* Mitchell, 1961, from deposits of the northern Proto-Gulf of California in southern California. *Valenictus* has inflated (pachyostotic) and extremely dense (osteosclerotic) limb bones. These phenomena seem to characterize highly specialized walrus-like pinnipeds of latest Miocene and Pliocene age that lived in the region of Baja California and the Proto-Gulf of California, and might be adaptations that permitted bottom-feeding on invertebrates. (Barnes, 1993, 1994a, 1994b). The early Pliocene El Rifle Local Fauna (circa 3 to 5 Ma) from Baja California Sur yields three species of walruses; one a "typical" walrus (IGM 6274, 6278), another a strange walrus related to *Valenictus imperialensis* Mitchell, 1961 (IGM 6268, LACM 127699), and the third a very strange walrus that is more highly evolved than *Valenictus* (IGM 6266, 6267, and others in IGM). The latter two species both exhibit extreme pachyostosis and osteosclerosis of the limb bones. The "typical" walrus has slender, "normal" limb bones, and its presence in Baja California Sur draws attention to the surprisingly southern distributions of walruses in the past.

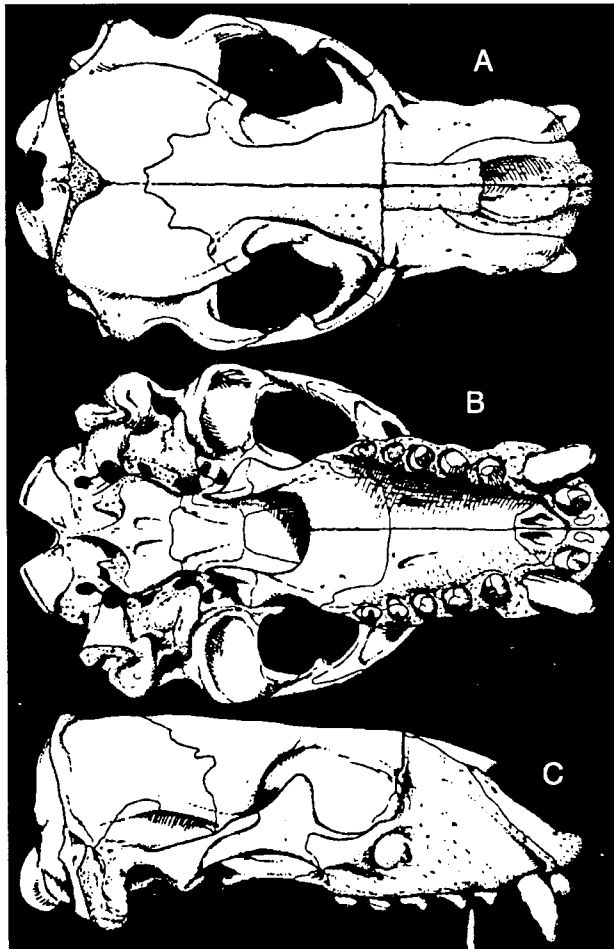


Figure 4. The primitive walrus-like otarioid, *Aivukus cedrosensis* Repenning and Tedford, 1977, holotype skull, IGM 5316, Isla de Cedros Local Fauna, Almejas Formation, latest Miocene, Baja California; a, dorsal view; b, ventral view; c, right lateral view (after Repenning and Tedford, 1977:fig. 1).

Figura 4. El otarioide pinípedo primitivo parecido a morsa., *Aivukus cedrosensis* Repenning y Tedford, 1977, cráneo holotipo, IGM 5316, fauna local Isla de Cedros, Formación Almejas, Mioceno más tardío, Baja California; a, vista dorsal; b, vista ventral; c, vista lateral derecha (después de Repenning y Tedford, 1977:fig. 1).

Order Cetacea (Whales, Dolphins, and porpoises)

The Order Cetacea is cosmopolitan in the world's oceans and in some fresh water bodies. The earliest cetaceans are middle Eocene in age, and the subsequent fossil record includes fossils from all following time intervals and from all continents. The earliest cetaceans are the extinct Suborder Archaeoceti, and these were succeeded by the two surviving suborders: the echolocating toothed whales - Odontoceti, and the bulk-feeding baleen whales - Mysticeti.

Fossil whales equally as old as the important middle Eocene archaeocete cetaceans in the Tethys region, may exist also in México. The fossils, from Baja California Sur, are from the Tepetate Formation, a marine deposit ranging in age from possibly Cretaceous, and Paleocene to middle Eocene (Carreño *et al.*, 1997; Schwennicke and Plata-Hernández, 1997). A few fragments of mammal bone (in UABCS) have been found in the Tepetate Formation, but none of them is diagnostic, even at the ordinal level. The fragments are parts of large bones, and their size suggests that they belong to Cetacea, but that has not been proven.

These specimens do indicate that fossil mammals, probably marine mammals, are represented in the Tepetate Formation, and these are the only known records of marine mammals in Eocene rocks in México. They indicate the potential of finding additional diagnostic mammal remains in the future. A continuing effort should be made to search for additional vertebrate fossils in the Tepetate Formation in hope of locating identifiable marine mammal specimens. All other fossil cetaceans from México are identifiable as Mysticeti or as Odontoceti.

Suborder Mysticeti (Mysticetes)

The most primitive mysticetes have teeth and no baleen (Barnes, 1996; Barnes *et al.*, 1995b; Fordyce and Barnes, 1994). Extinct tooth-bearing mysticetes belong in the families Lillanocetidae, Mammalodontidae, and Aetiocetidae, and in at least two undescribed families. There is as much diversity, at the family level, among both named and known but undescribed fossil tooth-bearing mysticetes as there is among the fossil and living baleen-bearing mysticetes. The earliest known mysticetes from México are both toothed and baleen-bearing species, and all are from Baja California Sur. They derive from the late Oligocene El Cien Formation at San Juan de la Costa near La Paz, and from farther north near the town of El Cien (Barnes *et al.*, 1995a; Barnes *et al.*, 1995).

Unnamed Family (Primitive Tooth-Bearing Mysticetes)

The most primitive toothed mysticete known from México is a new genus and species, probably belonging in a new family. The fossil includes a skull, mandible, and cervical vertebrae (in MRAH, La Paz) from the late Oligocene (*circa* 23 to 29 Ma) San Juan de la Costa Local Fauna. The skull is approximately 1 m long, having the general proportions of an archaeocete skull but, as typical of Mysticeti, having a laterally-directed antorbital process of the maxilla and a loose mandibular symphysial articulation. The dorsal surfaces of the maxillae slope laterally, and are not

so nearly horizontal as in the Aetiocetidae, Cetotheriidae, and Balaenopteridae. The dentition is heterodont, differentiated as incisors, canines, premolars, and molars, which are relatively small and widely spaced. The nasals are elongate and comparatively slender, and the intertemporal region is relatively narrow and is elongate.

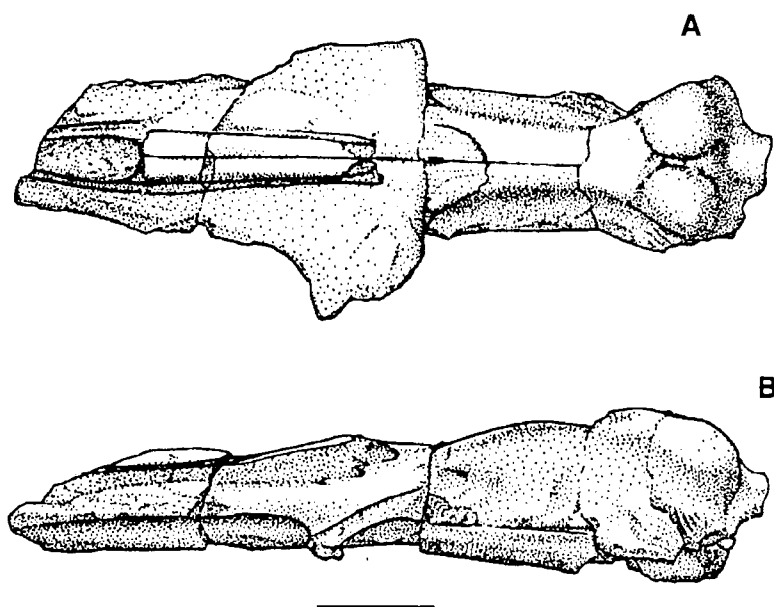


Figure 5. Mysticeti, possibly a primitive toothed taxon, partial skull, El Cien Local Fauna, IGM locality 118, El Cien Formation, late Oligocene, Baja California Sur; A, dorsal view; B, left lateral view. (Scale bar equals 10 cm)

Figura 5. Mysticeto, posiblemente un taxón primitivo con dientes, cráneo parcial, IGM 7756, de la fauna local El Cien, localidad IGM 118, Formación El Cien, Oligoceno tardío, Baja California Sur; a, vista dorsal; b, vista lateral izquierda. (después de Morris, 1978; Escala = 10 cm)

Another mysticete skull (Fig. 5), from the late Oligocene El Cien Local Fauna (IGM locality 118), was previously identified as cf. *Mauicetus* sp. by Morris (1978), but now appears to be related to the above taxon. It is slightly smaller, but similarly has elongate nasals, a narrow intertemporal region, and laterally sloping maxillae. If this whale had teeth, that area of the maxillary border that contained them is no longer preserved. The more nearly complete specimen from San Juan de la Costa mentioned above aids in re-interpreting the earlier specimen from El Cien as being a probable tooth-bearing mysticete.

Family Aetiocetidae (Toothed Mysticetes)

The family Aetiocetidae is restricted to the North Pacific basin. These tooth-bearing mysticetes have heterodont dentitions; differentiated as incisors, canines, premolars, and molars (Barnes *et al.*, 1995). In México the family is represented by at least three species from the late Oligocene (*circa* 23 to 29 Ma) El Cien Formation, all of them in the San Juan de la Costa Local Fauna (Barnes *et al.*, 1995a; Barnes *et al.*, 1995; Cruz-Marin and Barnes, 1995). One of these (in UABCS) appears to be a primitive aetiocetid, a small species with a skull that has a long, narrow intertemporal region. An isolated dentary (in UABCS) appears also to represent a small aetiocetid, possibly the same as the above-mentioned species; based on the size of the dentary its skull was *circa* 60 cm long. There are small cusps on its comparatively small molar and premolar crowns.

Another, larger species of aetiocetid is recognized solely on the basis of a mandible (in UABCS). The length of this mandible suggests that the skull of this species was approximately 70 cm long. The premolars and molars are relatively large, with widely spread cusps on the crowns. The teeth resemble those of the derived aetiocetid *Morawanocetus*, originally described from Hokkaido, Japan.

Another toothed mysticete, probably another species of aetiocetid, identified by Barnes (1998b) as aff. *Aetiocetus*, is a very small species. It is represented by a nearly complete, semi-articulated skeleton on a slab of concretionary rock (owned and exhibited by ROFOMEX). The skull was only approximately 40 cm in total length. Its widely spaced premolars and molars have small crowns that lack prominent accessory cusps.

Undetermined Family (Primitive, Probably Baleen-Bearing Mysticetes)

The late Oligocene El Cien Formation also yields fossils of two or more additional species of primitive mysticetes of uncertain familial assignment. These whales have comparatively primitive cranial architecture and are of small to medium size. None of these specimens has the rostrum preserved, so it is not possible to ascertain whether or not they had baleen. They do share many cranial characters with primitive baleen-bearing mysticetes, including *Mauicetus* spp. and an unnamed late Oligocene whale from Kyushu, Japan (Okazaki, 1995). Therefore, it is highly probable that these whales are all baleen-bearing Mysticeti, and if so, these are the oldest and most primitive baleen-bearing mysticetes in the Mexican fossil record.

A partial skull (in UABCS) from the San Juan de la Costa Local Fauna represents an undescribed genus and species. The size of the braincase

indicates that the skull was approximately 1.5 m long when complete. It has large lambdoidal crests on either side of its triangular occipital shield, and a long intertemporal region topped by a prominent sagittal crest.

Another partial skull (in UABCS) from the San Juan de la Costa Local Fauna represents another undescribed genus and species of primitive mysticete. The size of this braincase indicates that this whale was smaller than the previous taxon. Like that one, it has large sagittal and lambdoidal crests and an elongate intertemporal region. As with the previous species, only the partial braincase is known.

Family Cetotheriidae (Primitive Baleen Whales)

Mysticetes of the Family Cetotheriidae are relatively primitive, flat-snouted, edentulous, baleen-bearing mysticetes. Their palates have characteristic grooves marking the courses of blood vessels that nourished the baleen plates. The dentaries are elongate and relatively slender, and have nutrient foramina along the dorsal border marking the previous locations of dental alveoli. The family is badly in need of revision, but that issue cannot be addressed further in this paper. The poorly known late Oligocene genera are usually considered to be primitive baleen-bearing Cetotheriidae.

The late Oligocene (*circa* 23 to 29 Ma) El Cien Formation in Baja California Sur has yielded the remains of one or more species of this kind of whale. The large sizes of some of the cranial and postcranial bones indicate that a relatively large species, with a skull that was approximately 2 m long, was present. It is best considered as a possibly "typical cetother" with a flat rostrum. Partial skeletons and partial skulls of one or more similar taxa are known from the San Juan de la Costa, El Cien, and San Hilario local faunas (Barnes, 1998b).

Another primitive mysticete from the El Cien Formation is a small species, having a skull approximately 50 cm long. It has swollen (pachyostotic) ribs and vertebrae, and is known by a nearly complete skeleton (in MRAH, La Paz) from the San Juan de la Costa Local Fauna. A related, but larger species from the San Juan de la Costa Local Fauna is represented by partial skeletons (in UABCS) that include similarly pachyostotic ribs and vertebrae. No skulls are recognized that appear to pertain to this species.

A different type of baleen-bearing mysticete has been found in a small outcrop of near-shore deposits of latest Oligocene or earliest Miocene age at Rancho La Palma, near San Pedro, in the mountains south of La Paz, Baja California Sur (González-Barba *et al.*, 1996). The deposit is apparently geochronologically younger than the late Oligocene El Cien Formation. The most nearly complete specimen from Rancho La Palma (in MRAH, La Paz) is a relatively small whale which has an elonga-

te intertemporal region of the skull, as does the primitive cetothere *Mauicetus* from New Zealand. This is the only whale of this type known from México.

The relatively diverse mysticetes from the middle middle Miocene (circa 13 to 15 Ma) Rosarito Beach Formation near La Misión in northern Baja California all appear to be more derived species of Cetotheriidae (Gascón-Romero and Aranda-Manteca, 1992; Gascón-Romero *et al.*, 1991a, 1991b, 1993a, 1994, 1997a). One specimen (FCM M-3100, Fig. 6) has impressions of baleen plates, the second oldest occurrence of such a rare fossil in the world (Gascón-Romero, 1991; Gascón-Romero *et al.*, 1991a 1991b, 1994). At least four or five species of cetotheriids (Gascón-Romero, 1997) are present in the deposit, possibly as many as nine species, some of which appear to be similar to those from the middle Miocene Sharktooth Hill Local Fauna in California (Kellogg, 1931; Barnes, 1977), and all of which are typical of middle Miocene cetotheriids known from other parts of the world.

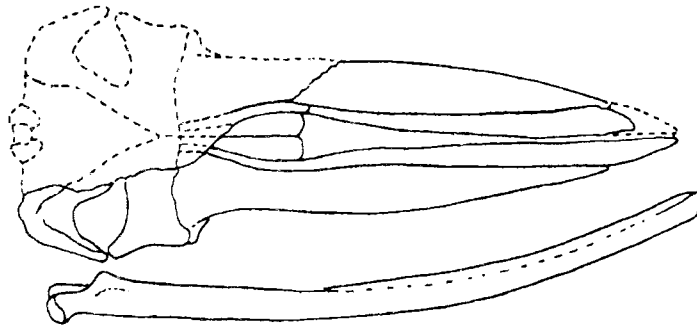


Figure 6. A primitive baleen-bearing mysticete whale of the family Cetotheriidae, genus and species undetermined, UABC FCM 3100, Rosarito Beach Formation, Mesa la Misión, Baja California, dorsal view of cranium and right dentary (after Gascón-Romero *et al.*, 1994:fig. 3, and Gascón-Romero, 1997:pl. 3).

Figura 6. Un mysticeto primitivo con barbas de la familia Cetotheriidae, género y especies indeterminadas, UABC FCM 3100, Formación Rosarito Beach, Mesa la Misión, Baja California, vista dorsal del cráneo y dentario derecho (después de Gascón-Romero *et al.*, 1994:fig. 3, y Gascón-Romero, 1997:pl. 3).

Gascón-Romero (1997:89, pls. 1, 7, 8a, 10a) identified cranial parts and earbones (UABC FCM M-1928, FCM M-1934, FCM M-3106) from the Mesa La Misión and Mesa Los Indios local faunas as belonging to the cetotheriid *Tiphyocetus temblorensis* Kellogg, 1931. A different species of cetotheriid, with a massive zygomatic process of the squamosal, is represented by specimen UABC FCM M-2020 from the Rosarito Beach Formation

(Gascón-Romero, 1997:104, fig. 29, pl. 6b). The most nearly complete cetotheriid specimen yet reported from the Rosarito Beach Formation is the partial skull that was found associated with impressions of baleen plates (FCM M-3100; Gascón-Romero, 1997:107, pls. 2, 3, 17, 18b, d) and is part of the Mesa Los Indios Local Fauna. This is a medium-sized cetotheriid, as yet not identified, with an estimated condylobasal length of between 1.3 and 1.4 m, having a long, tapered rostrum, and an elongate, parallel-sided dentary. Gascón-Romero (1997) reported as many as six additional species of Cetotheriidae in the Rosarito Beach Formation based on various, and in some cases non-comparable elements.

Specimens of cetotheriids have also been recovered from the early middle Miocene (*circa* 15 to 16 Ma) Ysidro Sandstone Member of the Isidro Formation and from the middle middle Miocene (*circa* 13 to 15 Ma) Tortugas Formation, both of Baja California Sur. Most of these specimens are at present unidentifiable or unidentified, but they do indicate a considerable taxonomic diversity and numerical abundance of Middle Miocene cetotheriids in México.

The Cetotheriidae persisted world-wide until late Pliocene time (Fordyce and Barnes, 1994; Fordyce *et al.*, 1995; Oishi and Hasegawa, 1995), and they have been discovered in rocks of latest Miocene age in Baja California. At least two species of late-occurring cetotheriids are present in the latest Miocene (*circa* 6 to 9 Ma) Isla de Cedros Local Fauna, both represented by skull fragments, and both related to *Herpetocetus* from Europe and North America. The larger of these can be identified as cf. *Herpetocetus* sp. (UABC FCM M-1920, identified by Gascón-Romero, 1997:137, as "Balaenopteridae, Morfotipo III, Especie A"), and the smaller (in UABC FCM) as cf. *Nannocetus* sp. Both of these genera are characterized by a unique and highly derived dentary-squamosal articulation: the zygomatic process of the squamosal is elongate anteroposteriorly and deepened dorso-ventrally, and the angular part of the dentary projects posteriorly ventral to the postglenoid process and the ear region. This type of articulation in *Herpetocetus*-like mysticetes is unique among the cetotheriids and its function has not been interpreted.

Family Balaenopteridae (Rorquals and Humpbacks)

Balaenopteridae are more derived mysticetes than the cetotheriids. They are typically of late Miocene to Recent age, and the living species are the rorquals (*Balaenoptera* spp.) and humpback (*Megaptera*). The family is known as early as late Miocene time (*circa* 11 to 12 Ma; Barnes, 1977), and it succeeded the cetotheres (Gascón-Romero, 1997; Gascón-Romero *et al.*, 1993b, 1997c, 1998) to become the most diverse group of late Cenozoic mysticetes (Barnes and McLeod, 1984; Fordyce and Barnes, 1994).

The earliest and most abundant occurrences of fossil balaenopterids in México are in the latest Miocene (*circa* 9 to 6 Ma) Isla de Cedros Local Fauna. This assemblage includes possibly as many as seven species of Balaenopteridae of varying sizes and stages of evolution (Barnes, 1972, 1977, 1992a; Gascón-Romero, 1997; Gascón-Romero and Aranda-Manteca, 1997; Gascón-Romero *et al.*, 1993b, 1997c). Balaenopterids differ from cetotheriids by having a deep transverse sulcus between the rostral portion of the maxilla and the supraorbital process of the frontal, an elevated cranial vertex relative to the supraorbital process of the frontal, a tapered and somewhat twisted (in derived taxa) horizontal ramus of the dentary, and a large, spheroidal mandibular condyle, and by lacking any exposure of the parietals at the apex of the skull posterior to the nasal bones.

A relatively primitive balaenopterid, having a skull approximately 2 m long, is identified as aff. *Plesiocetus* sp. (see Barnes, 1972, 1977:332, table 5; 1992a; 1998b:table 5). The zygomatic processes of its squamosals are relatively slender [in this way resembling a cetotheriid], the occipital shield a nearly equilateral triangle, and the rostrum relatively narrow in relation to the brain case. It is more primitive than species of either *Megaptera* or *Balaenoptera*. Slender dentaries with parallel dorsal and ventral margins, such as the one illustrated by Gascón-Romero (1997:pl. 27) might pertain to this type of balaenopterid.

Most of the various other species of Balaenopteridae in the Isla de Cedros Local Fauna are represented primarily by dentaries, and they appear to be balaenopterines referable to the genera *Burtinopsis* and *Balaenoptera*. These two genera are differentiated by the distance between the apex of the coronoid process and the mandibular condyle, and differences in this space reflect differences in the anteroposterior dimension of the temporal fossa of the skull.

Laterally bowed dentaries (in UCR, and UABC FCM M-1932; Gascón-Romero, 1997, pl. 28) of relatively small balaenopterines belong to a rorqual-like whale approximately the size of the living minke whale, *Balaenoptera acutorostrata* (see Barnes, 1972, 1976, table 5; 1992a; 1998b:table 5).

Two to four other balaenopterid taxa (e.g. Gascón-Romero, 1997, pl. 30, UABC FCM M-1960, pl. 31, UABC FCM M-2012) of varying sizes in the Isla de Cedros Local Fauna are presently identifiable only as *Balaenoptera* sp. The largest of these is no larger than a small Recent humpback whale, *Megaptera novaeangliae*. Various balaenopterids are also present in the Pliocene (*circa* 3 to 5 Ma) El Rifle and Santa Rosalía local faunas, and possibly two or three species are present in each assemblage. They are recognized on the basis of isolated periotics, tympanic bullae, and a few postcranial bones, so their identities, even their subfamilial assignments, are uncertain and must await further study.

This diversity of balaenopterids in latest Miocene and Pliocene assemblages in México is consistent with the world-wide increase in diversity within this family at the time (Espinosa, *et al.*, 1991), and is a prelude to the taxonomic diversity of balaenopterids in the world today.

Suborder Odontoceti (Toothed Whales)

Odontocetes are echolocating toothed cetaceans that have extensions of the sinuses around their ears into other parts of the skull, notably the large pterygoid sinus which extends anteriorly around the sides of the nasal passages, and in derived taxa, in front of them. The Odontoceti are known as far back as the Eocene-Oligocene boundary, approximately 35 Ma (Goedert and Barnes, 1996), and in México they are known from the late Oligocene to the Recent.

Family Agorophiidae (Primitive Toothed Whales)

The most primitive named family of odontocetes is the Agorophiidae. Although several taxa and specimens have been assigned to this family, Fordyce (1981) argued that only *Agorophius*, the type genus of the family, can be confidently assigned to the group. This genus is known only by its type species, late Oligocene *Agorophius pygmaeus* from South Carolina, for which the holotype is lost. The oldest odontocetes in México are from the late Oligocene El Cien Formation in southern Baja California Sur. All of these appear to belong to the Agorophiidae, or to be closely related to that family.

An odontocete closely related to *Agorophius* has been found in the late Oligocene (*circa* 23-29 Ma) San Juan de la Costa Local Fauna, represented by the skull, dentaries, teeth (which are heterodont), vertebrae, and limb bones (in UABCS). The skull is relatively more slender than that of *A. pygmaeus*, and the specimen represents a new genus and species of *Agorophiidae* (Cruz-Marín, 1997; Cruz-Marín and Barnes, 1995, 1996; Cruz-Marín *et al.*, 1995a, 1995b).

Another probably new taxon of primitive odontocete is present in the San Juan de la Costa Local Fauna. Represented by a partial articulated skeleton on a large slab of rock in the MRAH in La Paz, it is a smaller cetacean than the previous taxon, and has a slender rostrum and mandible.

A third odontocete (in UABCS) in the local fauna is a strange agorophiid-like whale with a broad braincase, a ventrally-deflected and abruptly tapered rostrum, and heterodont dentition (Barnes, 1998b). It might belong in some other as yet un-named family rather than in the Agorophiidae.

Superfamily Platanistoidea (Primitive Dolphins, "River Dolphins")

The living Ganges River Dolphin, *Platanista*, belongs to this superfamily and is the type genus of the Family Platanistidae. Various late Oligocene, Miocene, and Pliocene long-snouted fossil dolphin-like odontocetes from Europe, Australia, New Zealand, and North America have been assigned to the Platanistidae or to the Superfamily Platanistoidea. It is beyond the scope of this paper to resolve, or even to review, the taxonomic problems of this group. Therefore, the platanistoid dolphins from México are simply assigned to the Superfamily Platanistoidea rather than to any particular family.

An apparent platanistoid dolphin has been collected from the middle middle Miocene (*circa* 13 to 15 Ma) Tortugas Formation on the Vizcaino Peninsula, northern Baja California Sur. The specimen (from IGM locality 156) is a very long-snouted dolphin, identified by Barnes (1998b) as aff. *Pomatodelphis* sp. It resembles specimens of that genus from the North Atlantic realm by having an anteroposteriorly elongate groove on the maxilla-premaxilla suture on each side of the slender rostrum, and a similar elongate groove on the lateral side of each dentary. Its teeth are relatively widely-spaced, and the dolphin appears, in its presently un-prepared state, to be similar to typical middle Miocene platanistoids from the North Atlantic basin that have been identified as *Zarhachis* and *Pomatodelphis*. This is the earliest recorded platanistoid from México, and the southern-most record of a Miocene platanistoid in the North Pacific basin.

Family Pontoporiidae (Pontoporiids or Franciscanas)

The Family Pontoporiidae includes dolphins ranging in age from latest Miocene to the present time, including the living Franciscana, *Pontoporia blainvillei*, a near-shore dolphin of the east coast of South America. Pontoporiids have also been classified in the families Platanistidae and Iniidae, but current consensus is that they are a separate family (Barnes, 1985a; de Muizon, 1988; Fordyce and Barnes, 1994; Fordyce *et al.*, 1995) which might be closely related to the Yangtze River Dolphin, *Lipotes vexillifer* (see Barnes, 1985).

The fossil record of the Pontoporiidae indicates at least three different evolutionary lineages within the family. One, the Subfamily Pontoporiinae, includes the extinct late Miocene genera *Pontistes* in Argentina and *Pliopontos* from Perú, and the living *Pontoporia blainvillei*. These dolphins all have symmetrical crania and long rostra.

A single periotic that closely resembles that of the Recent *Pontoporia blainvillei* is known from the middle Pliocene (*circa* 3 to 4 Ma) Santa

Rosalía Local Fauna (IGM locality 81) in Baja California Sur (Barnes, 1998b:table 8). This is a surprising occurrence, as it is the only indication of the Subfamily Pontoporiinae in the North Pacific. It would be important to find more remains of this dolphin to confirm its identity.

Another group of pontoporiids, the Subfamily Brachydelphinae is represented only by the extinct Late Miocene genus *Brachydelphis* de Muizon, 1988, from Perú. It is unusual among the known pontoporiids by being extremely short-snouted, but its cranium is otherwise similar to those of the Pontoporiinae except that its cranial vertex is asymmetrical instead of symmetrical.

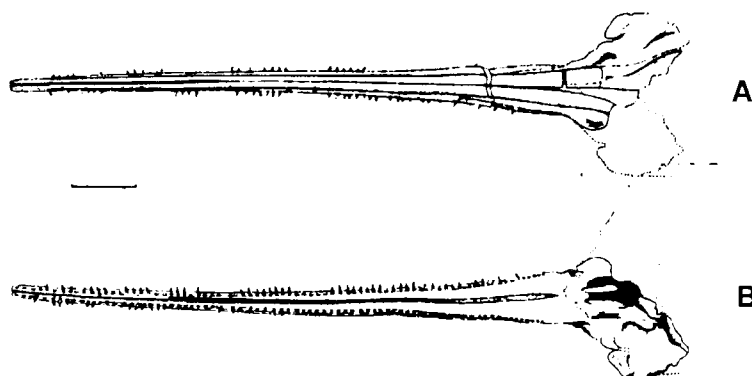


Figure 7. The extinct pontoporiid dolphin, *Parapontoporia pacifica* Barnes, 1984, holotype skull, UCR 21244, Isla de Cedros Local Fauna, Almejas Formation, latest Miocene, Baja California; a, dorsal view; b, ventral view (after Barnes, 1984:fig. 3; scale bar equals 5 cm).
 Figura 7. El delfín pontopóriido extinto, *Parapontoporia pacifica* Barnes, 1984, holotipo cráneo, UCR 21244, fauna local de Isla de Cedros, Formación Almejas, Mioceno más tardío, Baja California; a, vista dorsal; b, vista ventral (después de Barnes, 1984:fig. 3; escala = 5 cm.).

A third lineage, the extinct Subfamily Parapontoporiinae, is represented by fossils from several sites in the North Pacific realm. These very long-snouted dolphins are the most common marine mammals in some latest Miocene and Pliocene deposits of near-shore origin in California, and they survived until as recently as two or three million years ago along the Pacific coast of North America. Their fossil remains have been reported from Baja California, and from southern and central California (Barnes, 1984, 1985b, 1992a, 1998b).

The most primitive known member of the Subfamily Parapontoporiinae is *Parapontoporia pacifica* Barnes, 1984, from the latest Miocene lowermost part (circa 9 Ma) of the Almejas Formation on Isla de Cedros, Baja California (holotype UCR 21244; see also Barnes, 1985b, 1992a, 1992b). This dolphin has an extremely long and slender

rostrum and mandible (Fig. 7), containing 77 to 88 teeth on each side of the rostrum and 85 teeth in each dentary. In contrast to the relative abundance of other, later species of *Parapontoporia* in some Californian deposits (Barnes, 1985b), *P. pacifica* is rare, known only by the holotype specimen. A cervical vertebra and part of a rib are all that is known of its postcranial skeleton, so its body size and form are not known. The single vertebra indicates that the cervical vertebrae were very compressed anteroposteriorly, but were not fused.

An isolated pontoporiid periotic has been found in the Pliocene (*circa* 3 to 5 Ma) El Rifle Local Fauna (IGM locality 124) from the Llano de la Magdalena, Baja California Sur. The periotic resembles those of *Parapontoporia sternbergi* (Gregory and Kellogg, 1927) from the Late Pliocene San Diego Formation in southern California (Barnes, 1985) (periotics are unknown for the other species of *Parapontoporia*). This dolphin in the El Rifle Local Fauna is undoubtedly a long-snouted pontoporiid of the genus *Parapontoporia*, but discovery of a skull will be necessary to determine with confidence which species is present.

Family Kentriodontidae (Primitive Delphinoids)

Kentriodontids are small, generalized delphinoid dolphins (Ichishima *et al.*, 1995), known from late Oligocene to late Miocene time in many parts of the world (Fordyce and Barnes, 1994). The family may be the sister taxon of other more derived delphinoids such as Monodontidae, Phocoenidae, and Delphinidae (Barnes, 1978; Fordyce and Barnes, 1994). The cranial vertices of all kentriodontids, with the exception of the Subfamily Pithanodelphinae (Barnes, 1985c), are symmetrical, and the dentitions are homodont, or nearly so. Kentriodontids were widespread probably pelagic dolphins of the Miocene seas.

The oldest probable kentriodontid records from México are fragmentary fossils (in IGM) from the early Middle Miocene (*circa* 15 to 16 Ma) Isidro Formation in Baja California Sur. The material is not complete enough to identify the genus or species (Barnes, 1998b), but it does indicate the presence of the family at that time in Mexican waters.

A geochronologically younger kentriodontid occurs in the middle middle Miocene (*circa* 13 to 15 Ma) Mesa La Misión Local Fauna in Baja California. It is represented by an isolated periotic (in UABC FCM) identified as *Kentriodon*, cf. *K. obscurus* (Kellogg, 1931) by Aranda-Manteca (1990). Possibly the same taxon is represented by a skull of a small kentriodontine (in UABC FCM).

A more nearly complete kentriodontid specimen from the same local fauna (in UABC FCM) is the associated skull, mandible, and periotic of a generalized kentriodontid identifiable as *Liolithax*, aff. *L. kernensis* Kellogg.

1931. This species was originally named on the basis of isolated periotics from the middle middle Miocene Sharktooth Hill Bonebed in California, and the La Misión specimen provides the first knowledge of its skull.

The same or a similar taxon apparently also existed farther south, as evidenced by a partial periotic from the middle middle Miocene (*circa* 13 to 15 Ma) Tortugas Formation near Bahía Asunción (IGM locality 2521) identified as *?Liolithax kernensis* by Barnes (1998b:table 4).

These fossils indicate that the Family Kentriodontidae was well represented in México throughout middle Miocene time, a phenomenon that has been noted in most areas of the world. Further detailed studies of the fossils are necessary to determine which taxa are present and their relationships.

Family Monodontidae (Belugas, Narwhals, and Relatives)

The Family Monodontidae includes two Arctic species: the living belugas (Subfamily Delphinapterinae); and the tusked narwhal (Subfamily Monodontinae). The skulls of these two cetaceans are very similar, and the tusk of the narwhal differentiates them superficially. The fossil record of Monodontidae extends back to the late Miocene (*circa* 12 Ma; Barnes, 1977), and fossil representatives of the group from the west coast of North America include species that resemble the modern beluga, *Delphinapterus*, as well as members of the aberrant, broad-headed beluga-like members of the extinct genus *Denebola* (Barnes, 1977, 1984, 1992, 1997a).

The geochronologically earliest monodontid from México is the strange, very broad-headed *Denebola brachycephala* Barnes, 1984 (Figs. 11a, b), from the latest Miocene Isla de Cedros Local Fauna in Baja California. The holotype of this species was collected from near the base of the Almejas Formation on Isla de Cedros, so its age is probably close to 9 Ma. Higher in the Almejas Formation on Isla de Cedros we have discovered several other specimens of *Denebola*, some appearing to represent a different, new species (Aranda and Barnes, 1993a; Flores-Trujillo, 1998). Similar species of *Denebola* are known from the approximately correlative strata of the Purisima and San Mateo formations in California (Barnes, 1977; Barnes and Deméré, 1991).

Another monodontid is represented by an isolated periotic in the El Rifle Local Fauna (*circa* 3 to 5 Ma) from the Pliocene Salada Formation in Baja California Sur. Barnes (1998b) identified this specimen, the geochronologically youngest known occurrence of the family in México, as aff. *Denebola* sp.

These records indicate that the Monodontidae were persistently present in latest Miocene and Pliocene time in México, a situation that is

seemingly paradoxical to their strictly Arctic distribution at the present time. The Mexican fossil occurrences are contemporaneous, however, with records from California and Japan (Barnes, 1977, 1997a), and this family was apparently formerly widespread throughout the North Pacific realm.

Family Albireonidae (Extinct Delphinoids)

The extinct odontocete family Albireonidae includes large (approx. 2.5 m long) delphinoid dolphins of latest Miocene and Pliocene age from the eastern North Pacific (Barnes, 1984, 1988a, 1988b, 1992a; Flores-Trujillo, 1998). The cranial vertex is elevated and the braincase is large (Barnes, 1984:fig. 11, 1992a:fig. 7b). The eyes are of large diameter, the teeth are relatively large, numerous, and have smooth conical crowns (Barnes, 1984:figs. 11-13, 1992a:fig. 7b). The thoracic and lumbar vertebrae are anteroposteriorly compressed and have very long neural spines and transverse processes; in this respect convergent with living fast-swimming pelagic delphinoids (Folkens *et al.*, 1989).

The earliest and best known albireonid is *Albireo whistleri* Barnes, 1984 (Figs. 8a, b, 11g, h), from the lower part of the latest Miocene (*circa* 8 Ma) Lower Member of the Almejas Formation on Isla de Cedros. The holotype of this species (UCR 14589) is a beautifully preserved partial skeleton, complete to its posterior lumbar region (Barnes, 1992a:fig. 7a; Fordyce and Barnes, 1994:fig. 2b; Fordyce *et al.*, 1995:fig. 3b; *Fig. 8a here*), and including even the ear ossicles, hyoid bones, and sternal ribs. One additional periotic (UABC-FCM 1985; Flores-Trujillo, 1998:fig. 23, middle specimen, lower row) is known from the lower part of the Almejas Formation, so both known specimens of this species are probably between 8 and 9 Ma. in age. (The other two periotics that were attributed by Flores-Trujillo to *Albireo* actually represent Monodontidae.)

A previously unreported, more highly evolved species of Albireonidae is represented by three partial skeletons from the Capistrano Formation in Orange County in southern California. This species is geologically younger than *A. whistleri*, being from the approximately 6 to 8 Ma parts of the Siltstone Member of the Capistrano Formation. Yet another, geologically younger species of albireonid has been reported from the Pliocene (*circa* 4 Ma) Pismo Formation in coastal central California (Barnes, 1988a, 1988b). Therefore, the family Albireonidae has a known fossil record spanning for 4 or 5 Ma, and left no living descendants. The distinctive anatomy of the highly evolved earliest species, *A. whistleri* from México, suggests that this family has a significant, yet presently undocumented prior evolutionary history.

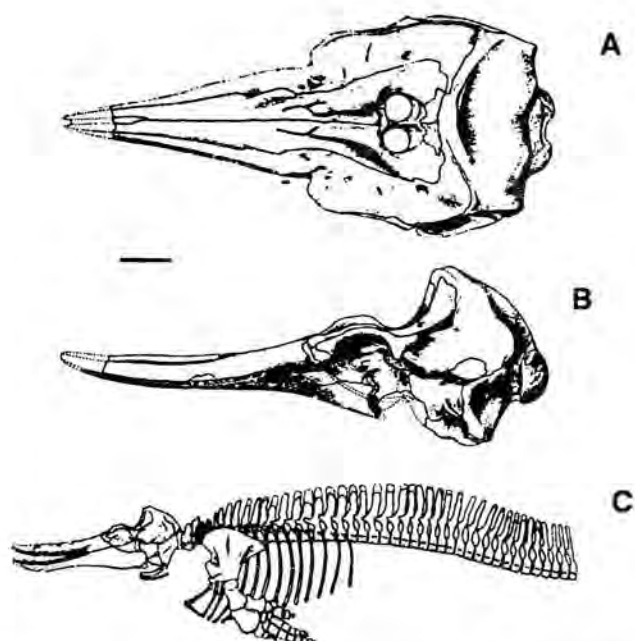


Figure 8. The strange albireonid delphinoid odontocete, *Albireo whistleri* Barnes, 1984, holotype, UCR 14589, Isla de Cedros Local Fauna, Almejas Formation, latest Miocene, Baja California; a, cranium in dorsal view; b, cranium in left lateral view (both after Barnes, 1984:fig. 11; scale bar equals 5 cm); c, restored partial skeleton in left lateral view (after Fordyce and Barnes, 1994:fig. 2b).

Figura 8. El extraño odontocete delfinoide albireonide extinto, *Albireo whistleri* Barnes, 1984, holotipo, UCR 14589, fauna local de Isla de Cedros, Formación Almejas, Mioceno más tardío, Baja California; a, cráneo en vista dorsal; b, cráneo en vista lateral izquierda (ambos después de Barnes, 1984: fig. 11; escala = 5 cm.); c, esqueleto parcial restaurado en vista lateral izquierdo (después de Fordyce y Barnes, 1994: fig. 2b).

Family Phocoenidae (Porpoises)

The oldest apparent phocoenid from México, and perhaps from anywhere in the world (Muizon, 1986), is represented by a right periotic with attached stapes from the early middle Miocene (*circa* 15 to 16 Ma) Isidro Formation (locality UNAM IGM 267) in Baja California Sur. It closely matches the morphology of the holotype periotic of the primitive phocoenid, *Piscolithax tedfordi* Barnes, 1984, which is from the considerably younger (latest Miocene, *circa* 9 Ma) basal part of the Almejas Formation on Isla de Cedros. The specimen from San Isidro might be considered to have incorrect locality data because of the considerable antiquity of the Isidro Formation. However, *P. tedfordi*, while being the most primitive named phocoenid, is for its time a relict taxon, and more primitive phocoenids certainly must have existed earlier in time, so this would lend credibility to the record from the Isidro Formation.

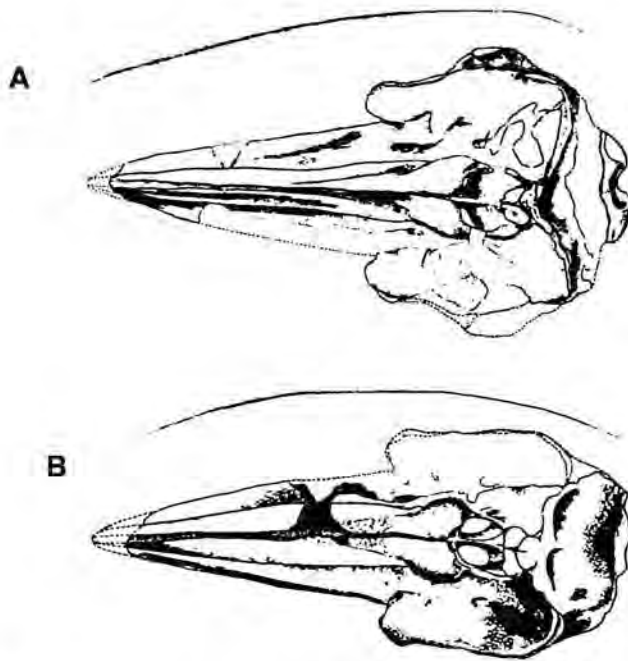


Figure 9. Crania of two primitive species of phocoenid porpoises, Isla de Cedros Local Fauna, Almejas Formation, latest Miocene, Baja California, both in dorsal view; a, *Piscolithax tedfordi*, holotype skull, UCR 15972, b, *Piscolithax boreios*, holotype skull, UCR 15975 (both after Barnes, 1984; crania not to scale).

Figura 9. Cráneos de dos especies de marsopas extintas, fauna local de Isla de Cedros, Formación Almejas, Mioceno más tardío, Baja California, ambos en vista dorsal; a, *Piscolithax tedfordi* Barnes, 1984, holotipo cráneo, UCR 15972; b, *Piscolithax boreios* Barnes, 1984, holotipo cráneo, UCR 15975.

The latest Miocene (*circa* 9 to 6 Ma) Isla de Cedros Local Fauna of Baja California includes two species of primitive phocoenid porpoises: *Piscolithax tedfordi* Barnes, 1984 (Figs. 9a, 11c, d; Barnes, 1971, 1991, 1992a), mentioned above from near the base of the section, and the more highly derived *P. boreios* Barnes, 1984 (Figs. 9b, 11e, f) from higher in the deposit. Both species are known by the skull, mandible, and periotics. These were large delphinoids, approximately the size of extant *Tursiops truncatus*, and had relatively large pectoral flippers. Their morphology suggests that the Phocoenidae share their ancestry with generalized Delphinidae.

Also present in the Almejas Formation on Isla de Cedros is a small, comparatively derived phocoenid that appears to be more closely related to the extant porpoises (Phocoeninae). This un-named porpoise is known only by some non-diagnostic fragments of the skull and mandible, and by several isolated periotics (Figs. 11i, j; Barnes, 1977:table 5; 1984: figs. 10i, j; 1992; specimens UCR 21246 and uncatalogued in UCR; Flores-

Trujillo, 1998:figs. 17-18, 20-21; UABC-FCM 2152, 2153, 2155, 2156, 2157, 2158, 2159). These distinctive periotics indicate relationships with modern phocoenine porpoises, and the same or a related taxon has been reported from the correlative Capistrano and Purísima formations which are exposed farther north in California (Barnes, 1977).

A similarly problematic, un-named phocoenid is known by isolated periotics from the geochronologically younger, middle Pliocene (*circa* 3 to 4 Ma) Santa Rosalía Local Fauna on the Gulf side of the Baja California Peninsula (Barnes, 1998b). These periotics (specimens LACM 42769, 131021, 143484, 143485, 143486, 143487 and uncatalogued in UNAM IGM) indicate a species that is slightly larger and more primitive than the previously mentioned species from Cedros. It appears to be most closely related to Pacific coastal *Phocoena*, not to the endemic phocoenid of the Gulf of California, the highly endangered vaquita, *Phocoena sinus* (Flores-Olvera and Barnes, 1991; Manzanilla-Naim and Barnes, 1993). There is no known fossil record that would elucidate the origin of the living *Phocoena sinus*. Likewise, no named fossil phocoenid seems close to the ancestry of any species of Recent Phocoeninae. The named Phocoenidae from México are all large and relatively primitive, only the undescribed species from Cedros seems at all closely related to Recent Phocoeninae.

Family Delphinidae (Pelagic Dolphins)

The pelagic dolphins of the Family Delphinidae are the most diverse living family of Cetacea, and are nearly cosmopolitan in the world's oceans. The family includes large "dolphins" such as the pilot whales (*Globicephala* sp.) and killer whales (*Orcinus orca*), and smaller dolphins, such as *Delphinus*. The narial regions of delphinid skulls are very asymmetrical, reflecting the asymmetry of the premaxillary sacs, diverticula of the narial passages that are involved in sound production that is necessary for sophisticated echolocation.

Considering how diverse and widespread the Delphinidae are at the present time, they are surprisingly rare in the fossil record. The oldest known delphinid is late Miocene (*circa* 10 to 12 Ma) in age from southern California (Barnes, 1977), and delphinids are not very common in subsequent latest Miocene and Pliocene deposits. Their present abundance is apparently the result of an explosive evolutionary event in the latter part of the Pliocene, resulting in the replacement of the previously diverse archaic "dolphins", kentriodontids, phocoenids, and monodontids. Only a few records of fossil Delphinidae are known from México, and these are from only a few localities. All are referable to the Subfamily Delphininae, which includes, among others, the extant genera *Delphinus*, *Stenella*, *Lagenorhynchus*, and *Tursiops*.

The most common fossil Delphinidae from México are small delphinines represented by isolated periotics of Pliocene age that closely match those of the extant species of *Delphinus* and *Stenella*. The periotics of the numerous closely related extant delphinines are difficult, if not impossible, to separate at the species level, so identification of fossil periotics at the species level would be difficult. Similar fossil periotics have been reported from the late Pliocene San Diego Formation in southern California, and they have been identified by Barnes (1973a, 1977) as *Delphinus* sp. or *Stenella* sp. Surprisingly, this type of dolphin has not been reported as fossil from the earlier, latest Miocene Isla de Cedros Local Fauna, nor from other correlative assemblages in the eastern North Pacific realm (Barnes, 1977). The comparatively abrupt appearance of Delphinidae, in some abundance, in Pliocene assemblages of the eastern North Pacific is a notable phenomenon in cetacean evolution.

This phenomenon is demonstrated in México by the discovery in the middle Pliocene (*circa* 3 to 4 Ma) Santa Rosalía Local Fauna of many periotics (IGM localities 81 and 366, LACM specimens 29118, 75900, 76635, 76636, 131019, 131095, 131096, 131097, 131098, 131099, 131100, 131102, 143488, 143489) identifiable as *Delphinus* sp. or *Stenella* sp. (Flores and Barnes, 1991; Barnes, 1998b). These dolphins comprise 50% of the IGM and LACM collections of odontocetes from this local fauna.

Similar types of small Delphininae representing possibly one or more species, are present in the Pliocene (*circa* 3 to 5 Ma) El Rifle Local Fauna farther north in Baja California Sur.

A larger species of delphinine delphinid in the middle Pliocene Santa Rosalía Local Fauna is represented by a few rare periotics (IGM locality 81, LACM 131101, 143482). These periotics comprise only 7% of the collection of odontocetes from this local fauna in the LACM. The periotics differ from those of *Delphinus* sp. or *Stenella* sp., not only by being larger, but by having a relatively larger cochlear portion and a larger and more deeply ribbed posterior articular surface. They closely resemble periotics of the Recent white sided dolphin, *Lagenorhynchus obliquidens*, of the North Pacific, and are identifiable as aff. *Lagenorhynchus* sp. (Flores-Olvera and Barnes, 1991; Barnes, 1998b).

The abundance of Delphinid fossils in México during the Pliocene suggests the presence of large numbers of these small pelagic dolphins in the Gulf of California at that time, a situation that exists today throughout the eastern North Pacific.

Family Kogiidae (Pygmy Sperm Whales)

Pygmy sperm whales of the Family Kogiidae are small odontocetes that are related to sperm whales. Pygmy sperm whales are sometimes classi-

fied in the same family as giant sperm whales, the *Physeteridae*, but they are morphologically distinct and have a separate evolutionary history that warrants their separation at the familial level (Barnes, 1973b; Fordyce and Barnes, 1994; Fordyce *et al.*, 1995). Their similarities can best be reflected by classifying both families in the Superfamily *Physeteroidea*. Kogiids are known world-wide, and in México they are known from latest Miocene to Recent time. Kogiids have an asymmetrical facial region of the skull, as do physeterids, but they do not have such a pronounced development of the melon, and they have an elevated bony crest or eminence in the middle of the facial basin of the skull.

Subfamily Kogiinae (Pygmy and Dwarf Sperm Whales)

Two, relatively uncommon, cosmopolitan species in this subfamily exist today: *Kogia breviceps* (pygmy sperm whale) and *K. simus* (dwarf sperm whale). They have very short, tapered rostra, and their skulls are largely comprised of spongy, inflated bone. Kogiine kogiids are known from several latest Miocene and Pliocene aged deposits in México, all of them shallow water in origin. Presumably, extinct kogiids were generally offshore in their habits, as are the living pygmy sperm whales. Therefore, the Mexican kogiid fossils, all of which are from shallow water deposits, represent animals that died in deeper water and were washed into shallower water environments to be preserved.

The oldest and best known Mexican fossil kogiid is *Praekogia cedrosensis* Barnes, 1973b, represented by a skull (Fig. 10), lacking the rostrum (holotype UCR 15229; see also Barnes, 1992a), from the Isla de Cedros Local Fauna. The specimen is from near the top of the Lower Member of the Almejas Formation, so its age is probably close to 6 Ma, very latest Miocene or Early Pliocene. *Praekogia cedrosensis* is a very primitive kogiine, the most primitive known in the world. It is much smaller than the approximately contemporary *Kogiopsis floridana* Kellogg, 1929, a problematic taxon that is based only on a lower jaw of a large physeteroid cetacean from Florida. Unlike the extant species of *Kogia*, the cranial bone texture of *Praekogia cedrosensis* is more dense, not spongy, its cranial crests are not so elevated, and its orbit is situated anterior to the end of the zygomatic process of the squamosal (the typical cetacean condition), not posteriorly within the temporal fossa (Barnes, 1973b).

Another, more derived species of kogiine pygmy sperm whale is present in the geochronologically younger, Pliocene (circa 3 to 5 Ma), El Rifle Local Fauna of Baja California Sur. The species is represented by a partial skull and two isolated periotics in UNAM (IGM locality 124). The skull of this species is considerably larger than those of *Praekogia cedrosensis* or of either of the Recent species of *Kogia*, and it has a large, deep supra-

cranial basin. The periotics from this locality in UNAM are from different individuals than the skull, and they resemble those of Recent *Kogia* spp. by having a large, flattened posterior process and relatively small cochlear portion that is pointed or tapered medially. These specimens from the El Rifle Local Fauna represent an undescribed genus that is closely related to *Kogia*, and possibly more derived than both *Kogia* and *Praekogia* in some characters.

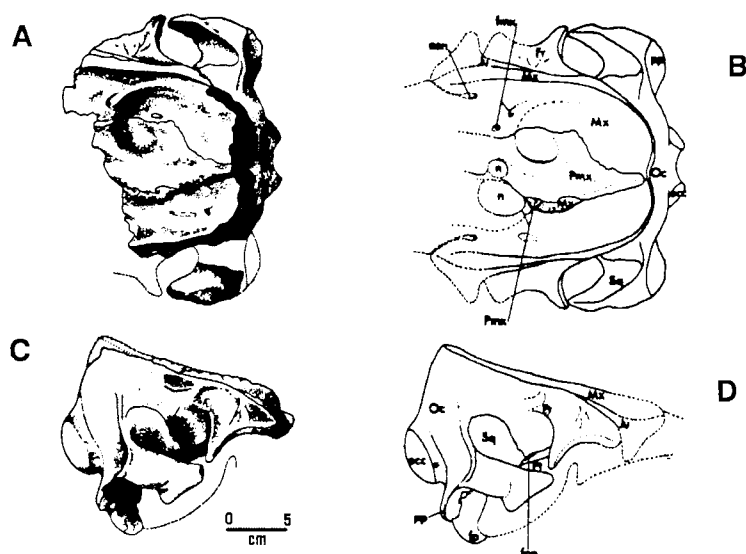


Figure 10. Cranium of an extinct pygmy sperm whale, Family Kogiidae, *Praekogia cedrosensis* Barnes, 1973, holotype skull, ucr 15229, Isla de Cedros Local Fauna, Almejas Formation, early Pliocene, Baja California; a, dorsal view; b, dorsal view restored; c, right lateral view; d, right lateral view restored (after Barnes, 1973:figs. 2, 4; abbreviations are: aon-antorbital notch, fmx- maxillary foramen, fop- optic foramen, fp-falcate process of basioccipital, Fr- frontal bone, Ju- jugal bone, Mx- maxillary bone, n- narial opening, Oc- occipital bone, occ- occipital condyle, Pmx- premaxillary bone, pp- paroccipital process, Pt- pterygoid bone, Sq- squamosal bone).

Figura 10. Cráneo de un cachalote enano extinto, Familia Kogiidae, *Praekogia cedrosensis* Barnes, 1973, holotipo cráneo, ucr 15229, fauna local de Isla de Cedros, Formación Almejas, Plioceno temprano, Baja California; a, vista dorsal; b, vista dorsal restaurada; c, vista lateral derecha; d, vista lateral derecha restaurada (después de Barnes, 1973:figs. 2, 4; abreviaturas: aon- notch antero-orbital, fmx- foramen maxilar, fop- foramen óptico, fp- proceso falcate del asioccipital, Fr- hueso frontal, Ju- yugal, Mx- hueso maxilar, n- apertura nasal, Oc- hueso occipital, occ- cóndilo occipital, Pmx- hueso premaxilar, pp- proceso paraoccipital, Pt- hueso pterigoide, Sq- hueso escamoso).

Two different types of pygmy sperm whales are present in the middle Pliocene (circa 3 to 4 Ma) Santa Rosalia Local Fauna from the west shore of the Gulf of California in Baja California Sur. Considering the rarity of Recent pygmy sperm whales, these two fossil taxa comprise a surprisingly

large proportion of the Santa Rosalía Local Fauna; 18% of the sample in LACM. One of these kogiids is a small kogiine that is closely related to the Recent species of *Kogia*, represented by three periotics (IGM locality 2558, LACM 143480, 143484). These have a small cochlear portion that is narrowed or tapered medially and a small, round internal acoustic meatus. These are the geochronologically youngest fossils of kogiines in México. Living *Kogia* are found in Mexican waters today, and the fossil record indicates a long and continued presence of the family around the shores of Mexico. The taxonomic diversity of the Mexican fossils is greater than at present and indicates a considerable past diversity of the family.

Subfamily Scaphokogiinae (Aberrant Pygmy Sperm Whales)

The other type of pygmy sperm whale in the Santa Rosalía Local Fauna is closely related to the bizarre Pliocene pygmy sperm whale, *Scaphokogia cochlearis* de Muizon, 1988, originally discovered in Perú. *Scaphokogia* represents an extinct, aberrant lineage of pygmy sperm whales that is not particularly closely related to the lineage that led to extant pygmy sperm whales. While having basic kogiid skull characteristics (supracranial basin, bony crest in supracranial basin, narrow antorbital notch), *Scaphokogia* has a long, thick rostrum that is parallel-sided, the supracranial basin is nearly circular, and the entire skull is elongate and narrow.

The periotic with the holotype skull of *S. cochlearis* from Perú (de Muizon, 1988:figs. 37a-c) is larger than those of kogiines, more elongate anteroposteriorly, and has a larger and flatter posterior process, and a larger, anteroposteriorly elongate cochlear portion that is not tapered nor narrowed medially. Three periotics from the Santa Rosalía Local Fauna (LACM 75899, 131094, 143481) have characters of *Scaphokogia* (Flores-Olvera and Barnes, 1991; Barnes, 1998b). The latter of these three is complete, and is very similar to the holotype periotic of *S. cochlearis*.

The occurrence of *Scaphokogia* in Baja California indicates a possible bitemperate distribution of the genus, a pattern that was previously recognized by Barnes (1985a) among fossil phocoenids from both Isla de Cedros and Perú.

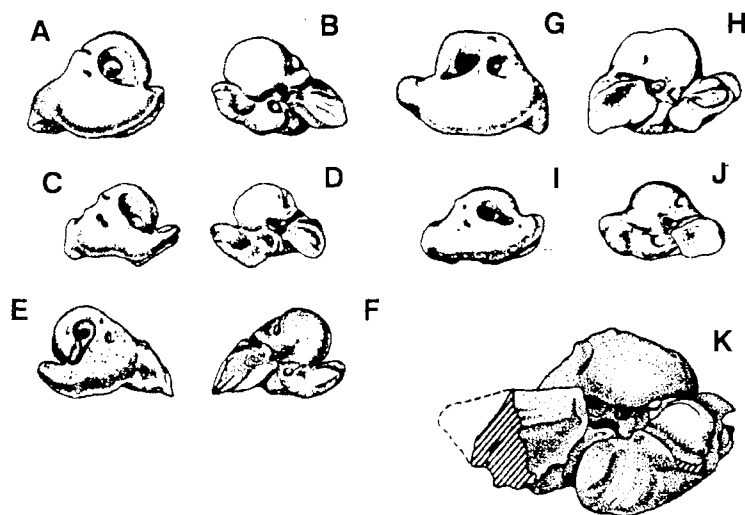


Figure 11. Periotics of odontocetes from the Isla de Cedros Local Fauna, Almejas Formation, latest Miocene, Baja California; a, cerebral view, and b, tympanic view of the broad-headed beluga-like monodontid, *Denebola brachycephala* Barnes, 1984, holotype, UCR 21245; c, cerebral view, and d, tympanic view of the primitive phocoenid porpoise, *Piscalithax tedfordi* Barnes, 1984, holotype, UCR 15972; e, cerebral view, and f, tympanic view of the primitive phocoenid porpoise, *Piscalithax boreios* Barnes, 1984, holotype, UCR 15975; g, cerebral view, and h, tympanic view of the albireonid delphinoid, *Albireo whistleri* Barnes, 1984, holotype, UCR 14589; i, cerebral view, and j, tympanic view of Phocoenidae, genus and species undetermined, UCR 21246; and k, tympanic view of a sperm whale, Physeterinae, genus and species undetermined, UCR 21247 (after Barnes, 1984:figs. 10, 15, half size).

Figure 11. Perióticos de odontocetes de la fauna local de Isla de Cedros, Formación Almejas, Mioceno más tardío, Baja California; a, vista cerebral, y b, vista timpánica de un monodóntido de parecido a la beluga, *Denebola brachycephala* Barnes, 1984, holotipo, UCR 21245; c, vista cerebral, y d, vista timpánica de marsopa primitiva, *Piscalithax tedfordi* Barnes, 1984, holotipo, UCR 15972; e, vista cerebral, y f, vista timpánica de marsopa primitiva, *Piscalithax boreios* Barnes, 1984, holotipo, UCR 15975; g, vista cerebral, y h, vista timpánica del delfinoide albireonide, *Albireo whistleri* Barnes, 1984, holotipo, UCR 14589; i, vista cerebral; y j, vista timpánica de Phocoenidae, género y especies indeterminado, UCR 21246; y k, vista timpánica de un cachalote, Physeterinae, género y especies indeterminado, UCR 21247; escala = 5 cm (después Barnes, 1984:figs. 10, 15; a la mitad del tamaño natural).

Family Physeteridae (Giant Sperm Whales)

Cetaceans of the Family Physeteridae are commonly called sperm whales, or giant sperm whales (to distinguish them from the pygmy sperm whales). Only one species (the cosmopolitan *Physeter catodon*) exists in the world's oceans today, but in the past the family was much more diverse, and at any one time several lineages were contemporaneous. Physeterids first appear in late Oligocene time (Barnes, 1985), and became very diverse in the Miocene (Barnes, 1984; Fordyce and Barnes,

1994). Some species retained the primitive condition of large and functional teeth in both the upper and lower jaws (Hirota and Barnes, 1995), and others have small or vestigial upper teeth, as does the living species. Sperm whales have a large supra-cranial basin that holds the enlarged and modified melon, called a case. The facial region of all sperm whales, including the nasal passages, is very asymmetrical.

Sperm whales are not especially common now, although they do congregate at certain times and places in relation to migratory and reproductive activities, and they mass strandings too occur. In general, physeterids are rare in most fossil deposits of the world. Only four localities in México have yielded fossil physeterids.

One or more species of physeterids of uncertain identity are indicated by isolated teeth from the middle middle Miocene (*circa* 13 to 15 Ma) Tortugas Formation of Baja California Sur and the Rosarito Beach Formation of Baja California.

The periotic of sperm whales is distinctive, having a large posterior process, a round internal acoustic meatus, and a part of the outer whorl of the bulla (called the "accessory ossicle") that is attached to the anterior process of the periotic. One undetermined species of sperm whale in the Mexican fossil record is represented by such a periotic (*Figs. 11k, l*). It was found as an isolated specimen in approximately the middle of the Lower Member (*circa* 7 or 8 Ma) of the latest Miocene Almejas Formation on Isla de Cedros, Baja California. The specimen cannot presently be identified to genus and species, but it is undoubtedly a relatively modernized, large, true sperm whale of the Subfamily Physeterinae (Barnes, 1984, fig. 15; 1992, fig. 10).

The Rancho Algodones Local Fauna from the latest Miocene or early Pliocene Refugio Formation in Baja California Sur (Espinosa-Arrubarrena, 1979) has yielded remains of a large sperm whale (IGM locality 92). This physeterid has large teeth with enamel-covered crowns that are finely crenulated. Such teeth are known from Miocene and Pliocene deposits in Europe and elsewhere in the world and are usually identified as species of *Scaldicetus*. The specimen from Rancho Algodones has been identified as *Scaldicetus* sp. (Barnes, 1998b).

A single sperm whale tooth (IGM locality 366) of a different type has been found in the middle Pliocene (*circa* 3 to 4 Ma) Santa Rosalía Local Fauna, on the east coast of Baja California Sur (Barnes, 1998b:table 8). This tooth differs from those referred to *Scaldicetus* by lacking an enamel crown. In this regard, it resembles the teeth of extant sperm whales (*Physeter catodon*), which it also resembles by having lamellae of accreted cementum around the root. The tooth probably represents a relatively "modern" physeterine sperm whale.

Order Sirenia (Dugongs, Sea Cows, and Manatees)

Sirenians are obligate aquatic herbivores, inhabiting marine, brackish, and fresh waters. They are known from middle Eocene to Recent time, and have occupied tropical, temperate, and even Arctic latitudes. The order is classified in the primitive Eocene families Prorastomidae and Protosirenidae, the more derived manatees of the Family Trichechidae, and the sea cows and dugongs of the Family Dugongidae (see Domning, 1994, for classification and relationships; Domning and Furusawa, 1995, for summary). The latter two families are extant, and the extinct dugongid known as the Steller's Sea Cow was extirpated in the 1700's by man. Sirenians were much more widespread and taxonomically diverse in the past than they are now (Domning, 1978, 1994), and many of the Miocene deposits around the margin of the North Pacific contain more than one species. Virtually contemporaneous middle Eocene fossil Sirenia are known from the Caribbean realm in the New World and from the Tethyan Realm in the Old World, although the latter is generally considered to have been the place of origin of the Order.

Sirenians are thought to have originated from primitive terrestrial tethytherian mammals, and to have had their ancestry near that of the Proboscidea and the Desmostylia. Early Sirenia had elongate but robust bodies, small hind limbs, and horizontal snouts. By middle Miocene time, several lineages had appeared, most of them dugongids of large size, with reduced posterior limbs and ventrally deflected rostra that facilitated bottom feeding (Domning, 1978, 1981, 1989a). By latest Miocene time larger Dugongidae, members of the Subfamily Hydrodamalinae, appeared with straighter rostra that were suited for feeding at the water's surface. These animals had small teeth or were edentulous, having become specialized for feeding on soft marine algae growing at the water's surface (Domning, 1978). This lineage culminated (and terminated) with Steller's Sea Cow, *Hydrodamalis gigas*.

The manatees, Family Trichechidae, were never so widespread nor so taxonomically diverse as the dugongids. Tertiary manatees are known in South America, and Pleistocene fossils are known from North America. Manatees are the only sirenian family extant in México, living along the coasts of the Caribbean and the Gulf of Mexico but, ironically, there is no fossil record of this family in México.

Although they are not particularly abundant, sirenians have been found in most marine deposits ranging from early Miocene to late Pliocene age in México. Interestingly, in exposures of the Carrillo Puerto Formation in Yucatán, they are virtually the only fossil mammal present. The Dugongidae (dugongs and sea cows) comprise the total fossil record of Mexican sirenians, but they no longer occur here.

The geochronologically earliest known Mexican Sirenia are from Chiapas (Müllerried, 1932), and these are the southern-most occurrences of fossil Sirenia in the eastern North Pacific. Müllerried reported rib fragments of fossil sirenians from a supposed Oligocene, but more probably early Miocene (fide Daryl P. Domning), deposit in the State of Chiapas. This is the same report that was cited by Barrios-Rivera (1985). The specimens are now lost (Ismael Ferrusquía-Villafranca, personal communication, September 1997), and their identities cannot be verified or further refined. The fossils most likely pertained to dugongids because of the presence of this family in the later deposits. In light of the potential significance of this enigmatic sirenian record, an attempt should be made to relocate the specimens that were reported by Müllerried (1932), and the collecting area should be re-investigated for additional specimens.

Dugongids were diverse and relatively abundant in México during Middle Miocene time, but no sirenians are known from México during the interval from approximately 13 to 9 Ma (late Middle Miocene to latest Miocene time). This is undoubtedly an artifact of collecting, however, because during this time several species of dugongids are known from more northerly latitudes in California and Japan (Domning and Furusawa, 1995). As deposits of this age in México are investigated, sirenians will undoubtedly be found in them as well.

Family Dugongidae (Sea Cows and Dugongs)

The Family Dugongidae includes the living dugong of southeastern Asian waters and also the extinct Steller's Sea Cow of the North Pacific, and this family is represented from early middle Miocene to late Pliocene time in México. The Dugongidae are classified in three subfamilies: Dugonginae (fossil and extant dugongs), Halitheriinae (extinct sea cows), and Hydrodamalinae (lineage leading to the recently exterminated Steller's Sea Cow). All three subfamilies are known by fossils from México. The Halitheriinae appear to have been ancestral to the Hydrodamalinae (Domning, 1978, 1994).

Subfamily Dugonginae (Dugongs)

The Dugonginae, which includes the extant dugong (*Dugong dugon*), are historically a predominantly New World group of Miocene sea cows. This group is the sister taxon of the Halitheriinae plus the Hydrodamalinae (Domning, 1994), and is abundantly represented in the fossil record of México. Dugongines are relatively primitive, with large tusks at the tips of their down-turned rostra and well-developed premolars and molars for processing sea grasses (Domning, 1978).

The earliest known dugongine from México is the tusk-bearing *Dioplotherium allisoni* Kilmer, 1965, (the first-named fossil marine mammal from México). Its holotype (UCMP 47250) is from the early Middle Miocene (*circa* 15 to 16 Ma) Ysidro Sandstone Member of the Ysidro Formation in north-central Baja California Sur (Beal, 1948; Kilmer, 1965; Domning, 1971; 1978; Ferrusquía-Villafranca and Torres-Roldán, 1980; Barrios-Rivera, 1985). The holotype of *D. allisoni*, and referred specimens of this taxon in UCMP (Domning, 1978:5; 147), and less precisely identified dugongid specimens in UCMP (Domning, 1978) and in LACM (Barnes, 1998b), were collected in Arroyo La Purísima (IGM locality 2536) and at La Purísima (IGM localities 239, 254), sites that have yielded the La Purísima Local Fauna (Barnes, 1998b).

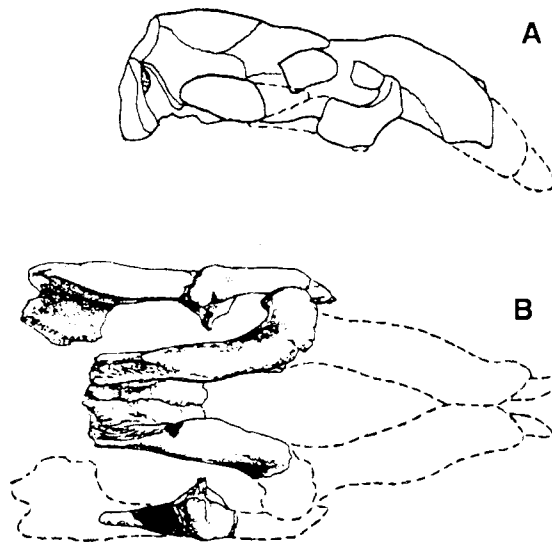


Figure 12. Crania of dugongid sirenians from the latest Miocene or earliest Pliocene Carrillo Puerto Formation of Yucatán; a, *Corystosiren varguezi* Domning, 1990, holotype, IGM 4569, in right lateral view with rostral tip restored (after Domning, 1989); b, *Xenosiren yucateca* Domning, 1989, holotype partial skull, IGM 4190, in dorsal view with rostrum restored based on another fossil dugongid, *Dioplotherium manigaulti* (after Domning, 1989:fig.2).

Figura 12. Cráneos de sirénidos (dugongos) del Mioceno más tardío o Plioceno más temprano Formación Carrillo Puerto de Yucatán; a, *Corystosiren varguezi* Domning, 1990, holotipo, IGM 4569, en vista lateral derecha con el rostro restaurado (después de Domning, 1989); b, *Xenosiren yucateca* Domning, 1989, holotipo de cráneo parcial, IGM 4190, en vista dorsal con el rostro restaurado basado en otro dugongo fósil, *Dioplotherium manigaulti* (después de Domning, 1989: fig. 2).

Two geochronologically younger dugongids, *Xenosiren yucateca* Domning, 1989, and *Corystosiren varguezi* Domning, 1990, have been described from the Carrillo Puerto Formation, a white, shelly limestone

unit of latest Miocene or earliest Pliocene age in the northern Yucatán Peninsula. *Xenosiren yucateca* (Fig. 12a) was found in a cenote at Noc Ac, near Mérida, and *C. varguezii* (Fig. 12b) was collected from a pasture southwest of Colonia Yucatán. The holotypes of both taxa are in UNAM (IGM 4190, IGM 4569).

Another dugongid cranium has been collected recently from the type locality of *C. varguezii* (Barnes and Domning, 1998), and many other skeletons and bones of dugongids remain exposed at the locality near Colonia Yucatán. This is the most dense fossil accumulation of sirenians in all of México. The fossils are well preserved and would be useful for ecologic, taxonomic, and morphologic studies. This amazing site merits further investigation and protection as part of México's patrimony.

The latest Miocene sirenians from Yucatán are the geochronologically youngest documented Dugongidae in the Caribbean area (Barnes, 1998b; Barnes and Domning, 1998). With the extinction of dugongids in this area, the Order Sirenia became represented only by manatees belonging to the Family Trichechidae, surviving today as the manatee, *Trichechus manatus* Linnaeus, 1758. This is an interesting evolutionary and paleobiogeographic story, in which one family of Sirenia replaced the other in an entire geographic province, but the fossil history of this transition is lacking.

Subfamily Halitheriinae (Extinct Sea Cows)

Halitheriinae are a predominantly Old World group of primitive dugongids of Oligocene and Miocene age. They have heavy mandibles, sharply down-turned rostra, and usually have tusks in the rostral extremity. This group shares its ancestry with the Dugonginae, and is the sister taxon of the Hydrodamalinae (Domning, 1994). The late species of *Metaxytherium* have small teeth and skull structure approaching that of Steller's Sea Cow, *Hydrodamalis* (Domning, 1978). *Caribosiren* and *Metaxytherium* are halitheriine genera present in the New World, and members of the latter genus spread via the Central American Seaway to the Pacific basin (Muizon and Domning, 1985).

The only named halitheriine dugongid reported from México is *Metaxytherium arctodites* Aranda, Domning, and Barnes, 1994 (Fig. 13), from the middle Middle Miocene (*circa* 13 to 15 Ma) Los Indios Member of the Rosarito Beach Formation exposed near La Misión, north of Ensenada in northern Baja California. At least three specimens are now known from the Mesa La Misión Local Fauna, and all are exceptionally well preserved. The holotype skull of *M. arctodites* is perhaps the best preserved fossil sirenian skull in the world (Aranda-Manteca and Barnes, 1991a, 1991b; Aranda-Manteca and Domning, 1987; Aranda-Manteca,

Domning, and Barnes, 1991, 1994), and it documents many otherwise unknown details of cranial anatomy in extinct sirenians. This species has two small, cylindrical tusks in the tip of its sharply down-turned rostrum. Its cheek teeth are relatively large and the animal probably ate bottom-growing sea grasses.

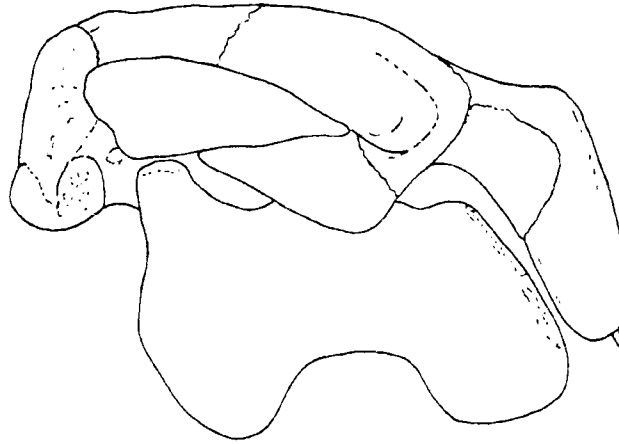


Figure 13. Cranium and mandible, in right lateral view, of the halitheriine dugongid sirenian, *Metaxytherium arctodites* Aranda-Manteca, Domning and Barnes, 1994, holotype, UABC FCM 3693 from UABC FCM locality LM-1, Rosarito Beach Formation, Mesa la Misión, Baja California (after Aranda-Manteca, Domning, and Barnes, 1994).

Figura 13. Cráneo y mandíbula, en vista lateral derecha, de dugongo halitheriine, *Metaxytherium arctodites* Aranda-Manteca, Domning y Barnes, 1994, holotipo, UABC FCM 3693 de localidad UABC FCM LM-1, Formación Rosarito Beach, Mesa la Misión, Baja California (después de Aranda-manteca, Domning, y Barnes, 1994).

Subfamily Hydrodamalinae (lineage including Steller's Sea Cow)

The Hydrodamalinae are the sister group of the Halitheriinae (Domning, 1994). They appear to have their ancestry near or among Middle Miocene species of the halitheriine genus *Metaxytherium*, and gave rise to the surface-feeding, edentulous Steller's sea cow, *Hydrodamalis gigas* (Domning, 1978) of the Pacific Arctic.

Dusisiren reinharti Domning, 1978, from Baja California is the earliest known member of the clade that ultimately led to *Hydrodamalis*. Very interestingly, it is from the same early Middle Miocene (circa 15 to 16 Ma) Ysidro Sandstone Member of the Isidro Formation that yielded the above-mentioned more primitive dugongine, *Dioplotherium allisoni*, found near La Purísima, farther eastward. The holotype of *D. reinharti* was found on the west coast of Baja California near Punta Pequeña (see Domning, 1978, his fig. 37 is a columnar section; and Barnes, 1998b).

The hydrodamaline lineage is not represented in México again until very latest Miocene time, when possibly two species of Hydrodamalinae appear in the late Miocene Lower Member of the Almejas Formation on Isla de Cedros (Barnes, *et al.*, 1997; Barnès, 1998b). In the basal bed of the Almejas Formation (*circa* 9 Ma) are ribs and vertebrae of large sirenians, approximately the size of *Hydrodamalis*, and possibly referable to that genus. These are the chronologically earliest records of large hydrodamaline sirenians in México. Large hydrodamaline vertebrae resembling those of *Hydrodamalis* are also found higher in the Lower Member of the Almejas Formation, and these are possibly 6 or 7 million years old. Approximately in the middle of the Lower Member of the Almejas Formation (*circa* 7 to 8 Ma) was found a skeleton of a smaller dugongid that might possibly represent a taxon different from the larger hydrodamalines.

The hydrodamaline fossil record continues later in México, although the fossils are not particularly diagnostic. Domning (1978:160) referred a partial mandible (UCMP 62775) to the ancestral Steller's sea cow species, *Hydrodamalis cuestae*, from an unnamed terrace deposit of Pliocene age that is exposed northwest of El Rosario in Baja California. The locality is inland from México Highway 1. Domning cited a questionable "Middle Pliocene" age for this site, but ages of early to late Pliocene have also been suggested (Kilmer, 1963; Domning, 1978; Barnes, 1998b) based on the fossil invertebrates from the deposit. *Hydrodamalis cuestae* was originally based on a partial skeleton from central California, and has also been reported from southern California (Domning, 1978).

An isolated vertebra of a large sirenian, which Domning (1978) identified as belonging to the same genus as Steller's sea cow, *Hydrodamalis*, was found in the late Pliocene (*circa* 1.6 to 3.4 Ma) San Diego Formation in northern Baja California. The locality is inland from México Highway 1, south of Playa de Tijuana (see also Aranda-Manteca and Téllez-Duarte, 1989; Barnes, 1998b). Fossils of the same or a closely related species of *Hydrodamalis* have been reported from the San Diego Formation in San Diego by Domning and Deméré (1984).

Order Desmostylia (The Desmostylians)

Desmostylians are extinct, quadrupedal, amphibious, herbivorous marine mammals that lived around the margins of the North Pacific Ocean from approximately 28 to 10 Ma (Vanderhoof, 1937; Hannibal, 1922; Inuzuka *et al.*, 1995; Goedert, 1998). They probably originated from land-living tethytheres in the eastern part of Asia. Presumably all desmostylians ate sea grasses in shallow, near shore habitats. Although many isolated teeth and partial bones of desmostylians have been found, very few skeletons and confidently iden-

tified specimens are known, and the group remains largely enigmatic. The record of desmostylians in México extends from late Oligocene to middle middle Miocene time (Barnes, 1998b; Barnes *et al.*, 1998).

The world's earliest and most primitive known desmostylians are late Oligocene Behemotopsidae, from Oregon and Washington in the US and Hokkaido in northern Japan. Behemotopsids have low-crowned teeth, and provide evidence that the Order Desmostylia evolved from generalized Tethytheria related to *Anthracobune* and *Moeritherium* (Domning, *et al.*, 1986; Ray *et al.*, 1994:219). The Family Behemotopsidae currently is comprised only of *Behemotops proteus* Domning, Ray and McKenna, 1986, from the late Oligocene Yaquina Formation on the coast of Oregon, and the late Oligocene Pysht Formation of the Olympic Peninsula in Washington (see Domning *et al.*, 1986; Ray *et al.*, 1994; Barnes and Goedert, 1996).

Supposed late Oligocene desmostylians from México were reported from the El Cien Formation at San Juan de la Costa near La Paz in Baja California Sur. These were erroneous identifications, however, appearing on exhibit labels in the Museo Regional de Antropología e Historia in La Paz. Although these identifications were not published, they are fairly well known among the scientific community and have been widely commented upon. The supposed desmostylian specimens in question are in fact cetaceans, and they have subsequently been re-identified as mysticetes with pachyostotic and osteosclerotic ribs (Barnes, 1998b).



Figure 14. Partial molars, in occlusal views, of a primitive desmostylian, aff. *Cornwallius*, from Bahía San Carlos and Punta San Telmo, ?San Gregorio Formation, late Oligocene, Baja California Sur; a, ucMP 36078; b, ucMP 36079 (after Reinhart, 1959; both natural size).
Figura 14. Fragmentos de molares, en vista oclusal, de vaquita marina primitiva, aff. *Cornwallius*, de Bahía San Carlos y Punta San Telmo, Formación ?San Gregorio, Oligoceno tardío, Baja California Sur; a, ucMO 36078; b, ucMP 36079 (después Reinhart, 1959).

The oldest verified Desmostylia in México are indeed Late Oligocene in age, but they are part of the Punta San Telmo Local Fauna (Barnes, 1998b) from farther north along the east coast of Baja California Sur. The fossils were obtained from beds probably referable to the San Gregorio Formation that are exposed in the sea cliffs facing the Golfo de California

at Punta San Carlos, Bahía de San Carlos, approximately 3 km north of Punta San Telmo (see Vanderhoof, 1941:1985, 1942; Durham, 1950; Reinhart, 1953, 1959:figs. 9c, e; Mitchell, 1963; Applegate and Wilson, 1976; Barrios-Rivera, 1985; Applegate, 1986; Barnes *et al.*, 1998; Espinosa-Arrubarrena *et al.*, 1998).

Vanderhoof (1942) first reported the occurrence of these desmostylians based on some teeth (UCMP 36078, 36079; Fig. 14) from Punta San Telmo, which he identified as belonging to *Cornwallius sookensis*. This is a primitive species of Desmostylia that was first described from isolated teeth from Late Oligocene rocks on Vancouver Island, British Columbia, Canada. Applegate (1986) has subsequently referred two more teeth from Punta San Telmo (IGM 3688 from IGM locality 1578) to the same taxon. The teeth clearly are of primitive desmostylians, but they warrant re-evaluation because they appear not to be so high crowned as the original specimens of *C. sookensis* from Canada. Furthermore, other as yet un-named species of primitive late Oligocene Desmostylia are now known from Japan and North America (Domning *et al.*, 1986; Inuzuka, 1989), and the teeth from Baja California might represent one of them or some other as-yet unrecognized primitive species of desmostylian (Espinosa-Arrubarrena *et al.*, 1998). The specimens from México are as old as the earliest known behemotopsid desmostylians from Washington (Goedert, 1998), and indicate that from the onset, the order was widespread in the circum-North Pacific region.

The two other named desmostylian families, the Paleoparadoxiidae and Desmostylidae, both are derived in comparison to the Family Behemotopsidae. In the skulls of these two groups, the premaxillae converge toward the sagittal plane anterior to the nasal bones, and this results in a narrowing of the anterior ends of the nasals. There is a prominent diastema between the canine and the premolars in both the maxilla and the dentary, and this is related to a lengthening of the snout. The first upper and lower premolars are lost, and the diastema is marked by an edentulous crest that arches dorsally. The lower molars have five or more principal cusps, a derived condition in comparison to the primitive four-cusped pattern on the molars of members of the Family Behemotopsidae. The cheek tooth crowns are stylodont (or desmostylodont). Thick and short molar roots distinguish members of the family Desmostylidae from members of the Family Paleoparadoxiidae, which have slender and deep molar roots.

Family Paleoparadoxiidae (Paleoparadoxiids)

The Paleoparadoxiidae, named by Reinhart (1959), are early Miocene (circa 23 Ma) to late Miocene (circa 10 Ma) in age, and have higher crowned cheek teeth than *Behemotops*, with a cingulum encircling the base

of the crown. *Paleoparadoxia*, the only genus currently classified in this family, includes medium- to large-sized species. The presence of a prominent, slightly bulbous, and relatively smooth cingulum surrounding the bases of the cheek tooth crowns is an autapomorphy of *Paleoparadoxia* (=Family Paleoparadoxiidae) contrasting with the other Desmostylia. Paleoparadoxiids have protruding orbits under elevated, tabular supraorbital processes, wide snouts, and relatively long and slender limb bones.

Paleoparadoxia is known outside México by only three reported partial skeletons, representing two, and possibly three species. The type species is *P. tabatai*, best known by the neotype partial skeleton of early Middle Miocene age from Japan. The most primitive named paleoparadoxiid species, *P. weltoni*, is from early Miocene deposits in northern California, and a large, highly derived middle Miocene species is known from central California [referred to in literature as "the Stanford specimen"].

Paleoparadoxiidae are known from México, but their remains are very rare. A single paleoparadoxiid cheek tooth (LACM 60918) identified as aff. *Paleoparadoxia* sp., and a foot bone, possibly of a different, but unidentified desmostylian (LACM 60919), have been collected from the middle middle Miocene (circa 13 to 15 Ma) Tortugas Formation on the Vizcaino Peninsula in northern Baja California Sur. Fossils from this area are isolated and sometimes incomplete bones, so the identifications are tenuous.

A very important paleoparadoxiid from México is represented by a well-preserved partial skeleton (in UABC-FCM) from the middle middle Miocene (circa 13 to 15 Ma) Los Indios Member of the Rosarito Beach Formation (Minch, 1967; Minch *et al.*, 1970, 1984; Deméré *et al.*, 1984; Barrios-Rivera, 1985; Aranda-Manteca, 1990; González-Barba, 1990; Stewart and Aranda-Manteca, 1993) exposed near La Misión, north of Ensenada in northern Baja California. This amazing animal was first reported (Aranda-Manteca and Barnes, 1993b) as belonging to the genus *Paleoparadoxia*, but after further reconstruction now appears to represent a new genus (Aranda-Manteca and Barnes, 1996, 1998 a, b; in preparation; Barnes and Aranda-Manteca, 1997a, 1997b, 1997c). This *Paleoparadoxia*-like desmostylian was a gigantic animal, apparently more than 3 m long in life, and has a broad and anteroposteriorly compressed brain case, anterolaterally flaring rostrum, large and procumbent canine tusks, flattened incisors, and elongate limbs. The skull demonstrates some surprising convergences with whales, being somewhat telescoped and having a broad occipital shield, large supraorbital processes, and a short and triangular zygomatic process of the squamosal (Aranda-Manteca and Barnes, 1993, 1996; Barnes and Aranda-Manteca, 1997a, 1997b). This is a highly derived paleoparadoxiid in its cranial characters, but the fact that its teeth are so similar to those of *Paleoparadoxia tabatai* cautions us that isolated paleoparadoxiid teeth are probably not diagnostic at the species level.

Family Desmostylidae (Desmostylids)

The Family Desmostylidae, dentally the most highly evolved of the desmostylians, are known from early Miocene (circa 23 Ma) to late Miocene (circa 10 Ma). These animals have greatly elongate, columnar cheek tooth cusps that are clustered into a bundle, and these are the "typical desmostylians". The family includes the genera *Cornwallius*, *Kronokotherium*, *Desmostylus* and *Vanderhoofius*. The absence of cingula surrounding the crowns of cheek teeth in the Desmostylidae are an alternate derived character state of that clade. Desmostylidae have thick enamel on the tooth crowns (Inuzuka *et al.*, (1995), and the incisors were absent in all members of the family.

It is very difficult, if not impossible, to distinguish the genera *Kronokotherium*, *Desmostylus*, and *Vanderhoofius* based on isolated teeth, yet most records of the family are exactly that. Inuzuka *et al.* (1995) pointed out that these genera can be distinguished by cranial characters, but skulls are very rare. Few postcranial bones, and very few partial skeletons of desmostylids are known, and the postcranial anatomy of the various members of the family is poorly understood.

A primitive desmostylid is middle Miocene *Kronokotherium brevimaxillare* Pronina, 1957, which has an anteroposteriorly shortened jaw in comparison with that of *Desmostylus*. This distinction has not been appreciated by subsequent authors, many of whom synonymized *Kronokotherium* with *Desmostylus*. The original specimen of *Kronokotherium*, and a more nearly complete early Miocene specimen from central California, demonstrate that it is a relatively small and primitive desmostylid with a lower jaw that is short anteroposteriorly, deep dorsoventrally, and has a narrow symphyseal region with a dorsally inclined symphysis and lower canine (Barnes, 1998a). Its lower molars can be distinguished from those of *Desmostylus* because the lateral cusps are positioned obliquely antero-labial to the corresponding medial cusps.

The genus *Desmostylus* as currently recognized includes two highly derived species (Inuzuka *et al.*, 1995), both middle Miocene in age, and both circum-North Pacific in distribution with fossils occurring in Japan and along the Pacific margin of North America. A related genus, *Vanderhoofius*, is represented by one species, *V. coalingensis* Reinhart, 1959, which is based on a lower jaw from central California. Inuzuka *et al.* (1995) quoted Daryl Domning's identification of an as yet unpublished skull (USNM 214945) as *Vanderhoofius coalingensis*.

Various deposits in México have yielded middle Miocene desmostylid teeth. Among these is the Ysidro Sandstone Member of the Isidro Formation in north-central Baja California Sur (Beal, 1948; Kilmer, 1965; Domning, 1971; 1978; Ferrusquía-Villafranca and Torres-Roldán, 1980;

Barrios-Rivera, 1985), which is early middle Miocene in age (*circa* 15 to 16 Ma). A desmostylid molar (IGM 4305) found in Arroyo La Purísima has been identified as *Desmostylus hesperus* by Ferrusquía-Villafranca and Torres-Roldán (1980; and see Ferrusquía-Villafranca, 1990). This molar is more objectively identified as aff. *Desmostylus* sp. (see Barnes, 1998b) on the basis of our present knowledge of the diversity of desmostylid taxa and on the fact that species of *Desmostylus* are separated on characters of the cranium (Inuzuka *et al.*, 1995). Farther north, near San Ignacio, outcrops that appear to be part of the Isidro Formation have yielded the San Ignacio Local Fauna (Barnes, 1998b), and this local fauna includes an isolated molar (LACM 144491) and a dentary (LACM 144490) with teeth (from LACM localities 65101, 65102) of a desmostylid that is also best identified as aff. *Desmostylus* sp. (Barnes, 1998b).

The slightly younger, middle middle Miocene (*circa* 13 to 15 Ma) Los Indios Member of the Rosarito Beach Formation (see Minch, 1967; Minch *et al.*, 1970; 1984; Deméré *et al.*, 1984; Barrios-Rivera, 1985; Aranda-Manteca, 1990; González-Barba, 1990; Stewart and Aranda-Manteca, 1993) is exposed near La Misión, north of Ensenada in northern Baja California. This site yields the geologically youngest recorded desmostylids in México, molar fragments (in UABC FCM and SDMNH) identified as aff. *Desmostylus* (Barnes, 1998b).

In summary, Desmostylia occur in México from the late Oligocene to the middle Miocene. They represent both the families Paleoparadoxiidae and Desmostylidae, and possibly the primitive Behemotopsidae. Elsewhere they are known from rocks of late Miocene age, but their absence from the fossil record of México during this time probably reflects the general absence of rocks of that age in México.

Synoptic classification of fossil marine mammals of México

Following is a classification of those taxa of fossil marine mammals that are known from the Republic of México. A + before a taxon indicates that it is extinct. Taxa in bold were based on type material from México.

Order Carnivora

Family Otariidae Gill, 1866

Subfamily undetermined

Gen. and sp. undetermined, small [Punta Pequeña Local Fauna; Barnes, 1998b]

Subfamily Otariinae (Gill, 1866)

Tribe Arctocephalini

+***Thalassoleon mexicanus*** Repenning and Tedford, 1977
 [Isla de Cedros Local Fauna]
 +*Thalassoleon* n. sp. [Isla de Cedros Local Fauna; Barnes
et al., 1997]
 cf. +*Thalassoleon* sp. [Almejas Formation of Vizcaino
 Peninsula; Barnes, 1998b]
 Tribe Otariini
 Gen. and sp. undetermined, large [El Rifle Local Fauna;
 Barnes, 1993e, etc., 1998b]
 Gen. and sp. undetermined, small [Santa Rosalía Local
 Fauna; Barnes, 1998b]
Zalophus, aff. *Z. californianus* (Lesson, 1826) [Isla Tiburón;
 Chiasson, 1961]
 +Subfamily Allodesminae (Kellogg, 1931) Mitchell, 1968
 +*Allodesmus* sp., large [Arroyo las Chivas Local Fauna;
 Barnes, 1998b]
 +*Allodesmus* sp. [Mesa La Misión Local Fauna; Aranda-
 Manteca and Barnes, 1992]
 +Subfamily Imagotariinae Mitchell, 1968
 aff. +*Neotherium* sp. [Arroyo las Chivas Local Fauna;
 Barnes, 1998b]
 ?+*Neotherium* sp. [Mesa La Misión and Mesa Los Indios
 local faunas; Barnes, 1998b]
 Gen. and sp. undetermined [El Rifle Local Fauna; Barnes,
 1998b]
 +Subfamily Dusignathinae Mitchell, 1968
 Gen. and sp. new (small) [Arroyo las Chivas Local Fauna;
 Barnes *et al.*, 1992]
 aff. +*Dusignathus santacruzensis* Kellogg, 1927 [Isla de
 Cedros Local Fauna; Repenning and Tedford, 1977]
 Gen. and sp. undetermined [Isla de Cedros Local Fauna;
 Barnes, 1998b]
 Gen. and sp. undetermined [Santa Rosalía Local Fauna]
 Subfamily Odobeninae (Allen, 1880)
 +***Aivukus cedrosensis*** Repenning and Tedford, 1977
 [Isla de Cedros Local Fauna]
 aff. *Odobenus*, gen. and sp. undetermined [El Rifle Local
 Fauna; Barnes, 1993e, etc.]
 cf. +*Valenictus imperialensis* Mitchell, 1961 [Magdalena
 Plain; Barnes, 1998b]
 +*Valenictus* sp. [El Rifle Local Fauna; Barnes, 1993e, etc.]
 aff. +*Valenictus* sp. [El Rifle Local Fauna; Barnes, 1993e,
 etc.]

Order Cetacea Brisson, 1762

Suborder Mysticeti Flower, 1864

Family +Un-named [primitive tooth-bearing mysticetes]

+Gen. and sp. new [San Juan de la Costa Local Fauna; Barnes, 1998b]

+Gen. and sp. new [El Cien Local Fauna; Morris, 1978; Barnes, 1998b]

Family +Aetiocetidae Emlong, 1966

+Gen. and sp. undetermined A (small) [San Juan de la Costa Local Fauna; Barnes, 1998b]

+Gen. and sp. undetermined B (medium) [San Juan de la Costa Local Fauna; Barnes, 1998b]

aff. +*Morawanocetus* [San Juan de la Costa Local Fauna]

aff. +*Aetiocetus* sp. [San Juan de la Costa Local Fauna; Barnes, 1998b]

Family +Un-named [primitive baleen-bearing mysticetes]

+Gen. and sp. undetermined A (small) [El Cien Formation; Barnes, 1998b]

+Gen. and sp. undetermined B (large) [San Juan de la Costa Local Fauna; Barnes, 1998b]

Family +Cetotheriidae (Brandt, 1872) Miller, 1923

+Gen. and sp. undetermined A (small, pachyostotic) [San Juan de la Costa Local Fauna; Barnes, 1998b]

+Gen. and sp. undetermined B (large, pachyostotic) [El Cien Formation; Barnes, 1998b]

+Gen. and sp. undetermined C ("typical cetother") [El Cien Formation; Barnes, 1998b]

aff. +*Mauicetus* [Rancho la Palma; González-Barba et al., 1996; Barnes, 1998b]

aff. +*Tiphyocetus temblorensis* Kellogg, 1931 [Rosarito Beach Formation; Aranda-Manteca, 1990]

aff. +*Parietobalaena* sp. [Mesa la Misión Local Fauna; Barnes, 1998b]

aff. +*Herpetocetus* sp. [Mesa la Misión Local Fauna; Barnes, 1998b]

Gen. and sp. undetermined (perhaps five) [Rosarito Beach Formation; Gascón-Romero, 1997]

cf. +*Herpetocetus* sp. [Isla de Cedros Local Fauna; Barnes, 1998b]

cf. +*Nannocetus* sp. [Isla de Cedros Local Fauna; Barnes, 1998b]

Family Balaenopteridae Gray, 1864

aff. +*Plesiocetus* sp. [Isla de Cedros Local Fauna; Barnes,

1977]

Gen. and sp. undetermined A (small) [Almejas Formation, Vizcaino Peninsula; Barnes, 1998b]

Gen. and sp. undetermined B (medium) [Almejas Formation, Vizcaino Peninsula; Barnes, 1998b]

Gen. and sp. undetermined, large [Almejas Formation, Vizcaino Peninsula; Barnes, 1998b]

Gen. and sp. undetermined, small [El Rifle Local Fauna; Barnes, 1998b]

Gen. and sp. undetermined, small [Santa Rosalía Local Fauna; Barnes, 1998b]

Gen. and sp. undetermined, large [Santa Rosalía Local Fauna; Barnes, 1998b]

Subfamily Balaenopterinae (Gray, 1866) Brandt, 1872

+*Burtinopsis* sp. small [Isla de Cedros Local Fauna; Barnes, 1972]

Balaenoptera +sp. small [Isla de Cedros Local Fauna; Barnes, 1992a]

Gen. and sp. undetermined A (small) [Isla de Cedros Local Fauna; Barnes, 1998b]

Gen. and sp. undetermined B (medium) [Isla de Cedros Local Fauna; Barnes, 1998b]

Suborder Odontoceti Flower, 1864

Family +Agorophiidae Abel, 1913

+Gen. and sp. new [San Juan de la Costa Local Fauna; Cruz-Marin, 1997]

+Gen. and sp. undetermined (small) [San Juan de la Costa Local Fauna; Barnes, 1998b]

Family undetermined

Gen. and sp. undetermined (short, down-turned rostrum) [San Juan de la Costa Local Fauna; Barnes, 1998b]

Family undetermined

Gen. and sp. undetermined [San Ignacio Local Fauna; Barnes, 1998b]

Superfamily Platanistoidea (Gray, 1863) Simpson, 1945

aff. +*Pomatodelphis* sp. [Tortugas Formation, Vizcaino Peninsula; Barnes, 1998b]

Superfamily Uncertain

Family Pontoporiidae (Gill, 1871) Kasuya, 1973

Subfamily Pontoporiinae Gill, 1871

aff. *Pontoporia* sp. [Santa Rosalía Local Fauna; Barnes, 1998b]

Subfamily Parapontoporiinae Barnes, 1984

+***Parapontoporia pacifica*** Barnes, 1984 [Isla de Cedros Local Fauna]
 aff. +*Parapontoporia sternbergi* (Gregory and Kellogg, 1927) [El Rifle Local Fauna]
 +*Parapontoporia* sp. [Almejas Formation of Vizcaino Peninsula; Barnes, 1998b]
 Superfamily Delphinoidea (Gray, 1821) Flower, 1864
 Family Kentriodontidae (Slijper, 1936) Barnes, 1978
 Gen. and sp. undetermined [Isidro Formation; Barnes, 1998b]
 Subfamily Kentriodontinae Slijper, 1936
 +*Kentriodon*, cf. +*K. obscurus* (Kellogg, 1931) [Mesa La Misión Local Fauna, Aranda-Manteca, 1990]
 ?+*Liolithax kernensis* Kellogg, 1931 [Tortugas Formation, Bahía Asunción, Barnes, 1998b]
 +*Liolithax*, aff. +*L. kernensis* Kellogg, 1931 [Mesa La Misión Local Fauna, Barnes, 1998b]
 Family Monodontidae Gray, 1821
 Subfamily Delphinapterinae Gill, 1871
 +***Denebola brachycephala*** Barnes, 1984 [Isla de Cedros Local Fauna]
 +*Denebola* n. sp. [Isla de Cedros Local Fauna; Aranda and Barnes, 1993a]
 aff. +*Denebola* sp. [El Rifle Local Fauna; Barnes, 1998b]
 Family +Albireonidae Barnes, 1984
 +***Albireo whistleri*** Barnes, 1984 [Isla de Cedros Local Fauna]
 aff. +***Albireo whistleri*** Barnes, 1984 [Almejas Formation of Vizcaino Peninsula; Barnes, 1998b]
 Family Phocoenidae (Gray, 1825) Bravard, 1885
 Subfamily Phocoenoidinae Barnes, 1984
 aff. +*Piscolithax* sp. [Isidro Formation; Barnes, 1998b]
 +***Piscolithax tedfordi*** Barnes, 1984 [Isla de Cedros Local Fauna]
 +***Piscolithax boreios*** Barnes, 1984 [Isla de Cedros Local Fauna]
 Subfamily Phocoeninae (Gray, 1825) Barnes, 1984
 Gen. and sp. undetermined [Santa Rosalía Local Fauna; Flores-Olvera and Barnes, 1991]
 Gen. and sp. undetermined [Isla de Cedros Local Fauna; Barnes, 1984; Almejas Formation of Vizcaino Peninsula; Barnes, 1998b]
 Family Delphinidae Gray, 1821

Genus and species undetermined [Isla de Cedros Local Fauna; Barnes, 1998b]

Subfamily Delphininae (Gray, 1821) Flower, 1867

Delphinus sp. or *Stenella* sp. [Almejas Formation of Vizcaino Peninsula; Barnes, 1998b; Santa Rosalia Local Fauna; Flores-Olvera and Barnes, 1991]

aff. *Lagenorhynchus* sp. [Almejas Formation of Vizcaino Peninsula; Barnes, 1998b; Santa Rosalia Local Fauna; Flores-Olvera and Barnes, 1991]

Family Kogiidae (Gill, 1871) Miller, 1923

Subfamily Kogiinae (Gill, 1871)

+***Praekogia cedrosensis*** Barnes, 1973 [Isla de Cedros Local Fauna]

+ Gen. and sp. new [El Rifle Local Fauna; Barnes, 1998b]

aff. *Kogia* sp. [Santa Rosalia Local Fauna; Barnes, 1998b]

Subfamily Scaphokogiinae de Muizon, 1988

cf. +*Scaphokogia* sp. [Santa Rosalia Local Fauna; Flores-Olvera and Barnes, 1991]

Family Physeteridae Gray, 1821

Gen. and sp. undetermined [Mesa la Misión Local Fauna; Barnes, 1998b]

Gen. and sp. undetermined [Tortugas Formation; Barnes, 1998b]

Subfamily Hoplocetinae Cabrera, 1926

+*Scaldicetus* sp. [Rancho Algodones Local Fauna; Barnes, 1998b]

Subfamily Physeterinae (Gray, 1821) Flower, 1867

Gen. and sp. undetermined [Isla de Cedros Local Fauna; Barnes, 1984]

Gen. and sp. undetermined [Santa Rosalia Local Fauna; Barnes, 1998b]

Order Sirenia Illiger, 1811

Family Dugongidae Gray, 1821

?Dugongidae, gen. and sp. undetermined [Chiapas; Müllerried, 1932]

Dugongidae, gen. and sp. undetermined [Almejas Formation of Vizcaino Peninsula; Barnes, 1998b]

Subfamily Halitheriinae Carus, 1868

+***Metaxytherium arctodites*** Aranda, Domning, and Barnes, 1994 [Mesa La Misión Local Fauna]

Subfamily Dugonginae Gray, 1821

+***Dioplotherium allisoni*** (Kilmer, 1965) [La Purísima Local Fauna; Domning, 1978]

- +Gen. and sp. undetermined [La Purísima Local Fauna; Domning, 1978]
- +***Xenosiren yucateca*** Domning, 1989 [Kambul Cenote at Noc Ac, Yucatán]
- +***Corystosiren varguezi*** Domning, 1990 [Colonia Yucatán Local Fauna]
- Subfamily Hydrodamalinae Palmer, 1895 (1833)
- +***Dusisiren reinharti*** Domning, 1978 [Punta Pequeña Local Fauna]
- +Gen. and sp. undetermined [Domning, 1978, Punta Pequeña Local Fauna]
- +Gen. and sp. undetermined, small [Isla de Cedros Local Fauna; Barnes, 1998b]
- aff. *Hydrodamalis* sp., large [Isla de Cedros Local Fauna; Barnes, *et al.*, 1997]
- Hydrodamalis* sp. [Playa de Tijuana; Domning, 1978]
- +*Hydrodamalis cuestae* Domning, 1978 [El Rosario; Domning, 1978]
- Order +Desmostylia Reinhart, 1953
- Family +Paleoparadoxiidae Reinhart, 1959
- +*Paleoparadoxia* sp. [Arroyo las Chivas Local Fauna; Barnes, 1998b]
- +New genus and species [Mesa La Misión Local Fauna; Barnes and Aranda, 1997]
- Family +Desmostylidae Osborn, 1905
- ?+*Cornwallius sookensis* (Cornwall, 1922) [Punta San Telmo Local Fauna; Vanderhoof, 1941, 1942]
- aff +*Desmostylus* sp. [La Purísima and San Ignacio local faunas; Barnes, 1998b]

Potential subjects for future investigation

The previous text and classification includes questions and many tentatively identified specimens. This is partly because of the unprepared state of many fossil specimens in Mexican institutions, and partly because many studies in progress are not yet published. The record does demonstrate that much work remains to be done on the fossil marine mammals of México, and there are numerous potential thesis topics for students.

The Tepetate Formation of southern Baja California Sur includes Eocene strata that have yielded bone fragments of large vertebrates, possibly cetaceans. As such, these are potentially the earliest fossil marine

mammals in México, possibly contemporaneous with the earliest of Cetacea in the Tethyan region. The Tepetate Formation warrants further exploration in an attempt to discover additional vertebrate fossils.

Identifications of the rare and extremely important cetaceans from the late Oligocene (*circa* 23 to 29 Ma) El Cien Formation in Baja California Sur are now tentative because most of the specimens are still in the enclosing rock, stored at the MRAH and UABCS in La Paz. These are the oldest Cetacea discovered in all of México, and comprise the southern-most Late Oligocene cetacean assemblage in the North Pacific basin, and the southerly latitude appears to have sampled a different assemblage of cetaceans than are preserved elsewhere around the Pacific margin. A collaborative program is being formed by UABCS, MRAH, and LACM to support continued collecting and restoration of these important fossils in order to provide a more detailed account of this assemblage. An agorophiid odontocete in this assemblage was studied by Arturo Cruz-Marín (UABCS) for his recently-completed Masters Thesis (Cruz-Marín, 1997; Cruz-Marín and Barnes, 1996), and other cetaceans in the assemblage will be studied for his Doctoral thesis (Cruz-Marín and Barnes, 1995).

The late Oligocene Punta San Telmo Local Fauna at Bahía de San Carlos and Punta San Telmo needs much more work. There has been no scientific collecting at Punta San Telmo since Luis Espinosa collected there several years ago, and this would be an important place for future exploration. The previously reported desmostyliian specimens warrant re-evaluation because they are not so high crowned as the original specimens of *C. sookensis* from Canada. Also, several other species of primitive late Oligocene Desmostylia are now known from Japan and North America (Domning *et al.*, 1986; Inuzuka, 1989), and the teeth from Bahía de San Carlos and Punta San Telmo might represent one of them or some other as-yet unrecognized taxon. The postcranial bones from these localities need study, especially in light of the possibility that they might belong to some new taxon of aberrant cetacean.

There are several opportunities for future work relating to the Order Desmostylia in México. The Oligocene rocks throughout Baja California Sur can yield additional specimens that could aid in identifying the primitive desmostylians from Punta San Telmo. Any middle Miocene deposits on the Pacific coast of México could yield specimens that would elucidate the identities of the isolated specimens of both Paleoparadoxiidae and Desmostylidae that have been found in the past. The discovery of the new taxon of paleoparadoxiid in northern Baja California demonstrates the potential for this. And, finally, late Miocene deposits on the Baja California Peninsula should be investigated for any remains of desmostylians.

The early Miocene (*circa* 22 to 24 Ma) mysticetes from the mountains south of La Paz, at Rancho La Palma, near San Pedro, Baja California Sur

(González-Barba *et al.*, 1996; González-Barba and Schwennicke, in preparation) have not yet been cleaned for study or exhibit. Support is presently being sought through MRAH in La Paz for restoration of the specimens to facilitate their scientific study.

An attempt should be made to relocate the sirenian rib fragments that Müllerried reported (1932) from Chiapas, because their identities should be verified and further refined. The collecting site should be re-located and re-investigated for additional specimens and the geologic context should be determined.

Outcrops of the middle Miocene Ysidro Sandstone, Member of the Ysidro Formation in Baja California, appear to be rich in vertebrate fossils, and the remains of Sirenia are particularly abundant. The various localities should be re-collected, with careful documentation of the stratigraphic and geographic context. It is significant that the preliminary identifications of fossil specimens in the existing institutional collections from this rock unit indicate a high taxonomic diversity and excellent morphological preservation of the fossil vertebrates. More precise identifications of the specimens in these existing collections could be a significant subject of investigation.

Research on the middle Miocene vertebrate fauna from the Los Indios Member of the Rosarito Beach Formation is the masters and doctoral research of Francisco J. Aranda-Manteca (UABC; Aranda, 1990). The cetotheriid mysticetes were studied by Gustavo A. Gascón-Romero (UABC) for his Licenciatura and Masters degrees (Gascón-Romero, 1991, 1996, 1997; Gascón-Romero *et al.*, 1991a, 1991b, 1993a, 1994, 1997a), and that work is on-going. A grant that was recently awarded by the National Geographic Society to UABC will support collection and preparation of the Cetacea and other vertebrates from this deposit.

The middle Miocene marine vertebrates from the Tortugas Formation of the Vizcaino Peninsula provide the potential for much field work and research. The previously recorded localities should be re-checked in the field in an effort to more precisely define them, both geographically and stratigraphically. Field collecting should focus on efforts to obtain articulated and associated skeletons that will permit more precise identifications of the mammals. These activities would provide a better determination of the components of this important, southernmost middle Miocene marine assemblage in México, and would allow comparison with the better-known middle Miocene assemblages in California.

Collecting of the latest Miocene Isla de Cedros, Local Fauna from the Almejas Formation on Isla de Cedros, resumed in 1992 following a hiatus of 27 years. Three expeditions, sponsored by the National Geographic Society, the Foundation for Field Research, the Natural History Museum of Los Angeles County, and the Universidad Autónoma de Baja

California, Ensenada, were made by Mexican and US geologists and paleontologists in 1992, 1993, and 1994 (Barnes, 1992c, 1993d; Barnes and González-Barba, 1993; Barnes *et al.*, 1997). Specimens from these expeditions are housed in UABC FCM, and are presently under study by various student and professional researchers (Aranda-Manteca and Barnes, 1993a, 1995; Barnes, 1992c, 1993a, 1993b, 1993c, 1993f; Barnes and González-Barba, 1993; Barnes *et al.*, 1997; Barradas and Stewart, 1993; Gascón-Romero, 1997; Gascón-Romero and Aranda-Manteca, 1997; Gascón-Romero *et al.*, 1993b, 1997b; Stewart, 1997; Flores-Trujillo, 1998). The precise stratigraphic origin has been kept with the specimens, referencing stratigraphic units that were originally defined by Richard H. Tedford and published by Barnes (1984). The aggregate assemblage from the deposit has grown to more than 80 species, and this is now the best known marine vertebrate assemblage of latest Miocene age in the Pacific realm. Future field work is being planned by LACM and UABC to expand our knowledge of the fauna.

The Almejas Formation is also exposed on the mainland of Baja California on the Vizcaino Peninsula, however in this area it has been neither studied nor collected as intensely as it has on Isla de Cedros. Several localities have been recorded, but the stratigraphic and geographic data for most of them are poor. Unlike the situation on Isla de Cedros, members have not been designated within the Almejas Formation on the Vizcaino Peninsula, and precise geochronologic zonation has not been established for the deposit. Furthermore, although the outcrops of the Almejas Formation on the Vizcaino Peninsula have been generally correlated with those of the Almejas Formation on Isla Cedros (Mina, 1948; Durham and Allison, 1960), no precise correlation has been made between the two deposits. The localities within the Almejas Formation on the Vizcaino Peninsula must be more precisely defined, both geographically and stratigraphically. Future field collecting should be done to obtain articulated and associated skeletons that will permit more precise identifications of the mammals. This would provide a better determination of the taxa in these assemblages and would allow comparison with the better-known marine mammal fauna from Isla de Cedros. The fossil marine vertebrate localities in the latest Miocene or earliest Pliocene Refugio Formation in southern Baja California Sur, should be investigated further in order to expand the faunal list. The stratigraphy should be carefully studied to place the various localities into precise stratigraphic sequence.

The latest Miocene or earliest Pliocene Carrillo Puerto Formation in the northern Yucatán Peninsula is unusual because sirenians are the only marine mammals found in it to date. In 1996, representatives of ECOSUR, UNAM, USNM, and LACM returned to the type locality of *Corystosiren var-*

guezi, near Colonia Yucatán, and collected another dugongid cranium, and with it associated selachians and invertebrates (all deposited in UNAM) (Barnes and Domning, 1998). Many other skeletons and bones of dugongids remain exposed at the locality, and this amazing site merits further investigation and protection as part of México's patrimony. Although the limestone that encases the fossils is extremely hard, the fossils are well preserved and would be useful for ecologic, taxonomic, and morphologic studies. This is the most dense fossil accumulation of sirenians in all of México, and warrants designation as a natural landmark.

The early Pliocene age Salada Formation near Santa Rita and on the Llano de la Magdalena in Baja California Sur warrants more detailed stratigraphic investigations that will provide a framework for correlation of the fossil vertebrate faunas. The fauna was summarized by Barnes (1998b), and much more needs to be learned about this very interesting assemblage.

Víctor Flores-Olvera studied the cetacean assemblage from the middle Pliocene Tirabuzón Formation north of Santa Rosalía in Baja California Sur as part of his work toward a Licenciatura degree at UABCS (Flores-Olvera and Barnes, 1991). The low number of species indicates either that the assemblage is skewed or that not enough specimens have yet been collected. More field work should be done on the fauna in order to answer this question.

The unnamed terrace deposit of Pliocene age northwest of El Rosario in Baja California should be re-investigated and its geologic context should be determined more precisely. This deposit does contain fossil mollusks, and yielded the partial mandible referred to the ancestral Steller's sea cow, *Hydrodamalis cuestae*. The age has been cited variably as early Pliocene, questionably middle Pliocene, and late Pliocene. It would be important to obtain a more precise age for this significant southerly locality of *Hydrodamalis*, and to search for more materials of this sea cow and of other associated marine vertebrate taxa.

All of the outcrops of the late Pliocene San Diego Formation in northwestern Baja California should be continually investigated for fossil marine mammals. The prior discoveries in that area are much fewer than in the San Diego Formation in California, and it is unclear why. The threat of urbanization in the area lends a sense of urgency to efforts to collect in the San Diego Formation, in México as well as in the United States.

The unnamed Pleistocene deposits on Isla Tiburón have yielded only a single sea lion bone. The island should be re-investigated in an effort to determine the extent of the marine Pleistocene deposit and to locate additional fossil marine specimens.

Conclusions

Fossil marine mammal research in México has progressed remarkably in the past 20 years. At least 100 fossil marine mammal species are now recorded from México, of which 13 are based on Mexican holotypes. México's southerly fossil marine mammal assemblages differ from those that are found elsewhere in the North Pacific basin. Most of the fossil records are from the Baja California Peninsula; much more work needs to be done on the Mexican mainland. The fossil marine mammal record of México is virtually unknown during the early Miocene, late Miocene, and Pleistocene.

The late Oligocene El Cien Formation (*circa* 23 to 29 Ma) in Baja California Sur yields the oldest Cetacea in all México and the southernmost Oligocene marine mammal assemblage in the North Pacific basin. The cetacean assemblage resembles that of Late Oligocene age from the Olympic Peninsula in Washington by having primitive Odontoceti and both toothed and baleen-bearing Mysticeti. It differs from correlative assemblages from Hokkaido, Japan, which lack baleen-bearing Mysticeti, and from those in New Zealand, which lack toothed Mysticeti. Rancho La Palma, in the mountains south of La Paz, Baja California Sur, is the only site in México to yield latest Oligocene to earliest Miocene (*circa* 22 to 24 Ma) mysticetes, and is the southernmost marine mammal assemblage of this age in the eastern North Pacific. The early middle Miocene (*circa* 15 to 16 Ma) Isidro Formation at La Purísima and Punta Pequeña, Baja California Sur, yields pinnipeds, Cetacea, Desmostylia and Sirenia. The Rosarito Beach Formation at La Misión, Baja California, contains the most diverse middle middle Miocene (*circa* 13 to 15 Ma) marine mammal assemblage in México. The fossils are exceptionally well preserved, and impressions of baleen plates with a cetotheriid skull are the second oldest occurrence of such a rare fossil in the world. At Bahía Tortugas, Baja California Sur, the middle middle Miocene (*circa* 13 to 15 Ma) Tortugas Formation yields small but significant mammal assemblages, including pinnipeds, a desmostylian, and several taxa of odontocete and mysticete Cetacea. The latest Miocene (*circa* 6 to 9 Ma) Lower Member of the Almejas Formation on Isla de Cedros, Baja California, produces the most diverse fossil marine mammal assemblage in México and is a standard of comparison for assemblages of its age in the North Pacific realm. The mixture of near shore and pelagic mammals includes sirenians, pinnipeds, and cetotheriid and balaenopterid mysticetes, and odontocetes. The Almejas Formation and correlative parts of the Pisco Formation in Perú contain apparently antitropical (= bitemperate) taxon pairs of marine mammals, analogous to some living northern and southern hemisphere species pairs. The latest Miocene or earliest Pliocene

Carrillo Puerto Formation in northern Yucatán yields the geologically youngest Caribbean dugongid sirenians; all later Caribbean Sirenia are manatees (Trichechidae). Near Santa Rita, Baja California Sur, the Pliocene (*circa* 3 to 5 Ma) Salada Formation produces near shore marine mammals, including pinnipeds, odontocetes, and mysticetes. The Pliocene (*circa* 3 to 4 Ma) Tirabuzón Formation at Santa Rosalía, Baja California Sur, reveals a few pinnipeds, mysticete cetaceans, and abundant odontocetes, some possibly related to those living now in the Gulf of California, such as *Delphinus*, *Stenella*, and *Lagenorhynchus*, phocoenids, and two types of pygmy sperm whales.

The fossil pinniped record of México consists only of the Family Otariidae (in the broad sense, or the Superfamily Otarioidea of some authors), represented by the subfamilies Otariinae, Allodesminae, Imagtariinae, Dusignathinae, and Odobeninae. All Mexican fossil pinnipeds are from the Baja California Peninsula, the earliest being middle Miocene Imagtariinae (*Neotherium*) and Allodesminae (*Allodesmus*). Latest Miocene, Pliocene, and Pleistocene otariids are all Otariinae (*Thalassoleon*, *Zalophus*; fur seals and sea lions), Dusignathinae ("pseudo-walruses"), and Odobeninae (*Aivukus*, *Valenictus*; walruses). Some species of bizarre walrus-like pinnipeds exhibit extreme pachyostosis and osteosclerosis in their limb bones, possible buoyancy-control adaptations for feeding on bottom-dwelling invertebrates. Fossil true seals of the Family Phocidae are unknown in México, but should be found there because they have been found in California and Oregon, and because Caribbean monk seals, harbor seals, and elephant seals are part of the Recent fauna of México.

Fossil Cetacea are known in México from late Oligocene to Pliocene time. Whales of middle Eocene age might be present in the Tepetate Formation of Baja California Sur, but the fossils are merely fragments of large bones whose size suggests that they belong to Cetacea. Fossil Mysticeti are known from late Oligocene to late Pliocene in México. The early mysticetes, all from Baja California Sur, are both toothed and baleen-bearing species. late Oligocene tooth-bearing mysticetes belonging to the Family Aetiocetidae (aff. *Morawanocetus*, aff. *Aetiocetus*) and to an un-named family were contemporaries of early baleen-bearing mysticetes. A latest Oligocene or earliest Miocene site in Baja California Sur yields baleen-bearing mysticetes similar to the primitive cetotheriid, *Mauicetus*, from New Zealand. Typical Cetotheriidae, similar to cetotheriids found world-wide, occur in middle Miocene deposits of Baja California and Baja California Sur. The latest Cetotheriidae (aff. *Herpetocetus*, cf. *Nannocetus*) are found in latest Miocene deposits. Balaenopteridae are more derived mysticetes than the Cetotheriidae, and they succeeded the Cetotheriidae as the most diverse group of late

Cenozoic (and Recent) Mysticeti. They are typically of late Miocene to Recent age, and the living species are the rorquals (*Balaenoptera* spp.) and humpback (*Megaptera*). The family is known as early as the late Miocene elsewhere, but marine rocks of this age are unknown or not yet investigated in México. Balaenopterids are diverse and relatively abundant in the latest Miocene Isla de Cedros Local Fauna, where they occur with late-occurring members of the Cetotheriidae. The families Neobalaenidae (pygmy right whales), Balaenidae (right whales), and Eschrichtiidae (gray whales), are unknown as fossils in México. This is surprising, because the latter two families are represented in Mexican waters now.

The echolocating toothed whales, Odontoceti, are represented as fossils of late Oligocene to late Pliocene age in México. Late Oligocene odontocetes, contemporaries of the early Mysticeti, include at least three undescribed taxa. Two of these probably belong in the primitive Family Agorophiidae, and another may represent an undescribed family. Early Miocene Odontoceti are unknown in México, but middle Miocene assemblages contain odontocetes typical of that age elsewhere in the world. An extinct middle Miocene platanistoid (aff. *Pomatodelphis*) is represented by a long-snouted dolphin from Baja California Sur, and middle Miocene assemblages in Baja California Sur and Baja California contain various extinct, generalized delphinoids (*Kentriodon*, *Liolithax*) of the Family Kentriodontidae. By latest Miocene time, the Kentriodontidae had become replaced by early representatives of the modernized delphinoid families Monodontidae (*Denebola*; relatives of the beluga and narwhal) and Phocoenidae (*Piscolithax* spp., relatives of the harbor porpoises). The earliest member of the aberrant extinct Albireonidae, *Albireo whistleri*, is known from Baja California. The family Albireonidae now has a known fossil record spanning for 4 or 5 Ma, and left no living descendants. The distinctive anatomy of the highly evolved *A. whistleri* suggests that this family has a significant, yet presently undocumented prior evolutionary history. Pliocene assemblages contain abundant Delphinidae, including species of *Delphinus* or *Stenella*, and a species of *Lagenorhynchus*. Long-snouted Pontoporiidae (represented by living *Pontoporia*, the Franciscana, off the east coast of South America) were present in the eastern North Pacific (*Parapontoporia*) and the Gulf of California (aff. *Pontoporia*) around Baja California during the latest Miocene and Pliocene. Giant sperm whales, Family Physeteridae, are present in middle Miocene, latest Miocene, and Pliocene assemblages of the Baja California Peninsula, but the fossils are mostly incomplete and not specifically identifiable. Sperm whales live now around all the shores of México. Pygmy sperm whales (Family Kogiidae) are present in most latest Miocene and Pliocene deposits in Baja California. The oldest and

most primitive is *Praekogia*, from Baja California. Unnamed kogiid species, one of them closely related to the modern genus, *Kogia*, have been found in Baja California Sur. The odd pygmy sperm whale, *Scaphokogia* (Subfamily Scaphokogiinae) originally found in Peru, appears to be part of the Santa Rosalia Local Fauna of Baja California Sur. The Mexican fossil record lacks any Ziphiidae, although beaked whales now live in all waters surrounding México.

The probable early Miocene sirenians from Chiapas are the southernmost occurrence of fossil Sirenia in the North Pacific basin and the oldest occurrence of the order in México. Dugongid Sirenia are present in most middle Miocene and Pliocene deposits in México, and some assemblages contain more than one species. Toothed dugongids of the subfamilies Dugonginae (*Dioplotherium*, *Xenosiren*, *Corystosiren*) and Halitheriinae (*Metaxytherium*) presumably having a diet of sea grasses, are typical of the middle Miocene assemblages. The toothless, kelp-feeding hydrodamalines evolved from the Halitheriinae and replaced them in the latest Miocene and Pliocene, and the lineage led to the recently extinct, arctic Steller's sea cow, *Hydrodamalis gigas*. The hydrodamaline records in México demonstrate that *Hydrodamalis* was much more widely distributed in late Tertiary time, and that its historic Arctic distribution was relictual and a geologically recent phenomenon. Although manatees (Family Trichechidae) presently inhabit the coasts of the Gulf of México and the Caribbean, there are no fossils of this family known from México.

Desmostylians, quadrupedal, amphibious, herbivorous marine mammals, lived around the margins of the North Pacific Ocean from late Oligocene to late Miocene time (circa 28 to 10 Ma). Desmostylia occur in México only in Baja California, and this is consistent with the fact that their range is limited to the North Pacific Ocean. Late Oligocene teeth referred to *Cornwallius* from Baja California Sur are among the oldest known desmostylian remains. Middle Miocene assemblages in Baja California contain representatives of both of the more highly evolved families: Paleoparadoxiidae (*Paleoparadoxia*) and Desmostylidae (*Desmostylus*). The family Paleoparadoxiidae is represented by some isolated teeth and bones and by the as-yet undescribed, very important partial skeleton from the middle Miocene Rosarito Beach Formation in northern Baja California. All Mexican records of the family Desmostylidae are problematical, and most are only isolated teeth. Diagnostic characters that would differentiate the isolated teeth of the desmostylid genera *Kronokotherium*, *Desmostylus*, and *Vanderhoofius* have not yet been recognized, and, objectively, all finds of this nature in México are not presently identifiable at the generic level. Desmostylians have been found in deposits as young as 10 Ma in California and Japan, but the youngest occurrences of the order in México date to about 15 Ma.

Acknowledgments

I thank Dra. Marisol Montellano-Ballesteros and Dr. Joaquin Arroyo-Cabrales for organizing the symposium, "Paleomammalogy in México", which was part of the Seventh International Theriological Congress, held 6 to 11 September 1997 in Acapulco, México. I thank Dra. Montellano-Ballesteros and Dr. Arroyo-Cabrales for their invitation to prepare this paper as a result of that symposium and for their work in editing this volume and making its publication a reality. I thank Dra. Montellano-Ballesteros and Dr. Arroyo-Cabrales, Dr. Daryl P. Domning, M.C. Luis Espinosa-Arrubarrena, and Dr. Ismael Ferrusquía-Villafranca for their helpful comments on the text of this paper. For preparation of Figures 7, 8b, 9, and 11, I thank J. Patricia Lufkin (formerly of UCMP) and of Figure 8a, Wendy Smith (formerly of LACM). This study is the culmination of many years of work on the part of many persons. In the following words I attempt to acknowledge persons who played a major part in elucidating the fossil marine mammal record of México. I apologize to any persons whom I have omitted. Words cannot hope to convey, however, the camaraderie that this work has inspired, the warm hospitality that I have experienced during my times in México, and the frequent thrills of new discoveries in this fascinating land.

For sharing their knowledge about the fossil marine mammal records, fossil localities, and geology of México I am greatly indebted to Dr. Shelton P. Applegate, M.C. Francisco J. Aranda-Manteca, Dr. Joaquin Arroyo-Cabrales, Dr. David Aurióles-Gamboa, Dr. Robert L. Brownell, Jr., Dra. Ana Luisa Carreño, Dr. Oscar Carranza-Castañeda, M.C. Arturo Cruz-Marín, Dr. Daryl P. Domning, M.C. Luis Espinosa-Arrubarrena, Dr. Ismael Ferrusquía-Villafranca, Sr. Víctor J. Flores-Oivera, M.C. Gustavo A. Gascón-Romero, M.C. Gerardo González-Barba, M.C. Luis A. Herrera-Gil, M.C. George T. Jefferson, Mr. Robert E. Jones, Dr. Frank H. Kilmer, Dr. Jason A. Lillegraven, Dr. Samuel A. McLeod, Dr. John A. Minch, Dr. Edward D. Mitchell, M.C. Charles A. Repenning, M.C. Miguel A. Téllez-Duarte, Dr. Judith Terry Smith, Dr. Tobias Schwennicke, Dr. J.D. Stewart, Dr. Richard H. Tedford, Dr. Jorge Urbán-Ramírez, and Dr. David P. Whistler.

For access to collections under their care I thank the staff of IGM [UNAM], especially Dra. Ma. del Carmen Perrilliat-Montoya, and M.C. Katia González-Rodríguez; M.C. Luis A. Herrera-Gil, M.C. Gerardo González-Barba, and M.C. Arturo Cruz-Marín of the Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz; M.C. Francisco J. Aranda-Manteca and M.C. Gustavo A. Gascón-Romero of the Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada; Antrop. Aldo E. Piñeda-Geraldo of the Museo Regional de Antropología e Historia, La Paz; Dr. J. Howard Hutchison of the University of California Museum of Paleontology, Berkeley; and Dr. Michael O. Woodburne of the University of California, Riverside.

Many people have furthered this study by discovering important fossils in México. They include M.C. Luis Espinosa-Arrubarrena: Isla de Cedros, Bahía San Carlos, San Ignacio, and Santiago in Baja California Sur; on the 1974 Baja California Reconnaissance supported by the National Geographic Society: Dr. William Morris, Dr. Ismael Ferrusquía-Villafranca, Dr. Shelton P. Applegate, Mr. Michael T. Greenwald, Mrs. Mary J. Odano, and Mr. Harley J. Garbani; at San Juan de la Costa: M.C. Francisco J. Aranda-Manteca, Geol. Raul Agundez-Arce of ROFOMEX, Sr. Blas of ROFOMEX, M.C. Arturo Cruz-Marín; Sr. Dino Enrique of ROFOMEX, M.C. Gerardo González-Barba, M.C. Gustavo Gascón-Romero, M.C. Claudia Hernández, M.C. Aldo E. Piñeda-Geraldo, Sr. Sánchez of ROFOMEX, Lic. Victor Sevilla-Unda; at Magdalena Plain: Dr. Robert Demetron; at La Misión: Mr. James Ashby, M.C. Francisco J. Aranda-Manteca, Miss Claudia Aranda, Miss Aura Aranda, M.C. Carmen Aranda, Mr. Christian J. Barnes, Ms. Susan E. Barnes, Mr. Héctor Barradas, Oc. Hugo E. Brodziak-Ochoa, Oc. Isabel Cárdenas-Oteiza, Mr. Robert L. Clark, Ms. Denise V. Diveley, Lic. Juan Gabriel Flores-Trujillo, Dr. R. Ewan Fordyce, Oc. Oscar Sergio Frey-Menéndez, Elizabeth Tatiana Garcia, M.C. Gustavo A. Gascón-Romero, Miss Sofía Gómez-Vallarta, M.C. Gerardo González-Barba, Lic. Alejandro E. Hernández-Rosado, Dr. J. Howard Hutchison, Ms. M. Louise Kearin, Dr. Jason A. Lillegraven, Dr. John A. Minch, Lic. Rolando Petterson-Rodríguez, Miss Selene Percino Figueroa, Gonzalo Pablo Rodríguez-Moreno, Lic. Susy J. Sánchez-Gutiérrez, Javier Santiago, Dr. J.D. Stewart; at Santa Rosalía: Dr. Shelton P. Applegate, Sr. José Manuel Nava, Sr. Carlos Navarro, and Dr. Omar Vidal; on the Vizcaino Peninsula: Lic. Carlos Avecilla and Dr. Gaël Troughton; and at Isla de Cedros: Dr. Shelton P. Applegate, Ms. Mary Amelot, Hector Barradas, Miss Jody Bender, Oc. Hugo E. Brodziak-Ochoa, Oc. Isabel Cárdenas-Oteiza, Mr. Robert L. Clark, M.C. Arturo Cruz-Marin, Dr. Thomas A. Deméré, M.C. Luis Espinosa-Arrubarrena, Lic. Juan Gabriel Flores-Trujillo, Oc. Oscar Sergio Frey-Menéndez, Elizabeth Tatiana Garcia, M.C. Gerardo González-Barba, Miss Sofía Gomez-Vallarta, Mr. Pete Haynes, Mrs. Rhodora Haynes, Lic. Alejandro E. Hernández-Rosado, M.C. George T. Jefferson, Ms. Marian L. Kearin, Dr. Frank H. Kilmer, M.C. Silvia R. Manzanilla-Naim, Dr. Samuel A. McLeod, Dr. John A. Minch, Lic. Rolando Petterson-Rodríguez, Lic. Susy J. Sánchez-Gutiérrez, Javier Santiago, Dr. J.D. Stewart, Dr. Richard H. Tedford, Dr. David P. Whistler, and many other participants on the expeditions from UABC and people who participated in an expedition organized by the Foundation for Field Research. For making it possible to collect sirenians near Colonia Yucatán in 1996, I thank the following persons and institutions: Dr. Joaquín Arroyo-Cabrales (INAH), M.C. Benjamín Morales-Vela, Lic. David Olivera, and Lic. Gerardo Rivas-Hernández (ECOSUR), M.C.

Joel Gabriel Ortega-Ortiz (UNAM), Dr. Daryl P. Domning (USNM), and Ms. Marian L. Kearin, and Dr. Samuel A. McLeod (LACM).

This study was made possible by support and assistance from the following institutions and organizations: Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur (M.C. Víctor M. Gómez-Muñoz); El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo (M.C. Benjamín Morales-Vela); the Foundation for Field Research, Alpine, California (Mr. Thomas Banks); Instituto Nacional de Antropología e Historia (Dr. Joaquín Arroyo-Cabral, Dra. Lorena Mirambel, M.C. Julia Bendemez, M.C. Jorge L. Amao-Manríquez); John A. Minch and Associates, Mission Viejo, California (Dr. John A. Minch); the Museo Regional de Antropología e Historia, La Paz (Antrop. Aldo E. Pineda-Geraldo); the National Geographic Society (Grant No. 4461-91 and No. 4979-93 [both for Isla de Cedros], and No. 5848-97 [for La Misión]); the Natural History Museum of Los Angeles County and its Foundation (Dr. James Powell); Roca Fosforica Mexicana [ROFOMEX, FertiNal], San Juan de La Costa (Ing. Jaime Navarrete); the Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada; the Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz (M.C. Jesús Druk-González, M.C. Javier Gaitán-Morán, M.C. Giovanni Malagrino-Lumare, Dr. Jorge Urbán-Ramírez); the University of California Museum of Paleontology, Berkeley; and the Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, México City (Dr. Enrique Martínez-Hernández, Dra. Ma. del Carmen Perrilliat-Montoya).

Historia evolutiva de los mamíferos marinos fósiles de México

Los mamíferos marinos fósiles de México son más numerosos y diversos que lo que puede apreciarse del registro publicado; y aunque la investigación ha progresado notoriamente en los últimos 25 años, el estudio está todavía en estado formativo. Varios nuevos descubrimientos excitantes de mamíferos marinos fósiles han sido dados a conocer recientemente en reuniones, y pronto éstos serán completamente documentados en estudios que se están desarrollando. Todos los grupos de mamíferos marinos fósiles que son conocidos en la República Mexicana se resumen aquí, y se espera que esta sea una guía para la investigación que ha sido hecha en el pasado y un estímulo para investigaciones en el futuro.

El primer mamífero marino fósil registrado para México fue una vaquita marina (dugongo), *Dioplotherium allisoni* (Kilmer, 1965). Ahora por lo menos 101 taxa de mamíferos marinos fósiles, extendiendo atrás a los tiempos del Oligoceno tardío (circa de 28 Ma) son conocidos para

México y de éstos 13 son especies que fueron nombradas con base a holotipos mexicanos.

Las asociaciones de mamíferos marinos fósiles más sureñas de México difieren de aquellas que se encuentran en otras partes de la cuenca del Pacífico Norte. Apparently esto refleja tanto las diferencias latitudinales como patrones paleobiogeográficos. A medida que aprendemos más acerca de los mamíferos marinos fósiles de México los patrones generales serán discernibles.

El registro de mamíferos marinos fósiles mexicanos consiste principalmente de taxa pacíficos porque casi todos los depósitos con mamíferos marinos están en la península de Baja California. El registro de mamíferos marinos fósiles conocidos del Atlántico de México está restringido a los sirenios que provienen de rocas de lo más tardío del Mioceno de la Península de Yucatán.

Las faúnnulas de mamíferos marinos fósiles de México pueden ser reunidas en asociaciones agregadas, algunas constituyendo faunas locales (Fig. 1), y así revelar un esbozo de la evolución de los mamíferos marinos en México. Esta revisión intenta ser de naturaleza taxonómica principalmente. En el siguiente texto se discute los mayores grupos taxonómicos de mamíferos marinos fósiles de la República Mexicana, y las localidades que los produjeron. La agregación de las asociaciones de mamíferos marinos fósiles en México fue revisada geocronológicamente por Barnes (1998b), y esto proporcionó un marco geológico para el registro de mamíferos marinos fósiles. Las asociaciones están brevemente resumidas aquí en secuencia geocronológica (Fig. 2) y proporciona un bosquejo para las siguientes discusiones de varios grupos de mamíferos marinos. También se presenta una clasificación sintética (sintetizada) de todos los taxa de mamíferos marinos fósiles conocidos para México. La sección de literatura citada incluye todos los títulos relacionados con los mamíferos marinos fósiles de México.

Los pinípedos han sido previamente descritos de muy pocos depósitos marinos mexicanos, pero una diversidad moderada de pinípedos otarioideos fósiles mexicanos ha sido encontrada en rocas que abarcan desde el Mioceno medio al Pleistoceno. Están representadas las subfamilias Otariinae, Allodeminae, Imagotariinae, Dusignathinae, y Odobeninae, pero los únicos pinípedos mexicanos que han sido nombrados o identificados a nivel de especie son un lobo marino (Otariinae) y una morsa (Odobeninae) de edad miocénica más tardía de la Isla de Cedros. Actualmente no se tiene ningún registro mexicano de los primitivos enaliarctinae, o de los desmatophocinae derivados. Las verdaderas focas (Phocidae), aunque habitantes de las costas atlánticas y pacíficas de México durante el Holoceno, todavía son desconocidas en el registro fósil mexicano.

Los herbívoros, cuadrúpedos, anfibios desmostílidos son comparativamente abundantes en las asociaciones de mamíferos marinos fósiles mexicanos. Desmostílidos del Oligoceno tardío de Baja California están cronológicamente entre los representantes más antiguos de este orden extinto. También las familias más derivadas de desmostílidos, Paleoparadoxiidae y Desmostilidae, están presentes en depósitos del Mioceno medio, pero no son conocidas de depósitos del Mioceno tardío como en California y Japón. Esto puede atribuirse a la escasez de depósitos del Mioceno tardío en México.

Los sirénidos (dugongos y vaquitas marinas) están presentes, son comparativamente abundantes en casi todas las asociaciones de mamíferos marinos mexicanos de edad miocénica temprana-pliocénica, pero son desconocidos de depósitos que bordean el Golfo de California. Los dugongos persistieron por lo menos hasta los tiempos del Mioceno más tardío (circa 6 Ma) en la costa de Yucatán. Hoy en día el orden está representado ahí solamente por los manatíes (Trichechidae), pero no hay ningún registro fósil de esta familia en ningún lugar en México.

Los cetáceos son los mamíferos más abundantes en los depósitos marinos cenozoicos mexicanos. Diversos y primitivos los odontocetos del Oligoceno tardío de Baja California Sur, pueden elucidar los orígenes de las familias posteriores de odontocetos y quizás el origen de la ecolocación. Unos pocos delfines raros, platanistoides y delfinoideos kentriodóntidos (relacionados a los ancestros de los delfines posteriores, marsopas y belugas) están presentes en depósitos del Mioceno medio de Baja California. La marsopa (*Phocoenidae*) más primitiva conocida, *Piscolithax tedfordi*, proviene de lo más tardío del Mioceno de la Isla de Cedros, Baja California. Las marsopas (familia *Phocoenidae*) fueron relativamente abundantes durante el Mioceno tardío y el Plioceno a lo largo de la costa occidental de México y en el Golfo de California. Los delfines de hocico largo (familia *Pontoporiidae*) relacionados al sudamericano *Pontoporia*, estuvieron presentes en el Mioceno tardío y Plioceno en la costa occidental de Baja California, y bordeando el Golfo de California. Estos fueron probablemente los cetáceos más ubicuos cerca de la costa de este tiempo en el Pacífico nor-oriental. De la misma manera monodóntidos relacionados a las belugas recientes están presentes en los mismos depósitos en Baja California, incluyendo los registros más septentrionales de la familia.

Delfines marinos (familia *Delphinidae*), relacionados a los recientes *Delphinus*, *Stenella* y *Lagenorhynchus*, están presentes en depósitos pliocénicos en la costa oeste de México y en el Golfo de California. La aparición repentina de estos delfines derivados en este tiempo es consistente con el patrón observado mundialmente.

Las ballenas con pico (Ziphiidae) existieron durante el Terciario tardío, pero esta familia es todavía desconocida en el registro fósil mexicano. Los cachalotes (Physeteridae) están presentes, pero son raros en rocas mexicanas del Mioceno medio, lo más tardío del Mioceno, y del Plioceno, están representados por dientes y perióticos. En contraste, los cachalotes enanos (Kogiidae), son relativamente comunes en rocas de lo más tardío del Mioceno y Plioceno de la península de Baja California. Varios mysticetes primitivos con dientes de edad oligocénica tardía de Baja California, pertenecen a la familia Aetiocetidae y a otras familias todavía no definidas. Sus contemporáneos fueron varias especies de mysticetes con barbas (baleen) de diferentes tamaños; cetotéridos o miembros de familias no reconocidas. Estudios futuros revelarán los fascinantes patrones de diversidad temprana de los mysticetes, así como la taxonomía de los mysticetes con dientes, y el modo de adquisición del mecanismo único de alimentación- la ballena (baleen). Como en otras partes, los depósitos del Mioceno medio y Plioceno mexicano incluyen mysticetes con ballena de pequeño y mediano tamaño de la familia Cetotheriidae que son relativamente comunes. En el Mioceno más tardío y Plioceno los cetotéridos fueron sucedidos por mysticetes más derivados que poseían ballena de la familia Balaenopteridae, un fenómeno mundial en ese tiempo. No hay registro fósil de ballenas grises (familia Eschrichtiidae) o de ballenas francas (familia Balaenidae) en México. Estas ballenas son conocidas como fósiles en otros lugares y deberían esperarse en sedimentos de edad apropiada para México.

Literature cited

- Addicott, W. O., "Provincial middle and late Tertiary molluscan stages, Temblor Range, California", in E.H. Stinmeyer (ed.), "Proceedings of the Pacific Coast Miocene Biostratigraphic Symposium", Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, 1972, pp. 1-26.
- Applegate, S. P., "Phyletic studies; Part I; Tiger Sharks". Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista: 1978, pp. 55-64..
- Applegate, S. P., "The El Cien Formation, strata of Oligocene and Early Miocene age in Baja California Sur". Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista 6: 1986, pp.145-162.
- _____, and L. Espinosa-Arrubarrena. 1981. "The geology and selachian paleontology of Loma de Tirabuzón (Corkscrew Hill), Santa Rosalia, B.C.S.", in L. Ortleib (ed.), "Geology of northwestern México and southern Arizona". Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México, 1981, pp. 257-263.

- _____, I. Ferrusquía-Villafranca, and L. Espinosa-Arrubarrena, "Preliminary observations on the geology and paleontology of the Arroyo Tiburón area, Bahía de Asunción, Baja California Sur, México", in P. L. Abbott, and R. G. Gastil (eds.), "Baja California Geology, Field Guides and Papers", Geological Society of America Annual Meeting Guidebook, Department of Geological Sciences, San Diego State University, San Diego, California, 1981, pp. 113-115.
- _____, and E. C. Wilson, "Correlation of fossiliferous Upper Oligocene or Lower Miocene sections at San Telmo Point and Arroyo Guadalupe, Baja California Sur, Mexico, and a possible new phosphate source". Resúmenes, III Congreso Latinoamericano de Geología, México, D.F., México, 1976, p. 6.
- Anonymous (L. G. Barnes), "Paleontology excavations in Washington State and Mexico". Terra, Natural History Museum of Los Angeles County 30: 1976, pp. 46-47.
- Aranda-Manteca, F. J., "Aspectos paleoceanográficos y paleoecológicos de los fósiles del Mioceno, la Mesa La Misión, Baja California, México". Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología 3: 1990 pp. 97-116.
- _____, and L. G. Barnes, "Nuevo registro de sirénidos halitheriine de Baja California y California. [New records of halitheriine sirenians from Baja California and California.] Programa y Resúmenes, Abstracts", XVI Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Nuevo Vallarta, Nayarit, México, April, 1991a, p. 2.
- _____, "Nuevo registro de sirénidos halitheriine de Baja California y California". [New records of halitheriine sirenians from Baja California and California.] Resúmenes, Primera Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California (First International meeting on Geology of the Baja California Peninsula), La Paz, Baja California Sur, México, April, 1991, p. 6-7.
- _____, "El primer reporte del pinípedo especializado, *Allodesmus* (Otariidae; Allodesminae), del Mioceno medio en México. [The first record of the specialized Middle Miocene pinniped, *Allodesmus* (Otariidae; Allodesminae), in Mexico.] Programa", XVII Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Sociedad Mexicana para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Baja California Sur, México, April, 1992.
- _____, "Nuevos especímenes de la beluga fósil, *Denebola* Barnes, 1984 (Cetacea, Monodontidae), de Isla de Cedros, México. [New specimens of the fossil beluga, *Denebola* Barnes, 1984 (Cetacea; Monodontidae), from Isla de Cedros, México.] Memorias, Segunda Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, 19-23 April 1993.

- _____, "El primer reporte del desmostyliano, *Paleoparadoxia* (Mammalia; Desmostylia), del Mioceno Medio en México. [The first record of the Middle Miocene desmostylian, *Paleoparadoxia* (Mammalia; Desmostylia), in México.] Resúmenes - Abstracts", XVIII Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Sociedad Mexicana para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Baja California Sur, México, 4-7 May 1993b, p. 1.
- _____, "Los mamíferos marinos de edad Mioceno Tardío en la Formación Almejas en Isla de Cedros, Baja California, México. [Late Miocene marine mammals of the Almejas Formation on Isla de Cedros, Baja California, Mexico.] Programa y Resúmenes", XX Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Sociedad Mexicana para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Baja California Sur, México, 18 - 22 April 1995, p. 26.
- _____, "Nuevo desmostiliano (Mammalia: Desmostylia) del Mioceno Medio. Programa y Resúmenes", XI Simposium Internacional de Biología Marina, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México, 18-22 November 1996:pp. 0-106.
- _____, "*Jamilcotatus kumiaica*, a new genus and species of middle Miocene desmostylian. *Jamilcotatus kumiaica*, género y especie nuevos de desmostiliano del Mioceno Medio". Memoria del VI Congreso Nacional de Paleontología, Resúmenes, Sociedad Mexicana de Paleontología, A.C., México, D.F., México, 11-13 February 1998a, p. 4-6.
- _____, "Functional morphology of a giant middle Miocene paleoparadoxiid from Baja California, Mexico". Program of the Desmostylian Symposium, Annual Meeting of the Fossil Research Society of Japan, Ashoro Museum of Paleontology, Ashoro-cho, Hokkaido, Japan, 22-23 August 1998, 1998b.
- _____, and D. P. Domning. "Sirénido del Mioceno medio de Baja California, México". Resúmenes, VII Congreso Nacional de Oceanografía, Ensenada, Baja California, México, 1987a, p. 319.
- _____, and D. P. Domning. "Distribución de los sirénidos del Mioceno medio (género *Metaxytherium*)". Resúmenes, VII Congreso Nacional de Oceanografía, Ensenada, Baja California, México, 1987b, p. 339.
- _____, and L. G. Barnes, "*Metaxytherium* (Mammalia, Sirenia) from California and Baja California". Journal of Vertebrate Paleontology 11 1991 (supplement to no. 3, abstracts):15A.
- _____, "A new middle Miocene sirenian of the genus *Metaxytherium* from Baja California and California: relationships and paleobiogeographic implications. Contributions in Marine Mammal Paleontology

Honoring Frank C. Whitmore, Jr., A. Berta, and T. A. Deméré, (eds.), Proceedings of the San Diego Society of Natural History 29: 1994, pp. 191-204.

_____, and S. J. Sánchez-Gutiérrez, "Sedimentología del Miembro Inferior de la Formación Almejas en Isla Cedros, Baja California, México. [Sedimentology of the Lower Member of the Almejas Formation on Cedros Island, Baja California, Mexico.]" Memorias de la IV Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, México, 6-9 April 1997.

_____, and M. A. Téllez-Duarte. "Paleoecology of the San Diego Formation at La Joya, Baja California". Geologic studies in Baja California, Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Book 63, 1989.

Ashby, J. R., Jr., "Vertebrate paleoecology of the late Pliocene Arroyo Salada Local Fauna, Baja California Sur, México". Ciencias Marinas 13: 1987 pp.23-30.

_____, "Miocene tectonostratigraphic history of the Rosarito Beach Basin, northwestern Baja California: Implications for the early tectonic development of the southern California Continental Borderland". Masters Thesis, University of California at Los Angeles, 1989, 149 pp, 1 map.

Barnes, L. G., "Comments on the Phocoenidae". Abstract, Geological Society of America, Cordilleran Section, meeting in Riverside, California. Abstracts with Programs 3(2):79, 1971.

_____, "Late Tertiary Cetacea of the northeast Pacific Ocean". Ph.D. Dissertation, University of California, Berkeley, 1972, 494 pp.

_____, "Pliocene cetaceans of the San Diego Formation", San Diego, California, in A. Ross and R. J. Dowlen (eds.), "Studies of the Geology and Geologic Hazards of the Greater San Diego Area, California". Field Trip Guidebook, San Diego Association of Geologists and Association of Engineering Geologists, 1973a, pp. 37-42

_____, "*Praekogia cedrosensis*, a new genus and species of fossil pygmy sperm whale from Isla Cedros, Baja California, Mexico". Contributions in Science, Natural History Museum Los Angeles County 247:1973b, pp.1-20 [Spanish summary].

_____, "Outline of eastern North Pacific fossil cetacean assemblages". Systematic Zoology 25:1977, pp. 321-343 [for December 1976].

_____, "A review of *Lophocetus* and *Liolithax* and their relationships to the delphinoid family Kentriodontidae (Cetacea: Odontoceti)". Natural History Museum of Los Angeles County Science Bulletin 28: 1978, pp. 1-35.

_____, "Fossil enaliarctine pinnipeds (Mammalia: Otariidae) from Pyramid Hill, Kern County, California". Contributions in Science,

- Natural History Museum Los Angeles County 318: 1979, pp. 1-41.
- _____, "Neogene zoogeography of North Pacific fossil cetaceans".
Bulletin of Marine Science 33: 1983, p. 777.
- _____, "Fossil odontocetes (Mammalia: Cetacea) from the Almejas
Formation, Isla Cedros, Mexico". PaleoBios [Museum of
Paleontology, University of California] 42: 1984, pp. 1-46.
- _____, "Evolution, taxonomy and antitropical distributions of the por-
poises (Phocoenidae, Mammalia)". Marine Mammal Science 1:
1985a, pp. 149-165.
- _____, "Fossil pontoporiid dolphins (Mammalia: Cetacea) from the
Pacific coast of North American", Contributions in Science, Natural
History Museum Los Angeles County 363: 1985b, pp. 1-34.
- _____, "The Late Miocene dolphin *Pithanodelphis* Abel, 1905 (Cetacea:
Kentriodontidae) from California". Contributions in Science, Natural
History Museum of Los Angeles County 367: 1985c, pp. 1-27.
- _____, "Miocene and Pliocene albireonid dolphins (Cetacea: Odontoceti)
from the eastern North Pacific Ocean". Abstracts (No. 124), Southern
California Academy of Sciences, Annual Meeting, California State
University, Northridge, 6-7 May, 1988, Abstract No. 124, 1988a.
- _____, "Late Tertiary albireonid dolphins (Cetacea: Odontoceti) from
the North Pacific Ocean". Journal of Vertebrate Paleontology 8(sup-
plement to no. 3, abstracts):8A, 1988b.
- _____, "A new enaliarctine pinniped from the Astoria Formation,
Oregon; and a classification of the Otariidae (Mammalia: Carnivora)".
Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles
County 403: 1989, pp. 1-26.
- _____, "A new Miocene enaliarctine pinniped of the genus *Pteronarctos*
(Mammalia: Carnivora) from the Astoria Formation, Oregon".
Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles
County 422: 1990, pp. 1-20.
- _____, "The fossil marine vertebrate fauna of the latest Miocene
Almejas Formation on Isla Cedros, Baja California, Mexico".
Resúmenes, Primera Reunión Internacional sobre Geología de la
Península de Baja California (First International meeting on Geology
of the Baja California Peninsula.), La Paz, Baja California Sur, México,
April, 1991, p. 10-11.
- _____, 1992a. The fossil marine vertebrate fauna of the latest Miocene
Almejas Formation, Isla Cedros, Baja California, México", in A.
Carrillo-Chávez, and A. Álvarez-Arellano (eds.), "Primera Reunión
Internacional sobre Geología de la Península de Baja California",
Memorias, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Baja
California Sur, México, 1992a, pp. 147-166.
- _____, "Registro paleontológico de los Pontoporiidae (Cetacea:

- Natural History Museum Los Angeles County 318: 1979, pp. 1-41.
- _____, "Neogene zoogeography of North Pacific fossil cetaceans". *Bulletin of Marine Science* 33: 1983, p. 777.
- _____, "Fossil odontocetes (Mammalia: Cetacea) from the Almejas Formation, Isla Cedros, Mexico". *PaleoBios* [Museum of Paleontology, University of California] 42: 1984, pp. 1-46.
- _____, "Evolution, taxonomy and antitropical distributions of the porpoises (Phocoenidae, Mammalia)". *Marine Mammal Science* 1: 1985a, pp. 149-165.
- _____, "Fossil pontoporiid dolphins (Mammalia: Cetacea) from the Pacific coast of North American", *Contributions in Science, Natural History Museum Los Angeles County* 363: 1985b, pp. 1-34.
- _____, "The Late Miocene dolphin *Pithanodelphis* Abel, 1905 (Cetacea: Kentriodontidae) from California". *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 367: 1985c, pp. 1-27.
- _____, "Miocene and Pliocene albireonid dolphins (Cetacea: Odontoceti) from the eastern North Pacific Ocean". Abstracts (No. 124), Southern California Academy of Sciences, Annual Meeting, California State University, Northridge, 6-7 May, 1988, Abstract No. 124, 1988a.
- _____, "Late Tertiary albireonid dolphins (Cetacea: Odontoceti) from the North Pacific Ocean". *Journal of Vertebrate Paleontology* 8(supplement to no. 3, abstracts):8A, 1988b.
- _____, "A new enaliarctine pinniped from the Astoria Formation, Oregon; and a classification of the Otariidae (Mammalia: Carnivora)". *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 403: 1989, pp. 1-26.
- _____, "A new Miocene enaliarctine pinniped of the genus *Pteronarctos* (Mammalia: Carnivora) from the Astoria Formation, Oregon". *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 422: 1990, pp. 1-20.
- _____, "The fossil marine vertebrate fauna of the latest Miocene Almejas Formation on Isla Cedros, Baja California, Mexico". *Resúmenes, Primera Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California* (First International meeting on Geology of the Baja California Peninsula.), La Paz, Baja California Sur, México, April, 1991, p. 10-11.
- _____, 1992a. The fossil marine vertebrate fauna of the latest Miocene Almejas Formation, Isla Cedros, Baja California, México", in A. Carrillo-Chávez, and A. Álvarez-Arellano (eds.), "Primera Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California", *Memorias, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Baja California Sur, México*, 1992a, pp. 147-166.
- _____, "Registro paleontológico de los Pontoporiidae (Cetacea:

Odontoceti) del Pacífico; implicaciones paleobiogeográficas, paleoecológicas y sistemáticas. [Paleontologic record of Pacific Pontoporiidae (Cetacea: Odontoceti); implications for paleobiogeography, paleoecology, and systematics.]” Programa, XVII Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Sociedad Mexicana para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Baja California Sur, México, April, 1992b.

_____, “Latest Miocene marine vertebrates from the Almejas Formation, Isla de Cedros, Baja California, México”. Journal of Vertebrate Paleontology 12(supplement to no. 3, abstracts):18A, 1992c.

_____, “Nueva información sobre el marsopa fósil primitiva, *Piscolithax tedfordi* (Cetacea; Phocoenidae), de Isla de Cedros, México. [New information on the primitive fossil porpoise, *Piscolithax tedfordi* (Cetacea; Phocoenidae), from Isla de Cedros, México.]” Memorias, Segunda Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, 19-23 April 1993a.

_____, “Nueva información sobre el esqueleto de la marsopa fósil primitiva, *Piscolithax tedfordi* (Cetacea; Odontoceti; Phocoenidae), de Isla de Cedros, México. [New information on the skeleton of the primitive fossil porpoise, *Piscolithax tedfordi* (Cetacea; Odontoceti; Phocoenidae), from Isla de Cedros, Mexico.]” Resúmenes - Abstracts, XVIII Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Sociedad Mexicana para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Baja California Sur, México, 4-7 May 1993, p. 2.

_____, “Osteology of the most primitive known porpoise, late Miocene *Piscolithax tedfordi* Barnes, 1984, (Cetacea; Phocoenidae), from Isla de Cedros, México. Journal of Vertebrate Paleontology 13(supplement to no. 3, abstracts):25A 1993c.

_____, “Vertebrados marinos fósiles de la formación Almejas en Isla de Cedros, Baja California, México”. V Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Baja California Sur, 27 September-1 October, Abstracts and Program, 1993d, p. 139.

_____, “Fossil pinnipeds, including walruses, from near Santa Rita, Baja California Sur, México”. Memoria del IV Congreso Nacional de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología, A.C., México City, México, 20-22 October 1993, p. 19.

_____, “Implications for phocoenid evolution and phyletic relationships as suggested by the primitive Late Miocene fossil porpoise, *Piscolithax tedfordi*, from Isla de Cedros, México”. Abstracts, Tenth

- Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Galveston, Texas, 11-15 November 1993, p. 25.
- _____, "Pinípedos fósiles, incluidas morsas, cerca de Santa Rita, Baja California Sur, México. [Fossil pinnipeds, including walruses, from near Santa Rita, Baja California Sur, México.]" Resúmenes - Abstracts, XIX Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Sociedad Mexicana para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Baja California Sur, México, 15-18 May 1994, p. 1.
- _____, "A Pliocene pinniped assemblage, including strange new walruses, from near Santa Rita, Baja California Sur, México". *Journal of Vertebrate Paleontology* 14(supplement to no. 3, abstracts):16A, 1994b.
- _____, "Fossil pinnipeds, including walruses, from the Salada Formation near Santa Rita, Baja California Sur, Mexico. Pinípedos fósiles, incluyen morsas, de la Formación Salada cerca de Santa Rita, Baja California Sur, México". Libro de Resúmenes, Abstracts, Tercera Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California, Universidad Autónoma de Baja California Sur, 17-21 April, 1995, p. 17-18.
- _____, "Fossil evidence of the evolutionary transition between two major taxa: the origin of mysticetes from archaeocetes". Resúmenes, XI Simposium Internacional de Biología Marina, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México, 18-22 November 1996, p. 1-107.
- _____, "Evolution and adaptation of marine mammals in the Pacific rim". *Journal of Fossil Research* 30:1997a, pp. 48-54.
- _____, "The fossil marine mammals of México". Seventh International Theriological Congress, Abstracts of Oral and Poster Papers, Acapulco, México, September 6-11, 1997, p. 39-40.
- _____, "The earliest desmostylid (Early Miocene) from California: morphology and taxonomy". Program of the Desmostylian Symposium, Annual Meeting of the Fossil Research Society of Japan, Ashoro Museum of Paleontology, Ashoro-cho, Hokkaido, Japan, 22-23 August 1998.
- _____, "The sequence of fossil marine mammal assemblages in México", in O. Carranza-Castañeda, and D. A. Córdoba-Méndez (eds.), "Avances en Investigación. Paleontología de Vertebrados. Publicación Especial 1", Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, Hidalgo, México, 1998b, pp. 26-79.
- _____, and F. J. Aranda-Manteca. "Nuevos desmostylianos del Mioceno medio de Baja California, México y California, U.S.A. [New Middle Miocene desmostylians from Baja California, Mexico, and

California, U.S.A.]. Memorias de la IV Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, México, 6-9 April 1997.

_____, "New middle Miocene desmostylians (Mammalia, Desmostylia) from Baja California and California. [Nuevos desmostylianos (Mammalia, Desmostylia), del Mioceno Medio, de Baja California y California.]" Programa y Resúmenes, XXII Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Sociedad Mexicana para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Nuevo Vallarta, Nayarit, México, 27 April-1 May 1997, p. 40.

_____. "New middle Miocene Paleoparadoxiidae (Mammalia, Desmostylia) from Baja California and California". Journal of Vertebrate Paleontology 17(supplement to 3, abstracts):30A-31A, 1997c.

_____, G. A. Gascón-Romero, and A. E. Hernández-Rosado, "Desarrollo del proyecto de rescate paleontológico en Isla Cedros, Baja California, México. [Development of the paleontological collecting project at Cedros Island, Baja California, Mexico.]" Memorias de la IV Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, México, 6-9 April 1997.

_____ and M. A. Téllez-Duarte, "Descubrimiento de un pinípedo Imagotariinae (Carnivora; Otariidae) primitivo fósil en Baja California. [Discovery of a primitive fossil imagotariine pinniped (Carnivora; Otariidae) from Baja California.]" Programa, XVII Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Sociedad Mexicana para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Baja California Sur, México, April, 1992.

_____ and T. A. Deméré, "A new beluga-like monodontid (Mammalia: Cetacea) from the Upper Miocene San Mateo Formation, Oceanside, California". Journal of Vertebrate Paleontology 11 (supplement to no. 3, abstracts):15A, 1991.

_____ and D. P. Domning, "Sirenios (Dugongidae) fósiles cerca de Colonia Yucatán, México. [Fossil dugongid sirenians from near Colonia Yucatán, México.]" Programa y Resúmenes, XXIII Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Sociedad Mexicana para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Xcaret, Quintana Roo, México, 20 - 24 April 1998, p. 12.

_____, F. J. Aranda-Manteca and J. L. Goedert, "The stratigraphic, chronologic, and paleoclimatic ranges of Desmostylia from the west coast of North America". Program of the Desmostylian Symposium, Annual Meeting of the Fossil Research Society of Japan, Ashoro Museum of Paleontology, Ashoro-cho, Hokkaido, Japan, 22-23 August 1998.

- _____ and C. E. Ray, "Status of studies on fossil marine mammals". *Marine Mammal Science* 1: 1985, pp. 15-53.
- _____ and J.L. Goedert. "Marine vertebrate paleontology on the Olympic Peninsula". *Washington Geology* 24: 1996, pp. 17-25.
- _____ and G. González-Barba, "Informe de avance del proyecto de Isla de Cedros". *Memorias, Segunda Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California*, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, 19-23 April 1993.
- _____ and K. Hirota, "Miocene pinnipeds of the otariid subfamily Allodesminae in California and Japan; systematics and biogeography". Abstracts, 29th International Geological Congress, Kyoto, Japan, August 1992, vol. 2, p. 350.
- _____, and K. Hirota. "Miocene pinnipeds of the otariid subfamily Allodesminae in the North Pacific Ocean: systematics and relationships". *The Island Arc* [Thematic Issue: Evolution and Biogeography of Fossil Marine Vertebrates in the Pacific Realm, Proceedings of the 29th International Geological Congress, Kyoto, Japan, edited by L.G. Barnes, Y. Hasegawa, and N. Inuzuka], 3(4):329-360 [for 1994].
- _____, M. Kimura, H. Furusawa and H. Sawamura, "Aetiocetidae, ballenas primitivas misticetos dentados del Oligoceno en el Pacífico Norte. [Aetiocetidae, primitive Oligocene toothed mysticete whales of the North Pacific realm.]" *Programa y Resúmenes, XX Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Sociedad Mexicana para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Baja California Sur, México, 18-22 April 1995*, p. 25.
- _____, "Classification and distribution of Oligocene Aetiocetidae (Mammalia; Cetacea; Mysticeti) from western North America and Japan". *The Island Arc* [Thematic Issue: Evolution and Biogeography of Fossil Marine Vertebrates in the Pacific Realm, Proceedings of the 29th International Geological Congress, Kyoto, Japan, edited by L.G. Barnes, Y. Hasegawa, and N. Inuzuka], 3:392-431 [for 1994], 1995.
- _____ and G. González-Barba, "The Aetiocetidae, primitive toothed Oligocene mysticetes of the North Pacific". Abstracts, Eleventh Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Orlando, Florida, 14-18 December 1995, p. 8.
- _____ and S. A. McLeod, "The fossil record and phyletic relationships of gray whales", Chapter 1, *in* M. L. Jones, S. Swartz, and S. Leatherwood (eds.), "The Gray Whale", Academic Press, Inc, 1984, pp. 3-32
- _____ and E. D. Mitchell, "Late Cenozoic northeast Pacific Phocidae". *Rapports Procès Verbaux des Réunions, Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 169: 1975, pp. 34-42.

- _____ and F. A. Perry, "A toothless walrus from the Purisima Formation in California, U.S.A". Abstracts, Eighth Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Pacific Grove, California, December, 1989, p. 5.
- _____, and R. E. Raschke, "*Gomphotaria pugnax*, a new genus and species of Late Miocene dusignathine otariid pinniped (Mammalia: Carnivora) from California". Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County, 426: 1991, pp. 1-16.
- Barradas, H. and J. D. Stewart, "Posible contenido estomacal de un pínpedo del Mioceno Medio de la Misión, Baja California, México. [Possible Middle Miocene pinniped gut contents from La Misión, Baja California, Mexico.]" Memorias, Segunda Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, 19-23 April 1993, p. 24-25.
- Barrios-Rivera, H., "Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México". Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 1985, p. 474.
- Beal, C. H., "Reconnaissance of the geology and oil possibilities of Baja California, Mexico". Memoirs of the Geological Society of America 31: 1948, pp. 1-138.
- Berta, A., "New *Enaliarctos* (Pinnipedimorpha) from the Oligocene and Miocene of Oregon and the role of "enaliarctids" in pinniped phylogeny". Smithsonian Contributions to Paleobiology 69: 1991, pp. 1-33.
- Carreño, A. L., S. P. Applegate, L. Espinosa-Arrubarrena, and J. A. Pérez-Venzor, "The El Cien Formation revisited. [Revisión de la Formación El Cien.]" Memorias de la IV Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, México, 6-9 April 1997.
- Carreño, A. L., "Ostrácodos y foraminíferos planctónicos de la Loma del Tirabuzón, Santa Rosalía, Baja California Sur, e implicaciones bioestratigráficas y paleoecológicas". Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista 5: 1982, pp. 55-64.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S., "Maderas fósiles del Oligoceno-Mioceno de la Formación El Cien, B.C.S., México: Moraceae. [Fossil woods from the Oligocene-Miocene El Cien Formation, B.C.S., México: Moraceae.]" Memorias de la IV Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, México, 6-9 April 1997.
- Chiasson, R. B., "A Pleistocene record of *Zalophus* from Mexico". Journal of Mammalogy 42: 1961, pp. 547-549, pl. 1.
- Cruz-Marín, A., "Un fósil de odontoceto del Miembro San Juan (Oligoceno Superior) de la Formación El Cien de San Juan de la Costa, Baja California Sur, México". Tesis de Maestría, Centro

- Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur, 1997, 58 pp.
- _____, and L. G. Barnes, "San Juan de la Costa, localidad fosilífera en sudcalifornia. [San Juan de la Costa, a fossiliferous locality on southern Baja.]" Bulletin, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur, No. 41, 1995.
- _____, and _____, "A new agorophiid from San Juan de la Costa, Baja California Sur; the oldest fossil odontocete from México". Abstracts of Papers, Sixth North American Paleontological Convention, Smithsonian Institution, Washington, D.C., June 9 - June 12, 1996, The Paleontological Society, Special Publication No. 8:91, 1996.
- _____, _____ and G. González-Barba, "A fossil cetacean (Agorophiidae) of the San Gregorio-El Cien Formation (Upper Oligocene), from San Juan de la Costa, B.C.S., México. Un cetáceo fósil (Agorophiidae) de la Formación San Gregorio-El Cien (Oligoceno Tardío) de San Juan de la Costa, B.C.S., México". Libro de Resúmenes, Abstracts, Tercera Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California, Universidad Autónoma de Baja California Sur, 17-21 April, 1995, p. 28-29.
- _____, G. González-Barba and L. G. Barnes, "Un odontoceto fósil del Oligoceno tardío proveniente de San Juan de la Costa, B.C.S., México. [A Late Oligocene fossil odontocete from San Juan de la Costa, B.C.S., Mexico.]" Programa y Resúmenes, XX Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Sociedad Mexicana para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Baja California Sur, México, 18-22 April 1995, p. 68.
- Darton, N. H., "Geologic reconnaissance in Baja California". Journal of Geology 29: 1921, pp. 720-748.
- Del Rosal-Pardo, A., F. Sánchez-Dorame and T. Schwennicke, "Origen de perforaciones Pliocénicas fosfatizadas (Formación Salada) en rocas Cretácicas (Formación Tepetate), Arroyo Salada, Baja California Sur, México. [Origin of Pliocene phosphatized borings (Formacion Salada) in Cretaceous rocks (Formation Tepetate), Arroyo Salada, Baja California Sur, México.]" Memorias de la IV Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, México, 6-9 April 1997.
- Deméré, T. A., "Fossil whales of San Diego, Part II". Environment Southwest [San Diego Museum of Natural History] 493: 1981, pp. 22-25.
- Deméré, T. A., M. A. Roeder, R. M. Chandler and J. A. Minch, "Paleontology of the Middle Miocene Los Indios Member of the Rosarito Beach Formation, northwestern Baja California, México", in J. A. Minch, and J. R. Ashby, (eds.), "Miocene and Cretaceous

- Depositional Environments, Northwestern Baja California, México". American Association of Petroleum Geologists, Pacific Section, no. 54, 1984, pp. 47-56.
- Domning, D. P., "Sirenians as guide fossils in West Coast Late Tertiary correlation - a prospectus". Geological Society of America, Abstracts with Programs 3: 1971, pp. 110-111.
- _____, "Sirenians and desmostylians in West Coast Miocene stratigraphy", in E. H. Stinemeyer (ed.), "Proceedings of the Pacific Coast Miocene Biostratigraphic Symposium", Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, 1972, pp. 146-149.
- _____, "Sirenian evolution in the North Pacific Ocean". University of California Publications in Geological Science 118:i-xi + 1-176, 1978.
- _____, "Sea cows and sea grasses". Paleobiology 7: 1981, pp. 417-420.
- _____, "Kelp evolution: a comment". Paleobiology 15: 1989a, pp. 53-56.
- _____, "Fossil Sirenia of the west Atlantic and Caribbean region. III. *Xenosiren yucateca*, gen. et sp. nov". Journal of Vertebrate Paleontology 9: 1989b, pp. 429-437.
- _____, "Fossil Sirenia of the west Atlantic and Caribbean region. IV. *Corystosiren varguezii*, gen. et sp. nov". Journal of Vertebrate Paleontology 10: 1990, pp. 361-371.
- _____, "A phylogenetic analysis of the Sirenia". Proceedings of the San Diego Society of Natural History 29: 1994, pp. 177-189.
- _____, and T. A. Deméré, "New material of *Hydrodamalis cuestae* (Mammalia: Dugongidae) from the Miocene and Pliocene of San Diego County, California". Transactions of the San Diego Society of Natural History 20: 1984, pp. 169-188.
- Domning, D. P., and H. Furusawa, "Summary of taxa and distribution of Sirenia in the North Pacific Ocean". The Island Arc [Thematic Issue: Evolution and Biogeography of Fossil Marine Vertebrates in the Pacific Realm, Proceedings of the 29th International Geological Congress, Kyoto, Japan, edited by L.G. Barnes, Y. Hasegawa, and N. Inuzuka], 3(4):506-512 [for 1994], 1995.
- _____, C. E. Ray, and M. C. McKenna, "Two new Oligocene desmostylians and a discussion of tethytherian systematics". Smithsonian Contributions to Paleobiology 59: 1986, pp. 1-56.
- Durham, J. W. "Megascopic paleontology and marine stratigraphy. Part 2 of the "E.W. Scripps" cruise to the Gulf of California". Memoirs of the Geological Society of America 43:1950, pp. 1-213.
- _____, "La paleofauna de invertebrados del Rancho Algodones, Apéndice": in L. Espinosa-Arrubarrena, "Los tiburones fósiles (Lamniformes) del Rancho Algodones, Baja California Sur, México". Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 1979, 60 pp.

- _____ and E. C. Allison, 1960. Symposium: The biogeography of Baja California and adjacent seas. Part I. Geologic history. The geologic history of Baja California and its marine faunas. *Systematic Zoology* 9:47-91.
- Espinosa-Arrubarrena, L., "Los tiburones fósiles (Lamniformes) del Rancho Algodones, Baja California Sur, México". Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 1979, 60 pp.
- _____, and S. P. Applegate, "Selacifauna Pliocénica de Baja California Sur, México y sus problemas de correlación regional", in Y. T. Sanguinetti (ed.), "Anales del II Congreso Latino-Americano de Paleontología", Porto Alegre, April, 1981, pp. 667-681.
- _____, L. G. Barnes, S. P. Applegate, S. A. McLeod, F. J. Aranda-Manteca, and J. D. Stewart. "Co-evolución de tiburones depredadores y mamíferos marinos; la evidencia del registro fósil. [Co-evolution of predatory sharks and marine mammals; evidence from the fossil record.]" Programa y Resúmenes, Abstracts, XVI Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Nuevo Vallarta, Nayarit, México, April, 1991, p. 5.
- _____, S. P. Applegate, L. G. Barnes, and A. Cruz-Marín, "Late Oligocene Desmostylia from Punta San Telmo, Baja California Sur, Mexico: the oldest desmostylians in Mexico and the most southerly occurrences of desmostylians in the North Pacific realm". Program of the Desmostylian Symposium, Annual Meeting of the Fossil Research Society of Japan, Ashoro Museum of Paleontology, Ashoro-cho, Hokkaido, Japan, 22-23 August 1998.
- Ferrusquía-Villafranca, I., "Biostratigraphy of the Mexican continental Miocene: Part I, Introduction and the northwestern and central faunas". Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Paleontología Mexicana* 56: 1990, pp. 20-26.
- _____, and V. Torres-Roldán, 1980. El registro de mamíferos terrestres del Mesozoico y Cenozoico de Baja California. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Revista* 4:56-62.
- Flores-Olvera, V. J., and L. G. Barnes, "Colección de cetáceos del Plioceno de la Formación Tirabuzón, Santa Rosalía, Baja California Sur, México. [The Pliocene cetacean assemblage from the Tirabuzón Formation at Santa Rosalía, Baja California Sur, Mexico.]" Programa y Resúmenes, Abstracts, XVI Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Nuevo Vallarta, Nayarit, México, April, 1991, p. 6.
- Flores-Trujillo, J. G., "Cetáceos odontocetos fósiles de la Formación Almejas Inferior (Mioceno Tardío) en Isla Cedros, Baja California, México". Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, 1998, 134 pp.

- Folkens, P. A., W. Smith-Griswold and L. G. Barnes, 1989. "Restoration of the fossil delphinoid, *Albireo whistleri*: morphology and reconstruction techniques". Abstracts, Eighth Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Pacific Grove, California, December, 1989, p. 20.
- Fordyce, R. E., "Systematics of the odontocete *Agorophius pygmaeus* and the family Agorophiidae (Mammalia: Cetacea)". *Journal of Paleontology* 55. 1981, pp. 1028-1045.
- _____, and L. G. Barnes, "The evolutionary history of whales and dolphins, in George W. Wetherill, (ed.), 1994 Annual Review of Earth and Planetary Sciences, Volume 22. Annual Reviews, Inc., Palo Alto, California, 1994, pp. 419-455.
- _____, L. G. Barnes and N. Miyazaki, "General aspects of the evolutionary history of whales and dolphins". *The Island Arc* [Thematic Issue: Evolution and Biogeography of Fossil Marine Vertebrates in the Pacific Realm, Proceedings of the 29th International Geological Congress, Kyoto, Japan, edited by L.G. Barnes, Y. Hasegawa, and N. Inuzuka], 3(4):373-391 [for 1994], 1995.
- _____, Y. Okazaki, M. Kimura, Y. Hasegawa, S. A. McLeod, H. Horikawa, J. L. Goedert and S. Miyazaki, "Summary of taxa and geologic and geographic distributions of fossil Cetacea in the Pacific realm". Abstracts, 29th International Geological Congress, Kyoto, Japan, August, 1992, vol. 2 p. 349.
- Fulwider, R. W., Biostratigraphy of the Tepetate Formation, Baja California Sur, Mexico. Ph.D. Thesis, University of Southern California, Los Angeles, California, 1976, 111 pp.
- Gascón-Romero, G. A., "Una nueva evidencia en la evolución de las ballenas barbadas en Baja California, México". Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, 1991 80 pp.
- _____, "Ballenas barbadas (Cetacea:Misticeti) del Mioceno de dos localidades en Baja California, México". Masters in Science Thesis, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, 1997, 241 pp.
- _____, and F. J. Aranda-Manteca, *Misticetos Miocénicos de La Misión*, Baja California, México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología* 5:41992, 1992, pp. 5-53.
- _____, and "Misticetos Miocénicos de dos localidades de Baja California, México. [Miocene mysticetes of two localities in Baja California, México.]" *Memorias de la IV Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California*, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, México, 6-9 April 1997.
- _____, and L. G. Barnes, "Una nueva evidencia de la evolución de las

ballenas barbadas en Baja California. [New evidence for the evolution of baleen whales in Baja California.]” Programa y Resúmenes, Abstracts, XVI Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Nuevo Vallarta, Nayarit, México, April, 1991, p. 4.

_____, “Una nueva evidencia de la evolución de las ballenas barbadas en Baja California. [New evidence for the evolution of baleen whales in Baja California.]” Resúmenes, Primera Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California (First International meeting on Geology of the Baja California Peninsula), La Paz, Baja California Sur, México, April, 1991, p. 31-32.

_____, “Comparación de las asociaciones de cetáceos del Mioceno medio de la costa noreste del Pacífico. [Comparisons of the Middle Miocene cetacean assemblages of the eastern North Pacific coast.]” Memorias, Segunda Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, México, 19-23 April 1993.

_____, “Mysticetos del Mioceno Tardío-Plioceno Temprano de la Formación Almejas, Isla de Cedros, Baja California, México”. Memoria del IV Congreso Nacional de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología, A.C., México, D.F., México, 20-22 October 1993, p. 37-38.

_____, “Nueva evidencia de la evolución de las ballenas barbadas en Baja California”. Revista de Investigación Científica, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México 2:1994, pp. 1-9.

_____, “Dos especies de cetoterios (Cetacea: Mysticeti) del Mioceno Medio de Baja California, México. [Two species of Middle Miocene cetotheriids (Cetacea: Mysticeti) from Baja California, Mexico.]” Programa y Resúmenes, XXII Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Sociedad Mexicana para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Nuevo Vallarta, Nayarit, México, 27 April-1 May 1997, p. 39.

_____, “Siete especies de balaenoptéridos (Cetacea: Mysticeti) del Mioceno Tardío de Baja California, México. [Seven new species of balaenopterids (Cetacea: Mysticeti) of the Late Miocene from Baja California, Mexico.]” Programa y Resúmenes, XXII Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Sociedad Mexicana para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Nuevo Vallarta, Nayarit, México, 27 April-1 May 1997, p. 41.

_____, “Modificaciones mandibulares de cetoterios y balaenoptéridos: comparación de hábitos alimenticios entre mysticetos fósiles y actuales. [Mandibular modifications of cetotheres and balaenopterids: comparison of feeding methods between fossil and living mysticetes.]” Programa y Resúmenes, XXII Reunión Internacional para el

- Estudio de los Mamíferos Marinos, Sociedad Mexicana para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Nuevo Vallarta, Nayarit, México, 27 April-1 May 1997, p. 42.
- _____, "Modificaciones morfológicas mandibulares y el proceso evolutivo entre cetotéridos y balaenoptéridos. Memoria del VI Congreso Nacional de Paleontología", Resúmenes, Sociedad Mexicana de Paleontología, A.C., México, D.F., México, 11-13 February 1998, p. 24.
- Goedert, J. L., "Stratigraphy and paleoecology of Oligocene and Miocene desmostylian occurrences on the Olympic Peninsula", Washington, U.S.A. Program of the Desmostylian Symposium, Annual Meeting of the Fossil Research Society of Japan, Ashoro Museum of Paleontology, Ashoro-cho, Hokkaido, Japan, 22-23 August 1998.
- _____, and L. G. Barnes, "The earliest known odontocete; a cetacean with agorophiid affinities from latest Eocene to earliest Oligocene rocks in Washington State". Abstracts of Papers, Sixth North American Paleontological Convention, Smithsonian Institution, Washington, D.C., June 9 - June 12, 1996, The Paleontological Society, Special Publication No. 8:148.
- González-Barba, G., "Descripción de la fauna selácea del Mioceno Medio del Miembro Los Indios de la Formación Playa Rosarito, Baja California, México". Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, México, 1990, 89 pp.
- _____, "Faunas de elasmobranchios en el Oligoceno tardío de Baja California Sur. [Elasmobranchs faunas in late Oligocene of Baja California Sur.]" Memorias de la IV Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, México, 6-9 April 1997.
- _____, A. Cruz-Marín, L. G. Barnes and A. Pineda-Geraldo, "Primer registro de un misticeto muy primitivo en el área sur de La Paz, Baja California Sur, México. [First report of a primitive Mysticeti from the area south of La Paz, Baja California Sur, Mexico.]" Programa y Resúmenes, XXI Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Sociedad Mexicana para el Estudio de los Mamíferos Marinos, El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo, México, 8-12 April 1996, p. 55.
- _____, L. A. Herrera-Gil and A. Rosales-López, "Catálogo de localidades fosilíferas de la Cuenca Buenavista-San José del Cabo, Baja California Sur, México". Memoria del VI Congreso Nacional de Paleontología, Resúmenes, Sociedad Mexicana de Paleontología, A.C., México, D.F., México, 11-13 February 1998, p. 25.
- Gregory, W. K. and A. R. Kellogg, "A fossil porpoise from California. American Museum Novitates", 269: 1927, pp. 1-7.

- Hanna, G. D., "Geology of the west Mexican islands". *Pan-American Geologist* 48: 1927, pp. 1-24.
- Hannibal, H., "Notes on Tertiary sirenians of the genus *Desmostylus*". *Journal of Mammalogy* 3: 1922, pp. 238-240.
- Harland, W. B., R. L. Armstrong, A. V. Cox, L. E. Craig, A. G. Smith and D. G. Smith, "A geologic time scale 1989". Cambridge University Press, Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, and Sydney, i-xvi, 1990, 263 pp.
- Heim, A., "Notes on the Tertiary of southern Lower California (Mexico)". *The Geological Magazine* 59: 1922, pp. 529-547.
- Helene-Escamilla, J., "Stratigraphy, depositional environments and foraminifera of the Miocene Tortugas Formation, Baja California Sur, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 41:47-67.
- _____ and J. C. Ingle, Jr., "Stratigraphy, foraminifera, and depositional environments of the Miocene Tortugas Formation, Baja California, México: a preliminary report and guide", in P. L. Abbott, and R. Gordon Gastil, (eds.), "Baja California Geology", Field Guides and Papers, Geological Society of America Annual Meeting Guidebook, Department of Geological Sciences, San Diego State University, San Diego, California, 1979, pp. 83-88.
- Hertlein, L. G., "Pectens from the Tertiary of Lower California". *Proceedings of the California Academy of Sciences*, Ser. 4, 14: 1925, pp. 1-35.
- _____. "Pliocene fossils from Rancho el Refugio, Baja California, and Cerralvo Island, Mexico". *Proceedings of the California Academy of Sciences*, Series 4, 30: 1966, pp. 265-284.
- Hirota, K., and L. G. Barnes, "A new species of Middle Miocene sperm whale of the genus *Scaldicetus* (Cetacea; Physeteridae) from Shigamura, Japan". *The Island Arc* [Thematic Issue: Evolution and Biogeography of Fossil Marine Vertebrates in the Pacific Realm, Proceedings of the 29th International Geological Congress, Kyoto, Japan, edited by L. G. Barnes, Y. Hasegawa, and N. Inuzuka], 3(4):453-472 [for 1994], 1995.
- Howard, H., "A review of the extinct avian genus", *Mancalla. Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 203: 1970, pp. 1-12.
- _____, "Pliocene avian remains from Baja California". *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 217: 1971, pp. 1-17.
- _____ and L. G. Barnes, "Middle Miocene marine birds from the foothills of the Santa Ana Mountains, Orange County, California". *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 383: 1971, pp. 1-9.

- Ichishima, Hiroto, L.G. Barnes, R. Ewan Fordyce, Masaichi Kimura and David J. Bohaska, "A review of kentriodontine dolphins (Cetacea; Delphinoidea; Kentriodontidae): systematics and biogeography". The Island Arc [Thematic Issue: Evolution and Biogeography of Fossil Marine Vertebrates in the Pacific Realm, Proceedings of the 29th International Geological Congress, Kyoto, Japan, edited by L.G. Barnes, Y. Hasegawa, and N. Inuzuka], 3(4):486-492 [for 1994], 1995.
- Inuzuka, N., "[*Desmostylus* and *Behemotops*]" In: Report of research on Ashoro mammalian fauna. Ashoro Town Board of Education (Japan): 1989, pp. 40-76 [In Japanese.]
- _____, D. P. Domning and C. E. Ray, "Summary of taxa and morphological adaptations of the Desmostylia". The Island Arc [Thematic Issue: Evolution and Biogeography of Fossil Marine Vertebrates in the Pacific Realm, Proceedings of the 29th International Geological Congress, Kyoto, Japan, edited by L.G. Barnes, Y. Hasegawa, and N. Inuzuka], 3:522-537 [for 1994], 1995.
- Jordan, E. K., and L. G. Hertlein, "Contribution to the geology and paleontology of the Tertiary of Cedros Island and adjacent parts of Lower California". Proceedings of the California Academy of Sciences, Ser. 4, 15(14): 1926, pp. 409-464.
- Kasuya, T., "Systematic consideration of Recent toothed whales based on the morphology of tympanic-periotic bone". Scientific Reports of the Whales Research Institute, Tokyo, 25: 1973, pp. 1-103, pls. 1-28.
- Kellogg, A. R., "Pelagic mammals from the Temblor Formation of the Kern River region, California". Proceedings of the California Academy of Sciences, Ser. 4, 29(12): 1931, pp. 217-297.
- Kilmer, F. H., "Cretaceous and Cenozoic stratigraphy and paleontology, El Rosario area, Baja California, Mexico". Ph.D. Dissertation, University of California, Berkeley, 1963, 149 pp.
- _____, "A Miocene dugongid from Baja California, Mexico". Bulletin of the Southern California Academy of Sciences 64: 1965, pp. 57-74.
- _____, "Reconnaissance geology of Cedros Island, Baja California, Mexico". Bulletin of the Southern California Academy of Sciences 76: 1977, pp. 91-98.
- _____, "A geological sketch of Cedros Island, Baja California, Mexico", in R. L. Abbott, and R. G. Gastil (eds.), "Baja California Geology", Field Guides and Papers, Geological Society of America Annual Meeting Guidebook, Department of Geological Sciences, San Diego State University, San Diego, California, 1979, pp. 11-26.
- _____, "Geology of Cedros Island, Baja California, Mexico". Published by Frank H. Kilmer, printed at Humboldt State University, Arcata, California, i-ix, 1984, pp. 1-69.

- Kohno, N., L.G. Barnes and K. Hirota, "Miocene fossil pinnipeds of the genera *Prototaria* and *Neotherium* (Carnivora; Otariidae; Imagotariinae) in the North Pacific Ocean: evolution, relationships, and distribution". The Island Arc [Thematic Issue: Evolution and Biogeography of Fossil Marine Vertebrates in the Pacific Realm, Proceedings of the 29th International Geological Congress, Kyoto, Japan, edited by L.G. Barnes, Y. Hasegawa, and N. Inuzuka], 3(4):285-308 [for 1994], 1995.
- Lindsay, G. E., "A fossil hunt. Pacific Discovery", 18: 1965, pp. 18-24.
- Manzanilla-Naim, Silvia and L. G. Barnes, "Parasitism, metabolic requirements, and effects on the life span of *Phocoena phocoena*; possible causal mechanisms for paedomorphism in Phocoenidae (Cetacea: Odontoceti)". Abstracts, Tenth Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Galveston, Texas, 11-15 November 1993:72.
- Martínez-Hernández, E., "Significado paleoecológico de dinoquistes de la fosforita en San Juan de la Costa (Formación San Gregorio) y San Hilario (Formación El Cien)". in A. Carrillo-Chávez, and A. Álvarez-Arellano (eds.), "Primera Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California", Memorias, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Baja California Sur, México, 1992, pp. 89-96.
- Mina, V. F., "Bosquejo geológico del Territorio Sur de la Baja California". Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros 9: 1957, pp. 139-270.
- Minch, J. A., "Stratigraphy and structure of the Tijuana - Rosarito Beach area, northwestern Baja California, Mexico". Bulletin of the Geological Society of America 78: 1967, pp. 1155-1178.
- _____, J. R. Ashby, T. A. Deméré and H. T. Kuper, "Correlation and depositional environments of the Middle Miocene Rosarito Beach Formation of northwestern Baja California, México", in J. A. Minch, and J. R. Ashby (eds.), "Miocene and Cretaceous Depositional Environments, Northwestern Baja California, México", American Association of Petroleum Geologists, Pacific Section, no. 54, 1984, pp. 33-46.
- _____, R. G. Gastil, W. Fink, J. Robinson and A. H. James, "Geology of the Vizcaino Peninsula", in D. G. Howell (ed.), "Aspects of the Geological History of the California Continental Borderland", American Association of Petroleum Geologists, Pacific Section, Miscellaneous Publications, no. 24, 1976, pp. 136-195.
- _____, C. K. Schulte and G. Hoffman, "A Middle Miocene age for the Rosarito Beach Formation in northwestern Baja California, Mexico". Bulletin of the Geological Society of America 81: 1970, pp. 3149-3154.
- Mitchell, E. D. "A new walrus from the Imperial Pliocene of southern California: with notes on odobenid and otariid humeri". Contributions in Science, Los Angeles County Museum 44: 1961, pp. 1-28.

- _____, "Contributions from the Los Angeles Museum-Channel Islands Biological Survey. 37. Brachydont desmostylian from Miocene of San Clemente Island, California". *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 62(4): 1963, pp. 192-201.
- _____, "Parallelism and convergence in the evolution of Otariidae and Phocidae". *Rapports et Procès-verbaux des Réunions, Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 169: 1975, pp. 12-26.
- Miyazaki, S., H. Horikawa, N. Kohno, K. Hirota, M. Kimura, Y. Hasegawa, Y. Tomida, L. G. Barnes, and C. E. Ray. "Summary of the fossil record of pinnipeds of Japan, and comparisons with those from the eastern North Pacific". *Abstracts, 29th International Geological Congress, Kyoto, Japan, August, 1992, vol. 2, p. 352.*
- _____, "Summary of the fossil record of pinnipeds of Japan, and comparisons with that from the eastern North Pacific". *The Island Arc [Thematic Issue: Evolution and Biogeography of Fossil Marine Vertebrates in the Pacific Realm, Proceedings of the 29th International Geological Congress, Kyoto, Japan, edited by L.G. Barnes, Y. Hasegawa, and N. Inuzuka], 3(4):361-372 [for 1994], 1995.*
- Morris, W. J., "A paleontologic reconnaissance of Baja California, Mexico", 1974. Unpublished Grant Report to the National Geographic Society, 1978, 30 p., 18 figs.
- Muizon, C., de, "Les vertébrés fossiles de la Formation Pisco (Pérou). Première partie: Deux nouveaux Monachinae (Phocidae, Mammalia) du Pliocène de Sud-Sacaco". *Recherche sur les Grandes Civilisations, Institut Français d'Études Andines, Paris, Mémoire 6:x-xii, 1-160.*
- _____, "Les vertébrés fossiles de la Formation Pisco (Pérou). Deuxième partie: Les odontocètes (Cetacea, Mammalia) du Pliocène inférieur de Sud-Sacaco". *Editions Recherche sur les Civilisations, Institut Français d'Études Andines, Paris, Mémoire 50:1-187.*
- _____, "Un nouveau Phocoenidae (Odontoceti, Mammalia) du Miocène supérieur de la Formation Pisco (Pérou)". *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sér. II, 303(16): 1986, pp. 1509-1512.*
- _____, "Les vertébrés fossiles de la Formation Pisco (Pérou). Troisième partie: Les odontocètes (Cetacea, Mammalia) du Miocène". *Editions Recherche sur les Civilisations, Institut Français d'Études Andines, Paris, Mémoire 78: 1988, pp. 1-244.*
- _____, and D. P. Domning. "The first records of fossil sirenians in the southeastern Pacific Ocean". *Bulletin du Muséum Nationale d'Histoire Naturelle (Paris) (4)7, Sect. C (3):1985, pp. 189-213.*
- Müllerried, F. K. G., "Primer hallazgo de un sirénido fósil en la República Mexicana". *Anales del Instituto de Biología* 3:1932, pp. 71-73.
- Oishi, M. and Y. Hasegawa, "Diversity of Pliocene mysticetes from eastern Japan". *The Island Arc [Thematic Issue: Evolution and Biogeography*

- of Fossil Marine Vertebrates in the Pacific Realm, Proceedings of the 29th International Geological Congress, Kyoto, Japan, edited by L.G. Barnes, Y. Hasegawa, and N. Inuzuka], 3:436-452 [for 1994].
- Okazaki, Y., "A new type of primitive baleen whale (Cetacea; Mysticeti) from Kyushu, Japan". The Island Arc [Thematic Issue: Evolution and Biogeography of Fossil Marine Vertebrates in the Pacific Realm, Proceedings of the 29th International Geological Congress, Kyoto, Japan, edited by L.G. Barnes, Y. Hasegawa, and N. Inuzuka], 3:432-435 [for 1994], 1995.
- Pantoja-Alor, J., and J. Carrillo-Bravo, "Bosquejo geológico de la región de Santiago-San José del Cabo, Baja California". Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros 18:1966, pp. 1-11.
- Ray, C. E., D. P. Domning, and M. C. McKenna, "A new specimen of *Behemotops proteus* (Order Desmostylia) from the marine Oligocene of Washington". in A. Berta and T. A. Deméré (eds.), "Contributions in Marine Mammal Paleontology Honoring Frank C. Whitmore, Jr". Proceedings of the San Diego Society of Natural History 29:1994, pp. 205-222.
- Reinhart, R., "Diagnosis of the new mammalian order, Desmostylia". Journal of Geology 61:1953, pp.187.
- _____, "A review of the Sirenia and Desmostylia". University of California Publications in Geological Sciences 36:1959, pp. 1-146, pls. 1-14.
- Repenning, C. A., C. E. Ray and D. Grigorescu, "Pinniped biogeography", in J. Gray and A. J. Boucot (eds.), "Historical biogeography, plate tectonics, and the changing environment", Oregon State University Press, 1979, pp. 357-369.
- Repenning, C. A. and R. H. Tedford, "Otarioid seals of the Neogene". United States Geological Survey Professional Paper 992:i-vi, 1977, pp. 1-93, pls. 1-24.
- Schwennicke, T., "Sedimentología y ambiente de depósito de la Formación Salada (Plioceno) en el Arroyo Salada, Baja California Sur, México. [Sedimentology and depositional environment of the Pliocene Salada Formation at Arroyo Salada, Baja California Sur, Mexico.]" Memorias de la IV Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, México, 6-9 April 1997.
- _____, and G. González-Barba, "Fósiles alóctonos de las capas de fosforita granular del Miembro San Juan (Formación El Cien), Baja California Sur: su importancia para el modelo sedimentológico". Memoria del VI Congreso Nacional de Paleontología, Resúmenes, Sociedad Mexicana de Paleontología, A.C., México, D.F., México, 11-13 February 1998, p. 68-69.

- Report, National Marine Fisheries Service 97:1991, pp. 1-36.
- Wilson, E. C., "The spiral trace fossil *Gyrolithes* de Saporta, 1884, in the Pliocene Tirabuzon Formation near Santa Rosalía, Baja California Sur, Mexico". Bulletin of the Southern California Academy of Sciences 84:1985, pp. 57-66.
- Wilson, I. F., "Geology and mineral deposits of the Boleo Copper District, Baja California, Mexico". United States Geological Survey Professional Paper 273:1985, pp. 1-134.

Fossil Xenarthra of México: A review

H. Gregory McDonald *

Abstract

Mexico is critical to understanding many aspects of the paleoecology and biogeography of xenarthrans in North America following their dispersal from South America during the Great American Biotic Interchange. The fossil record of xenarthrans in Mexico extends from the Hemphillian to Rancholabrean Land Mammal Ages (late Miocene to late Pleistocene). Currently six genera of ground sloths, *Pliometanastes*, *Megalonyx*, *Nothrotheriops*, *Eremotherium* and "*Glossotherium*" and *Paramylodon*, one genus of glyptodont, *Glyptotherium*, two genera of pampatheres, *Holmesina* and *Pampatherium* and the anteater *Myrmecophaga* are known.

The number of records of fossil xenarthrans in Mexico is less extensive than the United States, biasing our knowledge of their distribution and paleoecology in North America. Despite this, the sample is sufficient to make some comparisons and recognize differences between the two regions. These differences can aid in providing a fuller understanding of the paleoecology and distribution of these taxa. Additionally the fossil record of Mexico includes taxa not present in more northern latitudes such as the giant anteater, *Myrmecophaga tridactyla*.

Three xenarthran taxa present in the United States are not yet known from Mexico. The mylodont sloth, *Thinobadistes*, is present in Hemphillian faunas in the United States but has not yet been recorded from similar age faunas in Mexico. Another taxon conspicuously absent is the extinct armadillo, *Dasypus bellus*, although the living species *Dasypus novemcinctus* is widely distributed in Mexico. The third is the poorly known cingulate genus *Pachyarmatherium leiseyi*, of the Blancan and Irvingtonian of the southeastern United States. All of these species should eventually be found in Mexico.

Introduction

The order Xenarthra forms a prominent part of the South American mammalian fauna. While most of the order's evolutionary history is restricted to that continent, during the late Miocene some xenarthrans dispersed across the water barrier separating North and South America and became

* Paleontology Program Manager. Geologic Resources Division. National Park Service. Denver, Colorado.

integrated into the North American fauna. Others entered North America following the formation of the Panamanian land bridge. Our knowledge of the history, distribution and evolution of these immigrant taxa has been based primarily on records from the United States and therefore has a strong latitudinal bias. While there have been fewer studies of the fossil faunas in Mexico relative to the United States, those faunas that have been studied provide important information on the North American representatives of the order Xenarthra that complements and enhances our knowledge based on the northern records. The geographic position of Mexico represents the southern portions of the temperate zone and northern portions of the tropics and is thus critical to a complete understanding of xenarthran zoogeography, paleoecology and evolution in the northern hemisphere.

This paper will summarize our current knowledge of fossil xenarthrans in Mexico and hopefully will provide a foundation for further studies.

Representatives of each of the major subgroups of the xenarthra: Pilosans (sloths and anteaters) and Cingulates (armadillos, pampatheres, and glyptodonts) are present in the fossil record of Mexico. Chronologically they range from the earliest appearances of the group in North America in the late Miocene (Hemphillian land mammal age) to the present. Many of the taxa present in Mexico are known from localities in the United States, but some taxa are restricted to Mexico and did not range farther north. While the overall number of faunas with xenarthrans for Mexico is smaller than available for the United States, for some taxa the Mexican sample is sufficient to permit comparisons with the record from the United States. Differences in relative abundance and patterns of distribution between the two regions can be considered to be indicative of a species' ecology at more southern latitudes. Unfortunately, for other taxa the record is too meager at this time to draw any inferences.

Fossil Xenarthrans in México

Order Xenarthra, Cope, 1889

Suborder Pilosa, Flower, 1883

Superfamily Megalonychoidea, Simpson, 1931

Family Megalonychidae, P. Gervais, 1855

Pliometanastes, Hirschfeld and Webb, 1968

The megalonychid *Pliometanastes* is considered one of the characteristic mammalian taxa of the early Hemphillian (Tedford *et al.*, 1987) while its descendent, *Megalonyx*, first appears in the late Hemphillian. The genotypic species, *P. protistus* was described by Hirschfeld and Webb (1968)

based on material from the McGehee Farm fauna of Florida and is known from other localities in the state and from California (Hirschfeld, 1981). A second species referred to the *Pliometanastes*, ? *P. galushai* from north of Española New Mexico, was also described by Hirschfeld and Webb (1968). Other records of the genus not assigned to species are known from Florida, Oklahoma, New Mexico and California.

An undescribed specimen of *Pliometanastes* in the collections of the Natural History Museum of Los Angeles County was collected from the vicinity of Río Virgenes by Wesley Bliss in 1931, while working under the direction of Chester Stock of the California Institute of Technology. This is the only known occurrence of the genus in Mexico.

The specimen is a partial associated skeleton (LACM 17437) found near the Tamaulipas-Nuevo León border (Fig. 1). Remains of Pleistocene taxa were also collected in the area by one of Cope's collectors, W.F. Cummins, from deposits associated with the Río de las Vírgenes Pleistocene lake which extended up the valley of the Río Virgenes 15 miles from Boquillas to Cañon San Bartolo (Wesley Bliss 1931 field notes in Page Museum archives). Bliss recorded the thickness of the beds as over 700 feet but the stratigraphy of the area has not been studied. The presence of *Pliometanastes* does indicate the presence of Hemphillian age sediments in addition to the Pleistocene deposits.



Figure 1. Occurrences by locality of *Pliometanastes* and *Megalonyx* in Mexico. Diamond = *Pliometanastes*, Square = *Megalonyx wheatleyi*; circle = *Megalonyx jeffersonii*. Numbers refer to sites listed in Table 1.

Figura 1. Presencia por localidad de *Pliometanastes* y *Megalonyx* en México. Diamante = *Pliometanastes*; cuadrado = *Megalonyx wheatleyi*; círculo = *Megalonyx jeffersonii*. Los números se refieren a los sitios enlistados en Tabla 1.

***Megalonyx*, Harlan, 1825**

The ground sloth *Megalonyx* is not well represented in the fossil record of Mexico. Although five species of *Megalonyx* are recognized from faunas ranging in age from late Hemphillian to late Rancholabrean in the United States (McDonald, 1977), only two species, one Irvingtonian in age, the other Rancholabrean are currently known from Mexico (Table 1, Fig. 1). The single record of the older of the two species, *Megalonyx wheatleyi*, is found in the Irvingtonian fauna of El Golfo, Sonora (Shaw, 1981). Originally described from material from Port Kennedy Cave, Pennsylvania, *M. wheatleyi* is known from 15 localities in the United States (McDonald, 1977).

The Rancholabrean species, *M. jeffersonii*, is present in two faunas, San Josecito Cave, Nuevo Leon and Valsequillo, Puebla. The paucity of records of *M. jeffersonii* in Mexico is in marked contrast to that of the species in the United States and Canada where over 150 records are known (McDonald, 1977 and additional sites since then).

Table 1. Localities with *Pliometanastes* and *Megalonyx* in Mexico. Unpublished records: LACM, Los Angeles County Museum of Natural History; USNM, National Museum of United States.

Taxon	Locality	Age	Author
<i>Pliometanastes</i> sp.	1. Río Virgenes, Tamaulipas?	Hemphillian	LACM
<i>Megalonyx wheatleyi</i>	2. El Golfo, Sonora	Irvingtonian	Shaw, 1981
<i>Megalonyx jeffersonii</i>	3. San Josecito Cave, Nuevo León	Rancholabrean	Stock, 1943
	4. Valsequillo Reservoir, Puebla	Rancholabrean	USNM

***Nothrotheriops*, Hoffstetter 1954**

This small browsing ground sloth is better represented in the fossil record of Mexico than *Megalonyx*, and is known from one Irvingtonian and 10 Rancholabrean localities (Fig. 2, Table 2). The species *Nothrotherium mexicanum* was described by Freudentberg (1921) based on a lower jaw found in the Valley of Mexico.

The type specimen is now missing but based on Freudentberg's illustration of the specimen, *Nothrotherium mexicanum* can be considered a junior synonym of *Nothrotheriops shastensis* Sinclair, 1905.

The Irvingtonian species, *Nothrotheriops texanus*, is present in the El Golfo fauna in Sonora. *N. texanus* is known from 8 localities in the United States (McDonald, 1995).



Figure 2. Occurrences by locality of *Nothrotheriops* in Mexico. Square = *N. texanus*; circle = *N. shastensis*. Numbers refer to sites listed in Table 2.

Figura 2. Presencia por localidad de *Nothrotheriops* en México. Cuadrado = *N. texanus*; círculo = *N. shastensis*. Los números se refieren a los sitios en listados en Tabla 2.

The Rancholabrean species, *N. shastensis*, is widely distributed in Mexico ranging from Bustamante Cave, Nuevo León, in the north, to Rancho de las Ollas, Michoacán, in the south (Fig. 2). There is a single record from the peninsula of Baja California at Comondú. *Nothrotheriops* is commonly preserved in cave sites in the United States (28 caves out of 41 sites or 68%) and four of the 10 Rancholabrean localities in Mexico (40%) are caves.

Table 2. Localities with <i>Nothrotheriops</i> in Mexico. Unpublished record: BYU, Earth Sciences Museum, Brigham Young University.			
Taxon	Locality	Age	Author
<i>Nothrotheriops texanus</i>	1. El Golfo, Sonora	Irvingtonian	Shaw, 1981
<i>Nothrotheriops shastensis</i>	2. Bustamante Cave, Nuevo León	Rancholabrean	McDonald, 1985
	3. Cedazo, Aquascalientes	Rancholabrean	Mooser and Dalquest, 1975
	4. Cerro de la Silla, Nuevo León	Rancholabrean	Furlong, 1925
	5. Comondu, Baja California Sur	Rancholabrean	BYU
	6. Cueva de La Presita, San Luis Potosi	Rancholabrean	Polaco-Ramos and Butron M., 1997
	7. Lago Chapala, Jalisco	Rancholabrean	Downs, 1958
	8. Mina, Nuevo León	Rancholabrean	Franzen, 1994
	9. Rancho de las Ollas, Michoacán	Rancholabrean	Silva-Bárcenas, 1969
	10. San Josecito Cave, Nuevo León	Rancholabrean	Stock, 1943

Table 2. Localities with *Nothrotheriops* in Mexico. Unpublished record: BYU, Earth Sciences Museum, Brigham Young University.

Taxon	Locality	Age	Author
	11. Valley of Mexico, México (Type locality)	Rancholabrean	Freudenberg, 1921

Family Megatheriidae, Gray, 1821

***Eremotherium*, Spillmann, 1948**

Megatheres ground sloths in Mexico have been previously referred to a number of species; *Eremotherium guanajuatense* (Dugés, 1897; Monés, 1973), *Eremotherium rusconii* and *E. mirabile* (Polaco-Ramos, 1981) and *Megatherium americanum* (Ferrusquia-Villafranca, 1978). All records of megatheres in Mexico are now considered to be *Eremotherium laurillardi* (Cartelle and de Iuliis, 1995). *Eremotherium laurillardi* had the widest distribution of all ground sloths, ranging from southern Brazil (State of Rio Grande do Sul) north through Central America and Mexico along the Gulf and Atlantic coasts of the United States to New Jersey (Cartelle and De Iuliis, 1995). This species in Mexico is currently known from 10 localities (Fig. 3, Table 3). Rancholabrean records of *Eremotherium* in the United States are also not common, compared to other Rancholabrean sloths and currently ten sites are known (de Iuliis pers. com. 1997).



Figure 3. Occurrences by locality of *Eremotherium laurillardi* in Mexico. Numbers refer to sites listed in Table 3.

Figura 3. Presencia por localidad de *Eremotherium laurillardi* en México. Los números se refieren a los sitios enlistados en Tabla 3.

While the distribution of this species in the United States and in South America is restricted primarily to coastal lowlands (Cartelle and de Iuliis, 1995) its distribution in Mexico does not follow this pattern. Out of the 10 known localities in Mexico, only one, Teapa, Tabasco, might be considered coastal lowland. The majority of localities are from higher elevations in the central part of the country. Ability to exploit habitat at higher elevations in Mexico may reflect the more southern latitudes of the localities.

Although *Eremotherium* is known from early Irvingtonian faunas in the United States all records in Mexico are Rancholabrean in age. This probably reflects the fewer number of known Irvingtonian faunas in Mexico.

Table 3. Rancholabrean localities with *Eremotherium laurillardi* in Mexico

Locality	Author
1. Aguacate, Michoacán	de Iuliis, pers. com. 1997
2. Arperos, Guanajuato (Type locality <i>E. guanajuatense</i>)	Dugés, 1882; Monés 1973
3. Arteaga, Michoacán	Polaco-Ramos, 1981
4. El Cedral, San Luis Potosí	Polaco-Ramos, 1981
5. Etla, Oaxaca	Polaco-Ramos, 1981
6. Lago de Chapala, Jalisco	Polaco-Ramos, 1981
7. Teapa, Tabasco	Polaco-Ramos, 1981
8. Tlatlalla, Edo de México	Polaco-Ramos, 1981
9. Venustiano Carranza, Jalisco	Polaco-Ramos, 1981
10. Zacoalco, Jalisco	Polaco-Ramos, 1981

Superfamily Mylodontoidea, Gill, 1872

Family Mylodontidae, Gill, 1872

Glossotherium, Owen, 1839

Paramylodon, Brown, 1903

There were two separate dispersals of mylodonts into North America, *Thinobadistes* in the Hemphillian and *Glossotherium* in the Blancan. *Thinobadistes* apparently became extinct by the end of the Hemphillian with no descendants while *Glossotherium* survived until the end of the Rancholabrean in the form of *Paramylodon harlani*. Although this latter group represents a single evolutionary lineage in North America, there is some confusion caused by differences of opinion regarding nomenclature of the two genera. Currently all North American mylodonts in the Blancan are identified as *Glossotherium chapadmalense* following Robertson (1976), who recognized the similarity of the North American material to *G. chapadmalense* from the Chapadmalan of Argentina. All subsequent members of the lineage from the Irvingtonian and

Rancholabrean are placed in *Paramylodon harlani* (McDonald, 1995). While differences may exist with regard to preference of names utilized, there is only a single evolving mylodont lineage in North America from the Blancan to the Rancholabrean.

The Blancan species, *Glossotherium chapadmalense*, is currently known from one locality, Arroyo El Tanque, Guanajuato (Montellano-Ballesteros and Carranza-Castañeda, 1981). The specimen was later described as a new species *Glossotherium garbanii* (Montellano-Ballesteros and Carranza-Castañeda, 1986). Based on the available portions of the skeleton I do not believe it is possible to distinguish *G. garbanii* from *G. chapadmalense*. While additional specimens from the Blancan of Mexico may support the validity of the species *G. garbanii* I will utilize the species name *G. chapadmalense*. Despite disagreement regarding the proper species name for the Arroyo El Tanque specimen, it does document the presence of a mylodont in the early Blancan of Mexico.

Freudenberg (1921) described two species of mylodont as *Mylodon? minor* and *Mylodon? major* from the Valley of Mexico based on fragmentary material. The specimens are too fragmentary for precise identification and it is most likely that the material is *Paramylodon harlani*.



Figure 4. Occurrences by locality of mylodonts in Mexico. Triangle = "*Glossotherium*" *chapadmalense*; square = Irvingtonian records of *Paramylodon harlani*; circle = Rancholabrean records of *Paramylodon harlani*. Numbers refer to sites listed in Table 4.
Figura 4. Presencia por localidad de milodontes en México. Triángulo = "*Glossotherium*" *chapadmalense*; cuadrado = registros irvingtonianos de *Paramylodon harlani*; círculo = registros rancholabreanos de *Paramylodon harlani*. Los números se refieren a los sitios en listados en Tabla 4.

The only Irvingtonian record of *Paramylodon harlani* is from the El Golfo fauna (Shaw, 1981). There are 20 Irvingtonian records of *Paramylodon harlani* in the United States and Canada (McDonald, 1995).

Paramylodon harlani is fairly widely distributed in Mexico during the Rancholabrean and is known from 12 localities (Fig. 4, Table 4). Except for a single bone representing the taxon at Cabo Colnett in northern Baja California, the species is absent from the northwestern portion of the country. This absence may reflect a true aspect of the animal's distribution and not an artifact due to the lack of Rancholabrean faunas in this region. In the adjacent areas in the United States of southern California and Arizona (McDonald, 1996) as well as New Mexico and Texas, *Paramylodon* is not well represented and this may reflect a lack of suitable or only marginal habitat for this species in this part of North America during the Rancholabrean. The two most southern records of *Paramylodon harlani* are from Teapa, Tabasco (Polaco-Ramos, 1981) and Actun Spukil, Yucatan (Hatt, 1953). Given the heavily forested nature of the Yucatan Peninsula the presence of *Paramylodon* in this area is unexpected since *Paramylodon* is considered an open country grazer (Stock, 1925). Its presence may indicate that the tropical rain forest of the Yucatan may have been less extensive during the Rancholabrean. Evidence for its presence in Teapa is based on most of a skeleton of a single individual, while the Yucatan record is minimal, an ectotympanic and tooth fragment (Hatt, 1953). The recovery of additional material from southern Mexico would greatly enhance the present record.

Table 4. Localities with mylodonts in Mexico. Unpublished records: TMM, Texas Memorial Museum collections; UCMP, Museum of Paleontology, University of California, Berkeley.

Taxon	Locality	Age	Author
" <i>Glossotherium</i> " <i>chapadmalense</i>	1. Arroyo El Tanque, Guanajuato (Type locality <i>G. garbanii</i>)	Blancan	Montellano-Ballesteros and Carranza-Castañeda, 1986
<i>Paramylodon harlani</i>	2. El Golfo, Sonora	Irvingtonian	Shaw, 1981
	3. Actun Spukil, Yucatan	Rancholabrean	Hatt, 1953
	4. Arroyo Cedazo, Aguascalientes		Mooser and Dalquest, 1975
	5. Bustamente Cave, Nuevo León		TMM
	6. Cabo Colnett, Baja California Norte		UCMP
	7. El Cedral, San Luis Potosí		Polaco-Ramos, 1981
	8. Sta. Cruz Aguihua, Tlaxcala		Polaco-Ramos, 1981
	9. Tajo de Tequixquiac, Edo México		Freudenberg, 1921
	10. Teapa, Tabasco		Polaco-Ramos, 1981

Table 4. Localities with mylodonts in Mexico. Unpublished records: TMM, Texas Memorial Museum collections; UCMP, Museum of Paleontology, University of California, Berkeley.

Taxon	Locality	Age	Author
	11. Tequesquinahua, Edo de México		Mones, 1971
	12. Valle de Bravo, Edo de México		Villada, 1903
	13. Villa Gustavo Madero, D. F.		Muelleried, 1934
	14. Zacoalco, Jalisco		Polaco-Ramos, 1981

Suborder Vermilingua, Illiger, 1811

Family Myrmecophagidae, Gray, 1825

Myrmecophaga, Linnaeus, 1758

Anteaters are rare in the fossil record. The presence of the giant anteater, *Myrmecophaga tridactyla* from the El Golfo fauna (Shaw and McDonald, 1987) is the only record of the taxon from North America. *Myrmecophaga* is not present in Mexico today and the northern edge of its range is Belize and Guatemala (Hall and Kelson, 1959). The other two genera of extant anteaters, *Tamandua* and *Cyclopes* live in southern Mexico (Hall and Kelson, 1959). There is no fossil record of these taxa in Mexico.



Figure 5. Occurrences by locality of *Glyptotherium* in Mexico. Circle = *G. floridanum*; square = *G. cyclindricum*; triangle = *G. mexicanum*; diamond = *Glyptotherium* sp. Numbers refer to sites listed in Table 5.

Figura 5. Presencia por localidad de *Glyptotherium* en México. Círculo = *G. floridanum*; cuadrados = *G. cyclindricum*; triángulo = *G. mexicanum*; diamante = *Glyptotherium* sp. Los números se refieren a los sitios enlistados en Tabla 5.

Suborder Cingulata, Illiger, 1869
Superfamily Glyptodontoidea, Gray, 1869
Family Glyptodontidae, Gray, 1869
Glyptotherium, Osborn, 1903

Although glyptodonts are present in faunas from the Blancan through Rancholabrean in the United States, all records in Mexico are Rancholabrean (Gillette and Ray, 1981). Early records of glyptodonts were placed in the genus *Glyptodon* (Cuatáparo and Ramírez, 1875; Felix and Lenk, 1899). Brown (1912) created the genus *Brachyostracon* based on material from Ameca, Jalisco.

All North American glyptodonts are currently placed in the genus, *Glyptotherium*, and three species are currently recognized from Mexico: *G. floridanum*, *G. cylindricum* and *G. mexicanum*. *Glyptotherium cylindricum* and *G. mexicanum* are known only from the type specimens. *Glyptotherium cylindricum* is sufficiently distinctive from other species of the genus that it constitutes a valid species. Unfortunately the type of *G. mexicanum* is now missing and portions of the description of the type included pampathere material (Gillette and Ray, 1981). While Gillette and Ray retained *G. mexicanum* in their review of the North American glyptodonts, additional material from the type locality near Tequixquiac in the Valley of Mexico needs to be recovered to confirm the validity of this species.

Table 5. Rancholabrean localities with <i>Glyptotherium</i> in Mexico.		
Taxon	Locality	Author
<i>G. floridanum</i>	1. Barranca Seca, Veracruz	Dalquest, 1961
	2. Cedazo, Aguascalientes	Mooser and Dalquest, 1975
<i>G. cylindricum</i>	3. Ameca, Jalisco. (Type locality for the species)	Brown, 1912
<i>G. mexicanum</i>	4. Tequixquiac, Edo de México. (Type locality for the species)	Cuatáparo and Ramírez, 1875
<i>Glyptotherium</i> sp.	5. Ciudad Delicias, Chihuahua	Silva-Bárcenas, 1969
	6. Barranca de Acatlán, Edo de México	Silva-Bárcenas, 1969
	7. Barranca del Muerto, D. F.	Silva-Bárcenas, 1969
	8. Edificio Latino Americano, D. F.	Silva-Bárcenas, 1969
	9. Panteón de Dolores, D. F.	Silva-Bárcenas, 1969
	10. Tajo del Desagüe, Edo de México	Silva-Bárcenas, 1969
	11. Tequixquiac, Edo. México	Hibbard, 1955
	12. Zumpango de Ocampo, Edo. México	Silva-Bárcenas, 1969

Twelve records of glyptodonts are known from Mexico (Fig. 5, Table 5). Two of these records are referred to *Glyptotherium floridanum* which is the best known, based primarily on the sample from the United States where it is known from 24 localities in South Carolina, Florida and Texas (Gillette and Ray, 1981). Silva-Bárcenas (1969) listed other records of glyptodonts under various genera and species. None of this material has been reexamined in view of the work of Gillette and Ray (1981) and can only be considered *Glyptotherium* sp. at this time.

Northern records of Rancholabrean *Glyptotherium* are concentrated along the Gulf Coast and lowland areas, a pattern similar to that seen in *Eremotherium*. This distribution pattern is also generally similar to that of *Holmesina*, although this latter genus does range farther north. In Mexico the distribution of *Glyptotherium* is also similar to that of *Eremotherium* and the pampatheres, *Holmesina* and *Pampatherium*. Most records are found at higher elevations, such as the Valley of Mexico, with few coastal records. The close association in the distribution of the three genera in both the United States and Mexico strongly suggests a common shared habitat or similar ecological requirements.

Superfamily Dasypodoidea, Gray, 1821

Family Pampatheriidae, Paula Couto, 1954

Pampatherium, Gervais and Ameghino, 1880

Holmesina, Simpson, 1930

Two genera of pampatheres, each represented by a single species, are present in Mexico, *Holmesina septentrionalis* and *Pampatherium mexicanum* (Edmund, 1996). Pampatheres first appear in North America in the late Blancan (Webb, 1985).

Holmesina septentrionalis was originally described by Leidy (1889a) as *Glyptodon septentrionalis* but later he recognized that the material represented a pampathere and placed the species in the genus *Chlamydothorium* (= *Chlamytherium*) (Leidy, 1889b). Simpson (1930) created the genus *Holmesina* for the North American species. The *Holmesina* lineage first appears in North America in the Blancan (Robertson, 1976) represented by *H. floridanus*. Documentation of the evolutionary changes in the lineage from the Blancan to Rancholabrean has been done by Edmund (1985) and Hulbert and Morgan (1993).

Recently the presence a second pampathere lineage in North America represented by *Pampatherium mexicanum* has been recognized (Edmund, 1996). The type material of *P. mexicanum* comes from Valsequillo in Puebla but the species has been identified from other localities (Table 6). While the *Holmesina* lineage is well documented in North America from the Blancan through Rancholabrean in the the United

States and Rancholabrean of Mexico, our knowledge of this second lineage is restricted to the Rancholabrean of Mexico.



Figure 6. Occurrences by locality of pampatheres in Mexico. Circle = *Holmesina septentrionalis*, Triangle = *Pampatherium mexicanum*, Diamond = cf. *Pampatherium*. Numbers refer to sites listed in Table 6.

Figura 6. Presencia por localidad de pampaterios en México. Círculo = *Holmesina septentrionalis*; triángulo = *Pampatherium mexicanum*; diamante = cf. *Pampatherium*. Los números se refieren a los sitios enlistados en Tabla 6.

Not only is our knowledge of pampatheres in Mexico restricted chronologically but also geographically. Their geographic in Mexico is limited to the central portion of the country in two areas; a more southern area ranging from Hidalgo to Puebla, and another to the northwest in Aguascalientes and Jalisco (Fig. 6, Table 6). Both of these areas contains each species and the two taxa are commonly found together in a fauna; Chapala-Zacoalco, Jalisco (Edmund, 1996), Rio Zula, Jalisco, and Tequixquiac, Mexico. Despite the close overlap in distribution in Mexico the ornamentation of the osteoderms is sufficiently different that the two species can be distinguished (Edmund, 1996).

Family Dasypodidae, Gray, 1821

***Dasypus*, Linnaeus, 1758**

The extant long-nosed armadillo, *Dasypus novemcinctus*, has the widest distribution of all armadillos, ranging from Uruguay into the southeastern United States (Wetzel, 1985). In the modern fauna of Mexico it is found

from the Yucatan Peninsula northward to the southern edge of the central highlands where its range divides, extending along the gulf coast into the United States and on the Pacific coast as far north as Sinaloa (Hall and Kelson, 1959). *Dasypus novemcinctus* has been recovered from archaeological sites from 25 localities in Mexico (Arroyo-Cabrales pers. com. 1997). These include the states of Campeche, Chiapas, Distrito Federal, México, Morelos, Nuevo León, Puebla, Tamaulipas, Veracruz and Yucatán.

Table 6. Localities with Rancholabrean Pampatheres in Mexico. Unpublished records: INAH, Instituto Nacional de Antropología e Historia; LACM, Natural History Museum of Los Angeles County; UCMP, Museum of Paleontology, University of California, Berkeley. Unpublished locality information provided by A.G. Edmund and K.L. Seymour.		
Taxon	Locality	Author
<i>Holmesina septentrionalis</i>	1. Arroyo Cedazo, Aguascalientes	Mooser and Dalquest, 1975
	2. Chapala-Zacoalco, Jalisco	Edmund, 1996
	3. Rio Zula, Jalisco	LACM
<i>Pampatherium mexicanum</i>	4. Tequiquiac, Edo de Mexico	UCMP
	5. Chapala-Zacoalco, Jalisco	Edmund, 1996
	6. Huyatlaco, Puebla	INAH
	7. Rio Atepitzingo, Puebla	INAH
	8. Rio Zula, Jalisco	LACM
	9. San Felipe, Tenexstepe, Puebla	INAH
	10. San Miguel de Tecamachaico, D.F.	Silva-Bárcenas, 1975; Edmund, 1996
	11. Tequiquiac, México	Hibbard, 1955
	12. Valsequillo Reservoir, Puebla (Type locality for the species)	Edmund, 1996
	13. Unknown locality, Hidalgo	Edmund, 1996
cf. <i>Pampatherium</i>	14. San Luis Soyotlán, Lago de Chapala, Jalisco	LACM

North American Xenarthran taxa not presently known as from México

Superfamily Mylodontoidea, Gill, 1872

Family Mylodontidae, Gill, 1872

Thinobadistes, Hay, 1919

Although a number of faunas of Hemphillian age known from Mexico there are currently no records of the mylodont, *Thinobadistes*, from the

country. The genus is not common and is currently only known from four Hemphillian sites, two in Florida and two in Texas. Two species are currently recognized (Webb, 1989) and either might eventually be found in Hemphillian faunas in Mexico.

Superfamily Dasypodoidea, Gray, 1821

Family Dasypodidae, Gray, 1821

Despite the fairly common occurrence of *D. novemcinctus* in the extant mammalian fauna of Mexico, there is currently no fossil record of its predecessor *Dasypus bellus* in the country. *Dasypus bellus* is well documented in the United States and is known from Blancan, Irvingtonian and Rancholabrean localities (Klippel and Parmalee, 1984).

Given the number of osteoderms present in the carapace (over 3,300 in the related species *D. novemcinctus*) of a single individual and the ease of identification, it is surprising that this species has not yet been recovered from any Mexican fossil localities. The one possible locality that may have *D. bellus* is Chapala-Zacoalco in Jalisco, but this material needs to be closely examined.

Pachyarmatherium, Downing and White, 1995

Another member of the Dasypodoidea, not yet identified from any fossil faunas of Mexico but present in Blancan and Irvingtonian faunas of the United States, is *Pachyarmatherium leiseyi*. This species is currently known from a limited amount of material from Florida and South Carolina. Although placed in the superfamily Dasypodoidea by Downing and White (1995), it was not assigned to any family of armadillo. Recovery of additional material of this taxon from Mexico will greatly enhance our understanding of this enigmatic species.

Acknowledgements

This paper is an expanded version of one presented at the Seventh International Theriological Congress, Acapulco, Mexico September 7-11, 1997. I would like to thank Marisol Montellano-Ballesteros and Joaquin Arroyo-Cabrales for their invitation to participate in the symposium and to contribute to this volume. Each has contributed to the article in numerous ways. Chris Shaw, Page Museum, Kevin Seymour, Royal Ontario Museum, and Pat Holroyd, Museum of Paleontology, University of California all kindly helped with locality information needed to complete this review. Gerardo de Iuliis, University of Toronto, generously shared information on

records on *Eremotherium* in Mexico. Gordon Edmund aided with locality information on the pampatheres.

Xenartra fósiles de México: Una revisión

México es crítico para entender algunos aspectos de la paleoecología y biogeografía de los xenartras que se dispersaron hacia América del Norte desde América del Sur durante el Gran Intercambio Biótico Americano. El registro fósil de xenartras en México se comprende desde el Henfiliano al Rancholabreano (Mioceno tardío al Pleistoceno tardío). Actualmente se conocen seis géneros de perezosos terrestres, *Pliometanastes*, *Megalonyx*, *Nothrotheriops*, *Eremotherium* y "*Glossotherium*" y *Paramylodon*, un género de gliptodonte, *Glyptotherium*, dos géneros de pampaterios, *Holmesina* y *Pampatherium* y el oso hormiguero *Myrmecophaga*.

El número de registros de xenartra fósiles en México está menos extendido que en los Estados Unidos. A pesar de esto, la muestra es suficiente para hacer algunas comparaciones y reconocer diferencias entre las dos regiones. Estas diferencias pueden ayudar proporcionando un entendimiento más completo de la paleoecología y distribución de algunos taxa.

El megaloníquido, *Pliometanastes*, es considerado como uno de los taxa de mamíferos característicos del Henfiliano temprano (Tedford *et al.*, 1987) mientras su descendiente *Megalonyx* hizo su primera aparición en el Henfiliano tardío. Un ejemplar no descrito de *Pliometanastes*, un esqueleto parcial asociado (LACM 17437) del Río Vírgenes cerca de la frontera entre Tamaulipas y Nuevo León (Fig. 1) es el único registro de este género para México.

El perezoso terrestre *Megalonyx* no está bien representado en el registro fósil de México. Aunque cinco especies dentro del género son reconocidos, de las faunas comprendidas entre las edades del henfiliano tardío al rancholabreano tardío en Estados Unidos (McDonald, 1977), sólo dos especies *Megalonyx wheatleyi*, de la fauna irvingtoniana de El Golfo, Sonora (Shaw, 1981) y *M. jeffersonii*, de la Cueva de San Josecito, Nuevo León y Valsequillo, Puebla de edad rancholabreana son actualmente conocidos para México (Tabla 1; Fig. 1).

Nothrotheriops shastensis está mejor representado en el registro fósil de México que *Megalonyx*, y es conocido de una localidad irvingtoniana y de diez localidades rancholabreanas (Fig. 2, Tabla 2). La especie irvingtoniana, *Nothrotheriops texanus*, está presente en la fauna El Golfo en Sonora. *N. texanus* es conocida de ocho localidades en los Estados Unidos (McDonald, 1995). La especie rancholabreana, *N. shastensis*, esta ampliamente distribuida en México extendida desde la Cueva

Bustamante, Nuevo León en el norte hasta el Rancho de las Ollas, en Michoacán, (Fig. 2). Hay un solo registro de la península de Baja California en Comondú.

Perezosos terrestres megaterios en México han sido referidos a un número de especies; *Eremotherium guanajuatense* (Dugés, 1897; Monés, 1973), *Eremotherium rusconii* y *E. mirabile* (Polaco-Ramos, 1981) y *Megatherium americanum* (Ferrusquía-Villafranca, 1978). Todos los registros de megaterios en México son ahora considerados como *Eremotherium laurillardi* (Cartelle y de Iuliis, 1995). Esta especie en México es actualmente conocida de 10 localidades (Fig. 3, Tabla 3). Registros rancholabreanos de *Eremotherium* en los Estados Unidos tampoco son comunes, comparado a otros perezosos rancholabreanos y actualmente diez sitios son conocidos (de Iuliis pers. Com. 1997).

Mientras la distribución de esta especie en los Estados Unidos y en América del Sur está restringida principalmente a las costas de tierras bajas (Cartelle y de Iuliis, 1995) su distribución en México es menos restringida. Fuera de las 10 localidades conocidas para México, solo una, Teapa, Tabasco, puede ser considerada como tierra baja costera. La mayoría de las localidades son de elevaciones altas en la parte central del país. Habilidad para explotar hábitat en elevaciones altas en México puede reflejar las latitudes más sureñas de las localidades.

Hay dos eventos de dispersión separados de milodontes en América del Norte, *Thinobadistes* en el Henfiliano y *Glossotherium* en el Blancano. *Thinobadistes* se extinguió al final del henfiliano mientras *Glossotherium* sobrevivió hasta el final del Rancholabreano en la forma de *Paramylodon harlani*.

La especie blancana *Glossotherium chapadmalense*, es actualmente conocido de la localidad, Arroyo El Tanque, Guanajuato (Montellano y Carranza-Castañeda, 1981). El ejemplar fue más tarde descrito como una nueva especie *Glossotherium garbanii* (Montellano y Carranza-Castañeda, 1986).

El único registro irvingtoniano de *Paramylodon harlani* es de la fauna El Golfo (Shaw, 1981). Hay 20 registros irvingtonianos de *Paramylodon harlani* en los Estados Unidos y Canadá (McDonald, 1995). *Paramylodon harlani* estuvo ampliamente distribuido en México durante el rancholabreano y es conocido de 12 localidades (Fig. 4, Tabla 4).

Doce registros de gliptodontes son conocidos para México (Fig. 5, Tabla 5). Dos de estos registros están referidos a *Glyptotherium floridanum*, el cual es la mejor de las especies conocidas, basado principalmente en la muestra de Estados Unidos donde es conocida de 24 localidades en Carolina del Sur, Florida y Texas (Gillete y Ray, 1981).

Dos géneros de pampaterios, cada uno representado por una sola especie están presentes en México, *Holmesina septentrionalis* y

Pampatherium mexicanum (Edmund, 1996). Los pampaterios aparecen primero en América del Norte en el Blancano tardío (Webb, 1985).

Nuestro conocimiento de pampaterios en México está restringido cronológica y geográficamente. Su distribución geográfica en México es limitada a dos áreas en la porción central del país; uno más sureño abarcando de Hidalgo a Puebla y otra del noroeste de Aguascalientes y Jalisco (Fig. 6, Tabla 6). Ambas áreas contienen ambas especies y los dos taxa son frecuentemente encontrados juntos en la fauna. A pesar de la coincidencia en la distribución en México, la ornamentación de los escudos es suficientemente diferente, que las dos especies pueden distinguirse (Edmund, 1996).

Tres taxa de xenartras presentes en los Estados Unidos no son todavía reconocidos para México. El perezoso milodonte, *Thinobadistes*, está presente en faunas henfilianas en los Estados Unidos pero no ha sido todavía registrado en faunas de edad similar en México. Otro taxón conspicuamente ausente es el armadillo extinto, *Dasypus bellus*, aunque la especie viviente *Dasypus novemcinctus* está ampliamente distribuida en México. El tercero es el cingulado pobremente conocido *Pachyarmatherium leiseyi*, del Blancano e Irvingtoniano del sureste de Estados Unidos. Todas estas especies deberían eventualmente ser encontrados en México.

Literature cited

- Brown, B., "*Brachyostracon*, a new genus of glyptodonts from Mexico". American Museum of Natural History Bulletin 31: 1912, pp. 167-177.
- Cartelle, C., and G. de Luliis, "*Eremotherium laurillardii*: the Panamerican late Pleistocene megatheriid sloth". Journal of Vertebrate Paleontology 15: 1995, pp. 830-841.
- Cuatáparo, J. N., and S. Ramírez, "Descripción de un mamífero fósil de especie desconocida perteneciente al género "*Glyptodon*"". Boletín Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística (México) serie 3, 2: 1875, pp. 354-362.
- Dalquest, W. W., "*Sylvilagus cunicularius* in the Pleistocene of Mexico". Journal of Mammalogy 42: 1961, pp. 408-409.
- Downing, K. F., and R. S. White, "The cingulates (Xenarthra) of the Leisey Shell Pit local fauna (Irvingtonian), Hillsborough County, Florida". Bulletin of the Florida Museum of Natural History 37 Pt. II(12): 1995, pp. 375-396.
- Downs, T., "Fossil vertebrates from Lago de Chapala, Jalisco, Mexico". Congreso Geológico Internacional, 20th Sesión, Ciudad de México, 1956, Sección VII - Paleontología, Taxonomía y Evolución: 1958, pp. 75-77.
- Dugés, A., "Un megaterido de los Estados Unidos Mexicanos". Anales de

- la Academia Mexicana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 2: 1897, pp. 201-203.
- Edmund, A. G., "The fossil giant armadillos of North America (Pampatheriinae, Xenarthra = Edentata)", in G. G. Montgomery (ed.), "The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas". Smithsonian Institution Press, Washington D.C., 1985, pp. 83-93.
- _____, "A review of Pleistocene giant armadillos (Mammalia, Xenarthra, Pampatheriidae)", in K. M. Stewart, and K. L. Seymour (eds.), "Palaeoecology and palaeoenvironments of Late Cenozoic mammals". University of Toronto Press, Toronto, 1996, pp. 300-332.
- Felix, J., and H. Lenk, "Beitrage zur geologie und paleontologie der Republik Mexiko". Teil 2, Heft 1: 1899, pp. 1-54.
- Ferrusquía-Villafranca, I., "Distribution of Cenozoic vertebrate faunas in Middle America and problems of migration between North and South America". Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Boletín 101: 1978, pp. 193-329.
- Franzen, J. L., "Eine Rancho-La-Brea Fauna aus Nordost-Mexiko (Bundesstaat Nuevo Leon)". Natur und Museum 124: 1994, pp.241-272.
- Freudenberg, W., "Geologie von Mexiko dargestellt nach der Literatur und nach eigenen Forschungen". Verlag von Gebruder Borntraeger Berlin: 1921, 232 pp.
- Furlong, E. L., "Notes on the occurrence of mammalian remains in the Pleistocene of Mexico, with a description of a new species, *Capromeryx mexicana*". University California Publications, Department of Geological Sciences, Bulletin 15: 1925, pp. 137-152.
- Gillette, D. D., and C. E. Ray. "Glyptodonts of North America". Smithsonian Contributions to Paleobiology No. 40: 1981, pp. 1-255.
- Hall, E. R., and K.R. Kelson, "The mammals of North America Vol. 1" Ronald Press, New York: 1959, 546 pp.
- Hatt, R. T., "Faunal and archaeological researches in Yucatan Caves". Cranbrook Institute of Science Bulletin 33: 1953, pp. 1-119.
- Hibbard, C. W., "Pleistocene vertebrates from the Upper Becerra (Becerra Superior) Formation, Valley of Tequixquiac, Mexico, with notes on other Pleistocene Forms". University of Michigan Museum of Paleontology, Contributions 12: 1955, pp. 47-96.
- Hirschfeld, S. E., "*Pliometanastes protistus* (Edentata, Megalonychidae) from Knight's Ferry, California with discussion of Early Hemphillian Megalonychids". PaleoBios No. 36: 1981, pp. 1-16.
- _____, and S. D. Webb, "Plio-Pleistocene megalonychid sloths of North America". Bulletin of Florida State Museum (Biological Sciences) 12(5): 1968, pp. 213-296.
- Hulbert, R. C. Jr., and G. S. Morgan, "Quantitative and qualitative evolution in the giant armadillo *Holmesina* (Edentata: Pampatheriidae) in

- Florida", in R. A. Martin, and A. D. Barnosky.(eds.), Morphological change in Quaternary mammals of North America. Cambridge University Press, Cambridge, 1993, pp. 134-177.
- Klippel, W. E., and P. W. Parmalee, "Armadillos in North American Late Pleistocene contexts". Carnegie Museum Natural History Special Publication No. 8: 1984, pp. 149-160.
- Leidy, J., "Fossil vertebrates from Florida". Proceedings Academy Natural Sciences, Philadelphia 1889: 1889a, pp. 96-97.
- _____, "Description of vertebrate remains from Peace Creek, Florida." Transactions of the Wagner Free Institute of Science 2: 1889b, pp. 19-31.
- McDonald, H. G., "Description of the osteology of the extinct gravi-grade edentate *Megalonyx* with observations on its ontogeny, phylogeny and functional anatomy". Masters Thesis, University of Florida, Gainesville: 1977, 328 pp.
- _____, "Gravi-grade xenarthrans from the Early Pleistocene Leisey Shell Pit 1A, Hillsborough County, Florida. Florida" Museum of Natural History Bulletin 37 Pt. II (11): 1995, pp. 345-373.
- _____, Biogeography and paleoecology of ground sloths in California, Arizona and Nevada. "San Bernardino County Museum Association Quarterly" 43(1-2):1996, pp. 61-65.
- Monés, A., "Observaciones sobre la familia Mylodontidae (Edentata, Megalonychoidea) en México". Paleoeología No. 6:1971, 22 pp.
- _____, "Nota acerca de *Eremotherium guanajuatense* (Dugés, 1882) (Edentata, Megatherioidea) de Arperos, Estado de Guanajuato, México". Trabajos V Congreso Latino-Americano de Zoología 1:1973, pp. 162-165.
- Montellano-Ballesteros, M., and O. Carranza-Castañeda, "Edentados pliocénicos de la región central de México". Anais II Congresso Latino-Americano Paleontología:1981, pp. 683-695.
- _____, "Descripción de un milodóntido del Blancano temprano de la mesa central de México". Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Revista 6:1986, pp. 193-203.
- Mooser, O., and W. W. Dalquest, "Pleistocene mammals from Aguascalientes, Central Mexico". Journal of Mammalogy 56: 1975, pp. 781-820.
- Muelleried, F. K. G., "Sobre un gravi-grado gigantesco (*Myiodon*) encontrado en el Valle de México". Anales del Instituto de Biología 5:1934, pp. 223-236.
- Polaco-Ramos, O. J., "Restos fósiles de *Glossotherium* y *Eremotherium* (Edentata) en Mexico". Anais II Congresso Latino-Americano Paleontología:1981, 819-833.
- _____, and L. Butron M., "Mamíferos pleistocénicos de la cueva La

- Presita, San Luis Potosí, México"; in J. Arroyo Cabrales, and O. J. Polaco (eds.), "Homenaje al profesor Ticul Alvarez", Instituto Nacional de Antropología e Historia, México D.F., 1997, pp. 279-296.
- Robertson, J. A., "Latest Pliocene mammals from Haile XVA, Alachua County, Florida". Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences 20:1976, pp. 111-186.
- Shaw, C. A., "The middle Pleistocene El Golfo local fauna from north-western Sonora, Mexico". Masters Thesis, California State University, Long Beach:1981, 141 pp.
- _____, and H. G. McDonald, "First record of giant anteater (*Xenarthra*, *Myrmecophagidae*) in North America". Science 236:1987, pp. 186-188.
- Silva-Bárcenas, A., "Localidades de vertebrados fósiles en la República Mexicana". Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Paleontología Mexicana No. 28:1969, pp. 1-34.
- _____, "Guía de vertebrados del Museo de Geología". Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Divulgación 3:1925, 51 pp.
- Simpson, G. G., "*Holmesina septentrionalis*, an edentate from the Pleistocene of Florida". American Museum Novitates 442:1930, pp. 1-10.
- Sinclair, W. J., "New mammalia from the Quaternary caves of California. University California" Publications, Department of Geological Sciences Bulletin 4:1908, pp. 145-161.
- Stock, C., "Cenozoic gravigrade edentates of western North America, with special reference to the Pleistocene *Megalonychidae* and *Mylodontidae* of Rancho La Brea". Carnegie Institute of Washington Publication 331:1925, pp. 1-206.
- _____, "The cave of San Josecito, Mexico, new discoveries of the vertebrate life of the Ice Age". California Institute of Technology Balch Graduate School of Geological Sciences Contribution No. 361:1943, 5 pp.
- Tedford, R. H., M. F. Skinner, R. W. Fields, J. M. Rensberger, D. P. Whistler, T. Galusha, B. E. Taylor, J. R. Macdonald, and S. D. Webb. "Faunal succession and biochronology of the Arikareean through Hemphillian interval (Late Oligocene through Earliest Pliocene epochs) in North America"; in M. O. Woodburne (ed.), "Cenozoic Mammals of North America Geochronology and Biostratigraphy". University of California Press, Berkeley, 1987, pp. 153-210.
- Villada, M. M., "Apuntes acerca de la fauna fósil del Valle de México. Anales del Museo Nacional de México" 7:1903, pp. 441-451.
- Webb, S. D., "Late Cenozoic mammal dispersals between the Americas"; in F. G. Stehli, and S. D. Webb. (eds.), "The Great American Biotic Interchange". Plenum Press, New York, 1985, pp. 357-386.
- _____, "Osteology and relationships of *Thinobadistes segnis*, the first mylodont sloth in North America", in K. H. Redford, and J. F.

- Eisenberg (eds.), "Advances in Neotropical Mammalogy", Sandhill Crane Press Inc., Gainesville Florida, 1989, pp. 469-532.
- Wetzel, R. M., "Taxonomy and distribution of armadillos, Dasypodidae"; *in* G. G. Montgomery (ed.), "The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas". Smithsonian Institution Press, Washington D.C., 1985, pp. 23-46.

Avances en los estudios paleomastozoológicos en México — con una tirada de 500 ejemplares — se terminó de imprimir, en septiembre de 2002, en los talleres gráficos del Instituto Nacional de Antropología e Historia, ubicados en av. Tláhuac 3428, col. Los Reyes Culhuacán, c.p. 09800, México, D.F.

En la impresión, a cargo de Victorino Barrientos Arellano, se utilizó papel bond ahuesado de 90 g para interiores y couché mate de 210 g para portada.

Foto de portada: Cacería de un mamut, diorama Proyecto México de la CND.

Producción: Coordinación Nacional de Difusión/Dirección de Publicaciones.

Cuidado de la edición: Alejandro de la Garza; formación tipográfica: Jean Paul Krammer Reyna.

Los mamíferos, uno de los grupos zoológicos más estudiados, tienen su origen en el Mesozoico, tiempo en el que convivieron con los grandes dinosaurios y reptiles voladores. Fueron de los vertebrados que trascendieron la extinción del Cretácico-Terciario ocurrida hace 65 millones de años; durante el Cenozoico sufrieron una radiación adaptativa, incluyendo la conquista del mar y el aire. Se cuenta con un registro fósil de mamíferos en México que comprende desde el Jurásico hasta los tiempos recientes. El conocimiento de los mamíferos fósiles es amplio, como lo revela la gran cantidad de documentos publicados e inéditos que existen. Publicaciones de los años sesenta y setenta del siglo xx sintetizaron el conocimiento que hasta entonces se tenía. Durante estos últimos 25 años la cantidad de información generada ha aumentado considerablemente. De ahí la necesidad de contar con un documento como éste donde se resume el estado de la investigación de la paleomastofauna mexicana.



9 789701 883563

CONACULTA • INAH

