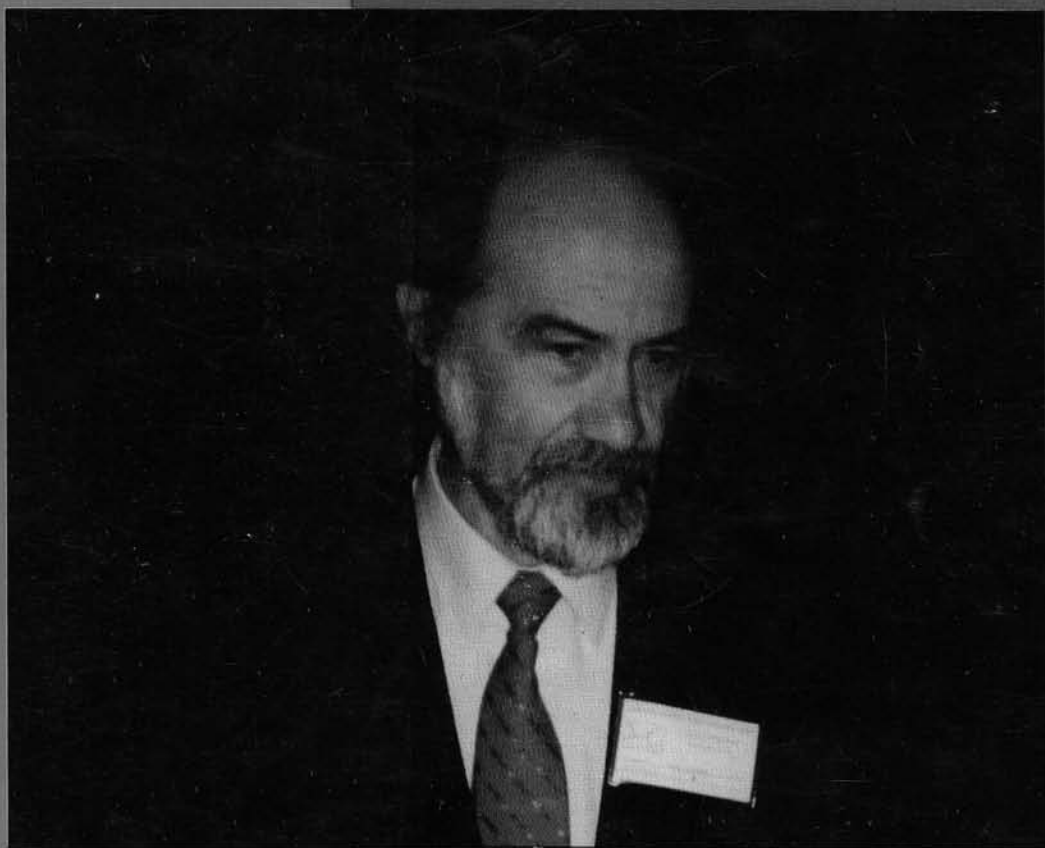


*Homenaje
al profesor
Ticul Álvarez*



Joaquín Arroyo Cabrales
Óscar J. Polaco
Coordinadores

Homenaje al profesor Ticul Álvarez

Joaquín Arroyo Cabrales
Óscar J. Polaco
(*coordinadores*)

Instituto Nacional de Antropología e Historia

Primera edición: 1997

D.R. © Instituto Nacional de Antropología e Historia
Córdoba 45, Col. Roma, CP 06700, México, D.F.

ISBN 970-18-0023-0

Impreso y hecho en México

Índice

Prefacio	9
Ticul Álvarez, un ejemplo a seguir <i>Joaquín Arroyo Cabrales y Óscar J. Polaco</i>	13
Bibliografía de Ticul Álvarez	17
Ticul Álvarez Solórzano, una semblanza <i>Óscar Sánchez Herrera</i>	27
Las contribuciones en Herpetología de Ticul Álvarez Solórzano <i>Óscar Flores Villela y Hobart M. Smith</i>	35
Revisión de los vampiros fósiles (Chiroptera: Phyllostomidae, Desmodontinae) de México <i>Joaquín Arroyo Cabrales y Clayton E. Ray</i>	69
The Karyotype of the Tarabundí Vole (<i>Microtus oaxacensis</i> : Rodentia), Relict Tropical Arvicolid <i>Fernando A. Cervantes, Jesús Martínez y Óscar G. Ward</i>	87
Los mamíferos oligocénicos de México: revisión y adición a la fauna local Rancho Gaitán, formación Prietos, Chadroniano, de Chihuahua nororiental <i>Ismael Ferrusquía Villafranca, Clara Galindo Hernández e Hiram Barrios Rivera</i>	97
Variación no geográfica de <i>Peromyscus difficilis</i> (Rodentia: Muridae) en la región noroeste de la Cuenca de Oriental en Puebla y Veracruz, México <i>Salvador Gaona</i>	135
La alimentación de <i>Tyto alba</i> en la Ciénaga de Chapala, Michoacán, México <i>José Juan Hernández Chávez</i>	157
Algunas notas faunísticas del estudio de regurgitaciones de lechuza <i>Tyto alba</i> , en el sur del Valle de México <i>William López Forment C.</i>	175

Variación no geográfica de <i>Peromyscus furvus</i> (Rodentia: Muridae) <i>Matías Martínez Coronel, Alondra Castro Campillo</i> <i>y José Ramírez Pulido</i>	183
Los vertebrados mesozoicos del Uruguay y sus relaciones con los de áreas vecinas <i>Álvaro Mones</i>	205
Relación roedor-vegetación en el sureste del estado de Durango, México <i>Raúl Muñiz Martínez</i>	223
El estudio de los mamíferos del Templo Olvidado, Palenque, Chiapas <i>Aurelio Ocaña Marín</i>	239
La arqueoictiofauna de Palenque, Chiapas, México <i>Ma. Teresa Olivera Carrasco</i>	253
Mamíferos pleistocénicos de la cueva La Presita, San Luis Potosí, México <i>Óscar J. Polaco y Ligia Butrón M.</i>	279
Modelos de captura y recaptura en cinco especies de roedores <i>Víctor Sánchez-Cordero, Gloria Magaña Cota</i> <i>y Miguel A. Briones</i>	297
Observaciones sobre mamíferos terrestres de algunas islas del Golfo de California <i>Cornelio Sánchez Hernández, Salvador Santillán</i> <i>Alarcón e Ismael Anaya Calvo</i>	325
Análisis del material zoológico procedente de los sitios arqueológicos de Jonuta, Tabasco y Campeche, México <i>Norma Valentín Maldonado</i>	343
<i>Feresa attenuata</i> Gray, 1874 (Odontoceti: Delphinidae) en la costa atlántica de México <i>Bernardo Villa R. y Elia E. Hoz Zavala</i>	367
Comparative Morphology of Dorsal Hair of New World Bats of the Family Molossidae <i>Moirá J. van Staaden and J. Knox Jones, Jr.</i>	373

Prefacio

El objetivo principal de este volumen es reconocer la callada labor de un científico mexicano que ha dejado una huella imborrable en los campos del conocimiento biológico en los que ha incursionado, ya sea dentro de la investigación, la docencia o el servicio público. La mastozoología, la herpetología, la paleontología y la arqueozoología en México se han beneficiado y han avanzado gracias al trabajo realizado durante 35 años por el M. en C. Ticul Álvarez.

Pretender realizar una obra para honrar a un científico mexicano de la talla del maestro Álvarez no resultó una labor fácil, ya que debía cumplir con los objetivos de alto nivel académico que él siempre se ha propuesto y exigido dentro de su labor de investigación y docencia. Además, se proyectó que en la obra hubiera una representación equitativa de trabajos en los cuatro campos biológicos en los que el maestro Álvarez se ha desempeñado principalmente. En un primer momento se consideró importante que sus estudiantes y colegas más cercanos contribuyéramos con manuscritos para el volumen, aunque posteriormente, por diversas razones, se extendieron invitaciones a colegas de otras instituciones afines al quehacer biológico del maestro Álvarez.

Un aspecto que se tomó en cuenta desde el principio fue la necesidad de evaluación de los manuscritos por árbitros especialistas en los temas tratados que estuvieran al margen de la labor editorial. Ello nos llevó a solicitar la colaboración de investigadores nacionales e internacionales de reconocido prestigio, quienes cumplieron una función fundamental en la consecución de la presente obra.

El volumen consta de 17 trabajos realizados por 29 autores. Las aportaciones están ordenadas alfabéticamente por autor, y corresponden a los campos de la mastozoología (Cervantes *et al.*, Hernández-Chávez, Gaona, López-Forment C., Martínez-Coronel *et al.*, Muñiz-Martínez, Sánchez-Cordero *et al.*, Sánchez Hernández *et al.*, Van Staaden y Jones, Villa-Ramírez y Hoz-Zavala), paleontología (Arroyo-Cabrales y Ray, Ferrusquía-Villafranca *et al.*, Mones, Polaco y Butrón-M.) y arqueozoología (Ocaña Marín, Olivera Carrasco, Valentín), como reflejo de algunos de los temas biológicos cultivados por el profesor Álvarez.

Asimismo, son de notarse las semblanzas de Sánchez-Herrera y de Smith y Flores-Villela, quienes, más que relatar el paso del profesor Álvarez por la

biología en México, realizan una verdadera evaluación técnica de su labor en las áreas donde se desempeñó. En las semblanzas que forman parte del presente volumen, se han utilizado los números secuenciales de la bibliografía general del profesor Álvarez para sustituir las referencias a sus trabajos.

Agradecemos a los autores de los manuscritos su participación en el presente volumen, su disponibilidad para considerar los comentarios críticos a las primeras versiones de los manuscritos, así como su paciencia para la terminación del mismo. También los revisores tienen nuestro mayor reconocimiento a su labor que, aunque no es obvia, no pasará inadvertida, por la calidad que alcanzaron los manuscritos después de las evaluaciones. Ellos fueron:

Robert J. Baker	Texas Technological University
Isabel Bassols Batalla (†)	Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional
Óscar Carranza Castañeda	Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México
Fernando A. Cervantes	Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México
Gerardo Ceballos	Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México
Luis Espinosa Arrubarena	Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México
Mario Favila V.	Instituto de Ecología, A. C.
Óscar Flores Villela	Museo de Zoología, Universidad Nacional Autónoma de México
Alfred L. Gardner	U. S. Biological Survey
Bert Kolhmann	Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México
William López-Forment	Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México
Ricardo López Wilchis	Universidad Autónoma Metropolitana
José Luis Lorenzo (†)	Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia
Lorena Mirambell S.	Subdirección de Servicios Académicos, Instituto Nacional de Antropología e Historia
Marisol Montellano	Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México
Robert D. Owen	Texas Technological University
Salvador Sánchez Colón	Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional
Víctor Sánchez Cordero	Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México

Óscar Sánchez Herrera	Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México
Ángel Silva Bárcenas	Museo de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México
Guillermina Urbano Vidales	Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México
Don E. Wilson	The Smithsonian Institution
Gerardo Zúñiga Bermúdez	Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional.

Finalmente, quiero reconocer ampliamente la labor del colega y amigo Óscar J. Polaco durante el desarrollo del proyecto que concluye con la edición de este volumen; fue él quien tuvo la idea original y quien dio una gran parte de su tiempo para su terminación. Las biólogas Ligia Butrón-Madrigal, Ma. Teresa Olivera Carrasco, así como la estudiante de Biología Guadalupe García-Juárez reciban nuestro mayor aprecio por su enorme ayuda durante las diferentes etapas de realización de este volumen.

Joaquín Arroyo Cabrales
México, D. F., mayo 2 de 1995

Ticul Álvarez, un ejemplo a seguir

Joaquín Arroyo Cabrales
y Óscar J. Polaco*

Emprender el trabajo de una publicación científica siempre conlleva una gran responsabilidad de honestidad y entrega. Aunque el presente volumen es una aportación de varios autores, no es menor el esfuerzo necesario para llevar a buen término lo planeado. Sin embargo, todo esfuerzo es poco cuando se trata de honrar a un mexicano, biólogo, maestro de varias generaciones, que nos ha legado a quienes hemos tenido el honor de ser sus alumnos o colegas el valor del trabajo responsable y honesto, así como el gusto por el análisis detallado y cuidadoso en los campos que ha desarrollado el profesor Ticul Álvarez.

Esta pequeña nota trata de complementar las semblanzas acerca de la trayectoria profesional del profesor Álvarez que anteriormente han sido escritas como parte de diferentes conmemoraciones (González Escamilla, 1988; Holguín Quiñones, 1994; Pérez-Miravete, 1984) y de no repetir aspectos mencionados en detalle por dos de las aportaciones contenidas en la presente obra, las escritas por Sánchez-Herrera y por Smith y Flores-Villela.

Un aspecto que no ha sido destacado de la actividad del profesor Álvarez es su amor por el trabajo de campo y la colecta científica. Hasta el momento en que su salud lo permitió, siempre estuvo ligado a las labores de colecta; por ello, no es de sorprender que tanto en las mayores colecciones zoológicas del país (Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México y Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, del Instituto Politécnico Nacional) como en varias colecciones de Estados Unidos de América (University of Kansas y National Museum of Natural History) se encuentren ejemplares colectados y preparados por el profesor Álvarez. Algunos de ellos han sido estudiados y reportados en la literatura científica, incluyendo holotipos (*Rhogeessa mira* [La Val, 1973] y *Reithrodontomys spectabilis* [Jones y Lawlor, 1965]) o colecciones regionales (como Murciélagos de la península de Yucatán [Jones *et al.*, 1973]).

Otro aspecto en el que no se ha profundizado, y que es uno de los mejores reflejos de una actividad científica bien cimentada, es las veces en que una

* Laboratorio de Paleozoología, Subdirección de Servicios Académicos, Instituto Nacional de Antropología e Historia y Departamento de Zoología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional.

publicación es citada en la literatura científica (sin considerar las autocitas). Varios de los trabajos del profesor Álvarez han sido citados decenas de veces; entre ellos destacan la importante contribución a las dietas de especies de murciélagos palinófagos que ocurren en México (núm. 41), la compilación de conocimientos sobre los mamíferos fósiles de México (núm. 24) o la única monografía acerca de los mamíferos de un estado del país (Tamaulipas) publicada por un mexicano (núm. 13).

Importante aportación del profesor Álvarez y que ha dejado una huella imborrable dentro del Instituto Nacional de Antropología e Historia fue su activa participación en el desarrollo, desde su creación, del Laboratorio de Paleozoología del Departamento de Prehistoria (hoy Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico). Originado a instancias del entonces director del Departamento de Prehistoria, profesor José Luis Lorenzo, dicho laboratorio nació ante la necesidad y el reconocimiento de la información que puede ser obtenida de los restos y representaciones de animales que se encuentran en sitios arqueológicos (núm. 33). Actualmente, la preparación del personal, la metodología de trabajo y las colecciones, tanto la osteológica de comparación como la arqueozoológica y la paleontológica son únicas no sólo en México sino en gran parte del Continente Americano (Arroyo-Cabrales y Polaco, 1993).

Digno es de mencionar otro medio por el que se ha reconocido la labor del profesor Álvarez; esto es a través de nombrar especies o subespecies zoológicas utilizando su nombre o apellido. Cinco *taxa* zoológicos han sido nombrados en su honor, y se adiciona uno más en esta obra: dos artrópodos ectoparásitos, un anfibio y tres mamíferos, dos de ellos fósiles.

Barrera (1963) nombra *Atyphloceras multidentatus alvarezi* (Siphonaptera: Hytrichopsyllidae) con base en ejemplares colectados encima de un roedor capturado por el profesor Álvarez. Schaldach (1965) reconoce como un taxón diferente a la tuza *Orthogeomys grandis alvarezi*, dedicándosela a "...un joven mastozoólogo mexicano, quien materialmente ya ha aumentado el conocimiento de los mamíferos mexicanos". *Tecomatlana alvarezi* (Acarina, Trombiculidae) (actualmente *Hooperella alvarezi*-Hoffmann, 1990) le es dedicada por "sus excelentes contribuciones al estudio de la zoología de vertebrados mexicanos y por la colecta de ésta y otras numerosas especies de ácaros" (Loomis, 1969). Una nueva especie de pecarí fósil del estado de Jalisco también se nominó en su honor *Platygonus ticuli* (Mones, 1973). Finalmente, Smith y Smith (1977) le dedican una nueva especie dentro del género *Bipes* (*Bipes alvarezi*) por sus contribuciones al conocimiento de dicho género (actualmente *Bipes canaliculatus*, Papenfuss, 1982).

Considerando todo lo arriba señalado, la labor sólida y bien cimentada del profesor Álvarez en los diferentes campos de la biología en que ha incurrido nos muestra la importancia de la dedicación y apego al quehacer científico para contribuir realmente dentro de nuestro campo de estudio. Su ejemplo ha servido y servirá para que a las nuevas generaciones de biólogos

y otros profesionales las mueva el deseo constante de desarrollarse en el terreno científico.

Finalmente, como complemento a las semblanzas del profesor Álvarez, hemos tratado de recopilar su bibliografía completa, incluyendo la fecha exacta de publicación de sus trabajos.

Bibliografía

- Arroyo-Cabrales, J. y Ó. J. Polaco. 1993. The Paleozoology Laboratory (México) and Its Role in Quaternary Studies. *Current Research in the Pleistocene*, 9: 73-75.
- Barrera, A. 1963. Diagnosis de *Atyphloceras multidentatus alvarezi* subsp. nov. (Siphonaptera: Hytrichopsyllidae). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 12: 97-100.
- González Escamilla, M. 1988. [Homenaje al profesor Ticul Álvarez Solórzano. Jornadas Científicas de Graduados de la ENCB, México, 7 de diciembre de 1988]. Semblanza de su trayectoria profesional, *Zoología Informa*, 11: 29-35.
- Hoffmann, A. 1990. Los trombicúlidos de México (Acarida: Trombiculidae). Parte taxonómica, Publicaciones Especiales, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 2: 1-275.
- Holguín Quiñones, O. E. 1994. Homenaje a nuestros maestros en el LX aniversario de la fundación de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, *Zoología Informa*, 27: 85-91.
- Jones, J. K., Jr. y T. E. Lawlor. 1965. Mammals from Isla Cozumel, Mexico, with description of a new species of harvest mouse, University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 16: 409-419.
- Jones, J. K., Jr., J. D. Smith y H. H. Genoways. 1973. *Annotated checklist of mammals of the Yucatan Peninsula, Mexico, I, Chiroptera*, Occasional Papers, Museum of Texas Tech University, 13: 1-31.
- LaVal, R. K. 1973. Systematics of the genus *Rhogeessa* (Chiroptera: Vespertilionidae). Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas, 19: 1-47.
- Loomis, R. B. 1969. Chiggers (Acarina, Trombiculidae) from Vertebrates of the Yucatan Peninsula, Mexico, University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publications, 50: 1-22.
- Mones, A. 1973. Nueva especie de pecarí fósil (*Platygonus*) del estado de Jalisco, *Anales del Instituto Nacional de Antropología e Historia* (1970-1971), 119-128.
- Papenfuss, T. J. 1982. The ecology and systematics of the amphisbaenian genus *Bipes*, Occasional Papers, California Academy of Sciences, 136: 1-42.
- Pérez-Miravete, A. 1984. 50 años de investigación en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas 1934-1984. Una valoración crítica a la luz de su

- evolución histórica, México, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, 336 pp.
- Schaldach, W. J. 1965. New forms of mammals from Southern Oaxaca, Mexico, with notes on some mammals of the Coastal range. *Säugeterkund. Mitteil.* 14: 286-297.
- Smith, H. M. y R. B. Smith. 1977. Synopsis of the Herpetofauna of Mexico. Volume V. Guide to Mexican amphisbaenians and crocodilians, Bibliographic addendum II, John Johnson, North Bennington, Vermont, EUA, 187 pp.

Bibliografía de Ticul Álvarez

En el siguiente listado, no sólo se pretende enumerar todos los trabajos del maestro Ticul Álvarez publicados en la literatura académica, sino también corregir errores en las citas bibliográficas, especialmente con respecto a las fechas de publicación de los trabajos; para ello, se consultó cada una de las revistas y publicaciones en que aparecieron sus escritos, se registró el título tal y como aparece en ellos, así como el año de publicación indicado en la carátula; cuando fue posible, agregamos la fecha de impresión al final de la cita; en los casos en que las fechas son diferentes, el año se indica entre paréntesis, después del de la carátula.

1. Álvarez, T. 1958. Roedores colectados en el territorio de la Baja California. *Acta Zoológica Mexicana*, 2 (8): 1-7. (20-noviembre-1958)
2. Álvarez-S, T. 1959. El borrego cimarrón se extingue. *Yoliliztli*, 2 (1-2): 26-29. (marzo/junio-1959)
3. Álvarez, T. 1960 (1961). Sinopsis de las especies mexicanas del género *Dipodomys*. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 21 (2): 391-424. (16-mayo-1961)
4. Hall, E. R. y T. Álvarez. 1961. A new species of mouse (*Peromyscus*) from northwestern Veracruz, Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 74: 203-205. (11-agosto-1961)
5. Hall, E. R. y T. Álvarez. 1961. A new subspecies of pocket gopher (*Heterogeomys*) from Northern Veracruz. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, 10: 121-122. (20-diciembre-1961)
6. Álvarez, T. 1961. Sinopsis de las ardillas arbóreas del género *Sciurus* en México (Mamm. Sciuridae). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, 10: 123-148. (20-diciembre-1961)
7. Hall, E. R. y T. Álvarez. 1961. A new Subspecies of the Black Myotis (Bat) from Eastern Mexico. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 14 (4): 69-72. (29-diciembre-1961)
8. Álvarez, T. 1961. Taxonomic Status of Some Mice of The *Peromyscus boylii* Group in Eastern Mexico, With Description of a New Subspecies. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 14 (7): 111-120. (29-diciembre-1961)

9. Álvarez, T. 1962. A New Subspecies of Ground Squirrel (*Spermophilus spilosoma*) from Tamaulipas, Mexico. University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 14 (8): 121-124. (7-marzo-1962)
10. Jones, J. K. Jr. y T. Álvarez. 1962. Taxonomic Status of the Free-tailed Bat, *Tadarida yucatanica* Miller. University of Kansas Publications, Museum of Natural History 14 (9): 125-133. (7-marzo-1962)
11. Álvarez, T. 1962. A New Subspecies of Wood Rat (*Neotoma*) from Northeastern Mexico. University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 14 (11): 139-143. (30-abril-1962)
12. Jones, J. K. Jr., T. Álvarez y M. R. Lee. 1962. Noteworthy Mammals from Sinaloa, Mexico. University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 14 (12): 145-159. (18-mayo-1962)
13. Álvarez, T. 1963. The Recent Mammals of Tamaulipas, Mexico. University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 14 (15): 363-473. (20-mayo-1963)
14. Álvarez, T. 1963. Restos de mamíferos encontrados en una cueva de Valle Nacional, Oaxaca, México. Revista de Biología Tropical, 11 (1): 57-61. (julio-1963)
15. Álvarez, T. 1963. Nueva especie de *Archaeolagus* (Leporidae) basada en restos procedentes de Sonora, México. Acta Zoológica Mexicana, 6 (5): 1-4. (31-agosto-1963)
16. Álvarez, T. 1963. The type locality for *Nyctomys sumichrasti* Saussure. Journal of Mammalogy, 44 (4): 582-583. (13-diciembre-1963)
17. Álvarez, T. y C. E. Aviña. 1963 (1964). Notas acerca de algunas especies mexicanas de ardillas del género *Sciurus* (Rodentia: Sciuridae). Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, 24: 33-39. (14-abril-1964)
18. Jones, J. K. Jr. y T. Álvarez. 1964. Additional records of Mammals from the Mexican State of San Luis Potosí. Journal of Mammalogy, 45 (2): 302-303. (20-mayo-1964)
19. Álvarez, T. 1964. Nota sobre restos óseos de mamíferos del Reciente, encontrados cerca de Tepeapulco, Hidalgo, México. Publicaciones, Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, 15: 1-15. (10-septiembre-1964)
20. Álvarez, T. 1964. The amphisbaenid lizard *Bipes canaliculatus* in Michoacán, México. Herpetologica, 20 (3): 202. (18-septiembre-1964)
21. Álvarez, T. y C. E. Aviña. 1965. *Baedon* (sic) *alleni*, *Rhogeessa tumida major* and *R. p. parvula* newly reported for Michoacán, with notes on the qualitative differentiation of the two *Rhogeessas*. The Southwestern Naturalist, 10 (1): 75-76. (15-marzo-1965)
22. Packard, R. L. y T. Álvarez. 1965. Description of a new species of fossil *Baiomys* from the Pleistocene of Central Mexico. Acta Zoológica Mexicana, 7 (4): 1-4. (10-abril-1965)

23. Álvarez, T. y C. E. Aviña. 1964 (1965). Nuevos registros en México de la familia Molossidae. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 25: 243-254. (8-junio-1965)
24. Álvarez, T. 1965. Catálogo Paleomastozoológico Mexicano. Publicaciones, Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, 17: 1-70. (5-julio-1965)
25. Jones, J. K. Jr., J. D. Smith y T. Álvarez. 1965. Notes on bats from the Cape region of Baja California. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 14 (4): 53-56 (4-agosto-1965).
26. Álvarez, T. 1966. Reporte del Laboratorio de Paleozoología del INAH, pp. 45-46, *in*: Un Tlamanalli encontrado en Tlatelolco. (J. Angulo-V.) Publicaciones, Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, 18: 1-47. (14-abril-1966)
27. Álvarez, T. 1964 (1966). Variación y descripción de una subespecie de *Bipes caniculatus* (sic) (Reptilia; Squamata) de Michoacán, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, 13: 145-152. (31-julio-1966)
28. Álvarez, T. 1966. Roedores Fósiles del Pleistoceno de Tequesquinahua, Estado de México, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 8 (3): 1-16. (30-diciembre-1966)
29. Álvarez, T. 1966 (1967). La Fauna Cinegética de México, pp. 3-14, *in* Mesas Redondas sobre Problemas de Caza y Pesca Deportivas en México. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, A. C., México, VIII + 259 pp. (10-febrero-1967)
30. Álvarez-S. T. e I. Ferrusquía-V. 1967. New records of fossil marsupials from the Pleistocene of Mexico. *The Texas Journal of Science*, 19 (1): 107. (marzo-1967)
31. Álvarez, T. 1966 (1967). Redescubrimiento de algunos tipos de murciélagos mexicanos que se suponían perdidos. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 27: 191-197. (29-junio-1967)
32. Álvarez, T. y A. Martínez-G. 1967. New records of *Cryptotis mayensis* from the Yucatan Peninsula, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 12 (2): 204-205. (4-agosto-1967)
33. Álvarez, T. 1967. El laboratorio de Paleozoología. *Boletín del Instituto Nacional de Antropología e Historia, México*, 28: 43-47. (16-agosto-1967)
34. Álvarez, T. y E. Martín. 1967. Descripción de una nueva especie de Pseudoeurycea de Oaxaca México (Amphibia: Caudata). *Acta Zoológica Mexicana*, 9 (1): 1-9. (31-diciembre-1967)
35. Álvarez, T. y E. Martín. 1967. Zitácuaro, Michoacán, una localidad más norteña para *Dermophis multiplicatus oaxacae* (Amphibia: Caeciliidae). *Acta Zoológica Mexicana*, 9 (2): 1-4. (31-diciembre-1967)
36. Álvarez, T. 1968. Estudio de los restos óseos de Tepeapulco, Hidalgo. Pp. 73-90, *in*: Materiales para la Arqueología de Teotihuacan (J. L.

- Lorenzo, ed.). Serie Investigaciones, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, 17: 1-90. (octubre-1968)
37. Álvarez, T. 1969. Restos fósiles de mamíferos de Tlapacoya, Estado de México (Pleistoceno-Reciente), pp. 93-112, *in*: Contributions in Mammalogy. A Volume Honoring Professor E. Raymond Hall (J. K. Jones, Jr., ed.). University of Kansas Miscellaneous Publications, Museum of Natural History, 51: 1-428. (11-julio-1969)
 38. Castañeda, M. R. y T. Álvarez. 1968 (1970). Contribución al conocimiento de la Osteología apendicular de Bipes (Reptilia: Amphisbaenia). Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, 17: 189-223. (30-marzo-1970)
 39. Álvarez, T. 1968 (1970). Notas sobre una colección de mamíferos de la región costera del río Balsas entre Michoacán y Guerrero. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, 29: 21-35. (9-abril-1970)
 40. Álvarez, T. y J. Ramírez-Pulidos (sic). 1968 (1970). Descripción de una nueva subespecie de *Spermophilus adocetus* (Rodentia, Sciuridae) de Michoacán, México y estado taxonómico de *S. a. arceliae* (Villa R., 1942). Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, 29: 181-189. (9-abril-1970)
 41. Álvarez, T. y L. González-Quintero. 1969 (1970). Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, 18: 137-165. (1-octubre-1970)
 42. Álvarez, T. 1971. Variación de la figura oclusal del premolar inferior en carpinchos fósiles (Rodentia: Hydrochoeridae) de Jalisco, México. Serie Investigaciones, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, 21: 1-35. (30-julio-1971)
 43. Ramírez-Pulido, J. y T. Álvarez. 1972. Notas sobre los murciélagos del Género *Leptonycteris* en México, con la designación del Lectotipo de *L. yerbabuenae* Martínez y Villa, 1940. The Southwestern Naturalist, 16 (3-4): 249-259. (18-febrero-1972)
 44. Álvarez, T. 1972. Nuevo registro para el vampiro del Pleistoceno. *Desmodus stoki*(sic) de Tlapacoya, México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, 19: 163-165. (30-septiembre-1972)
 45. Álvarez, T. y J. Ramírez-Pulido. 1972. Notas acerca de murciélagos Mexicanos. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, 19: 161-178. (30-septiembre-1972)
 46. Álvarez, T. y P. Huerta. 1973. Notas sobre *Sceloporus mucrunatus*(sic) (Reptilia: Iguanidae) en México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, 20: 177-184. (12-septiembre-1973)
 47. Álvarez, T. 1974. Los enemigos del borrego cimarrón. Bosques y fauna, II época, 11 (3): 43-47. (mayo/junio-1974)
 48. Álvarez, T. y F. de Lachica. 1974. Zoogeografía de los vertebrados de México. Pp. 219-302, *in*: El escenario geográfico. Recursos naturales.

- Secretaría de Educación Pública e Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, 335 pp. (Reimpreso en 1991. SITESA-IPN, México, 65 pp.) (30-agosto-1974)
49. Álvarez, T. y P. Huerta. 1974. Restos óseos de anfibios y reptiles en Tlapacoya (sic) IV México. Boletín, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Época III, México, 11: 37-42. (octubre/diciembre-1974)
 50. Álvarez-S, T. 1975. Restos óseos animales de las Cuevas del Texcal y Tepeyolo, Puebla, México. Cuadernos de Trabajo, Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, 12: 1-55. (sin fecha)
 51. Álvarez, T. 1975. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos, pp. 147-150, *in*: Problemas de Investigación en Zoología (J. Álvarez del Villar, Coordinador). Compañía Editorial Continental, 381 pp. (enero-1975)
 52. Álvarez, T. 1975. Análisis Z-58 (Apéndice II). Pp. 117 *in*: La estratigrafía arqueológica de Villa de Reyes, S. L. P. un sitio en la frontera de mesoamérica (B. Braniff C.). Cuadernos de los Centros de Trabajo, Instituto Nacional de Antropología e Historia, 17: 1-117. (Reimpreso en 1992. Colección Científica, 265: 1-177) (sin fecha).
 53. Smith, H. M. y T. Álvarez. 1976. Possible Intraspecific Sympatry in the Lizard Species *Sceloporus torquatus*, and its Relationship with *S. cyanogenys*. Transactions of Kansas Academy of Science, 77 (4): 219-224. (10-marzo-1976)
 54. Álvarez-S, T. 1976. Restos óseos de la primera excavación de Santa Marta Chiapas (Cala A/B), pp. 17-23, *in*: Excavaciones en el abrigo de Santa Marta, Chis. (1974). Serie Informes, Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, 1: 1-140. (sin fecha)
 55. Álvarez-S, T. 1976. Identificación de los huesos rescatados en la segunda temporada en Santa Marta, Chiapas (Cala HH/KK). Pp. 24-29, *in* Excavaciones en el abrigo de Santa Marta, Chis. (1974). Serie Informes, Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, 1: 1-140. (sin fecha)
 56. Álvarez, T. 1976. Restos óseos de las excavaciones de Tlatilco, Estado de México. Cuadernos de Trabajo, Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, 15: 3-18. (sin fecha)
 57. Álvarez, T. 1976. Restos óseos rescatados del Cenote Sagrado de Chichén Itzá, Yucatán. Cuadernos de Trabajo, Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, 15: 19-39. (sin fecha)
 58. Álvarez, T. 1976. Status of Desert Bighorns in Baja California. Pp. 18-21, *in*: the Desert Bighorn Council 1976 Transactions (Ch. Douglas, R. Valdez, W. Montoya y T. O'Farrell, eds.). Desert Bighorn Council, Death Valley National Monument, California, 58 pp. (sin fecha)
 59. Álvarez, T. 1977. Capítulo IX. Fauna terrestre, pp. 409-432, *in*: Recursos Naturales de la Cuenca del Papaloapan, tomo I (J. L. Tamayo y E.

- Beltrán, eds.). Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México, D. F., XIII + 464 pp. (1-agosto-1977)
60. Álvarez, T. y P. Huerta, 1974 (1977). Nuevo registro de *Crotalus atrox* para la Península de Baja California. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, 35: 113-115. (26-agosto-1977)
 61. Domínguez, P., T. Álvarez y P. Huerta. 1974 (1977). Colección de Anfibios y Reptiles del Noroeste de Chihuahua México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, 35: 117-142. (26-agosto-1977)
 62. Álvarez, T. y Ó. J. Polaco. 1980. Nuevos registros de murciélagos para el estado de Hidalgo, México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, 23: 135-143. (19-noviembre-1980)
 63. Álvarez, T. 1980. Efectos de la contaminación y cambios ambientales sobre la fauna silvestre en México. Pp. 105-114, *in*: Memorias del Simposium sobre Problemas Ambientales en México. (sin fecha)
 64. Álvarez-S, T. y Ó. J. Polaco-R. 1981. Fauna obtenida de las excavaciones realizadas en el sitio Rancho La Amapola-El Cedral, SLP, pp. 123-124, *in*: El poblamiento de América. Evidencia arqueológica de ocupación humana en América anterior a 11,500 años a.p. (A. Bryan, coordinador). Unión Internacional de Ciencias Prehistóricas y Protohistóricas. (19-octubre-1981)
 65. Álvarez, T. 1982. Análisis del material zoológico de las excavaciones en Toniná, Chis. Pp. 1127-1142, *in*: Tonina une cité maya du Chiapas (Mexique) (P. Becquelin y C. F. Baudez, eds.). Collection Études Mésoaméricaines. Mission Archéologique et Ethnologique Française au Mexique. Editions Recherche sur les civilisations, 6 (2): 543-1192. (mayo-1982)
 66. Bezy, R. L., R. G. Webb y T. Álvarez. 1982. A new species of the genus *Lepidophyma* (Sauria: Xantusiidae) from Michoacán, México. Herpetológica, 38 (3): 361-366. (septiembre-1982)
 67. Álvarez, T. 1982. Restos de vertebrados terrestres en la ofrenda 7 y conclusiones. Pp. 161-172, *in*: El Templo Mayor: Excavaciones y estudios (E. Matos Moctezuma, Coordinador). Instituto Nacional de Antropología e Historia. (30-septiembre-1982)
 68. Álvarez, T., E. Díaz-Pardo y O. J. Polaco-R. 1982. Relación del material identificado de la ofrenda 7, pp. 173-184, *in*: El Templo Mayor: Excavaciones y estudios (E. Matos Moctezuma, coord.), Instituto Nacional de Antropología e Historia, México. (30-septiembre-1982)
 69. Álvarez-S, T. 1982. Restos óseos animales localizados en las excavaciones. Pp. 61-75, *in*: "Laguna de las Cruces, Salinas, SLP. Un sitio paleontológico del Pleistoceno final" (Lorena Mirambell, Coordinadora). Colección Científica, 128: 1-95. (29-octubre-1982)
 70. Polaco, Ó. J., G. Guzmán., L. Guzmán-Dávalos y T. Álvarez. 1982. Mico-fagia en la rata montera *Neotoma mexicana* (Mammalia, Rodentia). Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología, 17: 114-119. (diciembre-1982)

71. Álvarez, T. y O. J. Polaco. 1982 (1983). Restos pleistocénicos de dos especies de *Microtus* (Rodentia: Muridae), del norte de San Luis Potosí, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, 26: 47-53. (febrero-1983)
72. Martín, F. E. y T. Álvarez-S. 1982 (1983). Crecimiento y desarrollo en el laboratorio de *Neotomodon alstoni* (Rodentia: Cricetidae). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, 26: 55-84. (febrero-1983)
73. Álvarez, T. 1982 (1983). Restos de mamíferos recientes y pleistocénicos procedentes de las grutas de Loltún, Yucatán, México. Pp. 7-35, *in*: Restos de moluscos y mamíferos cuaternarios procedentes de Loltún, Yucatán (T. Álvarez y Ó. J. Polaco). Cuaderno de Trabajo, Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, 26: 1-41. (octubre-1983)
74. Álvarez, T. y E. Díaz-Pardo. 1983. Estudio de una colección herpetofaunística de la costa de Michoacán, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, 27: 129-147. (diciembre-1983)
75. Álvarez-Solórzano, T. 1983. Notas sobre algunos roedores fósiles del Pleistoceno en México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, 27: 149-163. (diciembre-1983)
76. Álvarez, T., P. Domínguez y J. Arroyo-Cabrales. 1984. Mamíferos de La Angostura, región central de Chiapas. Cuaderno de Trabajo, Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, 24: 1-89 + X. (enero-1984)
77. Álvarez, T. y Ó. J. Polaco. 1983 (sic) (1984). Herpetofauna de La Michilía. Durango, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, 28: 73-97. (diciembre-1984)
78. Álvarez, T. y O. J. Polaco. 1984. Estudio de los mamíferos capturados en La Michilía, sureste de Durango, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, 28: 99-148. (diciembre-1984)
79. Álvarez, T. 1985. Los Mamíferos. Pp. 229-236, *in*: Francisco Hernández, Obras completas. Comentarios a la obra de Francisco Hernández. Universidad Nacional de México, 7: 1-376. (15-febrero-1985)
80. Álvarez, T. 1986. Fauna pleistocénica. Pp. 173-203, *in*: Tlapacoya: 35,000 años de historia del Lago de Chalco (J. L. Lorenzo y L. Mirambell, coordinadores). Colección Científica, 155: 1-297. (30-junio-1986)
81. Álvarez, T., J. Arroyo-Cabrales y M. González-Escamilla. 1987. Mamíferos (excepto Chiroptera) de la costa de Michoacán, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, 31: 13-62. (junio-1987)
82. Álvarez, T. y A. Ocaña. 1987. Nomenclatura específica de los equidae del Pleistoceno de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, 31: 125-132. (junio-1987)

83. Álvarez-Solórzano, T. y M. González-Escamilla. 1987 (1988). Fauna. Atlas Cultural de México. Secretaría de Educación Pública, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Grupo Editorial Planeta. (15-enero-1988)
84. Álvarez, T. y N. Valentín. 1988. Descripción de una nueva especie de *Lepidophyma* (Reptilia: Xantusiidae) de Chiapas, México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, 32: 123-130. (septiembre-1988)
85. Álvarez, T., J. C. López-Vidal. y Ó. J. Polaco. 1988. Estudio de las madrigueras de la rata magueyera, *Neotoma mexicana* (Rodentia), en la reserva de la biosfera La Michilía, Durango, México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, 32: 131-154. (septiembre-1988)
86. González-Escamilla, M. y T. Álvarez-Solórzano. 1989. Los topotipos de mamíferos como indicadores ecológicos, pp. 212-230, in: Memoria Segundo Simposium Internacional de Vida Silvestre, Acapulco, Gro., 17-20 de mayo de 1987, The Wildlife Society y Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología, México, XXX + 766 pp. (octubre-1989)
87. Álvarez, T. y J. Arroyo-Cabrales. 1989. Variación osteométrica de *Marmosa* (Didelphidae: Marsupialia) del Reciente y Pleistoceno de Yucatán, México, con descripción de una nueva especie, pp. 333-345, in: Homenaje a José Luis Lorenzo (L. Mirambell, coordinadora). Colección Científica, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, 188: 1-379. (diciembre-1989)
88. Arroyo-Cabrales, J. y T. Álvarez. 1990. Restos óseos de murciélagos procedentes de las excavaciones en las grutas de Loltún. Colección Científica, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México. 194: 1-103. (29-noviembre-1990)
89. Álvarez, T. y S. T. Álvarez-Castañeda. 1990. Cuatro nuevos registros de murciélagos (Chiroptera) del estado de Chiapas, México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, 33: 157-161. (noviembre-1990)
90. Álvarez, T. y J. J. Hernández-Chávez. 1990. Cuatro nuevos registros del ratón de campo *Peromyscus* (Rodentia: Muridae) en el Estado de México, México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, 33: 163-173. (noviembre-1990)
91. Álvarez, T. y J. Arroyo-Cabrales. 1990. Cálculos de captura, densidad y ámbito hogareño de tres especies de roedores en una área de influencia humana en el sureste de Durango, México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, 33: 185-210. (noviembre-1990)
92. Álvarez, T., A. Ocaña y N. Valentín-M. 1990. Identificación de los restos óseos procedentes de las excavaciones de Tonina, Chiapas. Pp. 1832-1846, in: Tonina une cité Maya du Chiapas, tome IV (P. Becquelin y F. Taladoire). Collection Études Mésoaméricaines, 1-6-4. (noviembre-1990)

93. Álvarez, T. y J. Arroyo-Cabrales. 1990. Adenda a la descripción de *Marmosa lorenzoi* del Pleistoceno de México. Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología, 3 (1): 137. (noviembre-1990)
94. Álvarez-Castañeda, S. T. y T. Álvarez. 1991. Los murciélagos de Chiapas. Instituto Politécnico Nacional, México, 211 pp. (marzo-1991)
95. Álvarez, T. y S. T. Álvarez-Castañeda. 1991. Notas sobre el estado taxonómico de *Pteronotus dayvi* en Chiapas y de *Hylonycteris* en México (Mammalia: Chiroptera). Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, 34: 223-229. (junio-1991)
96. Álvarez, T. y A. Ocaña. 1991. Restos óseos de vertebrados terrestres de las ofrendas del Templo Mayor, ciudad de México, pp. 105-147, in: La fauna en el Templo Mayor (Ó. J. Polaco, coordinador). Colección Divulgación. 263 pp. (15-agosto-1991)
97. Aguilar-Cervantes, M. y T. Álvarez-Solórzano. 1991. Notas sobre la dieta alimenticia del murciélago pescador *Noctilio leporinus* (Mammalia: Chiroptera). Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, 35: 123-127. (octubre-1991)
98. Álvarez, T. y S. T. Álvarez-Castañeda. 1991. Análisis de la fauna de roedores del área de El Cedral, San Luis Potosí, México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología, 62 (2): 169-179. (20-diciembre-1991)
99. Martínez-Coronel, M., J. Ramírez-Pulido y T. Álvarez. 1991. Variación intrapoblacional e interpoblacional de *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Muridae). Acta Zoológica Mexicana (n. s.), 47: 1-51. (sin fecha)
100. Vega-López, A. A. y T. Álvarez-S. 1992. La Herpetofauna de los Volcanes Popocatepetl e Iztaccíhuatl. Acta Zoológica Mexicana (n. s.), 51: 1-128. (sin fecha)
101. Vega-López, A. A. y T. Álvarez-Solórzano. 1993. Apuntes sobre la variación, biología y poblaciones del axolote de montaña *Rhyacosiredon leorae* (Amphibia: Ambystomatidae) en Río Frío, México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, 38: 129-137. (octubre-1993)
102. Álvarez, T. y J. J. Hernández-Chávez. 1993. Taxonomía del metorito *Microtus mexicanus* en el centro de México con la descripción de una nueva subespecie. Pp. 137-156, in: Avances en el Estudio de los Mamíferos de México (R. A. Medellín y G. Ceballos, eds.). Publicaciones Especiales, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, 1: 1-463. (diciembre-1993)
103. López-Vidal, J. C. y T. Álvarez. 1993. Biología de la rata montera, *Neotoma mexicana*, en La Michilía, Durango, México, pp. 185-195, in: Avances en el estudio de los mamíferos de México (R. A. Medellín y G. Ceballos, eds.). Publicaciones Especiales, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, 1: 1-463. (diciembre-1993)

104. Álvarez, T., S. T. Álvarez-Castañeda y J. C. López-Vidal. 1994. Claves para murciélagos mexicanos. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. y Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México, 65 pp. (abril-1994)
105. Álvarez, T. y E. Mayo-Aceves. 1993 (1994). Contribución al conocimiento de los hábitos alimentarios del ratón de los volcanes, *Neotomodon alstoni* (Merriam, 1898). Acta Zoológica Mexicana (n. s.), 59: 1-51. (septiembre-1994)
106. Álvarez, T. y J. J. Hernández-Chávez. 1994. Estudio de los restos de *Neotoma* (Rodentia: Cricetidae) del pleistoceno-holoceno de Tlapacoya, Estado de México, México, con descripción de dos nuevos taxa. Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología, 7 (2): 1-11. (diciembre-1994)

La siguiente referencia fue publicada sin créditos de autor y sin que T. Álvarez apareciera en las fichas técnicas de los autores que contribuyeron en ese número; sin embargo, el primer autor asegura que se trata de una contribución conjunta.

Lorenzo, J. L. y T. Álvarez. 1979. Presencia del hombre en México hace más de 30 000 años. Ciencia y Desarrollo, 26: 114-115. (mayo/junio-1979)

Ticul Álvarez Solórzano, una semblanza

*Óscar Sánchez Herrera**

La aguda dependencia científica que caracterizó en algún tiempo a nuestro país ha venido cediendo ante el impulso, cada vez mayor, de los científicos mexicanos en un número creciente de disciplinas; entre éstas la biología, y en particular la zoología, muestran cambios interesantes y trascendentales.

Como un ejemplo notable de esta tendencia en el campo de la mastozoología cabe destacar la labor del maestro Ticul Álvarez Solórzano, quien ha contribuido significativamente al desarrollo de esta especialidad en México. El homenaje que con este volumen se le rinde es un acto de justicia largamente esperado por muchos de nosotros.

Para apreciar con objetividad la labor de los hombres, ésta debe entenderse como producto de su contexto y de su tiempo. De acuerdo con esta premisa, el trabajo de Ticul Álvarez puede considerarse sin duda parte de los cimientos de la mastozoología actual, producidos en oportuna respuesta a las circunstancias de nuestro desarrollo científico.

Me tomaré la libertad de hacer una digresión para enmarcar la figura del maestro Álvarez en una perspectiva histórica. Para ello, es necesario considerar las etapas que precedieron al momento actual.

El inicio de la mastozoología mexicana, como disciplina formalmente establecida, data apenas de la década de 1930. Salvo contribuciones esporádicas, debidas a los naturalistas mexicanos de las postrimerías del siglo XIX y el principio del siglo XX, la investigación sobre los mamíferos de México había permanecido, por mucho tiempo, como un coto intelectual casi exclusivo de notables personalidades de la ciencia europea y norteamericana.

En esta perspectiva, hacia 1920 México era un país que recientemente había superado cien años de graves conflictos sociales y políticos; por tanto, se hallaba iniciando la recuperación de su precaria economía. Bajo tales condiciones, es claro que la producción de bienes básicos era un tema inmediato y que la actividad intelectual, en campos como la zoología, no podía reclamar una alta prioridad. Luego de la expropiación del petróleo, en 1938, el ritmo de crecimiento económico de México aumentó y una consecuencia de este desarrollo fue la diversificación de las tareas de la sociedad mexicana, incluyendo las de carácter científico.

* Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., Instituto de Biología-UNAM.

Hacia ese tiempo, personas como Liborio Martínez y Bernardo Villa habían empezado a publicar algunos estudios, los cuales incrementaron el conocimiento autóctono sobre la mastofauna mexicana; por su parte, otros personajes nacionales como Rafael Martín del Campo hacían lo propio en la herpetología. La zoología mexicana había cobrado cierto impulso, pero una vez logrado éste, su ritmo de crecimiento no pudo incrementarse significativamente en la década siguiente.

Más tarde, en la década de 1960, una nueva generación de estudiantes había atravesado por un proceso formativo crucial, con nuevos enfoques filosóficos y prácticos acerca de la ciencia. Esos estudiantes contribuyeron, junto con algunos de los profesores antes citados, a la creación de acervos científicos como la colección mastozoológica del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Siendo la primera colección de su tipo en México, sus inicios requirieron una considerable cantidad de tiempo y dedicación. Sin embargo, las tareas necesarias se cumplieron, no solamente con un esfuerzo admirable, sino con creatividad y con un claro compromiso de esos estudiantes para con el país. Aquí debo detenerme para citar, entre los más destacados de esa generación, a Ticul Álvarez.

Habiendo concluido en 1959 sus estudios profesionales en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, del Instituto Politécnico Nacional, Ticul Álvarez adquirió nuevas experiencias durante su formación de posgrado en la Universidad de Kansas. Allí, bajo la tutoría del doctor Raymond E. Hall, dio muestras de su gran capacidad y talento como investigador, publicando obras de importancia para la mastozología de México.

Con la generación del maestro Álvarez se inicia la expansión de la mastozología mexicana, lo mismo en temas que en perspectivas y hasta en la creación de nuevos centros de trabajo. Como un ejemplo de ello, una vez trascendidas sus etapas de estudiante, tanto en México como en el extranjero, Ticul Álvarez se integró al personal del Instituto Politécnico Nacional, su *alma mater*, allí el maestro Álvarez dirigió sus esfuerzos hacia la educación superior y hacia la fundación de otro frente de trabajo mastozoológico. No satisfecho con haber contribuido a la formación de la primera colección mastozoológica del país, dentro de la Universidad Nacional Autónoma de México, su impulso creativo generó las actuales colecciones científicas de mamíferos de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, hoy reconocidas entre las más importantes del país y centro de formación de nuevos mastozoólogos.

Debido a la diversidad de los temas que ha abordado Ticul Álvarez, es verdaderamente difícil plasmar, en pocas líneas, los diversos aspectos en que se ha convertido en un punto de referencia obligado para la zoología mexicana. No obstante, es en el terreno de la mastozología donde resulta muy evidente el impacto de sus contribuciones, particularmente en la sistemática.

La enorme inquietud científica del maestro Ticul Álvarez le llevó a extender su trabajo y el de sus allegados académicos a la paleomastozología. El buen resultado de sus esfuerzos y capacidad, aplicados en este ámbito,

pronto fue evidente y le valió el reconocimiento de colegas nacionales y extranjeros. En este aspecto, también debe reconocerse el papel central que el maestro ha desempeñado en la formación y crecimiento del Laboratorio de Paleozoología del Instituto Nacional de Antropología e Historia, donde también continúa desarrollando sus investigaciones arqueozoológicas y paleozoológicas, con una determinación a toda prueba y con la colaboración cercana de otros colegas, alumnos y compañeros.

Un hecho ancilar a su labor mastozoológica, pero no por ello menos importante, es su papel como herpetólogo. Su personalidad, por demás activa, le permitió una amplia producción científica sobre herpetología. La calidad de su trabajo en esta especialidad le ha valido que colegas del extranjero le hayan dedicado especies nuevas, además de otros reconocimientos.

Sin pretender un recuento exhaustivo de su producción, debe mencionarse que sus publicaciones suman más de un centenar, de las cuales al menos ochenta versan sobre mamíferos. Sus escritos han aparecido en prestigiadas revistas nacionales y del extranjero. Los temas más recurrentes en su obra son la sistemática y la ecología de roedores, murciélagos y reptiles; la descripción de faunas locales y regionales; la sistemática de mamíferos fósiles; los mamíferos asociados con sitios arqueológicos y opiniones sobre el estado de conservación de mamíferos silvestres.

En el siguiente cuadro se ofrece un breve resumen de su producción que tal vez pueda ilustrar, de manera aproximada, la versatilidad y capacidad del maestro Álvarez:

Cuadro 1

RESUMEN TEMÁTICO DE LA PRODUCCIÓN DEL MAESTRO TICUL ÁLVAREZ

<i>Tema principal</i>	<i>Subtema</i>	<i>Núm. de trabajos</i>
Mamíferos por región	Monografía	9 Total
	Registros	1 8
Roedores	Monografía	23 Total
	Registros	3
	Descripciones	3
	Ecología	11 6
Quirópteros	Monografía	16 Total
	Registros	2
	Descripciones	5
	Ecología	6 3
Paleontología	Mamíferos	33 Total
	Reptiles, etcétera	26 7
Conservación		7 Total
Arqueozoología		15 Total
Divulgación		7 Total
Etnozoología		1 Total

Nota: Los subtemas pueden incluir el mismo trabajo en varias categorías.

En un enfoque general, tal vez la característica más sobresaliente del quehacer académico del maestro Ticul Álvarez, ya sea como investigador o como profesor, sea la búsqueda permanente de una mayor independencia científica de nuestro país. Esta actitud, profundamente responsable y asertiva, ha sido respaldada por la calidad de sus escritos. La mejor prueba de ello la constituye la vigencia de numerosos *taxa* descritos por él y la frecuente consulta que hoy día se hace de sus trabajos. Para ofrecer una visión de mayor detalle sobre la producción de Ticul Álvarez y sin pretender, lo reitero, un análisis completo, pueden comentarse algunos de sus trabajos más relevantes.

En 1958, Ticul Álvarez contribuyó a extender nuestro conocimiento sobre los mamíferos de la península de Baja California (1), al estudiar muestras de siete especies de roedores poco conocidas, consignar las variaciones en sus medidas y, sobre todo, aportar información con respecto a la presunta insularidad de *Perognathus arenarius albulus*.

Tan tempranamente como 1959, el maestro Álvarez se había percatado de lo significativo de la presión humana sobre las poblaciones del borrego cimarrón (*Ovis canadensis*), especialmente en Baja California y Sonora (2). Puntualizó que, en este caso particular, debido a la vagilidad característica de la especie, el mayor daño no obedecía a la destrucción del hábitat, sino al ejercicio de la cacería sin una aplicación efectiva de las regulaciones legales y a la otorgación de permisos de caza sin censos previos que permitieran aspirar a la racionalización de su aprovechamiento. Más adelante, Ticul Álvarez pasaría del concepto a la acción, al producir en 1976 un censo de borregos cimarrones en Baja California (58). Dentro de este esquema de pensamiento, avanzado para Latinoamérica en su tiempo, Ticul Álvarez concibió también la idea de un parque nacional para refugio del cimarrón, en Sonora, que pudiera brindar protección a los cimarrones criados en el parque Cabeza Prieta, Arizona; ésta fue otra iniciativa de vanguardia para proteger recursos faunísticos de interés compartido entre México y Estados Unidos de Norteamérica. Esta idea ha podido cristalizar en las últimas décadas, si bien parcialmente, gracias al establecimiento de áreas protegidas como la de Sierra del Pinacate, Sonora.

En 1961, el maestro Álvarez produjo una importante sinopsis, relativa a las especies mexicanas de ratas canguro (*Dipodomys*) (3). Su tratamiento taxonómico de 13 especies fue detallado y, salvo algunas especies como *D. paralius* (= *D. agilis plectilis*), *D. peninsularis* (= *D. agilis peninsularis*) y *D. ornatus* (= *D. phillipsii ornatus*), el arreglo general reconocido y en parte modificado por Álvarez es válido en la actualidad.

El año 1961, vio aparecer también su sinopsis de las ardillas del género *Sciurus*, en la que discute acerca de 19 *taxa* específicos (6). En 1963 Álvarez y Aviña publican notas acerca de nuevas localidades y morfología de ardillas de este género (17). La variación, tanto intraespecífica como interespecífica, exhibida por estas ardillas, ha sido un verdadero reto para los taxónomos y

así, aun cuando actualmente el 36.8 por ciento de las especies reconocidas entonces por Álvarez han caído en sinonimia, su sinopsis y observaciones constituyeron un paso intermedio muy relevante, que propició las condiciones necesarias para la producción de trabajos trascendentales como el de Musser (1968: Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan, 13: 1-112) sobre *Sciurus aureogaster*.

En 1961, la mancuerna formada por E. R. Hall y T. Álvarez fue responsable de varios estudios que describieron nuevas formas de mamíferos de México: la subespecie de tuza *Heterogeomys hispidus latirostris* (hoy *Orthogeomys hispidus latirostris*), de Hacienda Tamiahua, Cabo Rojo, Veracruz (5); el murciélago *Myotis nigricans dalquesti* (hoy *Myotis nigricans nigricans*), de 3 km E de San Andrés Tuxtla, Veracruz (7); y el roedor *Peromyscus angustirostris* (actualmente *Peromyscus furvus*) de 3 km W de Zacualpan, Veracruz (4). El empeño por reconocer apropiadamente la enorme riqueza biológica de México queda de manifiesto con el esfuerzo de estos investigadores, quienes examinaron acuciosamente cada nueva muestra, con la expectativa de descubrir taxones adicionales en el complejo mosaico de ambientes naturales del país.

De manera individual, en 1961, Ticul Álvarez estudió algunas especies mexicanas del grupo *Peromyscus boylii*, describiendo una nueva subespecie (*P. boylii ambiguus*) de Monterrey, Nuevo León, subespecie que continúa siendo válida (8). Igualmente, la subespecie *Spermophilus spilosoma oricolus* descrita por él en 1962 permanece con validez (9), así como el roedor *Neotoma albigula subsolana*, descrito en el mismo año (11). También en 1962, en colaboración con J. K. Jones, Jr., estudió el estado taxonómico de *Tadarida yucatanica* definiendo la existencia de dos subespecies (aun cuando hoy esta especie es conocida como *Nyctinomops laticaudatus*, las subespecies son válidas) (10). Cabe señalar aquí que otro signo personal del trabajo de Ticul Álvarez ha sido la parsimonia al tomar decisiones taxonómicas, ponderando cuidadosamente el tamaño de las muestras estudiadas, además de otros factores, antes de proponer *taxa* nuevos o modificaciones nomenclaturales.

En 1963 Ticul Álvarez escribió acerca de restos de mamíferos hallados en una cueva del norte del estado de Oaxaca (14); en este artículo incluyó y discutió datos novedosos sobre la distribución del tepezcuintle (*Agouti paca*) y datos controversiales con respecto a la identidad y distribución de las cuautuzas (*Dasyprocta mexicana*, *Dasyprocta punctata* y *Dasyprocta* véase *punctata*), tema escasamente tratado en la literatura mastozoológica.

Uno de los trabajos verdaderamente insignes de Ticul Álvarez apareció justamente en 1963, con el título de *The Recent Mammals of Tamaulipas*, México, publicado por la Universidad de Kansas en Lawrence (13). Esta obra monográfica estatal sentó, junto con el trabajo de Baker y Greer (1962: Publ. Mus., Michigan State Univ., Biol. Ser., 2: 29-154) para Durango, un precedente para este tipo de labor en México, la cual fue continuada, entre otros, por

Huey (1964: Trans. San Diego Soc. Nat. Hist., 13: 85-168) para Baja California; Goodwin (1969: Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 141: 1-269) para Oaxaca; Anderson (1972: Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 148: 149-410) para Chihuahua y Matson y Baker (1968: Spec. Publ. Mus., Texas Tech Univ., 24: 1-88) para Zacatecas.

En 1965, Álvarez y Aviña contribuyeron significativamente al mejor conocimiento de nueve *taxa* mexicanos de murciélagos molósidos, un grupo de quirópteros bastante elusivo, tanto en el campo como en el gabinete y sobre el cual se disponía tan sólo de datos muy puntuales (23).

En el campo de la ecología de mamíferos, destaca el análisis del contenido de polen en estómagos de murciélagos glosófaginos de México, publicado por Álvarez y González-Quintero en 1970 (41). Se trata, muy probablemente, de la contribución más importante en el tema producida hasta la fecha y cuyo interés rebasa con holgura el ámbito nacional. Ha sido utilizada como referencia estándar en casi todas las discusiones recientes relativas a la ecología de la alimentación de este importante grupo de murciélagos, responsables de la polinización de plantas de alto interés para el hombre, tales como los agaves, garambullos, ceibas, guajes y cazahuates. Más recientemente, el maestro Álvarez y sus colaboradores han contribuido a acrecentar nuestro conocimiento acerca de la ecología de roedores de regiones templadas del noroeste de México (85, 91).

Desde 1966, la preocupación de Ticul Álvarez por el futuro de la fauna de interés cinegético (principalmente vertebrados de tamaño mediano a grande que, por cierto, suelen hallarse entre las primeras y más notorias pérdidas debidas a la alteración del ambiente natural) era manifiesta. Esto motivó la presentación de una interesante ponencia al respecto en las Mesas Redondas sobre Problemas de Caza y Pesca Deportivas en México, celebradas en la ciudad de México, del 10 al 14 de octubre de ese año y convocadas por el Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables (29). El maestro Álvarez disertó sobre la importancia cinegética de artiodáctilos, carnívoros, lagomorfos, roedores y otros grupos, observando que muchas de estas especies son frecuentemente consideradas como competidores, o en otros casos como depredadores, de varios tipos de ganado, por lo que son extirpados de las regiones de desarrollo pecuario tan pronto éstas se establecen. En su opinión debía ponderarse el beneficio cinegético y de conservación de la diversidad, en contra de las pérdidas relativamente pequeñas causadas a la ganadería. Esta opinión contrastaba frontalmente con la actitud de ciertos sectores, oficiales y privados, empeñados entonces en erradicar grandes carnívoros, especialmente en las áreas de mayor riqueza ganadera, en un enfoque desarrollista del crecimiento económico. El maestro Álvarez señaló también que, salvo pocos casos, la destrucción del hábitat era causante de pérdidas de fauna silvestre mayores que las originadas por la caza; propuso, por tanto, ejercer un manejo apropiado de cada hábitat, combinando prácticas forestales y agropecuarias eficientes, con el incremento

local de las condiciones que favorecen el establecimiento de las especies cinegéticas.

Conceptos como los vertidos en 1966 por Ticul Álvarez resultan ahora perfectamente compatibles con las teorías del desarrollo sostenible y la responsabilidad mundial sobre el ambiente, lo que demuestra la gran visión del maestro, quien se preocupaba hace 25 años por la búsqueda de medidas de protección amplia del entorno natural; medidas que hoy, de manera desesperada, tratamos de poner en marcha en reuniones nacionales sobre conservación de la biodiversidad (Chapultepec, México, febrero de 1992) y en eventos de carácter global como la Conferencia sobre Ambiente y Desarrollo, o "Cumbre de la Tierra", celebrada en Río de Janeiro, Brasil, en junio de 1992.

La formación integral del maestro Álvarez explica en buena medida su carácter visionario con respecto a la conservación de la naturaleza, y esa formación tiene mucho que ver con el estudio de la fauna del pasado geológico de México y de la zoogeografía. En este aspecto, estudios como los de los mamíferos fósiles de Tequesquínahua, México (28), Tlapacoya, México, (37, 44, 80), El Cedral, San Luis Potosí (64, 71) y Ioltún, Yucatán (73, 87, 88), el Catálogo Paleomastozoológico Mexicano (24) así como su discusión, en colaboración con F. de Lachica, acerca de la zoogeografía de los vertebrados de México (48), sobresalen por su calidad y detalle.

Su pasión por el pasado de México lo condujo a participar en la reconstrucción de la historia, en particular de la relación entre el hombre y la fauna silvestre. Así, el maestro, junto con sus colaboradores, ha producido trabajos notables sobre restos óseos asociados con sitios arqueológicos, por ejemplo los referentes a Tepeapulco, Hidalgo (19, 36); Texcal y Tepeyolo, Puebla (50); Templo Mayor de la ciudad de México (67, 68, 96); Toniná, Chiapas (65, 92); Chichén Itzá, Yucatán (57), etcétera.

En este mismo ámbito, además de su interés en sitios arqueológicos prehispánicos, incursionó también en la interpretación de textos coloniales, destacando su tratamiento (1985) de los escritos de Francisco Hernández, protomédico de Indias, acerca de los mamíferos de México (79).

Un acertado corolario de su labor como investigador científico y maestro ha sido su reciente participación en la divulgación popular, habiendo preparado, con la colaboración de Manuel González, la sección sobre fauna del *Atlas Cultural de México* (1988), libro publicado por la Secretaría de Educación Pública, el Instituto Nacional de Antropología e Historia y Planeta (83).

Cronológicamente, es claro que el maestro Álvarez ha sido consistente en su producción (fig. 1), con un promedio de 2.63 publicaciones por año, incluyendo mastozología y herpetología. Esto debe considerarse con especial interés, puesto que, a pesar de que circunstancias adversas de salud le han aquejado en varias oportunidades, siempre ha persistido en su empeño por producir nuevas contribuciones para la ciencia mexicana. Sin duda se trata de una personalidad singular, cuya trayectoria debiera estimular a los jóvenes que se inician en el arduo quehacer de la investigación científica.

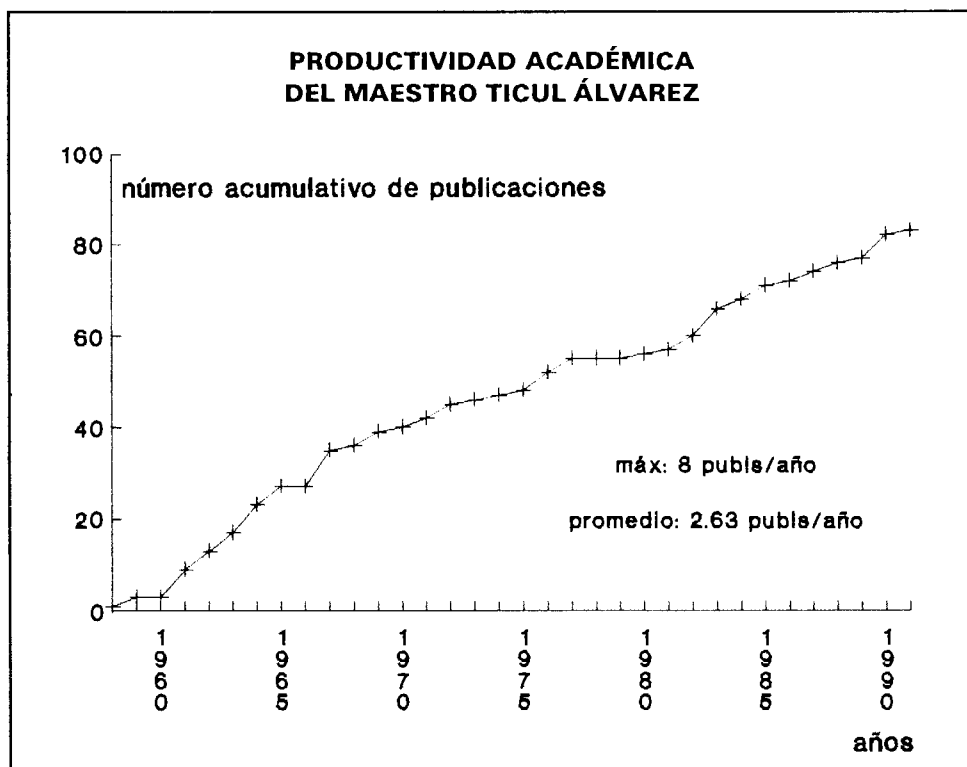


Figura 1. Resumen gráfico de la producción del maestro Ticul Álvarez S. desde 1958 hasta 1991 (incluyendo todos los temas).

Para concluir, debo decir que Ticul Álvarez merece el profundo reconocimiento de la comunidad zoológica. De hecho, esta expectativa se materializó en 1988, cuando el maestro Álvarez fue el primer mexicano en recibir la Presea al Mérito Científico, otorgada por el Consejo Cultural Mundial.

Sin embargo, el homenaje más caro que puede hacerse a la labor del maestro es el agradecimiento cálido y cercano de sus alumnos, algunos de los cuales nos consideramos como tales porque hemos recibido el beneficio de su ejemplo, aun cuando nunca tuvimos el privilegio de compartir con él un aula.

Agradezco a los colegas Joaquín Arroyo Cabrales y Óscar J. Polaco su invitación a participar en el presente volumen, así como su labor de actualización de esta semblanza.

Las contribuciones en Herpetología de Ticul Álvarez Solórzano

*Óscar Flores Villela**
*y Hobart M. Smith***

Introducción

Tradicionalmente los estudios sobre la fauna de reptiles y anfibios de México han sido realizados por investigadores extranjeros, contribuyendo los nacionales sólo de manera marginal (Flores-Villela y Nieto Montes de Oca, 1989). Sin embargo, las contribuciones de Ticul Álvarez son, sin duda alguna, de las más sobresalientes a nivel internacional.

La historia de la herpetología en México se puede dividir en tres grandes etapas, con base en el enfoque y contenido de los trabajos (Flores-Villela, 1982). La primera es una etapa prelineana, que se caracteriza por las contribuciones que se hicieron en el conocimiento de la naturaleza derivado de las culturas prehispánicas. La segunda es la primera etapa poslineana y se caracteriza por ser de grandes expediciones cuyo principal objetivo fue documentar el número de especies existentes en las diferentes partes del mundo.

Finalmente, la tercera etapa es la moderna, en donde se ha comenzado a sintetizar y a sistematizar el conocimiento acumulado. Durante la segunda etapa, Alfredo Dugès fue el científico radicado en México más destacado en el campo de la herpetología, a tal grado que Smith y Smith (1969) lo nombraron el padre de la herpetología mexicana.

La etapa de la herpetología moderna en México se inició cuando culminó el trabajo de inventario básico realizado por Smith y Taylor en 1950 (Flores Villela, 1982). Las contribuciones de Ticul Álvarez pertenecen a esta etapa, y es él uno de los pioneros de nacionalidad mexicana en la herpetología moderna. A lo largo de los últimos 30 años, Ticul Álvarez ha dejado una huella imborrable en la historia de esta disciplina en México, sin dejar de reconocer que es un zoólogo muy versátil y completo cuya fama, sin duda alguna, excede los límites de una sola disciplina. Aunque en este capítulo nos centramos principalmente en la repercusión directa de las contribuciones de Ticul Álvarez en la herpetología, el impacto indirecto de sus contribuciones merece atención, y éstas se mencionan a continuación.

* Museo de Zoología, Facultad de Ciencias-UNAM.

** Department of EPO Biology, University of Colorado.

Contribuciones indirectas

En primera instancia cabe destacar la generosidad con que Ticul Álvarez ha compartido siempre su conocimiento y la infraestructura del Laboratorio de Herpetología (actualmente, Laboratorio de Cordados Terrestres) de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas en el Instituto Politécnico Nacional con sus colegas y estudiantes, sentando un ejemplo para la profesión. Las facilidades de su laboratorio y las colecciones a su cargo siempre han estado dispuestas para cualquier persona calificada, mexicana o extranjera. William P. Hall, el padre de la cariólogía de *Sceloporus grammicus* (una de las contribuciones más importantes en el campo de estudio de la dinámica evolutiva), comentó en una ocasión que su trabajo pionero en los años sesenta sobre esta especie no hubiera sido posible sin la ayuda que recibió de Ticul Álvarez, tanto en el laboratorio como en el campo. Muchos otros investigadores, incluyéndonos a nosotros, nos hemos beneficiado de la constante generosidad de Ticul Álvarez a lo largo de varias décadas.

Cabe destacar que la labor de Ticul Álvarez como maestro, ha sido de gran importancia. Sus cursos de herpetología en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas fueron quizá de los primeros que se impartieron en México.

En segunda instancia, la colección herpetológica de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas es producto del entusiasmo y arduo trabajo de Ticul a lo largo de muchos años. Gracias a su esfuerzo esta colección está entre las tres más importantes del país, no sólo por el número de ejemplares que contiene, sino por su valor científico como fuente de consulta y de referencia de la herpetofauna de México. Esta colección, siguiendo las convenciones establecidas para acervos de esta naturaleza, siempre ha estado abierta a las personas interesadas en el estudio de la herpetofauna de México, lo cual es una contribución indirecta de carácter permanente. Su mantenimiento y conservación debe quedar garantizado para las generaciones futuras de científicos.

Contribuciones directas

Éstas las medimos en términos de las publicaciones científicas o educativas. Las referencias a sus publicaciones en herpetología se encuentran en la bibliografía de Ticul Álvarez que aparece antes. Al final de este capítulo se agrega un índice de los nombres científicos mencionados en sus publicaciones herpetológicas.

Entre la literatura herpetológica, ciertamente cuatro estudios faunísticos de Ticul Álvarez tienen especial importancia: el del noroeste de Chihuahua (61), el del sur de Michoacán (74), el de La Michilía, Durango (77), y el de los volcanes Popocatepetl e Iztaccíhuatl (100). Éstos cobran mayor importancia si se considera que todavía hay muchas regiones del país que carecen de

inventarios biológicos detallados. Cada uno de éstos es un trabajo crítico, con abundante información morfológica y novedosa de la historia natural de las especies. Especialmente importante es el estudio de los contenidos estomacales de todas las especies registradas en el trabajo faunístico de La Michilía, Durango. Algunos datos importantes que aporta este trabajo son el registro de lagartijas en las dietas de serpientes de cascabel y en las dietas de culebras semiacuáticas (*Thamnophis*), y el canibalismo en estas últimas, que se comen a sus crías. En esta misma publicación se describen por primera vez los juveniles de *Gerrhonotus imbricatus ciliaris* (= *Barisia imbricata ciliaris*); se determina que *Crotalus willardi* es la especie de cascabel más abundante en La Michilía; se descubre que lo que se denomina *Sceloporus scalaris* en La Michilía resulta ser una especie vivípara (siendo que ésta es una especie uniformemente ovípara en otros lugares donde habita). En el estudio herpetofaunístico de Chihuahua se registran intergrados entre *Phrynosoma douglasi brachycercum* y *P. d. hernandezi*, y entre *Crotalus s. scutulatus* y *C. s. salvini*. En este mismo estudio se registra un ejemplar de *Sceloporus virgatus* recolectado al sur de Ciudad Juárez que bien pudiera representar una raza no descrita de *Sceloporus undulatus* posiblemente endémica de la zona. En el trabajo de la costa de Michoacán se registra una población del complejo de *Rana pipiens* que también pudiera representar un taxón no descrito; de hecho se han registrado poblaciones no descritas de ranas de este complejo en localidades relativamente cercanas a la costa de Michoacán (Hillis *et al.*, 1983).

La taxonomía es uno de los temas más aparentes en los trabajos publicados por Ticul Álvarez. Sus trabajos en este campo son: el estudio de la variación geográfica de las subespecies de *Sceloporus mucronatus* (46); la descripción de dos nuevas especies de *Lepidophyma* (66 y 84); una nueva subespecie de *Pseudoeurycea belli* de Oaxaca (34); la nueva subespecie de *Sceloporus torquatus* de Tamaulipas (53) y la descripción de una subespecie de *Bipes canaliculatus* (27). Las cinco nuevas especies y subespecies de anfibios y reptiles descritas por Ticul Álvarez como autor único o con sus colaboradores todavía son válidas, con la excepción de la subespecie de *Bipes canaliculatus*.

Ticul y Smith fueron los primeros en notar la cercana relación entre *Sceloporus cyanogenys* y *S. serrifer* (53), cuyo resultado fue la combinación de la primera como subespecie de la segunda (Olson, 1987). También Smith y Ticul Álvarez sugirieron un caso raro de simpatria circular intraespecífica en *Sceloporus torquatus* (53), fenómeno posteriormente confirmado por Olson (1990).

Su conocimiento de la biogeografía es evidente en su trabajo general sobre la zoogeografía de los vertebrados de México (48), una de las pocas contribuciones hechas por mexicanos a la regionalización biogeográfica de México. De menor escala, pero también importantes en el contexto biogeográfico son los nuevos registros de *Crotalus atrox* en Baja California (60),

Dermophis y *Bipes canaliculatus* en Michoacán (20 y 35) y *Lepidophyma tuxtlae* en Chiapas (84).

Algunos artículos son de especial significado debido a que están relacionados con temas arqueozoológicos (49, 50, 56, 57, 67, 68). Uno más (38) relativo a la osteología apendicular de *Bipes* demuestra, en conjunto con los anteriores, las habilidades de Ticul Álvarez en el difícil campo de la osteología comparada. El estudio acerca del esqueleto apendicular en los anfisbénidos puede ser considerado un clásico.

Sus publicaciones en el área de la difusión y de la educación son de gran significación, en particular el *Atlas de la fauna de México* (83), con numerosas fotografías en color. En esta obra se hace una revisión de gran cantidad de especies de la herpetofauna de México, y es de las escasas referencias que hay en castellano relativas a la fauna silvestre de México.

Índice nomenclatural

En el siguiente índice se listan todos los nombres herpetológicos usados en las publicaciones relacionadas con anfibios y reptiles con participación de Ticul Álvarez. Después del nombre correcto para cada taxón, se anota el número o los números que corresponden a la cita bibliográfica del trabajo en el que se menciona, y se agrega un breve comentario del contexto en el cual está citado.

Hemos encontrado inconsistencias en la escritura de algunos de los nombres científicos, por lo que se anota el nombre correcto buscando homogeneidad en la escritura de los nombres científicos, sin pretender demeritar el trabajo de Ticul Álvarez.

Un total de 494 nombres se listan en el índice siguiente: 38 pertenecen a *taxa* de Caudata (salamandras); 74 a Anura (ranas y sapos); 4 a Gymnophiona (cecilias); 37 a Testudines (tortugas); 196 a Sauria (lagartijas); 6 a Amphisbaenia (anfisbénidos); 133 a Serpentes (serpientes) y 6 a Crocodylia (cocodrilos).

Caudata

Ambystoma. 48: En la región extratropical seca y en las tierras altas tropicales. 49: Huesos provenientes de excavaciones arqueológicas en el cerro de Tlapacoya, Estado de México, más del 90 por ciento de los huesos registrados pertenecían a este género. 83: Notas breves, *Atlas de la fauna de México*.

Ambystoma dumerili. 83: Notas breves, *Atlas de la fauna de México*.

Ambystoma lacustre. 49: Esqueletos preparados de especímenes recolectados en Zumpango, Estado de México. Ahora se considera un sinónimo de *A. tigrinum velascoi* (Brandon, 1988). 83: *Atlas de la fauna de México*, notas generales, figura en color. Erróneamente escrito a *A. lacustris*.

Ambystoma lermaensis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Ambystoma mexicanum. 49: Esqueletos preparados en especímenes recolectados en Xochimilco, D. F. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Ambystoma ordinarium. 83: *Atlas de la fauna de México*.

Ambystoma rosaceum. 61: Se compara con especímenes de *A. tigrinum nebulosum* registrado del NO de Chihuahua. 77: Descripción y análisis de 13 contenidos estomacales de La Michilía, Durango. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas generales.

Ambystoma subsalsum. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Ahora *A. tigrinum* (¿*velascoi*?) (Brandon, 1988).

Ambystoma taylori. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Ambystoma tigrinum. 49: Restos arqueológicos provenientes de Tlapacoya IV en el cerro de Tlapacoya, Estado de México, podrían pertenecer a esta especie, pero no se hace una asignación definitiva. 61: Se discute la variabilidad de esta especie comparándola con especímenes del NO de Chihuahua. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas generales, figura en color.

Ambystoma tigrinum nebulosum. 61: Se hace una ampliación del área de distribución en el NO de Chihuahua, se cuestiona el estado de *A. t. stebbins*; éste ha quedado sin resolverse. Se hace una amplia discusión y descripción.

Ambystoma tigrinum stebbinsi. 61: Se discute en el marco de la identidad de especímenes provenientes del NO de Chihuahua. Erróneamente escrito *stebbensii*.

Ambystoma tigrinum velascoi. 61: Se discute en el marco de la identidad de especímenes provenientes del NO de Chihuahua los cuales se refieren a *A. t. nebulosum*. Citado en dos formas, como: *A. t. valasci* y *A. velasci*.

Ambystomatidae. 48: Dos géneros, 16 especies se registran de México, en una revisión de la fauna del país. Erróneamente escrito Ambystomidae.

Aneides lugubris. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Bathysiredon. 48: Registrado para las tierras altas tropicales. Ahora es *Ambystoma*. Erróneamente escrito *Bathisideron*.

Batrachoseps. 83: *Atlas de la fauna de México*, cuatro especies, área de distribución, incluyendo Colima y Jalisco.

Bolitoglossa. 83: *Atlas de la fauna de México*, 17 especies, área de distribución.

Bolitoglossa franklini. 83: *Atlas de la fauna de México*, fotografía en color (no identificada, p. 33, a la derecha).

Bolitoglossa rufescens. 83: *Atlas de la fauna de México*, fotografía de color (no identificada, p. 39, arriba a la izquierda).

Chiropterotriton. 83: *Atlas de la fauna de México*, nueve especies, área de distribución.

Esantina eschscholtzi. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Oedipina elongata. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.
Parvimolge. 83: *Atlas de la fauna de México*, dos especies, área de distribución.

Plethodontidae. 48: Diez géneros, 41 especies se registran en el país, en una revisión de la fauna de México.

Pseudoeurycea. 83: *Atlas de la fauna de México*, 20 especies, área de distribución.

Pseudoeurycea belli. 34: Se discute en conjunto con la descripción de *P. boneti*, esta última se basa en organismos de poblaciones de Oaxaca anteriormente referidas a *P. belli*. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, figura en color.

Pseudoeurycea boneti. 34: Se describe de una población en el centro de Oaxaca (localidad tipo Yacochi, Monte Cempoaltépetl) con base en salamandras previamente referidas como *P. belli*, se describe como especie nueva. Se ubicó como subespecie de *P. belli* por Smith y Smith (1976), y se ha aceptado comúnmente como tal, aunque Wake y Lynch (1976) no la aceptan como válida a ningún nivel. Su situación taxonómica será resuelta definitivamente hasta que se revise adecuadamente el complejo *P. belli*. Un mapa delinea el área de distribución del complejo *P. belli* incluyendo localidades específicas.

Pseudoeurycea gigantea. 34: Se discute en conjunción con la descripción de *P. boneti*, como miembro del complejo *P. belli* al cual *boneti* pertenece. Ahora no se reconoce como un taxón válido, se ha sinonimizado con *P. belli*.

Rhyacosiredon. 48: Se registra para las tierras altas tropicales. Se cuestiona la validez del género y se ubica en *Ambystoma*. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Rhyacosiredon altamiranoi. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Erróneamente escrito *R. altamirini*. Ahora posiblemente *Ambystoma altamiranoi*.

Rhyacosiredon leorae. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Ahora posiblemente *Ambystoma leorae*.

Rhyacosiredon rivularis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Ahora posiblemente *Ambystoma rivulare*.

Rhyacosiredon zempoalaensis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Erróneamente escrito *R. zempoalensis*. Ahora posiblemente *Ambystoma zempoalaense*.

Salamandridae. 48: Se registran dos géneros, tres especies para el país, en una revisión de la fauna de México.

Siredon. 48: Registrado para las tierras altas tropicales. Ahora *Ambystoma*.

Sirenidae. 48: Se registra un género y una especie para el país, en una revisión de la fauna de México.

Thorius. 83: *Atlas de la fauna de México*, nueve especies, área de distribución.

Anura

Acris crepitans. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Agalychnis. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución de dos especies, notas breves.

Anotheca spinosa. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Bufo. 48: Registrado para las tierras bajas subhúmedas extratropicales de la región de transición. 83: *Atlas de la fauna de México*, revisión de algunas especies, dibujo del cuerpo. 92: Restos óseos de Toniná, Chiapas.

Bufo alvarius. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Bufo boreas. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Bufo californicus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Bufo cavifrons. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Bufo coccifer. 74: Registrado de dos localidades en el sur de Michoacán con una descripción breve y notas sobre su hábitat.

Bufo cognatus. 61: Registrado de cinco localidades en el NO de Chihuahua, con notas extensas sobre variación y hábitat. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Bufo compactilis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Bufo debilis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Bufo debilis insidiosus. 61: Registrado de dos localidades en el NO de Chihuahua, con notas breves sobre estructura del hábitat. Erróneamente escrito *B. d. insidiosus*.

Bufo kelloggi. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Bufo marinus. 74: Registrado de seis localidades en el sur de Michoacán, con notas sobre su hábitat. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color. 57: Restos óseos del Cenote Sagrado de Chichén Itzá, Yucatán, México, fueron los más abundantes.

Bufo marmoreus. 74: Registrado de cuatro localidades en el sur de Michoacán, con notas sobre su hábitat. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

• *Bufo occidentalis*. 77: Una breve revisión de la especie, análisis del contenido estomacal de un espécimen de La Michilía, Durango. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Bufo perplexus. 74: Registrado de una localidad en el sur de Michoacán, con notas sobre su hábitat.

Bufo punctatus. 61: Registrado de tres localidades en el NO de Chihuahua, con notas breves sobre estructura del hábitat. 77: Registrado como habitante de los desiertos. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Bufo simus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Bufo valliceps. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color. 57: restos óseos del Cenote Sagrado de Chichén Itzá, Yucatán, México.

Bufonidae. 48: Un género, 22 especies se registran para el país, en una revisión de la fauna de México.

Centrolenella fleischmanni. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Eleutherodactylus pygmaeus. 74: Registrado de una localidad en el sur de Michoacán.

Eleutherodactylus vocalis. 74: Registrado en una localidad del sur de Michoacán, con notas breves sobre su hábitat.

Gastrophryne olivacea. 83: *Atlas de la fauna de México*, fotografía en color (determinado erróneamente, probablemente es *Gastrophryne usta*).

Hyla. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución, 52 especies.

Hyla arenicolor. 61: Registrado de cinco localidades en el NO de Chihuahua, con notas sobre su hábitat.

Hyla cadaverina. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Hyla eximia. 61: Brevemente comparada con *H. arenicolor* del NO de Chihuahua. 77: Se analizan los contenidos estomacales de cuatro y se presentan notas sobre su hábitat en La Michilía, Durango. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Hyla plicata. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Hyla regilla. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Hylactophryne augusti cactorum. 74: Registrado de una localidad en el sur de Michoacán, con notas breves sobre su hábitat. Erróneamente escrito *H. augusti cactorum*. Ahora en el género *Eleutherodactylus*.

Hylactophryne mexicanus. 74: Registrado de una localidad en el sur de Michoacán. Ahora otra vez en el género *Eleutherodactylus*.

Hylidae. 48: Trece géneros, se anota que ocurren 58 especies en el país, en una revisión de la fauna de México.

Leptodactylidae. 48: Seis géneros, se anota que ocurren 57 especies en el país, en una revisión de la fauna de México.

Leptodactylus melanonotus. 74: Registrado en una localidad en el sur de Michoacán, con notas breves sobre su hábitat. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Mycrohylidae. 48: Dos géneros y 12 especies se registran para el país, en una revisión de la fauna de México. El número de especies que se registra para México en esa publicación incluye a las subespecies; ha habido una reinterpretación de la información taxonómica, por lo que solamente cinco especies ocurren en México sin subespecies.

Pachymedusa dacnicolor. 74: Registrado de tres localidades en el sur de Michoacán, con notas breves.

Pelobatidae. 48: Un género, tres especies se registran para el país, en una revisión de la fauna de México.

Phrynohyas venulosa. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Plectrohyla. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución, nueve especies.

Pternohyla. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución, dos especies.

Ptychohyla. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución, cinco especies.

Rana. 48: Registrado para las tierras altas extratropicales y en las tierras extratropicales bajas subhúmedas de la región de transición. 83: Revisión de la mayoría de las especies en el *Atlas de la fauna de México*.

Rana areolata. 83: *Atlas de la fauna de México*, registrada para Yucatán. No es un miembro de la fauna de México; este registro se basa en identificaciones erróneas en la literatura.

Rana aurora. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Rana berlandieri. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, área de distribución, fotografía en color.

Rana boylei. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Rana catesbiana. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Erróneamente escrito *R. catesberiana*.

Rana dunni. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Rana johni. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Rana maculata. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Rana megapoda. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Ahora *Rana trilobata*.

Rana montezumae. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Rana palmipes. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución. Las poblaciones en México de este taxón ahora se han asignado a *R. vaillanti*, mientras que *R. palmipes* queda restringida a América del Sur (Hillis y de Sá, 1988).

Rana pipiens. 74: Registrado de dos localidades en el sur de Michoacán, con notas breves sobre su hábitat. Ahora esta población se asigna a *R. forreri*, aunque pudiera ser una población no descrita. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color. 22: Restos óseos del Cenote Sagrado de Chichén Itzá, Yucatán, México, posiblemente pertenecen a esta especie. Actualmente no se reconoce a esta especie como habitante de México, todas las poblaciones previamente identificadas con este taxón ahora están representadas por diferentes especies, aunque no se ha entendido el estado taxonómico de varias de las poblaciones y posiblemente no están correctamente identificadas.

Rana pueblae. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Rana pustulosa. 74: Registrada para tres localidades del sur de Michoacán, notas breves sobre la estructura del hábitat. 77: Descripción y análisis de los contenidos estomacales de siete especímenes de La Michilía, Durango.

Erróneamente escrito *R. postulosa*. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Rana sierramadrensis. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Rana sinaloae. 61: Registrado de dos localidades en el NO de Chihuahua, con una descripción breve. Ahora se considera un sinónimo de *R. pustulosa*.

Rana sphencephala. 83: *Atlas de la fauna de México*, registrada para los estados de Jalisco y Tabasco. Esta especie no es miembro de la fauna de México; la cita está basada en identificaciones erróneas de la literatura.

Rana tarahumarae. 61: Registrado de dos localidades en el NO de Chihuahua, con una descripción breve y notas sobre su hábitat. Erróneamente escrito *R. tarahumare*. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Ranidae. 48: Un género y nueve especies se registran como miembros de la fauna del país, en una revisión de la fauna de México.

Rhinophrynidae. 48: Un género y una especie se registran en una revisión de la fauna de México.

Rhinophrynus dorsalis. 74: Registrado con una localidad en el sur de Michoacán, con notas breves sobre el hábitat.

Scaphiopus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, revisión de dos de las especies, dibujo de pie.

Scaphiopus couchi. 61: Registrado de dos localidades en el NO de Chihuahua, con notas sobre su hábitat, color y estructura. Erróneamente escrito *Scaphipus couchii*. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Scaphiopus hammondi. 61: Registrado de cuatro localidades en el NO de Chihuahua, con notas sobre su hábitat, color y estructura. Ahora se considera como *Spea multiplicata*; por localidad, la subespecie sería *S. m. stagnalis*, si la interpretación de Tanner (1989) es correcta. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Smilisca. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, área de distribución, dos especies.

Smilisca baudini. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Tomodactylus nitidus petersi. 74: Registrada de una localidad del centro de Michoacán, con notas breves sobre su hábitat.

Tripiron. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, área de distribución, dos especies (actualmente una). También se puede escribir correctamente *Tripion*.

Tripiron spatulatus reticulatus. 74: Registrado de una localidad en el sur de Michoacán.

Gymnophiona

Caeciliidae. 48: Dos géneros y dos especies registradas para el país, en una revisión de la fauna de México. Ambas especies se ubican actualmente en un género. El nombre de la familia ha sido cambiado recientemente para evitar duplicidad con una familia de insectos.

Dermophis. 35: Se discute en general al registrar *D. oaxacae* de Michoacán.

Dermophis multiplicatus. 35: Se discute de forma general al registrarse *D. oaxacae* en Michoacán. Este nombre se aplica de manera apropiada para un taxón que habita en Centroamérica. *Gymnophis multiplicata*, no ocurre en México.

Dermophis multiplicatus oaxacae. 35: Se registra por primera vez para Michoacán; éste es el registro más norteño del taxón, se incluye un mapa con localidades puntuales. Una importante ampliación en el área de distribución. La subespecie *oaxacae* fue elevada a nivel de especie por Taylor (1968) y *multiplicata* ubicada en el género *Gymnophis*; este arreglo se ha seguido por otros autores.

Testudines

Amyda 48: Se registra en las tierras secas extratropicales.

Chelonia mydas 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves sobre su historia natural, ilustración en color.

Chelydridae. 48: Se puntualiza que un género y una especie ocurren en México.

Caretta caretta. 57: Restos óseos del Cenote Sagrado de Chichén Itzá, Yucatán, México.

Chrysemys. 48: Se registra en las tierras bajas tropicales y en la transición de las tierras subhúmedas extratropicales. La especie a la que se hace referencia pertenece al género *Trachemys*. 67: Revisión de los huesos encontrados en las excavaciones del Templo Mayor. 65: Restos de las excavaciones en Toniná, Chiapas. Erróneamente escrito *Crysemys*. Indudablemente los restos se refieren a especies del género *Trachemys*.

Chrysemys scripta. 67: Revisión de los huesos encontrados en las excavaciones del Templo Mayor. Ahora la especie es *Trachemys scripta*. Escrita correctamente y también como *Crysemis scripta* y *Chrysemys picta* (la cita anterior de *C. picta* un *lapsus* por *C. scripta*). 68: Lista a nivel de especie de los restos encontrados en las excavaciones del Templo Mayor. Por un *lapsus* registrada como *C. picta*, citada correctamente y como *Chrysemus picta*.

Claudius angustatus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografías en color. Escrita incorrectamente *C. angustirostris*.

Dermatemydidae. 48: Citada en una revisión de la fauna de México. Escrita incorrectamente como Dermatemydae.

Dermatemys. 48: Registrada en las tierras bajas tropicales.

Dermatemys mawei. 48: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, dibujo. 92: Restos óseos de Toniná, Chiapas, pudieran pertenecer a este género.

Dermochelys coriacea. 83: *Atlas de la fauna de México*, comentarios sobre la historia natural, tres ilustraciones en color.

Emydidae. 48: En una revisión de la fauna de México, se registra que la familia está bien representada con varias especies. 57: Restos óseos del Cenote Sagrado de Chichén Itzá, Yucatán, México. Erróneamente escrito Emydae.

Eretmochelys imbricata. 83: *Atlas de la fauna de México*, comentarios sobre su historia natural, ilustración en color.

Geoemyda. 57: Restos óseos del Cenote Sagrado de Chichén Itzá, Yucatán, México, posiblemente pertenece a este género. Ahora *Rhinoclemmys*. Erróneamente escrito *Geomyda*.

Gopherus. 48: Registrada en la región extratropical seca. 83: *Atlas de la fauna de México*, ilustración, revisión de sus especies.

Gopherus agassizi. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía a color.

Gopherus berlandieri. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, dos fotografías a color.

Gopherus flavomarginatus. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Kinosternidae. 48: Registrada en una revisión de la fauna de México.

Kinosternon. 48: Registrada para la región extratropical seca de las tierras bajas y de altura. 49: El 6.5 por ciento de los restos óseos de los anfibios y reptiles obtenidos en las excavaciones arqueológicas del cerro de Tlapacoya, Estado de México, pertenecían a este género. 67: Revisión de los huesos encontrados en las excavaciones del Templo Mayor. 68: Lista a nivel de especie de los restos encontrados en las excavaciones del Templo Mayor. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, revisión de sus especies. 50: Restos óseos de la cueva del Tepeyolo, Puebla, México. 56: Restos óseos de Tlatilco, Estado de México. 57: Restos óseos del Cenote Sagrado de Chichén Itzá, Yucatán, México. 92: Restos óseos de Toniná, Chiapas, pudieran pertenecer a este género.

Kinosternon acutum. 67: Revisión de los huesos encontrados en las excavaciones del Templo Mayor. 68: Lista a nivel de especie de los restos encontrados en las excavaciones del Templo Mayor.

Kinosternon creaseri. 83: *Atlas de la fauna de México*, listada. 57: Restos óseos del Cenote Sagrado de Chichén Itzá, Yucatán, México, posiblemente pertenecen a esta especie.

Kinosternon flavescens. 83: *Atlas de la fauna de México*, listada.

Kinosternon hirtipes. 49: Esqueletos preparados de especímenes provenientes de Xochimilco, D. F. 67: Revisión de los huesos encontrados en las excavaciones del Templo Mayor. Registrada correctamente y como *K.*

hirtipides. 68: Lista a nivel de especie de los restos encontrados en las excavaciones del Templo Mayor. 83: *Atlas de la fauna de México*, listada. 50: Restos óseos de esta especie fueron determinados como muy abundantes en la cueva del Tepeyolo, Puebla, México.

Kinosternon integrum. 74: Registrada para varias localidades en el sur de Michoacán, con notas breves sobre la estructura del hábitat.

Kinosternon leucostomum. 67: Revisión de los huesos encontrados en las excavaciones del Templo Mayor. 68: Lista a nivel de especie de los restos encontrados en las excavaciones del Templo Mayor. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía a color. 92: Restos óseos de Toniná, Chiapas, pudieran pertenecer a esta especie. Escrita incorrectamente *K. leucostomus*.

Kinosternon scorpioides. 67: Revisión de los huesos encontrados en las excavaciones del Templo Mayor. Escrita incorrectamente *K. scorpioides*. 68: Lista a nivel de especie de los restos encontrados en las excavaciones del Templo Mayor. Escrita incorrectamente *K. scorpioides*.

Lepidochelys kempi. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves sobre su historia natural, ilustración en color.

Lepidochelys olivacea. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves sobre su historia natural.

Pseudemys. 56: Restos óseos de Tlatilco, Estado de México. 92: Restos óseos de Toniná, Chiapas, pudieran pertenecer a este género. Ahora *Trachemys*.

Pseudemys scripta. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, dibujo en color. 57: Restos óseos del Cenote Sagrado de Chichén Itzá, Yucatán, México. Ahora ubicada en el género *Trachemys*.

Rhinoclemmys areolata. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color. Erróneamente escrita *Rhinochlemys areolata*. 57: Restos óseos del Cenote Sagrado de Chichén Itzá, Yucatán, México, posiblemente pertenecen a esta especie. En la publicación se ubica en el género *Geoemyda*. Erróneamente escrito *Geomyda*.

Rhinoclemmys pulcherrima. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, dos fotografías en color. Erróneamente escrita *Rhinochlemys pulcherrima*.

Staurotypus. 48: Registrada para la región tropical de tierras bajas.

Staurotypus triporcatus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, dos fotografías en color, dibujo.

Terrapene. 83: *Atlas de la fauna de México*, revisión de las especies, ilustración. 57: Restos óseos del Cenote Sagrado de Chichén Itzá, Yucatán, México, posiblemente pertenecen a este género.

Terrapene carolina. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, dos fotografías en color.

Terrapene coahuila. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Terrapene mexicana. 57: Restos óseos del Cenote Sagrado de Chichén Itzá, Yucatán, México, posiblemente pertenecen a esta especie.

Terrapene ornata. 83: *Atlas de la fauna de México*, ilustración, distribución.

Trionychidae. 48: Se registra para el río Bravo y sus tributarios, en una revisión de la fauna de México. Erróneamente escrito Trionichidae.

Sauria

Abronia taeniata. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, dos fotografías en color.

Ameiva. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Ameiva undulata. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, dos fotografías en color.

Ameiva undulata sinistra. 74: Registrada para seis localidades en el sur de Michoacán, con notas breves sobre el hábitat.

Anelytropsidae. 48: Registrada como endémica de México, en una revisión de la fauna del país.

Anguidae. 48: Se registra la ocurrencia de tres géneros neárticos, en una revisión de la fauna de México.

Anniellidae. 48: Se registra la ocurrencia de dos especies en el estado de Baja California, en una revisión de la fauna de México.

Anolis. 48: Registrado como un miembro neotropical de la fauna de México. 83: *Atlas de la fauna de México*, caracterización breve.

Anolis dunni. 74: Registrado de cuatro localidades en el sur de Michoacán, con notas sobre su hábitat y comparaciones con *A. schmidt*.

Anolis nebulosus. 74: Registrado de cuatro localidades en el sur de Michoacán, con notas sobre su hábitat.

Anolis schmidt. 74: Registrado de una localidad en la costa de Michoacán, con notas sobre su estado, caracteres y hábitat.

Aristelliger georgeensis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Basiliscus. 48: Registrado como un miembro neotropical de la fauna de México. Escrito erróneamente *Bassiliscus*. Característico de las tierras bajas tropicales.

Basiliscus vittatus. 74: Registrado de cuatro localidades en el sur de Michoacán. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Callisaurus draconoides. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Cnemidophorus. 48: Registrado en las tierras tropicales de altura. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, revisión de las especies.

Cnemidophorus alpinus. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Cnemidophorus angusticeps. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Cnemidophorus communis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, área de distribución, fotografía a color. Erróneamente escrito *C. comunis*.

Cnemidophorus communis communis. 74: Registrado de dos localidades en el sur de Michoacán.

Cnemidophorus costatus. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Cnemidophorus costatus costatus. 74: Registrado de seis localidades en el sur de Michoacán.

Cnemidophorus cozumela. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Cnemidophorus deppei. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Cnemidophorus deppei infernalis. 74: Registrado de dos localidades en el sur de Michoacán.

Cnemidophorus gularis. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Cnemidophorus guttatus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, dos fotografías en color, área de distribución.

Cnemidophorus hyperythrus. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Cnemidophorus inornatus. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Cnemidophorus lineattissimus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, área de distribución, fotografía en color. Por costumbre se escribe *C. lineatissimus*, aunque Maslin y Secoy (1986) señalan que la escritura usada aquí es correcta.

Cnemidophorus lineattissimus exoristus. 74: Registrado de dos localidades en el sur de Michoacán, con notas sobre su hábitat. Escrito *C. lineatissimus exoristus*.

Cnemidophorus lineattissimus lineatissimus. 74: Registrado de una localidad en el sur de Michoacán. Escrito *C. l. lineatissimus*.

* *Cnemidophorus lineattissimus lividus*. 74: Registrado de siete localidades en el sur de Michoacán, con breves notas sobre su hábitat. Escrito *C. lineatissimus lividus*.

Cnemidophorus sacki. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Cnemidophorus septemvittatus scalaris. 61: Registrado en una localidad en el NO de Chihuahua, con una breve descripción y notas sobre su hábitat. Ahora *C. gularis scalaris*.

Cnemidophorus tessellatus. 61: Registrado en una localidad en el NO de Chihuahua, con una breve nota sobre sus caracteres y hábitat. Escrito erróneamente *C. tessellatus*. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Cnemidophorus tigris. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución, fotografía en color.

Coleonyx. 48: Registrado como un miembro de la fauna de México. Escrito erróneamente *Coleonix*. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, revisión de las especies.

Coleonyx brevis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, área de distribución, fotografía en color.

Coleonyx elegans. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. La fotografía en color con el nombre de esta especie es en realidad *Aristelliger georgeensis*.

Coleonyx variegatus. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Cophosaurus texanus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Referido erróneamente a *Callisaurus texana* y *Uma texana*.

Corytophanes. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, revisión de las especies.

Corytophanes hernandezi. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Corytophanes percarinatus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Crotaphytus collaris. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Crotaphytus wislizenii punctatus. 61: Notas breves sobre coloración. Ahora ubicado en el género *Gambelia*.

Crotaphytus wislizenii wislizenii. 61: Registrado de dos localidades en el NO de Chihuahua, con notas breves sobre escamación, color y hábitat. Ahora ubicado en el género *Gambelia*.

Ctenosaura. 48: Registrado como un miembro neotropical de la fauna de México en las tierras bajas tropicales. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, revisión de las especies, dibujo en color.

Ctenosaura acanthura. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, área de distribución (demasiado amplia, sólo en el noreste, producto de varias identificaciones erróneas en la literatura).

Ctenosaura hemilopha. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Ctenosaura pectinata. 74: Registrada de siete localidades en el sur de Michoacán. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, área de distribución (demasiado amplia, no en la vertiente del Atlántico ni al noroeste, producto de varias identificaciones erróneas en la literatura), fotografía en color.

Ctenosaura similis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, área de distribución (demasiado amplia, no en el estado de Guerrero como lo señalan varias identificaciones erróneas en la literatura), dos fotografías en color. 57: Restos óseos del Cenote Sagrado de Chichén Itzá, Yucatán, México.

Dipsosaurus. 48: Registrada en las tierras secas extratropicales.

Dipsosaurus dorsalis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Enyaliosaurus. 48: Registrada de las tierras bajas tropicales. Erróneamente escrito *Enylosaurus*. Usualmente las especies de este género se agrupan en *Ctenosaura*. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, revisión de las especies.

Enyaliosaurus clarki. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Enyaliosaurus defensor. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Enyaliosaurus quinquecarinatus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, área de distribución, fotografía en color.

Eumeces. 83: *Atlas de la fauna de México*, 21 especies, área de distribución.

Eumeces brevirostris. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Eumeces brevirostris bilineatus. 77: Descripción y análisis de los contenidos estomacales de 16 individuos de La Michilía, Durango, notas sobre su hábitat.

Eumeces copei. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Eumeces lynxe belli. 77: Descripción con notas sobre su hábitat de un espécimen de La Michilía, Durango.

Eumeces lynxe durangensis. 77: Mencionado como sinónimo de *E. lynxe belli*.

Gambelia wislizenii. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. La fotografía en color sobre esta especie es un espécimen de *Uma notata*. Referido en la literatura antigua como *Crotaphytus wislizenii*.

Gehyra mutilata. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Gekkonidae. 48: Se registran ocho géneros, uno introducido, en una revisión de la fauna de México.

Gerrhonotus. 48: Registrado como un miembro neártico de la fauna mexicana. Ahora dividido en cuatro géneros en México. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, revisión de las especies.

Gerrhonotus cedrosensis. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución. Ahora en el género *Elgaria*.

Gerrhonotus gadovi. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución. Ahora en el género *Mesaspis*.

Gerrhonotus imbricatus. 49: Esqueletos preparados de especímenes provenientes de Río Frío, México. Ahora en el género *Barisia*. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Gerrhonotus imbricatus ciliaris. 77: Descripción y análisis del contenido estomacal de cuatro especímenes de La Michilía, Durango, con notas sobre su hábitat. Primera descripción de las crías de esta especie.

Gerrhonotus imbricatus imbricatus. 74: Registrado de dos localidades en el centro de Michoacán, con notas sobre la estructura del hábitat. Ahora se considera que es una subespecie endémica, *Barisia i. jonesi*.

Gerrhonotus kingi. 61: Registrado de dos localidades en el NO de Chihuahua con notas breves sobre estructura y hábitat. Ahora en el género *Elgaria*. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Gerrhonotus levicollis. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución. Ahora en el género *Barisia*.

Gerrhonotus liocephalus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Gerrhonotus moreleti. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución. Ahora en el género *Mesaspis*.

Gerrhonotus multicaudatus. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución. Erróneamente escrito *G. multicaudata*. Ahora en el género *Elgaria*.

Gonatodes albogularis. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Heloderma. 48: Registrado para la región extratropical seca de tierras bajas. 83: *Atlas de la fauna de México*, resumen de generalidades.

Heloderma horridum. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Heloderma suspectum. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Helodermatidae. 48: Registrado para la cuenca del Pacífico, en una revisión de la fauna de México.

Hemidactylus. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución, tres especies.

Hemidactylus turcicus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Holbrookia bunkerii. 61: Se menciona que su localidad tipo está en donde se recolectó *Cophosaurus texanus scitulus* en el NO de Chihuahua.

Holbrookia maculata. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Holbrookia maculata approximans. 61: Registrado de tres localidades en el NO de Chihuahua, con notas sobre su hábitat.

Holbrookia texana. 61: Solamente se menciona. Ahora en el género *Cophosaurus*.

Holbrookia texana scitula. 61: Registrado de una localidad en el NO de Chihuahua, con una breve descripción y notas sobre su hábitat. Erróneamente escrito *H. t. acitula*. Ahora en el género *Cophosaurus*.

Iguana. 48: Registrado como un miembro neotropical de la fauna de México, se registra de las tierras bajas tropicales. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, dibujo en color.

Iguana iguana. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, dos fotografías en color, área de distribución.

Iguana iguana rhinolopha. 74: Registrada de cuatro localidades en el sur de Michoacán, con notas sobre su hábitat. No se reconoce la subespecie actualmente.

Iguanidae. 48: Se anota que ocurren más de 165 especies en una revisión de la fauna de México. Se mencionan seis géneros notables de esta familia.

Laemantus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Laemantus serratus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Lepidophyma. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. 84: Descripción de una especie y comparación con otros miembros del género.

Lepidophyma chicoasense. 84: Descrita como nueva cerca de la presa de Chicoasén en el río Grijalva, 16.3 km N, 1.6 km E de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Erróneamente escrito *chicoasensis*.

Lepidophyma dontomasi. 66: Se menciona en comparación con *L. tarascae* al describirse la última como nueva especie.

Lepidophyma flavimaculatum. 84: Una de seis especies que ocurren en Chiapas.

Lepidophyma flavimaculatum tehuanae. 74: Registrada de una localidad en la costa de Michoacán, con notas breves sobre su hábitat, primer registro para el estado en esta publicación. Ahora se refiere a *L. tarascae*.

Lepidophyma gaigeae. 66: Se menciona en comparación con *L. tarascae* al describirse la última como nueva especie.

Lepidophyma lipetzi. 84: Se compara con *L. chicoasense*. 66: Se menciona en comparación con *L. tarascae* al describirse la última como nueva especie.

Lepidophyma occulor. 66: Se menciona en comparación con *L. tarascae* al describirse la última como nueva especie.

Lepidophyma pajapanensis. 66: Se menciona en comparación con *L. tarascae* al describirse la última como nueva especie.

Lepidophyma radula. 66: Se menciona en comparación con *L. tarascae* al describirse la última como nueva especie.

Lepidophyma smithi. 84: Una de seis especies del género registradas para el estado de Chiapas. 66: Se menciona en comparación con *L. tarascae* al describirse la última como nueva especie.

Lepidophyma silvaticum. 84: Se compara con *L. chicoasense*.

Lepidophyma tarascae. 66: Se describe como especie nueva de la costa de Michoacán, localidad tipo Mexiquillo, distrito de Aquila, Michoacán.

Lepidophyma tuxtlae. 84: Una de seis especies del género registradas para el estado de Chiapas, en la región de la presa de Mal Paso. El único registro para el estado. 66: Se menciona en comparación con *L. tarascae* al describirse la última como nueva especie.

Mabuya brachypoda. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución. Al parecer solamente existe una especie del género en México y es *M. unimarginata*.

Mabuya mabouya. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución. Véase nota en *M. brachypoda*.

Petrosaurus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, dos fotografías en color (una como *Uma notata*).

Phrynosoma. 48: Registrado como un miembro neártico de la fauna de México. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, revisión de las especies.

Phrynosoma asio 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Phrynosoma cornutum. 61: Registrado de tres localidades en el NO de Chihuahua, con notas sobre coloración y hábitat. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Phrynosoma coronatum. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Phrynosoma douglasi. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Por costumbre se escribe *P. douglassi*, aunque Hammerson y Smith (1991) discuten que la forma correcta de escribir el nombre de la especie es la que se cita aquí.

Phrynosoma douglasi brachycercum. 61: Un espécimen recolectado en el NO de Chihuahua se propone como intermedio entre esta subespecie y *P. d. hernandezi*. Se agregan una breve descripción y notas sobre el hábitat. Escrito en la publicación como *P. douglassii brachycercum*.

Phrynosoma douglasi hernandezi. 61: Un espécimen recolectado en el NO de Chihuahua se propone como intermedio entre esta subespecie y *P. d. brachycercum*. Se agregan una breve descripción y notas sobre el hábitat. Escrito en la publicación como *P. douglassii hernandezi*.

Phrynosoma mcalli. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Phrynosoma modestum. 61: Registrado de tres localidades en el NO de Chihuahua, con notas sobre el hábitat. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Phrynosoma orbiculare. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, tres fotografías en color.

Phrynosoma orbiculare durangoensis. 77: Descripción y análisis de los contenidos estomacales de cinco especímenes de La Michilía, Durango.

Phrynosoma platyrhinos. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Phrynosoma solare. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Phyllodactylus. 48: Registrado como un miembro de la fauna de México. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, revisión de las especies.

Phyllodactylus davisii. 74: Registrado de una localidad en el sur de Michoacán, con notas breves sobre su hábitat.

Phyllodactylus homolepidurus. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Phyllodactylus lanei. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, área de distribución, dos fotografías en color.

Phyllodactylus lanei lanei. 74: Registrado para una localidad de la costa de Michoacán, con notas breves y una buena comparación con especies y subespecies cercanas. Primer registro para el estado de Michoacán de este taxón.

Phyllodactylus lanei rupinus. 74: Se compara con *P. l. lanei* de la costa de Michoacán.

Phyllodactylus tuberculosus. 74: Se compara con *P. l. lanei* de la costa de Michoacán. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Phyllodactylus unctus. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Phyllodactylus xanti. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Sauromalus. 48: Registrado para la región seca extratropical.

Sauromalus obesus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, dos fotografías en color.

Sceloporus. 48: Registrado como un miembro neártico de la fauna de México y en las tierras altas tropicales. 83: *Atlas de la fauna de México*, resumen general, revisión de las especies.

Sceloporus aeneus. 77: Se nota su similitud con *S. scalaris*. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Sceloporus chrysostictus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Sceloporus clarki. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Sceloporus cyanogenys. 53: Se sugiere la intergradación de esta especie con *S. serrifer*. 53: Se registra la simpatría con dos subespecies de *S. torquatus* y con *S. poinsetti*, excluyendo la posibilidad de que sean conespecíficos. La alopatría notada con *S. serrifer*, sugiriendo conespecificidad con este taxón fue confirmada posteriormente por Olson (1987), por lo que esta especie ahora se reconoce como *S. s. cyanogenys*. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Sceloporus formosus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Sceloporus grammicus. 49: Esqueletos preparados de especímenes recolectados en Zumpango, Estado de México. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Sceloporus grammicus disparilis. 61: Registrado de ocho localidades en el NO de Chihuahua, con notas breves sobre su hábitat. 77: Notas sobre la reproducción y análisis del contenido estomacal de 42 especímenes de La Michilía, Durango.

Sceloporus horridus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Sceloporus insignis. 74: Registrado de una localidad en el centro de Michoacán.

Sceloporus internasalis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Sceloporus jarrovi. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Sceloporus jarrovi jarrovi. 61: Registrado de 16 localidades en el NO de Chihuahua, con notas sobre la variación geográfica y el hábitat. 77: Descripción y análisis de los contenidos estomacales de 48 especímenes de La Michilía, Durango, con notas sobre su hábitat y reproducción.

Sceloporus magister. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Sceloporus melanorhinus. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Sceloporus mucronatus. 46: Una revisión taxonómica exhaustiva; se registra la variación en 144 especímenes y varios registros nuevos de localidad. El nombre específico está erróneamente escrito a lo largo del artículo como *mucrunatus*. Hay un mapa en la publicación con localidades puntuales para la distribución de la especie y de las subespecies. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, área de distribución.

Sceloporus mucronatus aureolus. 46: Una revisión taxonómica exhaustiva, basada en siete especímenes recolectados y una revisión de la literatura; se aclaran varios errores de identificación por otros autores.

Sceloporus mucronatus mucronatus. 46: Un resumen taxonómico exhaustivo; se registra la variación en 123 especímenes de varias localidades no registradas en la literatura previa y se resumen localidades previamente registradas.

Sceloporus mucronatus omiltemanus. 46: Un resumen taxonómico exhaustivo; se registra la variación en 14 especímenes y se resumen localidades previamente registradas.

Sceloporus orcutti. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Sceloporus poinsetti. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Sceloporus poinsetti macrolepis. 77: Descripción y análisis de los contenidos estomacales de 35 especímenes de La Michilía, Durango, con notas sobre su hábitat.

Sceloporus poinsetti microlepis. 61: Se menciona en comparación con *S. p. poinsetti* del NO de Chihuahua.

Sceloporus poinsetti poinsetti. 61: Se registra de diez localidades del NO de Chihuahua, con una descripción de la variación y del hábitat.

Sceloporus pyrocephalus. 74: Registrado de seis localidades del sur de Michoacán. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Sceloporus scalaris. 77: Descripción y análisis de los contenidos estomacales de 35 especímenes de La Michilía, Durango. Se menciona haber recolectado dos hembras en julio 30 con seis embriones una y ocho embriones la otra; la longitud de éstas fue 12 mm y 11 mm, respectivamente. Éste es el único registro de viviparidad en miembros de esta especie. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Sceloporus scalaris slevini. 61: Se registra de dos localidades del NO de Chihuahua, con una descripción de la variación en coloración y del hábitat.

Sceloporus serrifer. 53: Se sugiere intergradación con *S. cyanogenys*. 53: Se discuten las relaciones de esta especie con *S. cyanogenys* y *S. torquatus*; se concluye que la primera está cercanamente relacionada con *serrifer*, como lo confirmó Olson (1987). 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, área de distribución.

Sceloporus serrifer cariniceps. 53: Se discuten las relaciones de esta especie con *S. cyanogenys*. Actualmente se ha sinonimizado con *S. serrifer plioporus*; la localidad tipo de esta especie se encuentra dentro del área de intergradación entre *S. serrifer plioporus* y *S. s. cyanogenys* (Olson, 1987).

Sceloporus siniferus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Sceloporus siniferus siniferus. 74: Registrado de siete localidades en el sur de Michoacán.

Sceloporus smaragdinus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Sceloporus spinosus. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Sceloporus torquatus. 49: Esqueletos preparados de especímenes recolectados en Xochimilco, D. F. 53: No se relaciona con *S. cyanogenys* como se pensaba anteriormente. 53: Se describe un posible caso de simpatría circular intraespecífica. 53: Se describe una subespecie nueva *S. t. mikeprestoni*, y se discuten las relaciones de la especie. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Sceloporus torquatus binocularis. 53: Se sugiere un posible caso de simpatría circular intraespecífica con otra subespecie (*S. t. mikeprestoni*). 53: Se hipotetiza simpatría circular intraespecífica con *S. t. mikeprestoni*.

Sceloporus torquatus melanogaster. 53: Se puntualiza la derivación de *S. t. binocularis* de esta especie. 53: Se discuten las relaciones de las otras subespecies de *S. torquatus* con ésta, en particular con *S. t. binocularis*.

Sceloporus torquatus mikeprestoni. 53: Se sugiere un posible caso de simpatría circular intraespecífica con *S. t. binocularis*. 53: Se describe como subespecie nueva de Marcela, Tamaulipas, con una discusión sobre sus relaciones y su significado. 53: Se hipotetiza simpatría circular intraespecífica con *S. t. binocularis*.

Sceloporus torquatus torquatus. 53: Se sugiere una derivación de *S. t. mikeprestoni* de esta especie. 53: Se discuten las relaciones de ésta con la nueva subespecie *S. t. mikeprestoni*.

Sceloporus undulatus. 61: Se menciona en comparación con *S. virgatus*.

Sceloporus undulatus cautus. 61: Se compara brevemente con *S. u. consobrinus* del NO de Chihuahua. Esta última combinación nomenclatural se usa en esta publicación, aunque no ha sido plenamente establecida.

Sceloporus undulatus consobrinus. 61: Se registra de una localidad del NO de Chihuahua, con una breve descripción y notas sobre su hábitat.

Sceloporus utiformis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Sceloporus variabilis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Sceloporus virgatus. 61: Registrado de dos localidades en el NO de Chihuahua, con notas sobre su hábitat y estructura. Hay un espécimen recolectado en las dunas de Samalayuca; este ejemplar extiende grandemente el área de distribución de la especie y su distribución ecológica, o es un ejemplar erróneamente determinado. Se necesita verificación de esta información.

Scincella assata. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Scincella assata taylori. 74: Registrada de una localidad en el sur de Michoacán, con notas breves sobre su hábitat.

Scincella cherriei. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Scincella gemmingeri. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Scincella silvicola. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Scincidae. 48: Se registran tres géneros como habitantes del país, en una revisión de la fauna de México.

Sphaerodactylus. 83: *Atlas de la fauna de México*, cinco especies, área de distribución.

Squamata. 50: Restos óseos de serpientes y lagartijas de la cueva del Tepeyolo, Puebla, México.

Teiidae. 48: Se registran tres géneros como habitantes del país, en una revisión de la fauna de México.

Thecadactylus rapicaudus. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Uma notata. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. La fotografía en color de esta especie pertenece a una del género *Petrosaurus*. Esta especie se ilustra en una fotografía rotulada como *Crotaphytus wislizenii*.

Urosaurus gadovi. 74: Se registra de una localidad en el sur de Michoacán, con una breve descripción y notas sobre su hábitat.

Urosaurus ornatus caeruleus. 61: Registrado de una localidad en el NO de Chihuahua, con notas sobre escamación, color y hábitat.

Urosaurus ornatus linearis. 61: Primer registro de la subespecie en el estado de Chihuahua, una localidad al NO, con notas sobre color y hábitat.

Uta stansburiana stejnegeri. 61: Registrada de cuatro localidades en el NO de Chihuahua, con notas breves sobre variación de coloración y hábitat.

Xantusia. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Xantusiidae. 48: Se registran cerca de diez especies como habitantes del país, en una revisión de la fauna de México. Erróneamente escrito Xantusidae.

Xenosauridae. 48: Se registran tres especies como habitantes del país, en una revisión de la fauna de México.

Amphisbaenia

Amphisbaenidae. 48: Un género y tres especies se registran como endémicos de la cuenca del río Balsas y Baja California, en una revisión de la fauna de México.

Bipes biporus. 27: Se menciona solamente como una de las tres especies del género. Erróneamente escrito *B. biporum*. 38: mencionado en conexión con *B. canaliculatus* y *B. tridactylus* en un estudio osteológico comparativo de las dos últimas.

Bipes canaliculatus. 50: Primer registro auténtico del estado de Michoacán. 27: Descripción de una nueva subespecie *B. c. multiannulatus* de Michoacán. 38: Un estudio clásico de osteología comparada con *B. tridactylus*.

Bipes canaliculatus canaliculatus. 27: Erigido como subespecie nominotípica con base en la descripción de *B. c. multiannulatus*, actualmente no se considera a las subespecies como válidas (véase nota bajo *B. c. multiannulatus*).

Bipes canaliculatus multiannulatus. 27: Descrita como subespecie nueva del estado de Michoacán, localidad tipo Pizandarán, 14 km al N de El Infiernillo. Se diferencia de la forma nominotípica por poseer mayor número de anillos en el cuerpo. Smith y Smith (1977) concluyeron que el tipo de la especie representaba un taxón diferente, nombrando la población de Guerrero que Ticul Álvarez asumió como la nominotípica, como *Bipes alvarezi*. Sin embargo, en la monografía de Papenfuss (1982), este último nombre se sinonimizó con *B. canaliculatus* incluyendo a la subespecie descrita por Ticul Álvarez. Diferencias en los métodos de conteo de los anillos del cuerpo ocasionaron estos problemas taxonómicos. 38: Un estudio clásico de osteología comparada con *B. tridactylus*.

Bipes tridactylus. 27: Mencionado solamente como una de las tres especies del género. 38: Un estudio clásico de osteología comparada con *B. tridactylus*.

Serpentes

Agkistrodon bilineatus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Arizona elegans. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Boa. 48: Registrado en las tierras bajas tropicales. 66: Revisión de los huesos de las excavaciones del Templo Mayor, México, D. F.

Boa constrictor. 66: Revisión de los huesos de las excavaciones del Templo Mayor, México, D. F. 68: Lista a nivel de especie de los restos encontrados en las excavaciones del Templo Mayor. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, tres fotografías en color.

Boa constrictor imperator. 74: Registrada de una localidad en el sur de Michoacán.

Boidae. 48: Un miembro principalmente neotropical de la fauna de México, con cuatro géneros, uno de los cuales es neártico.

Bothrops. 48: En las tierras bajas tropicales. 66: Revisión de los huesos de las excavaciones del Templo Mayor, México, D. F. 68: Lista a nivel de especie de los restos encontrados en las excavaciones del Templo Mayor. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, revisión de las especies.

Bothrops asper. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Bothrops atrox. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Actualmente se sabe que la distribución de esta especie está restringida a Sudamérica; los ejemplares a los que se aplicó este nombre son de *B. asper*.

Bothrops barbouri. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Ahora en el género *Porthidium*.

Bothrops dunni. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Ahora en el género *Porthidium*.

Bothrops godmani. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Ahora en el género *Porthidium*.

Bothrops melanurus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Ahora en el género *Porthidium*.

Bothrops nasutus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Ahora en el género *Porthidium*.

Bothrops nigroviridis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Ahora en el género *Bothriechis*.

Bothrops nummifer. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Fotografía en color. Ahora en el género *Porthidium*.

Bothrops schlegeli. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Erróneamente escrito *B. schelegelli*. Ahora en el género *Bothriechis*.

Bothrops undulatus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Ahora en el género *Ophryacus*.

Bothrops yucatanicus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Ahora en el género *Porthidium*.

Chilomeniscus cinctus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Chilonactis occipitalis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Coluber constrictor. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Las dos subespecies de esta especie que habitan en México son de tamaño relativamente pequeño, menos de un metro de longitud total; son raras y están limitadas a los desiertos del norte y la zona costera del este. La descripción dada pertenece a *Drymarchon corais* y el nombre común a *Boa constrictor*.

Colubridae. 48: Se nota que es una de las familias más numerosas con 66 géneros y 270 especies de México, en una revisión de la fauna del país. 66: Revisión de los huesos de las excavaciones del Templo Mayor, México, D. F. 68: Lista a nivel de especie de los restos encontrados en las excavaciones del Templo Mayor.

Conopsis biserialis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. La fotografía en color con el nombre de esta especie es una *Toluca lineata*.

Conopsis nasus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Conopsis nasus labialis. 77: Se compara brevemente con *C. n. nasus*.

Conopsis nasus nasus. 77: Se hace una breve descripción y se registran los contenidos estomacales de dos especímenes de La Michilía, Durango, con notas sobre su hábitat.

Crotalidae. 48: Se registraron cuatro géneros, en una revisión de la fauna de México: dos neárticos, uno neotropical y uno de ambas regiones.

Crotalus. 48: Se registra como un miembro de la fauna de México, con amplia distribución, neártica y neotropical. En las tropicales y tierras secas extratropicales, tierras bajas tropicales y tierras bajas extratropicales sub-húmedas de la región de transición. 66: Revisión de los huesos de las excavaciones del Templo Mayor, México, D. F. 68: Lista a nivel de especie de los restos encontrados en las excavaciones del Templo Mayor. Se escribió correctamente y como *Crotalos*. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, revisión de las especies.

Crotalus sp. 49: Esqueletos preparados de especímenes del Pedregal de San Ángel, D. F.

Crotalus atrox. 60: Se revisan y se cartografían los registros de Baja California y del Golfo de California, se agrega un nuevo registro de la Bahía de San Francisquito, Baja California Norte, que extiende el área de distribución de la especie en la península aproximadamente 500 km. 61: Registrada de dos localidades en el NO de Chihuahua, con notas breves sobre su hábitat. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Crotalus cerastes. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Crotalus durissus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Crotalus enyo. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Crotalus lepidus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Crotalus lepidus klauberi. 77: Se describe y se anota el contenido estomacal (Un *Sceloporus scalaris*) de un espécimen de La Michilía, Durango, con notas sobre su hábitat.

Crotalus lepidus lepidus. 77: Mencionado en comparación con *C. l. klauberi*. Erróneamente escrito *C. l. lepida*.

Crotalus michelli. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Crotalus molossus. 77: Se nota como la especie de cascabel de mayor tamaño en La Michilía, Durango. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Crotalus molossus molossus. 61: Registrada de dos localidades en el NO de Chihuahua, con notas breves sobre su hábitat y descripción. Los especímenes se registran como intermedios entre *C. m. nigrescens* y *C. m. molossus*, pero más parecidos al último taxón.

Crotalus molossus nigrescens. 61: Especímenes del NO de Chihuahua se registran como intermedios entre esta subespecie y *C. m. molossus*. 77: Se describe y se anota el contenido estomacal de tres especímenes de La Michilía, Durango, con notas sobre su hábitat.

Crotalus pricei pricei. 61: Registrada de una localidad en el NO de Chihuahua, con notas breves descriptivas y sobre su hábitat. 77: Se describe y se anota el contenido estomacal de un espécimen (*Eumeces*) de La Michilía, Durango.

Crotalus ruber. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Crotalus scutulatus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Crotalus scutulatus salvini. 61: Registrada de una localidad en el NO de Chihuahua y se compara con *C. s. scutulatus*.

Crotalus scutulatus scutulatus. 61: Se compara con un espécimen del NO de Chihuahua.

Crotalus tigris. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Crotalus triseriatus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Crotalus willardi. 77: Se registra como la serpiente más abundante en La Michilía, Durango. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Crotalus willardi amabilis. 61: Se compara con especímenes de *C. w. silus* del NO de Chihuahua.

Crotalus willardi meridionalis. 77: Se describe y se anota el contenido estomacal de un espécimen (un ratón) de La Michilía, Durango.

Crotalus willardi silus. 61: Se registra de dos localidades del NO de Chihuahua, se compara con *C. w. amabilis*, con notas breves sobre su hábitat.

Diadophis punctatus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Dryadophis. 48: En las tierras bajas tropicales.

Drymobius. 48: En las tierras secas extratropicales bajas.

Drymobius margaritiferus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Elaphe. 48: Registrado para las tierras secas extratropicales bajas. Erróneamente escrito en una página como *Elaphae*.

Elaphe flavirufa. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color. Erróneamente escrito *E. flavirufa*.

Elaphe subocularis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color. Ahora en el género *Bogertophis*.

Elapidae. 48: Registrada como miembro de la fauna de México con dos géneros, uno estrictamente neártico.

Ficimia. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Heterodon. 48: En las tierras secas extratropicales.

Heterodon nasicus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, dos fotografías en color.

Heterodon nasicus nasicus. 61: Registrada de dos localidades en el NO de Chihuahua, con una breve descripción y notas sobre su hábitat.

Imantodes. 48: En las tierras bajas tropicales. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Imantodes cenchoa. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Imantodes gemmistratus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Lampropeltis. 48: En las tierras secas extratropicales y en las tierras altas tropicales.

Lampropeltis getula. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Escrita *L. getulus* como ha sido la costumbre, pero Frost y Collins (1988) dan argumentos para adoptar la escritura que aquí se usa.

Lampropeltis mexicana. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color. La fotografía de esta especie en la página 70 (izquierda abajo) pertenece a *L. triangulum*.

Lampropeltis triangulum. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color. La fotografía de la página 70 (izquierda abajo) pertenece a esta especie aunque tiene etiqueta de *L. mexicana*.

Lampropeltis zonata. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Leptodeira. 48: En las tierras altas tropicales y en tierras bajas subhúmedas extratropicales de la región de transición.

Leptodeira annulata. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. La fotografía en color rotulada como *L. septentrionalis* pertenece a esta especie.

Leptodeira maculata. 74: Registrada de una localidad en el sur de Michoacán, con conteos de escamas y notas sobre su hábitat.

Leptodeira septentrionalis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. La fotografía en color etiquetada como *L. annulata* pertenece a esta especie.

Leptophis diplotropis. 74: Registrada de tres localidades en el sur de Michoacán, con notas sobre algunas de sus características y hábitat.

Leptotyphlopidae. 48: Un miembro neotropical de la fauna de México, pero también se registra para la planicie central.

Lichanura trivirgata. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Loxocemus bicolor. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Masticophis. 48: Registrada para la región seca extratropical, tierras bajas y altas tropicales.

Masticophis flagellum. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Masticophis lateralis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Masticophis striolatus striolatus. 74: Registrada de una localidad en el sur de Michoacán, con notas sobre conteos de escamas y hábitat.

Micruroides euryxanthus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Micrurus. 48: Registrado como miembro de la fauna de México. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, revisión de las especies.

Micrurus bernadi. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución. Relegada a subespecie de *M. diastema* por Pérez Higareda y Smith (1990).

Micrurus bogerti. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Micrurus browni. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Micrurus diastema. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, área de distribución, fotografía en color (no etiquetada, esquina superior izquierda p. 79).

Micrurus distans. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, área de distribución.

Micrurus elegans. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, área de distribución.

Micrurus ephippifer. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Micrurus fulvius. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, área de distribución, fotografía en color.

Micrurus laticollaris. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, área de distribución.

Micrurus latifasciatus. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Micrurus limbatus. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Micrurus nigrocinctus. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Micrurus proximans. 83: *Atlas de la fauna de México*, área de distribución.

Nerodia rhombifera. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Opheodrys. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, revisión de las especies.

Opheodrys aestivus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Opheodrys mayae. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. Ahora en el género *Symphimus*.

Oxybelis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, revisión de las especies.

Oxybelis aeneus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves. La fotografía en color etiquetada con el nombre de esta especie es *O. fulgidus*.

Pelamis platurus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, área de distribución, fotografía en color.

Pituophis. 48: Registrado para las tierras secas extratropicales, tierras altas y bajas tropicales y en las tierras bajas subhúmedas extratropicales de la región de transición. Erróneamente escrito *Pithuophis* y *Pithouphis*.

Pituophis deppei. 49: Esqueletos preparados de especímenes provenientes de Tlapacoya, Estado de México. Erróneamente escrito *Pitouphis*. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Pituophis melanoleucus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Pituophis melanoleucus affinis. 61: Registrado de tres localidades del NO de Chihuahua, con notas sobre coloración, variación en las escamas y su hábitat.

Pliocercus. 83: *Atlas de la fauna de México*, falsos coralillos.

Pseudoficimia frontalis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color. Erróneamente escrito *Pseudophisimia frontalis*.

Salvadora. 48: Registrado para las tierras secas extratropicales y las tierras altas tropicales.

Salvadora hexalepis. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Salvadora mexicana. 74: Registrada de dos localidades en el sur de Michoacán. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Scaphiodontophis. 83: *Atlas de la fauna de México*, falsos coralillos.

Sistrurus. 66: Revisión de los huesos de las excavaciones del Templo Mayor, México, D. F.

Sistrurus ravus. 49: Esqueletos preparados de especímenes de Río Frío, Estado de México. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, dos fotografías en color.

Spilotes. 48: En las tierras bajas tropicales.

Spilotes pullatus. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Symphimus leucostomus. 74: Primer registro de la especie del estado de Michoacán, se dan conteos de escamas y notas sobre su hábitat. Otro espécimen de la misma localidad en este trabajo fue erróneamente identificado como *Pituophis melanoleucus affinis*, según Sweet y Parker (1990).

Thamnophis. 48: Registrado para las tierras secas extratropicales y las tierras altas tropicales. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves.

Thamnophis cyrtopsis cyrtopsis. 61: Registrado de cuatro localidades en el NO de Chihuahua, con notas breves sobre escamación y hábitat.

Thamnophis cyrtopsis pulchrilatus. 77: Descripción y análisis del contenido estomacal de tres especímenes de La Michilía, Durango, con notas sobre su hábitat. Primer registro sobre canibalismo en este taxón y de depredación sobre una lagartija. Erróneamente escrito *T. c. pulchilatus*.

Thamnophis eques. 49: Esqueletos preparados de especímenes de Tlapacoya, Estado de México. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Thamnophis eques megalops. 77: Descripción y análisis del contenido estomacal de siete especímenes de La Michilía, Durango, con notas sobre su hábitat.

Thamnophis macrostemma. 49: Esqueletos preparados de especímenes de Zumpango, Estado de México. Ahora *T. eques eques*.

Thamnophis macrostemma megalops. 61: Registrado de dos localidades en el NO de Chihuahua, con notas sobre escamación y hábitat. Ahora *T. eques megalops*.

Thamnophis melanogaster. 49: Esqueletos preparados de especímenes de Zumpango, Estado de México.

Thamnophis scalaris. 49: Esqueletos preparados de especímenes de Tlapacoya, Estado de México. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Toluca lineata. 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color. La fotografía etiquetada como *Conopsis biserialis* pertenece a esta especie.

Trimorphodon (biscutatus). 83: *Atlas de la fauna de México*, notas breves, fotografía en color.

Typhlopidae. 48: Tres especímenes se registran para el país, en una revisión de la fauna de México.

Crocodylia

Caiman. 48: Registrado en las tierras bajas tropicales.

Caiman crocodilus. 83: *Atlas de la fauna de México*, resumen general, dibujo, dos fotografías en color (una sin etiqueta, p. 81 figura inferior).

Crocodylidae. 48: Se registran tres géneros y cuatro especies para el país, en una revisión de la fauna de México. Erróneamente escrito Coccodilidae.

Crocodylus. 48: Registrado en las tierras bajas tropicales. 66: Revisión de los huesos de las excavaciones del Templo Mayor, México, D. F. 68: Lista a nivel de especie de los restos encontrados en las excavaciones del Templo Mayor. Escrito correctamente como *Crocodylos*. 83: *Atlas de la fauna de México*, resumen general, revisión de las especies.

Crocodylus acutus. 66: Revisión de los huesos de las excavaciones del Templo Mayor, México, D. F. 66: Lista a nivel de especie de los restos encontrados en las excavaciones del Templo Mayor. Escrito correctamente y como *Crocodylus acutus*. 83: *Atlas de la fauna de México*, resumen general, dibujo, dos fotografías en color.

Crocodylus moreleti. 83: *Atlas de la fauna de México*, resumen, dibujo. Escrito correctamente y como *C. moreletti*. 57: Restos óseos del Cenote Sagrado de Chichén Itzá, Yucatán, México.

Agradecimientos

Los autores queremos expresar nuestro más sincero agradecimiento a Joaquín Arroyo Cabrales y Óscar J. Polaco por darnos la oportunidad de escribir este trabajo en honor de nuestro colega y amigo Ticul Álvarez. También queremos agradecer a Miriam Benabib y Adolfo Navarro sus correcciones al manuscrito.

Bibliografía

- Brandon, R. A. 1988. Nomenclatural and taxonomic status of *Ambystoma lacustris*. *Herpetologica* 44 (4): 427-430.
- Flores-Villela, O. 1982. Contribución a la historia de la herpetología en México. Ponencia en la Reunión Latinoamericana de Historiadores de la Ciencia, Puebla, México. 35 pp.
- Flores-Villela, O. y A. Nieto Montes de Oca. 1989. La Taxonomía Herpetológica en México: Un Análisis Breve. Número Especial 3, Patrones de la sistemática y la evolución de México, *Revista Ciencias*, Facultad de Ciencias de la UNAM, 103-112.
- Frost, D. R. y J. T. Collins, 1988. Nomenclatural notes on reptiles of the United States. *Herp. Rev.*, 19 (4): 73-74.
- Hammaerson, G. A. y H. M. Smith. 1991. The correct spelling of the name for the short-horned lizard of North America. *Bull. Maryland Herp. Soc.* 27 (3): 121-127.
- Hillis, D. M., J. S. Frost y D. A. Wright. 1983. Phylogeny and biogeography of the *Rana pipiens* complex: a biochemical evaluation. *Syst. Zool.* 32 (2): 132-143.
- Hillis, D. M. y R. de Sá. 1988. Phylogeny and taxonomy of the *Rana palmipes* group (Salienta: Ranidae). *Herp. Monogr.* (2): 1-60.
- Maslin, T. P. y D. M. Secoy. 1986. A checklist of the lizard genus *Cnemidophorus* (Teiidae). *Cont. Zool. Univ. Colorado. Mus.* (1): 1-60.
- Olson, R. E. 1987. Taxonomic revision of the lizards *Sceloporus serrifer* and *cyanogenys* of the Gulf coastal plain. *Bull. Maryland Herp. Soc.* 23 (4): 158-167.
- Olson, R. E. 1990. *Sceloporus torquatus*: its variation and zoogeography. *Bull. Chicago Herp. Soc.* 25 (7): 117-127.
- Papenfuss, T. J. 1982. The ecology and systematics of the Amphisbaenian genus *Bipes*. *Occ. Pap. Calif. Acad. Sci.* (136): 1-42.
- Pérez Higareda, G. y H. M. Smith, 1990. The endemic coral snakes of the Los Tuxtlas region, southern Veracruz, Mexico. *Bull. Maryland Herp. Soc.* 26 (1): 5-13.
- Smith, H. M. y R. B. Smith. 1969. Early foundations of Mexican herpetology: and indexed bibliography of the herpetological publications of Alfredo Dugès, 1826-1910. Illinois Press, Urbana, 87 pp.

- Smith, H. M. y R. B. Smith. 1976. Synopsis of the herpetofauna of Mexico. Vol. IV. Source analysis and index for Mexican amphibians. John Johnson, North Bennington, Vermont, 254 pp.
- Smith, H. M. y R. B. Smith. 1977. Synopsis of the herpetofauna of Mexico. Vol. V. Guide to Mexican Amphisbaenians and Crocodilians, Bibliographic Addendum II. John Johnson, North Bennington, Vermont, 187 pp.
- Sweet, S. S. y W. S. Parker. 1990. *Pituophis melanoleucus*. Cat. Am. Amph. Rept. (474): 1-8.
- Tanner, W. W. 1989. Status of *Spea stagnalis* Cope (1875), *Spea intermontanus* Cope (1889), and a systematic review of *Spea hammondi* Baird (1839) (Amphibia: Anura). Gt. Basin Nat. 49 (4): 503-510.
- Taylor, E. H. 1968. The caecilians of the world: a taxonomic review. Univ. Kansas. Lawrence, Kansas. 848 pp.
- Wake, D. B. y J. F. Lynch. 1976. The distribution, ecology, and evolutionary history of plethodontid salamanders in tropical America. Nat. Hist. Mus. Los Angeles, Co. Sci. Bull. 25: 1-65.

Revisión de los vampiros fósiles (Chiroptera: Phyllostomidae, Desmodontinae) de México

Joaquín Arroyo Cabrales*
y Clayton E. Ray**

Resumen

Se conocen restos fósiles de vampiro (Chiroptera: Phyllostomidae, Desmodontinae) procedentes de cinco sitios paleontológicos en México. *Desmodus* cf. *draculae* se ha registrado del Pleistoceno tardío en la gruta de Loltún; *D. stocki* procede del Pleistoceno tardío de las cuevas de La Boca, San Josecito (localidad tipo) y La Presita, y del Holoceno temprano de Tlapacoya. Dos especies actuales de vampiro, *Desmodus rotundus* y *Diphylla ecaudata* se conocen desde el límite Pleistoceno-Holoceno en Loltún, la primera también de sedimentos pleistocénicos de la gruta de Loltún.

La gran variación en el tamaño de los restos poscraneales de *Desmodus stocki*, colectados en la cueva de San Josecito, parece deberse a un dimorfismo sexual muy fuerte, similar al que presenta la especie actual de *Desmodus*. *Desmodus* cf. *draculae* y *D. rotundus* aparentemente fueron simpátricas en el Pleistoceno tardío, pero *D. rotundus* y *D. stocki* posiblemente fueron alopátricas.

Abstract

Fossil skeletal remains of vampire bats are known from five paleontological sites in México. *Desmodus* cf. *draculae* is recorded in the latest Pleistocene of Loltún Cave; *D. stocki* from the late Pleistocene of La Boca Cave, San Josecito Cave (type locality), and La Presita Cave, and from the early Holocene of Tlapacoya. The living common vampire, *D. rotundus*, is known from the latest Pleistocene of Loltún Cave. The living hairy-legged vampire, *Diphylla ecaudata*, occurs in beds of Pleistocene or early Holocene age of Loltún Cave.

Great size variation of the remains of *D. stocki* from San Josecito is indicative of a pronounced secondary sexual dimorphism. Apparently, *D.* cf. *draculae* and *D. rotundus* were sympatric in the latest Pleistocene, but *D. stocki* and *D. rotundus* appear to have been allopatric.

* Laboratorio de Paleozoología, Subdirección de Servicios Académicos, INAH.

** Department of Paleobiology National Museum of Natural History, The Smithsonian Institution.

Introducción

México es un país con una alta riqueza específica de murciélagos (Orden Chiroptera); se registran 134 especies (Jones *et al.*, 1988), comprendidas en ocho de las nueve familias que se conocen en el continente americano. Por esta diversidad, y debido a que el país se encuentra en el límite entre dos zonas biogeográficas (Neártica y Neotropical), es de gran interés el estudio de los quirópteros de México.

No obstante su riqueza específica, ésta no se refleja en el registro fósil, ya que los estudios paleontológicos que refieren restos de murciélagos hallados en el país son escasos (Arroyo-C. y Álvarez, 1990). Esto puede deberse a diversas causas, como son la falta de sitios adecuados para su conservación; la falta de técnicas adecuadas para la recuperación de pequeños vertebrados; la preferencia por el rescate de megafauna o la falta de interés de los paleomastozoólogos en los murciélagos.

De las familias de murciélagos presentes en México, la más diversa es la de los Phyllostomidae, con 53 especies (Jones *et al.*, 1988) que presentan una gran diversidad estructural y variedad de hábitos alimenticios, lo que les permite ocupar un gran número de hábitat.

Es interesante señalar que los murciélagos filostómidos, y en especial los vampiros, han tenido un lugar importante en el folclor, en la leyenda, en el arte primitivo y en las manifestaciones del sentimiento religioso de nuestros pueblos nativos (Villa-C. y Canela-R., 1988; Villa-R., 1967).

Los vampiros sobresalen por su preferencia de sangre como alimento (hematofagia), especialización que sólo poseen los géneros de la subfamilia Desmodontinae: *Desmodus* (*sensu stricto*), *Diaemus* y *Diphylla*, todos monotípicos y con distribución en el país. Contrastando con el registro fósil de murciélagos en general, el de los vampiros se encuentra mejor documentado, registrándose dos de las tres especies vivientes (Ray *et al.*, 1988).

En el presente trabajo se sintetizan los conocimientos que se tienen sobre vampiros fósiles encontrados en México.

Material y métodos

Se revisó la mayor parte de los restos de vampiros colectados en México, tanto los registrados en la literatura como en el material inédito, con excepción de una escápula que se halla en el American Museum of Natural History. El material se encuentra depositado en la Colección de Paleontología de Vertebrados del Natural History Museum of Los Angeles County (LACM) y en la Colección Paleontológica de la Subdirección de Servicios Académicos del Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH).

El material se estudió utilizando la bibliografía pertinente y comparándolo con esqueletos recientes colectados en México y pertenecientes a la Colec-

ción Osteológica de Comparación de la Subdirección de Servicios Académicos del INAH. La terminología usada para los elementos poscraneales es la propuesta por Vaughan (1959), y las medidas consideradas son las utilizadas por Morgan *et al.* (1988), las cuales se tomaron con un calibrador digital Fowler Ultra-Cal II hasta décimas de milímetro.

El análisis de conglomerados se realizó a través del programa NTSYS-PC (Rohlf, 1989), utilizando como medida de similitud la distancia euclidiana, y como método de conglomerado el ligamiento promedio de medias aritméticas no ponderadas (UPGMA, por su siglas en inglés). Para los análisis estadísticos, se utilizó el programa Microstat.

El trabajo se divide en tres partes. Inicialmente se describen de manera resumida las localidades de donde proceden los materiales, con una consideración acerca de la temporalidad de las distintas faunas. En la figura 1 se indican con números cada una de las localidades; dichas cifras corresponden a la numeración que se sigue en el texto; se señala la distribución actual de las tres especies de vampiro con base en una modificación de los mapas propuestos por Villa-R. (1967) y Hall (1981).

La segunda parte consiste en el tratado taxonómico por especies, donde se incluye la descripción del material examinado por localidad, números de catálogo si lo tienen, además de comentarios taxonómicos y estratigráficos. En la tercera parte se sintetiza la información acerca de vampiros fósiles en México.

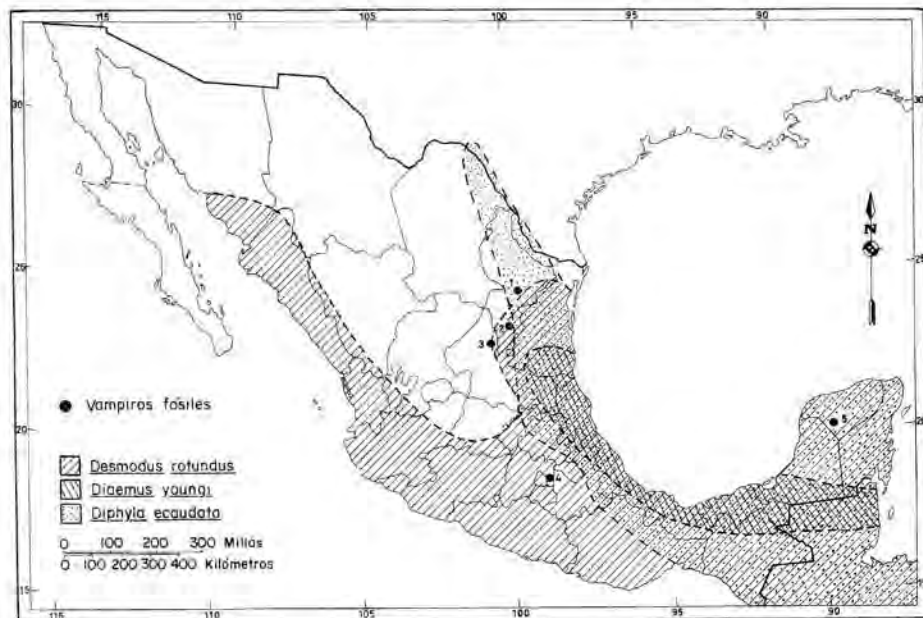


Figura 1. Mapa de los Estados Unidos Mexicanos. Se muestra la distribución de cada una de las tres especies actuales de vampiro y se ubican las localidades de donde proceden los vampiros fósiles.

Localidades

Cueva de La Boca

Se localiza 3 km al este de Santiago, Nuevo León (25°25' latitud norte, 100°09' longitud oeste), con elevación sobre el nivel del mar de 540 m. La vegetación del área es Matorral Xerófilo (Rzedowski, 1983). La cueva consiste en un gran pasaje horizontal abierto en la denominada Caliza Cupido (Reddell, 1981) y un pequeño túnel 40 m abajo que se comunica con la misma. Dicho túnel mide más de 130 m de longitud y actualmente es explotado para la obtención de fosforita, la cual es usada en la producción de alimento balanceado para aves. El material estudiado procede del túnel y fue recolectado por personal del Laboratorio de Paleobiología de la Facultad de Ciencias Biológicas, de la Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL). Además de los restos de vampiro, también se hallaron fósiles pertenecientes a otros murciélagos, musarañas, roedores y artiodáctilos (Rodríguez, *com. pers.*).

Por la composición de la mastofauna, con la mayoría de especies viviendo actualmente en el área, así como por la presencia de *Desmodus stocki* y *Euceratherium* sp., podemos considerarla tentativamente como de fines del Pleistoceno, aunque el estudio completo de la misma es indispensable para una determinación más precisa.

Cueva de San Josecito

La cueva de San Josecito está localizada al suroeste de Aramberri (24°06' latitud norte, 99°49' longitud oeste), en el municipio de Zaragoza, Nuevo León, en el flanco oeste de la Sierra Madre Oriental (elevación aproximada, 2 250 m) y cercana al límite de la Sierra con la Altiplanicie mexicana. La vegetación de la región es bosque de encino y pino.

La cueva tiene una sola entrada, formada en las rocas calizas plegadas del Jurásico tardío o Cretácico temprano. Entre 1935 y 1941, personal del California Institute of Technology, bajo la dirección del doctor Chester Stock, excavó la cavidad y recobró una rica fauna de vertebrados (Stock, 1943) que incluye una especie de anfibio, dos especies de lagartijas, dos de serpientes, más de 43 especies de aves y más de 45 mamíferos, con al menos 30 especies extintas (Arroyo-C. *et al.*, 1989).

Los análisis previos de los restos óseos no fueron realizados estratigráficamente, ni existen fechamientos disponibles. Sin embargo, la fauna puede ser de diferentes momentos a través del Pleistoceno, aunque en general se le considera como del Pleistoceno tardío (120000 a 10000 años antes del presente - a.p.) (Harris, 1985; Jakway, 1958; Kurtén y Anderson, 1980).

En su gran mayoría, los únicos trabajos con los materiales han sido estudios taxonómicos de grupos particulares. Trece especies nuevas para la ciencia han sido descritas con base en el material procedente de esta cueva, incluyendo especies importantes como el pavo del Pleistoceno *Meleagris crassipes*, el oso pleistocénico *Tremarctos mexicanus* y el vampiro del Pleistoceno *Desmodus stocki*. La probable presencia de una nueva especie de *dhole* o perro rojo, *Cuon* sp., es también muy importante porque este exitoso cánido del Viejo Mundo ha sido hallado muy raramente en sitios de Norteamérica.

Cueva La Presita

Los restos óseos proceden del interior de la cueva La Presita, situada aproximadamente 21.4 km al sur de Matehuala, San Luis Potosí (23°39' latitud norte, 100°39' longitud oeste), con elevación sobre el nivel del mar de 1 540 m. La vegetación de la región consiste en Matorral Xerófilo (Rzedowski, 1983). Los materiales fueron colectados de las paredes de la cueva por Ó. J. Polaco y colaboradores. La descripción de la cueva y de los restos óseos procedentes de la misma la desarrollan Polaco y Butrón-M. (en prensa). Se identificaron 36 *taxa* de mamíferos, 11 corresponden a formas extintas: siete de megafauna y cuatro de micromamíferos; el conjunto indica que el depósito corresponde al Pleistoceno tardío. Por la disposición de la entrada de la cueva, ésta pudo haber constituido una trampa natural para algunos de los animales presentes en el registro fósil.

Tlapacoya

El cerro de Tlapacoya es una colina de origen volcánico que se localiza en el sur de la Sierra del Pino, próxima al margen norte del lago de Chalco, en la región sureste del Valle de México, 1.5 km al sur del pueblo de Tlapacoya, Estado de México (19°17'49" latitud norte, 113°02'40" longitud oeste) y 26 km al sureste de la ciudad de México (con elevación de 2 240 m sobre el nivel del mar). Los sedimentos que flanquean el cerro representan, por un lado, depósitos del antiguo lago de Chalco así como de los pantanos de los alrededores, y por otro, deslizamientos coluviales desde sus pronunciadas laderas (Bradbury, 1986). La vegetación del área era bosque de *Quercus* (Rzedowski, 1983), que ha sido destruido por los abundantes asentamientos humanos que lo rodean.

La pendiente sureste del cerro Tlapacoya fue excavada durante varias temporadas por personal del Departamento de Prehistoria (actualmente Subdirección de Servicios Académicos), INAH, buscando evidencia de la presencia del hombre prehistórico. Las excavaciones se realizaron principalmente en dos calas, la Alfa y la Beta, además de otros sitios en el costado oeste del

cerro, de donde se extrajeron miles de huesos de pequeños vertebrados (Lorenzo y Mirambell, 1986).

La mastofauna identificada incluye 22 *taxa*, los que abarcan una temporalidad de 33 150 a 9000 años a.p. Álvarez (1986), con base en la ausencia progresiva de diferentes especies, deduce tres etapas faunísticas: la primera etapa, con una temporalidad de 33 150 a 22000 años a. p., se caracteriza por la presencia de especies típicamente pleistocénicas, como los perezosos terrestres, elefantes, bisontes, etcétera.

La segunda etapa se sobrepone parcialmente con la anterior, ya que abarca del año 24000 al 15000 a. p., y señala el fin de la fauna pleistocénica, con adición de especies que actualmente se encuentran en otras latitudes del continente y la existencia de una asociación de restos óseos con actividades humanas. Ejemplos de la fauna procedente de esta etapa son el oso negro *Ursus americanus*, el venado pleistocénico *Odocoileus halli*, la tuza *Cratogeomys castanops*, etcétera.

Finalmente, la tercera etapa está representada por aquellas especies que existen desde el Pleistoceno tardío y aún viven en la región de Tlapacoya, como son varias especies de conejos y roedores, además de mapache, coyote y el venado cola blanca.

Gruta de Loltún

La gruta de Loltún se localiza en el sureste del estado de Yucatán, a 7 km al sur del pueblo de Oxkutzcab (20°15' latitud norte, 89°28' longitud oeste), aproximadamente a 40 m sobre el nivel del mar. La vegetación nativa reciente en la región, el Bosque Tropical Caducifolio (Rzedowski, 1983), ha sido destruido por las prácticas agrícolas y los asentamientos humanos. La gruta ha despertado el interés de investigadores extranjeros desde el siglo pasado (para un resumen de investigaciones previas, ver el trabajo de Schmidt, 1988), pero las excavaciones más importantes se efectuaron entre 1977 y 1981 por personal del Centro Regional del Sureste del INAH. Estas excavaciones se concentraron en una pequeña cavidad denominada Huechil en el lado sureste de la gruta, con calas en dos abrigos llamados El Túnel y El Toro; de este último proviene la mayor cantidad de material.

La correlación cronológica de la estratigrafía es la siguiente (Álvarez, 1982; Schmidt, 1988):

1. Las capas I a VII corresponden a la etapa cerámica, pero en la parte inferior de la Capa VII existen restos de fauna extinta.
2. La capa VIII corresponde a la etapa precerámica; está representada por algunos elementos líticos y tiene también fauna extinta. El límite entre el Pleistoceno y el Holoceno puede ubicarse en esta capa o en la parte inferior de la capa superior.

3. Las capas IX a la XVI son exclusivamente pleistocénicas, carecen de cualquier material cultural. La capa XI está formada por ceniza volcánica, identificada tentativamente como la tefra "Roseau", que fue fechada por radiocarbono en 28400 años antes del presente (Rampino *et al.*, 1979).

Existen varias publicaciones sobre los estudios que se han realizado acerca de los restos recobrados durante las excavaciones por parte del INAH, como son los trabajos de Velázquez (1980), Álvarez y Polaco (1982), Álvarez y Arroyo-C. (1990) y Arroyo-C. y Álvarez (1990).

Con base en los estudios anteriores, y teniendo como referencia la cronología estratigráfica arriba mencionada, la fauna se puede clasificar en tres grupos: 1) aquellos *taxa* que se encuentran solamente en estratos con cerámica, como son la gran mayoría de murciélagos, roedores histicomorfos y algunos carnívoros; 2) especies que se encontraron a través de toda la estratigrafía con mayor o menor frecuencia, como son marsupiales, varios murciélagos, roedores, felinos y artiodáctilos; y 3) *taxa* que sólo aparecen en estratos pleistocénicos, incluyendo varias especies extintas y otras que actualmente se distribuyen fuera de la península de Yucatán.

Tratado taxonómico

Clase Mammalia

Orden Chiroptera

Familia Phyllostomidae

Subfamilia Desmodontinae

Desmodus cf. *draculae* Morgan, Linares y Ray, 1988

Localidad: Gruta de Loltún.

Material examinado: Dos fragmentos de húmero derecho, uno proximal y otro distal, ambos con epífisis.

Los fragmentos estudiados se obtuvieron durante la primera etapa de excavación (1977-1978) en la gruta de Loltún. Proceden del abrigo El Toro, capa VII-H, sin cuadro de excavación.

Por sus características morfológicas, los huesos estudiados son muy similares a los de las especies conocidas del género *Desmodus*; sin embargo, utilizando caracteres cualitativos y cuantitativos, se demuestran las diferencias del material estudiado con respecto al vampiro común *Desmodus rotundus* y al vampiro del Pleistoceno *D. stocki*.

La epífisis distal del húmero resultó importante para la separación del fragmento estudiado, pues la pequeña cresta que se origina en el epicóndilo lateral del capitulum y se extiende hacia la diáfisis, es muy angulada (como en *Desmodus rotundus*), a diferencia de *D. stocki* en donde es baja y

redondeada. Por otro lado, el tamaño de los fragmentos registrados sobrepasan a los elementos de mayor talla conocidos de *D. stocki* (fig. 2), vampiro que a la vez es mayor que *D. rotundus*.

Con respecto a la asignación específica, las características arriba señaladas coinciden con lo mencionado por Morgan *et al.* (1988) para identificar el húmero del holotipo de *Desmodus draculae*. Sin embargo, al comparar el material de Loltún con el paratipo de esta especie (depositado en el National Museum of Natural History de Estados Unidos de América, USNM 23568), no se pudo corroborar la identificación, pues el paratipo está muy deteriorado. Además, la anchura distal es menor en el ejemplar de Loltún (7.7) que en el holotipo (8.5).

Especie	Localidad	Long. total	Húmero		
			Anchura prox.	Anchura distal	Anchura media
<i>Desmodus</i> <i>cf. draculae</i>	Loltún		7.6	7.7	3.1
<i>Desmodus</i> <i>rotundus</i>	Loltún	33.6	4.5 (N=11) (4.2-4.9)	4.9 (N=6) (4.8-5.2)	2.0 (N=7) (1.9-2.1)
	Reciente (machos, N=8)	35.3 (33.0-36.2)	4.8 (4.5-5.1)	5.4 (5.2-5.6)	2.0 (2.0-2.1)
	Reciente (hembras, N=6)	38.4 (36.8-41.2)	5.1 (4.8-5.2)	5.7 (5.4-6.0)	2.2 (2.1-2.3)
<i>Desmodus</i> <i>stocki</i>	La Boca	39.4, 45.2	5.4, 6.4	5.8, 7.2, 6.6	2.3, 2.6, 2.4
	San Josecito	43.9 (N=43) (39.4-47.7)	6.4 (N=46) (5.9-6.8)	7.0 (N=55) (6.6-7.6)	2.6 (N=58) (2.2-2.9)
	La Presita	41.9	6.2, 5.9	6.9, 6.5	2.6, 2.4, 2.8
<i>Diphylla</i> <i>ecaadata</i>	Loltún		4.4	4.6, 5.5, 5.6	2.1 (N=4) (2.0-2.2)
	Reciente (N=6)	33.6 (32.6-34.6)	4.7 (4.5-5.1)	5.6 (5.2-5.7)	

Figura 2. Tabla de medidas de los húmeros de vampiros fósiles estudiados (long.= longitud; prox.=proximal).

Lo anterior puede interpretarse de dos formas: 1) sabiendo que tanto el vampiro actual como el vampiro del Pleistoceno presentan un dimorfismo sexual muy marcado, expresado en el menor tamaño de los machos (como se analiza para *Desmodus stocki* y *D. rotundus*), se puede suponer que el holotipo de *Desmodus draculae* fue hembra y el ejemplar de Loltún macho; o 2) el material estudiado perteneció a un taxón no descrito hasta el presente. Por el momento, preferimos tomar la decisión conservadora de asignar el material a *Desmodus draculae*, mientras no se colecte material adicional que permita definir su posición taxonómica.

Por otro lado, el vampiro gigante *Desmodus draculae* únicamente se conoce de la cueva del Guacharo en Venezuela y de la cueva de Santana en Brasil (Trajano y de Vivo, 1991), por lo que de confirmarse la identidad de los materiales mexicanos mencionados como *draculae*, su presencia en México ampliaría su área de distribución en más de 2 500 km.

La porción de la capa VII donde se hallaron los dos fragmentos estudiados corresponde al límite entre el Pleistoceno tardío y el Holoceno (± 10000 años a.p.).

Desmodus rotundus (E. Geoffroy St.-Hilaire, 1810).

Localidad: Gruta de Loltún.

Material examinado: Dos cráneos, uno con la caja craneal perforada y ambos sin dientes; cuatro ramas mandibulares, una derecha y tres izquierdas; 16 húmeros, uno derecho completo, diez fragmentos proximales y cinco distales, todos con epífisis; cinco fragmentos de radio, tres con epífisis (dos proximales y uno distal), tres derechos y dos izquierdos; cinco fémures, dos completos, una epífisis proximal, una distal y una diáfisis; una pelvis.

Esta especie habita las tierras bajas y cálidas de la República Mexicana; ocupa ambas vertientes costeras así como el sur y sureste del país (fig. 1). Ejemplares de este vampiro han sido colectados recientemente en Loltún (Jones *et al.*, 1973).

El material de la gruta de Loltún fue estudiado por Álvarez (1982) y Arroyo-C. y Álvarez (1990), con excepción de una escápula que fue recolectada en superficie por el matrimonio Hatt (Hatt *et al.*, 1953) y que no fue revisada. Todo el material fue reexaminado y se halló que seis fragmentos identificados como *Diphylla* en realidad pertenecen a *Desmodus rotundus*, incluyendo un fémur procedente de la capa XIII-D, y un fragmento asignado a esta última pertenece al primero.

La determinación del fémur arriba señalado sitúa la presencia de *Desmodus rotundus* en más de 28400 años a. p. Lo anterior modifica lo señalado por Arroyo-C. y Álvarez (1990), quienes proponen para este vampiro una temporalidad desde la interfase Pleistoceno-Holoceno hasta el presente.

Este registro de *Desmodus rotundus* para el Pleistoceno tardío de México, es de los más antiguos en el continente americano, pues con excepción de un fragmento craneal de probable edad pleistocénica encontrado en Cuba (Koopman, 1958), los demás registros en Norteamérica son posteriores a 10000 años a.p. (p. e. Woloszyn y Mayo, 1974). Con respecto a la temporalidad de los restos pertenecientes a *D. rotundus* procedentes de cuevas calcáreas en el estado de Minas Gerais, Brasil, por Lund entre 1835 y 1844, ésta no es clara, pues aunque la fauna inicialmente se consideró del Pleistoceno, en realidad consiste en una mezcla de especies del Pleistoceno tardío y del Holoceno (Marshall *et al.*, 1984; Ray *et al.*, 1988).

Desmodus stocki Jones, 1958

Localidad: Cueva de La Boca.

Material examinado: Una caja craneal rota; un canino superior derecho; tres húmeros, dos izquierdos completos y uno derecho sin epífisis proximal; un fragmento proximal de escápula derecha.

Localidad: Cueva San Josecito.

Material examinado: Trece cráneos parcialmente completos; 58 húmeros, 21 derechos y 22 izquierdos completos, tres fragmentos proximales y 12 distales; 36 radios, 28 completos, ocho fragmentos proximales; tres fémures (LACM 20300, 112905, 127809, 127810, 127820-127839, 127841-127874, 127877-127913).

Localidad: Cueva La Presita.

Material examinado: Un incisivo superior izquierdo; cuatro húmeros, dos derechos completos, un fragmento proximal y otro distal, ambos derechos; un fragmento proximal de radio izquierdo.

Localidad: Tlapacoya.

Material examinado: Un fragmento de mandíbula, un radio completo.

El vampiro pleistocénico *Desmodus stocki* se distribuía en la península de Florida y el centro-oeste y suroeste de Estados Unidos de América, y en el noreste y centro de México (Ray *et al.*, 1988), siendo alopátrico en la mayor parte de su distribución con la que presenta actualmente el vampiro común (Álvarez, 1972). Únicamente en la cueva La Presita se ha colectado actualmente *Desmodus rotundus* (Ó. J. Polaco *com. pers.*).

Esta especie fue descrita por Jones (1958) con base en 13 cráneos procedentes de la cueva de San Josecito. Menciones previas de la presencia de vampiro en la cueva se deben a Stock (1943) y Cushing (1945). Curiosamente, la descripción de *Desmodus magnus* por Gut (1959) con ejemplares procedentes de Florida, fue enviada al editor 11 días después que la descripción de *D. stocki*, sin que los autores tuvieran conocimiento del otro trabajo. Hutchison (1967) demostró que ambas especies se refieren al mismo taxón, y por lo tanto son sinónimas, quedando *Desmodus stocki* como el nombre válido.

La separación de los restos óseos de *D. stocki* y *D. rotundus* se basó principalmente en el tamaño, siendo la primera mayor que la segunda. Aunque los valores promedio de las medias son mayores en todos los casos para *D. stocki* (semejante a lo hallado por Morgan, 1991), en algunas de las medidas de los huesos poscraneales se sobreponen las mínimas del vampiro del Pleistoceno con las máximas del vampiro común (figs. 2 y 3); se diferencian por las siguientes características cualitativas: en la porción proximal del radio, la cresta posterior que delimita la fosa flexora del bíceps está

Especie	Localidad	Long. total	Radio		
			Anchura prox.	Anchura distal	Anchura media
<i>Desmodus rotundus</i>	Reciente (machos, N=8)	54.8 (51.4-57.0)	3.6 (3.5-3.7)	3.5 (3.3-3.6)	2.2 (1.9-2.5)
	Reciente (hembras, N=6)	59.5 (56.5-64.6)	3.9 (3.7-4.1)	3.5 (3.4-3.7)	2.2 (2.0-2.5)
<i>Desmodus stocki</i>	San Josecito	68.9 (N=28) (64.8-72.9)	4.6 (N=36) (4.3-5.0)	4.5 (N=36) (4.2-4.8)	2.8 (N=35) (2.2-3.1)
	La Presita		4.0		2.0
	Tlapacoya	69.6	4.8	4.4	3.0
<i>Diphylla ecaudata</i>	Loltún		3.2	3.9	1.8

Especie	Localidad	Long. total	Fémur		
			Anchura prox.	Anchura distal	Anchura media
<i>Desmodus rotundus</i>	Loltún	21.1, 22.4	3.2, 3.5, 3.4	3.0, 3.2, 2.9	2.1 (N=4) (1.9-2.3)
	Reciente (machos, N=8)	22.6 (21.5-23.4)	3.5 (3.4-3.6)	3.0 (2.9-3.1)	2.2 (2.0-2.3)
	Reciente (hembras, N=6)	25.1 (24.5-27.1)	3.8 (3.6-4.0)	3.2 (3.0-3.4)	2.3 (2.1-2.4)
<i>Desmodus stocki</i>	San Josecito	24.6 (N=4) (24.1-25.3)	4.3 (N=4) (4.2-4.6)	3.4, 3.4, 3.5	

Figura 3. Tabla de medidas de los radios y fémures de vampiros fósiles estudiados (long.=longitud; prox.=proximal).

curvada en *D. stocki* y casi recta en *D. rotundus*, y en las áreas donde se une la ulna existen pequeñas depresiones en *D. stocki* y son planas en *D. rotundus*; en la epífisis distal del radio en *D. stocki* se presenta una protuberancia en el área donde se articula con el lunar, mientras en *D. rotundus* es plana. La porción distal de la cresta pectoral del húmero de *D. stocki* termina en una pequeña proyección que se corta abruptamente; en *D. rotundus* dicha cresta baja suavemente.

La comparación de las medidas de *Desmodus stocki* y *D. rotundus* también permitió corroborar lo señalado por Ray *et al.* (1988) y Morgan (1991) respecto a la mayor robustez de la primera, lo cual no sólo es obvio en el fémur, sino que es más evidente en el húmero y el radio (figs. 2 y 3). Asimismo, la diferencia porcentual entre las medidas de los elementos poscraneales de ambas especies (10-20 por ciento) es similar a la que hallaron los autores antes citados con respecto a las medidas craneales.

Jones (1958), Hutchison (1967), Ray *et al.* (1988) y Morgan (1991) registran medidas para los cráneos y/o húmeros colectados en la cueva de San Josecito. Aunque las medidas sirvieron para mostrar el estado taxonómico de *D. stocki*, en ninguno de estos trabajos se hace mención de la variación intraespecífica.

Para analizar la variación de la población, se midieron (cuando el estado del material lo permitió) todos los restos fósiles procedentes de México asignados a *Desmodus stocki* (figs. 2 y 3). Al observar las medidas impresionan la enorme variación que muestran los ejemplares estudiados, en algunos casos llegando a haber diferencias de más de ocho milímetros (en la longitud total del húmero y en la del radio).

Al efectuar un análisis de conglomerados utilizando los datos obtenidos para los materiales fósiles, se observa la formación de dos grupos, incluyendo en uno ejemplares de tamaño pequeño y en el otro aquéllos de tamaño grande (fig. 4).

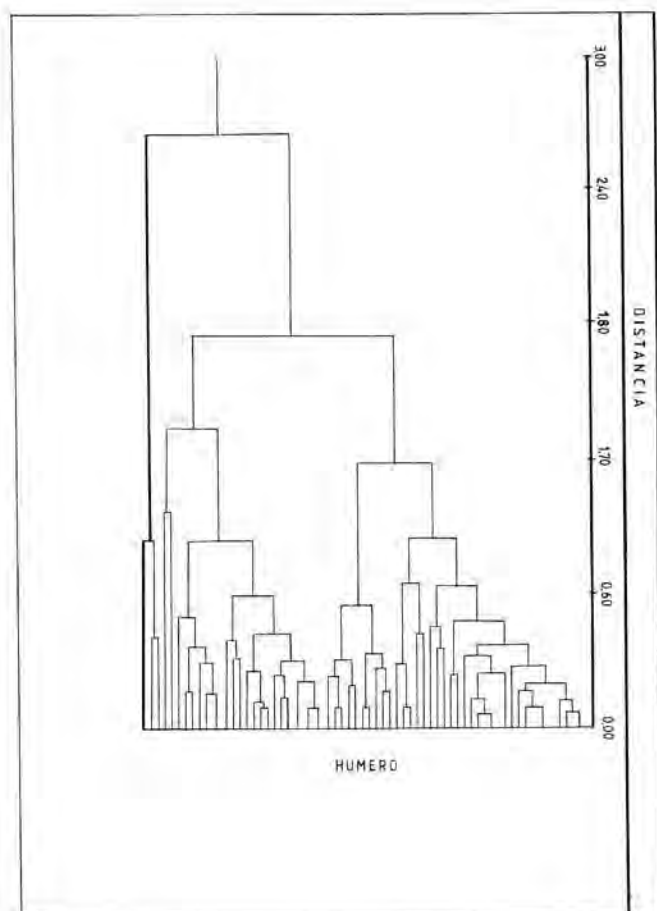


Figura 4. Dendrograma del análisis de conglomerados usando las medidas del húmero de vampiros fósiles estudiados. La línea punteada señala el único ejemplar de *Desmodus cf. draculae*; todos los demás ejemplares pertenecen a *Desmodus stocki*. Dentro de estos últimos, existe una clara separación en dos grupos: Grupo I, constituido por aquellos húmeros cuya longitud total es menor de 44.5, y Grupo II, húmeros con longitud total mayor de 44.5.

Las diferencias observadas entre las medidas y el agrupamiento de las mismas en dos conjuntos podrían originar la idea de que en realidad nuestra muestra está constituida por dos *taxa*; sin embargo, se debe considerar que se ha demostrado un dimorfismo muy marcado en el vampiro común *D. rotundus*, donde las hembras son más grandes y corpulentas que los machos (Greenhall *et al.*, 1983).

Con objeto de analizar dicho dimorfismo sexual, se decidió medir aquellos elementos poscraneales que están representados en el material fósil (figs. 2 y 3) en esqueletos recientes de vampiro común.

Observando las diferencias en los promedios de las medidas de hembras y machos, vemos que aquéllas son, sin excepción, mayores que los machos, y más aún, en las longitudes totales de húmero y fémur el valor máximo de los machos no alcanza el mínimo de las hembras. Al efectuar un análisis de varianza para cada una de las características comparadas, encontramos que en nueve de las 12 medidas, los machos son significativamente diferentes de las hembras, y en algunos casos, las diferencias son altamente significativas ($p < 0.01$).

Con base en lo anterior, pensamos que las diferencias encontradas para las medidas poscraneales del vampiro pleistocénico pueden deberse a dimorfismo sexual y sugerimos que en la muestra de la cueva de San Josecito están representados individuos de ambos sexos de *Desmodus stocki*.

En cuanto a la variación entre poblaciones, las medidas de los escasos materiales procedentes de las cuevas de La Boca y La Presita, y del sitio abierto de Tlapacoya, quedan comprendidas dentro de la amplitud de variación de los individuos de San Josecito, exceptuando el fragmento de radio de La Presita y un húmero de La Boca, cuyas medidas son menores que las mínimas de San Josecito.

Con respecto a la temporalidad del vampiro del Pleistoceno en México, Álvarez (1986) señala que la fecha más correcta para el fragmento de mandíbula colectado en Tlapacoya está entre 9920 ± 220 y 7040 ± 150 años a. p., e indica que esta especie se extinguió más recientemente de lo supuesto; la presencia de fósiles de vampiro en los otros tres sitios únicamente indica una probable edad de Pleistoceno tardío. En Estados Unidos de América (Ray *et al.*, 1988) se tienen registros que abarcan desde el Pleistoceno tardío hasta el Holoceno (2500-5000 años a. p., Guthrie, 1980).

En cuanto a las condiciones paleoecológicas en que vivió este vampiro, la falta de temporalidad de los materiales evita hacer suposiciones, con excepción de la mandíbula de Tlapacoya que se colectó en sedimentos indicativos de un aumento gradual de temperatura con respecto a la condición anterior, la cual fue similar a la actual (Lorenzo, 1986). Ello apoyaría a Ray *et al.* (1988), quienes mencionan que esta especie es indicadora de inviernos poco rigurosos, semejante a lo señalado por McNab (1973) respecto a *Desmodus rotundus*, cuya distribución actual parece correlacionada con una isoterma invernal mínima de 10°C , tanto en México como en Argentina y

Chile. Sin embargo, cabe recordar que la ocurrencia de *D. stocki* en localidades al norte de la distribución actual del vampiro común puede indicar uno de los siguientes aspectos (Morgan, 1991): 1) el vampiro pleistocénico podía resistir inviernos más fríos que los vampiros recientes, o 2) las condiciones climáticas eran diferentes, con inviernos más calientes a fines del Pleistoceno. Finalmente, cabe recordar que esta especie de vampiro procede de localidades cuya elevación sobre el nivel del mar va de 540 hasta 2 350 m.

Diphylla ecaudata (Spix, 1823)

Localidad: Gruta de Loltún

Material examinado: Seis fragmentos de húmeros, tres proximales y tres distales; cuatro fragmentos de radio, tres proximales y uno distal.

El vampiro de patas peludas se distribuye a lo largo de la vertiente costera del Golfo de México, así como en el sur del país. Actualmente se le ha colectado en Loltún (fig. 1).

El material aquí estudiado fue registrado por Arroyo-C. y Álvarez (1990), quienes además incluyeron seis fragmentos óseos que al ser reexaminados se identificaron como pertenecientes a *Desmodus rotundus*.

Los materiales estudiados se hallaron en diferentes capas de excavación en el abrigo El Toro, de la capa VII hacia arriba, por lo que la temporalidad de la especie abarca todo el Holoceno, quizá desde la interfase Pleistoceno-Holoceno, pero sin presentarse en el Pleistoceno tardío. Álvarez (1982) señaló la presencia de *Diphylla ecaudata* en sedimentos pleistocénicos con base en un fémur identificado erróneamente, ya que al reexaminarse se asignó al vampiro común.

Conclusiones

En México se conocen de sedimentos pleistocénicos tres especies de vampiro del género *Desmodus*: *D. cf. draculae*, *D. rotundus* y *D. stocki*, además del género *Diphylla* que ha sido hallado en los sedimentos del límite Pleistoceno-Holoceno.

Respecto a su temporalidad, *Desmodus cf. draculae* se conoce únicamente de finales del Pleistoceno; *D. stocki* y *D. rotundus* se conocen también del Pleistoceno tardío, la primera hasta mediados del Holoceno y la segunda hasta el presente; *Diphylla ecaudata* se conoce del límite Pleistoceno-Holoceno al presente.

Con respecto a su distribución, *Desmodus cf. draculae* y *D. rotundus* ocurrieron simpátricamente en el Pleistoceno final. Por otro lado, no se conocen registros que indiquen la simpatria de *D. rotundus* y *D. stocki*, aunque parecen haber sido contemporáneas durante el Pleistoceno tardío e inicio del Holoceno.

Las condiciones paleoambientales en que vivían las especies extintas no están claramente establecidas, pero coincidimos con autores previos en que *D. stocki* es un indicador de inviernos poco rigurosos.

Agradecimientos

Este trabajo pretende honrar al profesor Ticul Álvarez por su amplia labor científica y en especial por ser el pionero en el estudio de restos de vertebrados pequeños, incluyendo los murciélagos, en México. El primer autor agradece al profesor Álvarez por haberlo iniciado en la mastozoología y paleontología, además de guiarlo en su desarrollo profesional. El segundo autor conoce al profesor Álvarez hace 30 años en los cuales ha sido un colega generoso y cosmopolita.

Agradecemos a los coordinadores del presente volumen la invitación a participar en tan loable empresa. Asimismo, a Lawrence Barnes y Samuel McLeod del Museo de Historia Natural del Condado de Los Ángeles, por el préstamo del material procedente de la cueva de San Josecito; al señor Hidalgo Rodríguez V. del Laboratorio de Paleobiología de la Facultad de Ciencias Biológicas, UANL, por informarnos acerca de los restos óseos colectados en la cueva La Boca, y el depósito de los mismos en las colecciones del Laboratorio de Paleozoología de la Subdirección de Servicios Académicos; y a los biólogos Óscar J. Polaco y Ligia Butrón-M. por permitirnos estudiar el material de la cueva La Presita. El manuscrito se enriqueció con los comentarios y críticas de los biólogos Ma. Teresa Olivera C. y Óscar J. Polaco, del doctor Omar J. Linares, así como de dos revisores anónimos. Finalmente, el primer autor agradece el apoyo para efectuar parte del proyecto al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (beca número 49479) y a la Office of Grants and Fellowships del Smithsonian Institution por otorgarle dos estancias en el Museo Nacional de Historia Natural de Estados Unidos de América (*Short Term Visitor Program*).

Bibliografía

- Álvarez, T. 1972. Nuevo registro para el Vampiro del Pleistoceno, *Desmodus stoki* [sic] de Tlapacoya, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, México, 19: 163-165.
- Álvarez, T. 1982. Restos de mamíferos recientes y pleistocénicos procedentes de las grutas de Loltún, Yucatán, México. Cuaderno de Trabajo, Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, 26: 7-35.
- Álvarez, T. 1986. Fauna pleistocénica. Pág. 173-203, en *Tlapacoya: 35000 años de historia del Lago de Chalco* (J. L. Lorenzo y L. Mirambell, coord.)

- dinadores). Colección Científica, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, 155: 1-297.
- Álvarez, T., y J. Arroyo-Cabrales. 1990. Variación osteométrica de *Marmosa* (Didelphidae: Marsupialia) del Reciente y Pleistoceno de Yucatán, México, con descripción de una nueva especie. Colección Científica, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, 188: 333-345.
- Álvarez, T., y O. J. Polaco, 1982. Restos de moluscos y mamíferos cuaternarios procedentes de Loltún, Yucatán. Cuaderno de Trabajo, Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, 26: 1-41.
- Arroyo-Cabrales, J., y T. Álvarez. 1990. Restos óseos de murciélagos procedentes de las excavaciones de las Grutas de Loltún. Colección Científica, Instituto Nacional de Antropología e Historia, 194: 1-103.
- Arroyo-Cabrales, J., E. Johnson y R. W. Ralph, 1989. An Initial Reappraisal of San Josecito Cave and Its Late Pleistocene Fauna. *Current Research in the Pleistocene*, 6: 63-65.
- Bradbury, J. 1986. Paleolimnología del lago de Chalco, México. El medio ambiente litoral. Pág. 167-172 *en* Tlapacoya: 35000 años de historia del Lago de Chalco (J. L. Lorenzo y L. Mirambell, coordinadores). Colección Científica, Instituto Nacional de Antropología e Historia, 155: 1-297.
- Cole, L. J. 1906. Introduction. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 50: 101-106.
- Cushing, J. E., Jr. 1945. Quaternary rodents and lagomorphs of San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 26: 182-185.
- Greenhall, A. M., G. Joermann, U. Schmidt y M. R. Seidel. 1983. *Desmodus rotundus*. *Mammalian Species*, 202: 1-6.
- Gut, H. J. 1959. A Pleistocene vampire bat from Florida. *Journal of Mammalogy*, 40: 534-538.
- Guthrie, D. A. 1980. Analysis of Avifaunal and Bat Remains from Midden Sites on San Miguel Island. Pág. 689-702 *en* The California Islands: Proceedings of a Multidisciplinary Symposium (D. M. Power, editor). Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara, California, VIII + 787 pp.
- Hall, E. R. 1981. The mammals of North America. Volumen 1. John Wiley and Sons, New York, xv + 1-600 + 90.
- Harris, A. H. 1985. Late Pleistocene vertebrate paleoecology of the west. University of Texas Press, Austin, VII + 293 pp.
- Hatt, R. T., H. I. Fisher, D. A. Langebartel y G. W. Brainerd. 1953. Faunal and Archeological Researches in Yucatan Caves. *Cranbrook Institute of Science Bulletin*, 33: 1-119.
- Hutchison, J. H. 1967. A Pleistocene vampire bat (*Desmodus stocki*) from Potter Creek Cave, Shasta County, California. *Paleobios*, 3: 1-6.
- Jakway, G. E. 1958. Pleistocene Lagomorpha and Rodentia From the San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 61 (3): 313-327.

- Jones, J. K., Jr. 1958. Pleistocene Bats from San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 9 (14): 391-396.
- Jones, J. K., Jr., J. Arroyo-Cabral y R. D. Owen. 1988. Revised checklist of bats (Chiroptera) of Mexico and Central America. Occasional Papers of The Museum, Texas Tech University, 120: 1-34.
- Jones, J. K., Jr., J. D. Smith y H. H. Genoways. 1973. Annotated checklist of mammals of the Yucatan Peninsula, Mexico. I. Chiroptera. Occasional Papers of The Museum, Texas Tech University, 13: 1-31.
- Koopman, K. F. 1958. A fossil vampire bat from Cuba. *Breviora*, 90: 1-5.
- Kurtén, B., y E. Anderson. 1980. Pleistocene Mammals of North America. Columbia University Press, New York, XVII + 442 pp.
- Lorenzo, J. L. 1986. Conclusiones. Pág. 225-287 en Tlapacoya: 35000 años de historia del Lago de Chalco (J. L. Lorenzo y L. Mirambell, coordinadores). Colección Científica, Instituto Nacional de Antropología e Historia, 155: 1-297.
- Lorenzo, J. L. y L. Mirambell (coordinadores). 1986. Tlapacoya: 35000 años de historia del Lago de Chalco. Colección Científica, Instituto Nacional de Antropología e Historia, 155: 1-297.
- Marshall, L. G., A. Berta, R. Hoffstetter, R. Pascual, O. A. Reig, M. Bombin y A. Mones. 1984. Mammals and Stratigraphy: Geochronology of the Continental Mammal-bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata*, Montpellier, Mém. Extr., 76 pp.
- McNab, B. K. 1973. Energetics and the distribution of vampires. *Journal of Mammalogy*, 54: 131-144.
- Morgan, G. S. 1991. Neotropical Chiroptera from the Pliocene and Pleistocene of Florida. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 206: 176-213.
- Morgan, G. S., O. J. Linares y C. E. Ray. 1988. New species of fossil vampire bats (Mammalia: Chiroptera: Desmodontidae) from Florida and Venezuela. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 101: 912-928.
- Rampino, M. R., S. Self, y R. W. Fairbridge. 1979. Can Rapid Climatic Change Cause Volcanic Eruptions? *Science*, 206: 826-829.
- Ray, Clayton E., Omar J. Linares, and Gary S. Morgan. 1988. Paleontology. Pag. 19-29 en *Natural History of Vampire Bats* (Arthur M. Greenhall and Uwe Schmidt, editores). CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida, 246 pp.
- Reddell, J. R. 1981. A review of the cavernicole fauna of Mexico, Guatemala, and Belize. *Texas Memorial Museum, University of Texas at Austin, Bulletin*, 27: 1-327.
- Rohlf, F. J. 1989. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Version 1.50.
- Rzedowski, J. 1983. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México, 432 pp.

- Schmidt, P. J. 1988. La entrada del hombre a la Península de Yucatán. Pág. 245-261 *en* Orígenes del Hombre Americano (Seminario) (A. González Jácome, compiladora). Secretaría de Educación Pública, México.
- Stock, C. 1943. The Cave of San Josecito, Mexico. New Discoveries of the Vertebrate Life of the Ice Age. Balch Graduate School of Geological Sciences, California Institute of Technology Contribution, 361: 1-5.
- Trajano, E. y M. de Vivo, 1991. *Desmodus draculae* Morgan, Linares, and Ray, 1988, reported for Southeastern Brasil, with paleoecological comments (Phyllostomidae, Desmodontinae). Mammalia, 55: 456-459.
- Vaughan, T. 1959. Functional Morphology of Three Bats: Eumops, Myotis, Macrotus. University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 12: 1-153.
- Velázquez V., R. 1980. Recent discoveries in the caves of Loltun, Yucatan, Mexico, Mexican, 2 (4): 53-55.
- Villa-C., B. y M. Canela-R. 1988. Man, gods, and legendary vampire bats. Pp. 233-240 *en* Natural History of Vampire Bats (Arthur M. Greenhall and Uwe Schmidt, editores). CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida, 246 pp.
- Villa-R., B. 1967. Los murciélagos de México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, xvi + 491 pp.
- Woloszyn, B. W., y N. A. Mayo. 1974. Postglacial remains of a vampire bat (*Chiroptera: Desmodus*) from Cuba. Acta Zoologica Cracoviensia, 19: 253-265.

The Karyotype of the Tarabundí Vole (*Microtus oaxacensis*: Rodentia), Relict Tropical Arvicolid

Fernando A. Cervantes,
Jesús Martínez
y Óscar G. Ward*

Resumen

Microtus oaxacensis es un ratón metorito tropical cuya morfología y distribución geográfica sugieren que es más primitivo que *M. mexicanus*. El número cromosómico ancestral propuesto para los arvicolidos es $2n = 56$ y la morfología de los cromosomas de dos brazos. Observaciones previas en *Microtus* sugieren la ocurrencia de fusiones céntricas como el mecanismo responsable del paso de un número cromosómico mayor a otro menor, que generan más cromosomas de cuatro brazos que de dos brazos. Por lo tanto, *Microtus oaxacensis* debería tener un número cromosómico mayor y mayor número de cromosomas de dos brazos que *M. mexicanus*. Los resultados mostraron justo lo contrario, lo cual indica que *M. oaxacensis* es una especie primitiva con un cariotipo evolutivamente muy modificado. Además, se apoya que un número cromosómico reducido producto de fusiones céntricas podría ser la tendencia evolutiva de los rearrreglos cromosómicos en *Microtus* del Nuevo Mundo, y que las tasas de evolución cromosómica de los arvicolidos pueden variar dependiendo de la especie.

Abstract

Microtus oaxacensis is a relict tropical vole regarded as more primitive than *M. mexicanus* on basis of morphology and distribution. The presumed primitive chromosome number of arvicolids is $2n = 56$ and the presumed primitive chromosome morphology is single-armed. Centric fusion accounts for evolution from a high to a low diploid number along with more metacentric than single-armed chromosomes. Therefore, we hypothesized that the vole *Microtus oaxacensis* should exhibit a higher chromosome number and a higher number of single-armed chromosomes than *M. mexicanus*. The results showed the opposite pattern, indicating *Microtus oaxacensis* is a primitive species with a derived karyotype. It is also supported that low chromosome number resulting from centric fusions may drive the directionality of karyotypic evolution in New World *Microtus*, and that rates of chromosome rearrangements of arvicolids may vary depending on the species.

* Departamento de Zoología, Instituto de Biología-UNAM, Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Arizona.

Introduction

Voles of the genus *Microtus* reach their southernmost limit of distribution in the mountains of Mexico and Guatemala. Except for the Mexican vole (*M. mexicanus*), four vole species exclusively occur south of the Mexican Transvolcanic Axis, and display similar ecological and biogeographic attributes. They all dwell in cloud forests, and occur in restricted ranges of tropical highlands (Hall, 1981: fig. 1); they are the Jalapan pine vole (*M. quasiater*, subgenus *Pitymys*), the Tarabundí vole (*M. oaxacensis*, subgenus *Microtus*), the Zempoaltepec vole (*M. umbrosus*, subgenus *Microtus*), and the Guatemalan vole (*M. guatemalensis*, subgenus *Microtus*), which are considered to be relict species. Their biology, however, is poorly known (Álvarez del Toro, 1977; Goodwin, 1969).

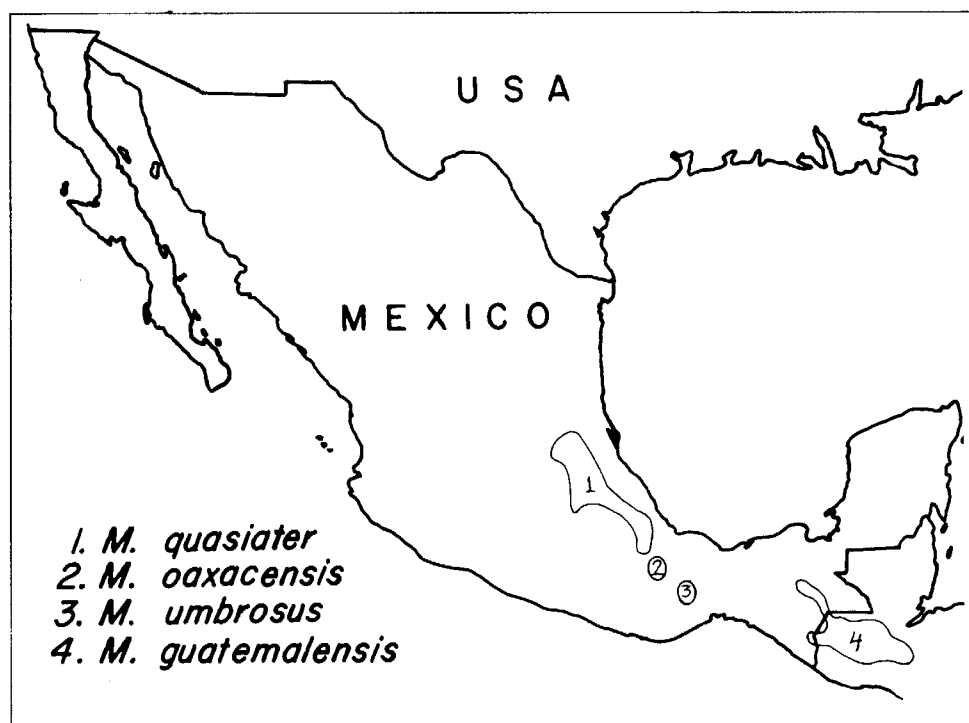


Figure 1. Geographic distribution of *Microtus quasiater*, *M. oaxacensis*, *M. umbrosus*, and *M. guatemalensis*.

It was suggested that none of these species does show any obvious close relationship to more northerly species of the genus *Microtus*, except for the Jalapa pine vole which may represent a peripheral isolate of the pine vole (*M. pinetorum*). All four species were best regarded as relicts of early arvicolid invasions of the New World in the early and middle Pleistocene (Hoffmann

and Koepl, 1985). In contrast, the Mexican vole was thought to appear in the late Pleistocene. The four relict voles are expected to be, therefore, primitive species relative to the Mexican vole. A later study of the occlusal surface of arvicoline teeth (Martin, 1987) concluded that the Tarabundí vole and the Guatemalan vole are closely related to each other and that they should be placed within the subgenus *Pitymys*, implying that both voles are more related to the Jalapan pine vole than to the rest of voles of the subgenus *Microtus* as it was considered before. Of particular significance is that the dental morphology of the Tarabundí vole provides the first evidence from an extant species for the potential origin of the subgenus *Microtus* dentition from that of an advanced species of *Pitymys* (Martin, 1987). On the other hand, the Zempoaltepec vole was considered to be an extant species of North American representatives of the fossil genus *Phaiomys* from the earliest Pleistocene.

Although karyotypic analyses of New World *Microtus* have been used in elucidating systematic relationships within the genus (Gaines, 1985; Modi, 1987a, 1987b), Mexican species of voles have barely been considered (table 1). The chromosome numbers of the four Mexican relict voles have not been reported yet.

Table 1

DIPLOID AND FUNDAMENTAL CHROMOSOME NUMBERS OF VOLE SPECIES
(*MICROTUS*) OCCURRING IN MEXICO

<i>Species</i>	<i>Diploid Number</i>	<i>Fundamental Number</i>	<i>Reference</i>
<i>Microtus californicus</i>	52, 53, 54	60, 61, 62	Gaines, 1985
<i>Microtus pennsylvanicus</i>	46	50	Gaines, 1985
<i>Microtus mexicanus</i>	44, 48	54, 58	Modi, 1987b
<i>Microtus oaxacensis</i>	Unknown	Unknown	
<i>Microtus quasiater</i>	Unknown	Unknown	
<i>Microtus umbrosus</i>	Unknown	Unknown	
<i>Microtus guatemalensis</i>	Unknown	Unknown	

Phylogenetic data based upon chromosomal analysis (Matthey, 1957) suggested that the primitive chromosome number of arvicolids is $2n=56$, and that Robertsonian centric fusions have played a major role in the evolution of this group, with less frequent occurrences of pericentric inversions and fragmentations or fissions (Nadler, 1969). The mechanism of centric fusion is perhaps the commonest cytological rearrangement observed in arvicolids (Modi, 1987a), and it accounts for evolution from a high to low diploid number along with more biarmed (metacentric, submetacentric, and subtelocentric) than acrocentric (or telocentric; single-armed) chromosomes.

If the four relict voles are primitive, they should show a chromosome number near $2n=56$ or at least higher than the one for the Mexican vole, a more derived species. In addition, the chromosome morphology of the relict species should be made up of mostly acrocentric chromosomes, while the Mexican vole is expected to show higher number of biarmed chromosomes as result of centric fusions. The changes in number and morphology of the chromosomes of the primitive species could provide further evidence of the karyotypic evolution in New World *Microtus*.

To test these predictions we decided to examine the karyotypes of the four Mexican relict voles. To begin with we chose the Tarabundí vole, *Microtus oaxacensis*, and hypothesized that the Tarabundí vole, as primitive species, must exhibit a higher chromosome number and a higher number of acrocentric chromosomes than the Mexican vole, *Microtus mexicanus*, from nearby populations.

Materials and methods

We collected Tarabundí voles at 11 km SW La Esperanza, 2 000 m near the type locality in Sierra de Juárez, Oaxaca. The vegetation there is tropical cloud forest. Mexican voles of the endemic subspecies *M. m. fulviventer* were collected at 13 km S Atepec, 2 820 m from a near allopatric population in pine-oak forest almost in the top of the mountain range. Living individuals of both vole species were trapped using foldable, conventional Sherman traps (23X7.7X9 cm) baited with a mixture of vainilla scent, oatmeals, and smashed corn.

Standard karyotypes were prepared following the procedures suggested by Baker and Qumsiyeh (1988). Chromosomal preparations were obtained from bone marrow, and cells were treated with colchicin, 0.075 M KCK hypotonic solution, fixed in Carnoy solution, dropped on clear slides, and air-dried (Spotorno *et al.*, 1987). We examined 1 392 mitotic fields of 116 slides for 12 male and 17 female adult Tarabundí voles, whereas the figures for the Mexican voles were 1 536 fields of 128 slides for 14 male and 18 female adult Mexican voles.

A selected number of metaphases were photographed with fine-grain, high-contrast copy film. Measurements of the chromatide pairs were made on enlargements using the best single mitotic field, and values were transformed into percentages of the total haploid plus X set. Such relative lengths are displayed in a scatter diagram called a karyo-idiogram (Spotorno *et al.*, 1987), a useful procedure that allows eventual chromosome identification and comparison through two independent variables, total chromosome size (short arm length plus long arm length), and centromeric index (100 times short arm length divided by total chromosome length). The conservation of the total nuclear material is assumed. The chromosomes were classified after Levan

et al. (1964). Voucher specimens were deposited in the collection of mammals at Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Results

The Tarabundí subspecies of the Mexican vole, *M. m. fulviventer*, showed $2n=48$, and a $FN=58$ (fig. 2). The biarmed chromosomes were 6 pairs of small to large metacentric chromosomes, while the single-armed were 17 pairs of small to large acrocentric chromosomes (table 2). The X chromosome was a large acrocentric chromosome, while the Y chromosome was a small acrocentric chromosome. No satellites or secondary constrictions were observed.

The Tarabundí vole showed a chromosome number of $2n=30$, and a $FN=56$ (fig. 3). The autosome chromosomes were biarmed, including 13 small to large pairs of metacentric chromosomes and one large pair of submetacentric chromosomes. The X chromosome is a medium-sized subtelocentric chromosome, while the Y chromosome is a small acrocentric chromosome (table 3). No satellites or secondary constrictions were observed.

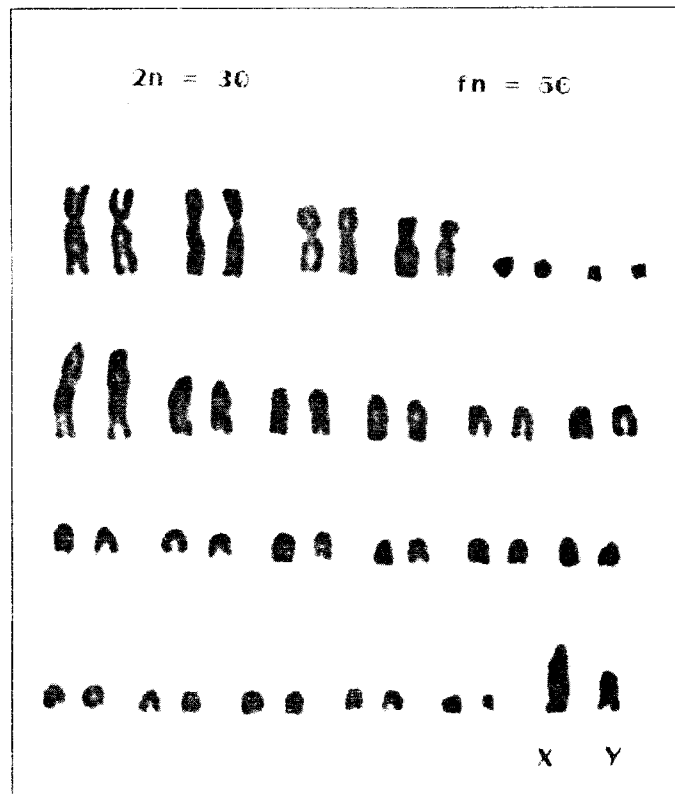


Figure 2. Karyotype of a male Mexican vole (*Microtus mexicanus fulviventer*) from 13 km S Atepec, Oaxaca, México, 2 820 m.

Table 2

SIZE AND VARIATION OF THE CHROMOSOME ARMS OF *MICROTUS MEXICANUS FULVIVENTER* FROM 13 KM S ATEPEC, OAXACA, 2 820 M. CP = CHROMOSOME PAIR, RLP = AVERAGE RELATIVE LENGTH OF THE CHROMOSOMAL SHORT ARM (P), DS = STANDAR DEVIATION, RLQ = AVERAGE RELATIVE LENGTH OF THE CHROMOSOMAL LONG ARM (Q), RLQ + Q = AVERAGE RELATIVE LENGTH OF THE CHROMOMOSE, AND AR = ARM RATIO, CT = CHROMOSOME TYPE, M = METACENTRIC, SM = SUBMETACENCTRIC, AND T = TELOCENTRIC

CP	RLp	DSp	RLq	DSq	RLp+q	DS+q	AR	CT
1	3.52	1.67	4.68	1.81	8.20	3.49	1.32	M
2	3.29	1.89	3.62	1.78	6.91	3.67	1.10	M
3	1.02	0.44	1.21	0.43	2.23	0.87	1.18	M
4	0.85	0.32	0.89	0.29	1.74	0.61	1.04	M
5	3.26	1.46	5.41	2.08	8.57	3.54	1.65	SM
6	2.34	1.55	4.45	2.58	6.79	4.13	1.90	SM
7			7.67	2.81	7.67	2.81		T
8			5.04	1.89	5.04	1.89		T
9			4.57	1.69	4.57	1.69		T
10			4.05	1.47	4.05	1.47		T
11			3.79	1.05	3.79	1.05		T
12			3.37	1.63	3.37	1.63		T
13			2.89	1.11	2.89	1.11		T
14			2.87	0.98	2.87	0.98		T
15			2.86	1.05	2.86	1.05		T
16			2.82	1.23	2.82	1.23		T
17			2.79	1.26	2.79	1.26		T
18			2.65	1.25	2.65	1.25		T
19			2.57	1.06	2.57	1.06		T
20			2.45	1.03	2.45	1.03		T
21			2.39	0.95	2.39	0.95		T
22			2.34	1.21	2.34	1.21		T
23			2.20	0.97	2.20	0.97		T
X			5.75	3.19	5.75	3.19		T
Y			2.27	1.67	2.27	1.67		T

Discussion

The karyotype of the Mexican vole shown here is the first one reported for the subspecies *M. m. fulviventer*, and is the same as those previously mentioned for the subspecies *M. m. mexicanus* (Uribe-Alcocer *et al.*, 1977), *M. m. phaeus* (Lee and Elder, 1977; Modi, 1987a), and *M. m. madrensis* (Lee and Elder, 1977). However, the diploid number of *M. m. fulviventer* has 16 more chromosome pairs than that of the Tarabundí vole. The Mexican vole, although it is supposed (Hoffmann y Koepl, 1985) to be more derived (from late Pleistocene) than the Tarabundí vole (from middle Pleistocene), exhibits a diploid number more similar to the ancestral karyotype. Furthermore, all the autosome chromosomes of the Tarabundí vole are biarmed, contrasting with only 6

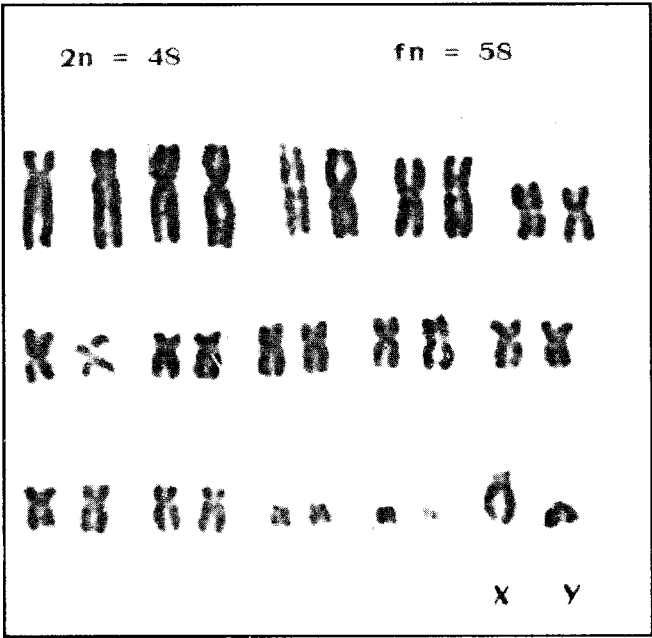


Figure 3. Karyotype of a male Tarabundí vole (*Microtus oaxacensis*) from 11 km SW La Esperanza, Oaxaca, México, 2 000 m.

Table 3

SIZE AND VARIATION OF THE CHROMOSOME ARMS OF *MICROTUS OAXACENSIS* FROM 11 KM SW LA ESPERANZA, OAXACA, 2 000 M. CP = CHROMOSOME PAIR, RLP = AVERAGE RELATIVE LENGTH OF THE CHROMOSOMAL SHORT ARM (P), DS = STANDAR DEVIATION, RLQ = AVERAGE RELATIVE LENGTH OF THE CHROMOSOMAL LONG ARM (Q), RLP + Q = AVERAGE RELATIVE LENGTH OF THE CHROMOSOME, AND AR = ARM RATIO, CT = CHROMOSOME TYPE, M = METACENTRIC, SM = SUBMETACENTRIC, ST = SUBTELOCENTRIC, AND T = TELOCENTRIC

CP	RLp	DSp	RLq	DSq	RLp+q	DSp+q	AR	CT
1	6.21	0.89	7.06	1.48	13.27	2.37	1.62	M
2	4.74	1.22	5.39	1.20	10.13	2.42	1.09	M
3	4.48	1.03	5.09	0.96	9.57	1.99	1.06	M
4	3.03	0.68	3.45	0.68	6.48	1.36	1.12	M
5	2.78	0.54	3.16	0.69	5.94	1.23	1.12	M
6	2.53	0.68	2.88	0.49	5.41	1.17	1.19	M
7	2.44	0.39	2.77	0.64	5.21	1.03	1.02	M
8	2.43	0.51	2.76	0.60	5.19	1.11	1.05	M
9	2.35	0.68	2.67	0.50	5.02	1.18	1.11	M
10	1.13	1.40	1.28	0.26	2.41	1.66	1.07	M
11	1.04	1.29	1.18	0.08	2.22	1.37	1.04	M
12	3.25	3.70	8.58	1.97	11.83	5.67	2.69	SM
13	2.94	2.23	3.34	0.89	6.28	3.12	1.73	SM
14	2.76	2.04	3.14	0.90	5.90	2.94	1.75	SM
X	1.13	1.29	3.80	1.29	4.93	2.58	3.60	ST
Y			2.84	1.00	2.84	1.00		T

biarmed chromosome pairs for the Mexican vole. Autosomes in low numbers and biarmed in morphology, therefore, characterize the Tarabundí vole.

In contrast, both vole species are very similar to each other in their fundamental number. Despite the standard karyotype of the Mexican vole shows 16 more chromosomes than that of the Tarabundí vole, the difference in the total number of chromosome arms is only 2. Similar to some species of North American *Microtus* (Gaines, 1985; Modi, 1987b), this suggests that chromosome rearrangements in the vole evolutionary lineage may go from high to low diploid number keeping a quite similar number of chromosome arms.

The diploid number of the Tarabundí vole is one of the lowest within the genus along with *M. oregoni* ($2n=17, 18$), *M. montanus* ($2n=22, 24$), *M. canicaudus* ($2n=24$), and *M. oeconomus* ($2n=30$). These four species, however, appeared in late Pleistocene (Hoffmann and Koepl, 1985), like the Mexican vole. Similar to the Tarabundí vole, *M. californicus* ($2n=52, 53$, and 54) and *M. ochrogaster* ($2n=54$; Gaines, 1985) are dated from middle Pleistocene (Hoffmann and Koepl, 1985). Therefore, it seems that chromosome rearrangements in the Tarabundí vole may have taken place independent of the age of the lineage, in a similar way to that found in other mammals (Modi, 1986).

The ancestral karyotype of the voles was $2n=56$ (Matthey, 1957), therefore the Tarabundí vole karyotype of $2n=30$ represents a derived chromosome condition. Moreover, Robertsonian centric fusions have played a major role in the chromosomal evolution of arvicolids (Modi, 1987a, 1987b), producing vole karyotypes with more biarmed than uni-armed chromosomes (Gaines, 1985; Modi, 1987a). The arrangement of the Tarabundí vole karyotype could have evolved from a series of centric fusions in which acrocentric elements gave rise to metacentric chromosomes and the diploid number was significantly decreased. To support this notion, further studies underway will describe the chromosomes of the other Mexican relict arvicolid species, and will include comparisons of chromosome homologies as revealed by differential staining. However, the occlusal enamel patterns of the arvicolid teeth suggests that the Tarabundí vole is indeed an extant representative of a primitive vole lineage, less derived than other voles of the subgenus *Microtus*.

In conclusion, the results of this study did not fit our prediction that the Tarabundí vole has a primitive karyotype even though the species is regarded as primitive on basis of dentition, morphology and distribution. The Tarabundí vole is thought to be a primitive species within the genus, however, it displays a highly derived karyotype. Furthermore, this study fits the notion that rates of chromosome rearrangements of arvicolids may vary depending on the species. Further data may support the hypothesis that low chromosome number resulting from centric fusions may drive the directionality of karyotypic evolution in New World *Microtus*.

Acknowledgements

We dedicate this paper to Maestro Ticul Álvarez Solórzano for his outstanding career and significant achievements in the Mexican biological sciences. We express our appreciation to Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México (grant P228CCOX891634), the Dirección General de Asuntos del Personal Académico, UNAM (grant 200989IB), and the MacArthur Foundation (grant 282.311.010) for their financial aid. M. Uribe-Alcocer provided critical comments on an earlier draft of the manuscript. J. Vargas, R. M. González, C. Lorenzo, F. X. González, and R. Martínez provided valuable field and laboratory assistance. M. C. Reséndiz kindly drew figure 1.

Bibliography

- Álvarez del Toro, M. 1977. Los Mamíferos de Chiapas. Universidad Autónoma de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. 147 pp.
- Baker, R. J., and M. B. Qumsiyeh. 1988. Methods in chiropteran mitotic chromosomal studies. Pp. 425-434. *In*: T. H. Kunz (ed.), *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 530 pp.
- Gaines, M. S. 1985. Genetics. Pp. 845-883. *In*: R. H. Tamarin (ed.), *Biology of New World Microtus*. Spec. Publ., No. 8, The American Society of Mammalogists. Lawrence, Kansas. 893 pp.
- Goodwin, G. G. 1969. Mammals from the state of Oaxaca, México, in the American Museum of Natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 141 (1): 1-269.
- Hall, E. R. 1981. The Mammals of North America. Vol. II. John Wiley and Sons, New York. 1175+90 pp.
- Hoffmann, R. S., and J. W. Koeppl. 1985. Zoogeography. Pp. 84-115. *In*: R. H. Tamarin (ed.), *Biology of New World Microtus*. Spec. Publ. No. 8, American Society of Mammalogists. 893 pp.
- Lee, M. R., and F. F. B. Elder. 1977. Karyotypes of eight species of Mexican rodents (Muridae). *Journal of Mammalogy*, 58: 479-487.
- Levan, A., K. Fredga, and A. A. Sandberg. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas*, 52 (1): 201-220.
- Martin, R. B. 1987. Notes on the classification and evolution of some North American fossil *Microtus* (Mammalia: Rodentia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7: 270-283.
- Matthey, R. 1957. Cytologie comparée systématique et phylogénie des microtinae (Rodentia-Muridae). *Revue Suisse de Zoologie*, 64: 39-71.
- Modi, W. S. 1986. Karyotypic differentiation among two sibling species pairs of New World microtine rodents. *Journal of Mammalogy*, 67: 159-165.

- Modi, W. S. 1987a. Phylogenetic analysis of chromosomal banding patterns among the nearctic Arvicolidae (Mammalia: Rodentia). *Systematic Zoology*, 36 (2): 109-136.
- Modi, W. S. 1987b. C-banding analysis and the evolution of heterochromatin among Arvicolid rodents. *Journal of Mammalogy*, 68 (3): 704-714.
- Nadler, C. H. 1969. Chromosomal evolution in rodents. Pp. 277-309. *In*: K. Benirschke (ed.), *Comparative Mammalian Cytogenetics*. Springer-Verlag, New York. 473 pp.
- Spotorno, A. E., N. Brum, and M. D. Tomaso. 1987. Comparative cytogenetics of South American deer. *Fieldiana, Zoology, New Series*, 39: 473-483.
- Uribe-Alcocer, M., M. A. Laguarda-Figueras, and F. Rodríguez-Romero. 1977. The chromosomes of a population of *Microtus mexicanus* (Muridae: Rodentia) of Central Mexico. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Biología Experimental*, 48 (1): 57-63.

Los mamíferos oligocénicos de México: revisión y adición a la fauna local Rancho Gaitán, formación Prietos, Chadroniano, de Chihuahua nororiental

Ismael Ferrusquía Villafranca*
Clara Galindo Hernández**
e Hiram Barrios Rivera**

Resumen

El estudio de los mamíferos fósiles de México es esencial para un adecuado entendimiento de la compleja evolución geológica y faunística de su territorio. En las últimas décadas ha habido gran incremento en la información de su registro paleogénico, aunque en menor grado que la del neogénico; por ello, ya que se tiene material y datos geológicos nuevos, se revisa la información disponible sobre el Oligoceno. La fauna local Rancho Gaitán es un conjunto pequeño pero significativo de vertebrados procedentes de la formación Prietos, municipio de Ojinaga, en Chihuahua nororiental, y el único conocido para el Oligoceno continental de México y América Central.

La formación Prietos, unidad basal de la secuencia volcánoclastica cenozoica local, descansa discordantemente sobre un basamento cretácico sedimentario marino plegado y afallado; es tobácea, félsica e incluye estratos fluvio-lacustres con gasterópodos abundantes y vertebrados; se correlaciona con la toba Chambers de Texas occidental, que localmente subyace a la riolita Bracks, fechada en 37 Ma, dato que marca la edad mínima de la toba Chambers y de la formación Prietos. A esta unidad la cubren derrames basálticos, a los que sobreyace la riolita Mesa Mitchell, ignimbrita fechada en 32 Ma. Algunos derrames andesíticos y depósitos de bolsón cubren discordantemente las unidades procedentes y completan la secuencia.

La presente revisión y adición taxonómica produce cambios en la composición y biodiversidad registrada de la fauna local Rancho Gaitán: a los cuatro órdenes previamente conocidos, se agrega creodonta; a las diez familias reconocidas, se añaden Hyaenodontidae y Equidae; a los 12 géneros detectados, se aumentan *Pseudocylindrodon*, *Aclystomycter*, *Merycododon*, y *Meshippus*; se confirma la presencia de *Hyracodon*. Finalmente, a las 13 especies ya conocidas, se agregan cinco que también son nuevos registros para México. Asimismo, se confirma la edad chadroniana de la fauna local Rancho Gaitán, se incrementa la evidencia para correlacionarla con la fauna Little Egypt, de la toba Chambers, en Texas occidental, y se presentan argumentos que confirman la interpretación de esta fauna como muestra de una comunidad boscosa tropical o subtropical.

* Instituto de Geología-UNAM.

** Colaboradores honorarios en el Instituto de Geología.

Abstract

The study of the fossil mammals of México is essential for a better understanding of its complex faunistic and geologic evolution. During the last decades the information about its Paleogenic record has increased, although it hasn't increased as much as the information about the Neogenic one. As a result of this, and taking into account that we have got material and new geological data, all the available information about the Oligocene is being revised. The Rancho Gaitán local fauna is a small but significant group of fossil vertebrates coming from the Prietos Formation, Municipality of Ojinaga, Northeastern Chihuahua and it is the only known for the continental Oligocene of Mexico and Middle America.

The Prietos Formation, lowest unit of the local Cenozoic volcanoclastic sequence that rests unconformably on a folded and faulted sedimentary marine basement, is tuffaceous, felsic and includes fluviolacustrine strata with lots of gastropods and some vertebrates; it is correlated to the Chambers Tuff of West Texas, which locally underlies the Bracks Rhyolite, dated as 37 Ma BP, *i. e.*, this datum marks the minimum age for both the Chambers Tuff and the Prietos Formation. The Prietos is overlain by basaltic flows, in turn covered by the ?Mitchell Mesa Rhyolite, an ignimbrite dated as 32 Ma. Some andesitic flows and bolson deposits covered unconformably the preceding units and complete the sequence.

The present taxonomic revision and addition produce some modifications in the composition and recorded biodiversity of the Rancho Gaitán local fauna: To the four orders previously known, the Creodonta is added; to the 10 families originally recognized, the ?Hyaenodontidae and the Equidae are added; to the 12 genera already detected, add *Pseudocylindrodon*, *Aclystomycter*, *Merycoidodon*, and *Mesohippus*; also the presence of *Hyracodon* is confirmed. Finally, to the 13 species previously known, five are added, which also are new records for México. In the same way, the Chadronian age of the Rancho Gaitán local fauna is confirmed, the evidence to correlate it with the Little Egypt local Fauna from the Chambers Tuff, West Texas is increased and some arguments are added which confirm the interpretation of this fauna as a sample of a tropical to subtropical woodland community.

Introducción

Merced a su calidad de indicadores geocronológicos, paleobiogeográficos y ambientales confiables, así como de testimonios evolutivos y muestras de pasada biodiversidad, los mamíferos fósiles son elementos informativos esenciales para el adecuado entendimiento de la evolución geológica y faunística del territorio nacional. Cabe señalar que el Cenozoico continental, aunque aloja importantes recursos naturales, es el sustrato de la biota

reciente, y soporta gran parte del impacto ambiental; geológicamente es poco conocido, entre otras causas, por el escaso conocimiento que existe sobre sus mamíferos fósiles. De ahí que los estudios que se hagan sobre el particular contribuirán a subsanar esta deficiencia.

El registro fósil de los mamíferos en México ha crecido en los últimos tres lustros, junto con el interés de los especialistas nacionales y extranjeros; por ello conviene evaluar los avances logrados y revisar (o en su caso modificar) las conclusiones a que se había llegado, con los datos entonces disponibles, que se encuentran reunidas en el análisis de Ferrusquía-Villafranca (1978), donde se observa un registro muy pobre para el Paleogeno, modesto para el Neogeno, y relativamente extenso para la porción pleistocénica de este último. A partir de 1978, los estudios realizados han incrementado el conocimiento sobre el registro, pero la estructura básica no se ha modificado; para el Paleogeno se han descrito unas cuantas localidades y *taxa* nuevos (Ferrusquía-Villafranca, 1987, 1989; Novacek *et al.*, 1991); en cambio, para el Neogeno se han descrito numerosas localidades y *taxa* (Carranza-Castañeda, 1979, 1991; Carranza-Castañeda y Ferrusquía-Villafranca, 1978; Ferrusquía-Villafranca, 1990; Ferrusquía-Villafranca y Carranza-Castañeda, 1979, 1981; Jacobs y Lindsay, 1981; Lindsay, 1984; Lindsay y Jacobs, 1985; Miller, 1980; Miller y Carranza-Castañeda, 1984; Montellano, 1989). Es decir, aunque existe una gran necesidad de trabajo para todo el Cenozoico, ésta es mayor para el Paleogeno que para el Neogeno. Las localidades paleogénicas de México se encuentran en Baja California (VanderHoof, 1942; Morris, 1967), Chihuahua (Ferrusquía-Villafranca, 1969; Ferrusquía-Villafranca y Wood, 1969), Guanajuato (Fries *et al.*, 1955; Black y Stephens, 1973; Ferrusquía-Villafranca, 1987, 1989) y cuestionablemente en Chiapas (Müllerried, 1932; Maldonado-Koerdell, 1953). De ellas, la oligocénica reportada por VanderHoof (1942) en Baja California y las reputedamente oligocénicas de Chiapas son de carácter marino, y quedan fuera de este estudio. De la localidad eocénica reportada por Morris (1967), recientemente se realizó un extenso estudio monográfico, (Novacek *et al.*, 1991), al que poco se puede agregar. Las localidades eocénicas de Guanajuato están en proceso de estudio por nosotros, y a la localidad oligocénica de Chihuahua no se le ha prestado recientemente atención, por lo que en esta contribución se evaluará el estado del conocimiento disponible al respecto.

Esto es conveniente porque se ha recolectado material adicional en esta zona, que enriquece significativamente la colección existente y permite ampliar el conocimiento que se tiene de algunos *taxa* e incrementar la biodiversidad registrada en esta fauna. Otra circunstancia que facilita y hace oportuna esta revisión, es el conjunto de estudios geológicos y paleontológicos, que desde la década de los sesenta ha realizado sistemáticamente personal de la University of Texas-Austin en Texas occidental y Chihuahua nororiental (Busby y Lehman, 1989; DeFord, 1958; Eargle, 1969; Evernden *et al.*, 1964; Forstén, 1970, 1971, 1975; Gustafson, 1979; Harris, 1967; Heiken, 1971; Henry *et al.*, 1986; Keller *et al.*, 1982; Maxwell y Dietrich, 1972; McDowell,

1979; Seewald y Sundeen, 1970 (y trabajos ahí incluidos); Stevens *et al.*, 1969; Wilson, 1966, 1970, 1971, 1974, 1980, 1986; Wilson *et al.*, 1968; Wilson y Szalay, 1976; Wilson y Schiebout, 1981; Wilson y Stevens, 1986; Wolfe, 1981; Wood, 1973; 1974) y que debido a la similitud de las secuencias cenozoicas y faunísticas en ambos lados del río Bravo (probablemente resultado de la continuidad física por lo menos parcial) permite aplicar los resultados de esos estudios a este caso.

Material y métodos

El material lo colectaron H. Barrios e I. Ferrusquía en septiembre de 1984, con el apoyo económico de la Fundación Guggenheim de Nueva York, quien otorgó al segundo una beca de investigación. En esa temporada, también se hicieron observaciones geológicas y colectas de gasterópodos fósiles. El material se preparó en el Vertebrate Paleontology Laboratory, de la Universidad de Texas en Austin, y en el Museum of Paleontology, de la Universidad de Michigan en Ann Arbor, en forma gratuita, merced a generosos acuerdos que se agradecen a los doctores J. A. Wilson y P. D. Gingerich, respectivamente. Este material ha sido incorporado a la Colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

El trabajo paleontológico de campo, laboratorio y gabinete se hizo de acuerdo con la práctica profesional habitual. La sistemática utilizada es la de Carroll (1987). La terminología descriptiva osteológica y dental también es la común, a menos que se indique lo contrario. Todas las medidas se expresan en milímetros o fracciones decimales de ellos, y fueron tomados con un vernier electrónico marca Craftsman, preciso a la centésima. En la descripción o discusión del material, se involucran ejemplares de colecciones pertenecientes a instituciones designadas por las siguientes siglas: AMNH (American Museum of Natural History, New York); IGM (Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México); MCZ (Museum of Comparative Zoology, Universidad de Harvard, Cambridge, Mass.); TMM (Texas Memorial Museum, Universidad de Texas en Austin); UCMP Museum of Paleontology, Universidad de California en Berkeley, y USNM (United States National Museum, de Washington).

Marco geográfico y geológico del área Cerros Prietos, municipio de Ojinaga, Chihuahua nororiental, México

Marco geográfico

El área se encuentra entre 29°49' y 29°57' latitud norte y 104°39' y 104°49' longitud oeste, unos 25 km al noroeste de Ojinaga, Chihuahua; tiene una

forma burdamente rectotriangular, con la hipotenusa paralela al río Bravo; mide 14.5 km de norte a sur y 18.0 de este a oeste; el área es de unos 300 km² (figs. 1 y 3). Los poblados de la zona son pequeñas rancherías, enlazadas por brechas mal conservadas. El clima es BWh, típicamente de desierto, como lo es la biota. El área se encuentra en la subprovincia chihuahuense de la provincia morfotectónica Mesetas y Sierras de Chihuahua-Coahuila (Ferrusquía-Villafranca, 1992); la limita al oriente el Bolsón Presidio y al occidente la sierra de la Parra (fig. 1). El relieve es moderadamente abrupto, lo forman cerros redondeados y planicies desarrollados en las unidades cretácicas y mesas y cuevas (acantiladas ocasionalmente) desarrolladas en las unidades volcánicas.

El marco geológico

La sinopsis que se presenta se apoya en Heiken (1966, 1971) y en observaciones de Ferrusquía y datos de la literatura.

Basamento precenozoico

Está constituido por unidades sedimentarias marinas y transicionales cretácicas (calizas diversas y pizarras limosas), moderada a intensamente deformadas (fig. 3), y que ocupan las porciones occidental y oriental del área.

Secuencia cenozoica

Está constituida por cuatro unidades litoestratigráficas, que en orden ascendente son: formación Prietos, derrames basálticos innominados, riolita Mesa Mitchell y Unidad Informal Vallecito.

La formación Prietos. Fue designada por Heiken (1971) para referirse a una sucesión de estratos volcánicos y epiclásticos que aflora extensamente en el área, con un espesor de hasta 300 m, rellenando una paleotopografía desarrollada en el basamento. Esta unidad incluye a un conglomerado basal, verdoso, de composición litarenítica, con clastos de calizas y diorita, dispuestos en una matriz arenosa calcimentada (fig. 2). Esta subunidad representa erosión del basamento y subsecuente sedimentación fluvial en ausencia de actividad volcánica. Sobreyaciendo al conglomerado, está una sucesión de tobas litocóvtricas andesíticas interestratificadas por brechas laháricas de composición variable (riolita a basalto). El material tobáceo muestra evidencias de redepositación (fluvial o por movimientos de masas) que acumuló los espesores mayores en los bajos topográficos. A esta subunidad la sobreyace gradualmente otra subunidad tobácea, Miembro Tobáceo Superior, granu-

lométricamente más fino, constituido por material félsico –riolítico?– lítico-vítrico, algo deleznable, que desarrolla exfoliación esferoidal y varía en color de rosa pálido a blanquizco. Ambos miembros tobáceos representan actividad volcánica silícica explosiva, de carácter pulsátil discontinuo. La presencia de conglomerados interestratificados indica que durante los lapsos de inactividad ocurrió erosión, retrabajamiento y subsecuente sedimentación del material piroclástico. Deben haber existido charcas u otros cuerpos de agua en los bajos topográficos, como lo atestigua la presencia de sedimentos argilizados, estratificados delgadamente y frecuentemente con gasterópodos de talla mediana (10 a 12 cm de diámetro). Esta subunidad porta también al conjunto de vertebrados fósiles de la fauna local Rancho Gaitán, y permitió fechar la formación Prietos como oligocénica temprana (chadroniana).

A esta subunidad la sobreyace discordantemente un conglomerado verdoso, calcicementado, con clastos calizos y andesíticos de armazón. Este conglomerado indica erosión y sedimentación fluvial después del cese de actividad volcánica silícica explosiva. En conjunto, la formación Prietos, por su edad y posición estratigráfica, es correlativa a las tobas Chambers y Capote Mountain, de la Sierra Vieja (McKinney, 1957; Wilson, 1970, 1986) y a la Formación Devil's Graveyard (específicamente a su miembro Mesa Bandera) del Área Agua Fría Green Valley, en Texas occidental (Wilson, 1986).

Una unidad informal de derrames basálticos sobreyace no concordantemente a la formación Prietos (fig. 2). Típicamente los derrames no muestran fracturación columnar y los contactos están marcados por zonas escoriáceas o brechosas. A su vez, los derrames están cubiertos por la ?riolita Mesa Mitchell,¹ constituida por una gruesa sucesión de ignimbritas y sillares vítrico-cristalinos, de color blanquizco a gris, soldados y de gran resistencia a la erosión, por lo que forman mesas acantiladas en las que se pueden reconocer dos o tres unidades de enfriamiento. En la parte baja se aprecian derrames andesíticos interestratificados. Esta unidad ha sido fechada en repetidas ocasiones, y al presente se considera que su edad es de 32.23 ± 0.67 Ma (determinada por Fred W. McDowell, Universidad de Texas en Austin, vía K-Ar, *in* Wilson, 1986).

La Unidad Informal Vallecitos sobreyace a la ?riolita Mesa Mitchell, la constituyen derrames andesíticos y flujos tobáceos. Los derrames están separados por zonas escoriáceas; el derrame superior tiene amígdalas rellenas de calcedonia u ópalo. Se aprecia fracturación columnar. No se dispone de fechas radiométricas para esta unidad. La secuencia cenozoica está coronada por relleno de bolsón (aluvión consolidado), que ocupa la zona baja aledaña al río Bravo; su edad podría ser terciaria temprana o cuaternaria tardía. Finalmente, los depósitos cuaternarios incluyen aluvión, coluvión y travertino,

¹ Esta unidad ha sido designada también como ignimbrita Brite (DeFord, 1958), pero dado que se trata del mismo cuerpo de roca previamente nominada riolita Mesa Mitchell (Goldich y Elm, 1949), por prioridad (NACSN 1983, Art. 7c) este último nombre prevalece.

relacionado con fallas. Pequeños troncos dioríticos y algunos diques (asociados a fallas) completan la constitución geológica del área. Los rasgos estructurales principales son sistemas de fallas normales de orientación NW-SE y N-S, que se concentran en las partes oriental, noroccidental y central del área, y que afectan tanto a las unidades cretácicas como a las terciarias.

La historia geológica evidenciada por este registro estratigráfico indica que la secuencia cenozoica se depositó en una cuenca desarrollada en unidades cretácicas plegadas, falladas e intrusionadas, que tal vez tendría una diferencia altitudinal local de 300 m o más. La sedimentación inicial fue de carácter fluvial, por el miembro conglomerático inferior de la formación Prietos, seguida por actividad volcánica silícica explosiva e intermitente, que emplazó los miembros tobáceos de esa formación; durante los lapsos de inactividad, el material piroclástico fue retrabajado, redepositado en los bajos topográficos, y se desarrollaron localmente charcas (hábitat de los gasterópodos) y arroyos; la zona debió poseer una vegetación de tipo sabana, que proporcionaba el hábitat de la mastofauna local Rancho Gaitán. La actividad volcánica cesó, y dio lugar a erosión y depositación de abanicos y canales aluviales (el miembro conglomerático superior). Posteriormente ocurrió fallamiento y emplazamiento de derrames basálticos asociados a ello, lo que implica actividad volcánica de naturaleza diferente a la anterior, seguida de un nuevo episodio de actividad silícica explosiva que emplazó a la riolita Mesa Mitchell y cubrió amplias zonas de Texas occidental y Chihuahua nor-oriental hace unos 32 millones de años. Subsecuentemente, la actividad volcánica tuvo un cambio de carácter, emplazándose entonces derrames andesíticos. Al término del Terciario o principios del Cuaternario, cesó la actividad volcánica en la región y desde ese tiempo la erosión es el proceso geológico dominante; se ha desbastado intensamente la secuencia terciaria y aun la cretácica, la cual ha quedado expuesta en varios sitios. Los productos de este proceso están representados parcialmente por los depósitos de bolsón, aluvión y coluvión. Finalmente, quizá relacionado con volcanismo remanente, se han desarrollado manantiales espacialmente asociados a fallas, que han producido depósitos de travertino. Es digno de notar el cambio del magmatismo en la zona que produjo el emplazamiento sucesivo de cuerpos de composición tan diferente. La discusión de la significación tectónica de este rasgo rebasa el objeto del presente estudio.

La fauna local Rancho Gaitán

Estado actual del conocimiento

Ésta es la única fauna oligocénica continental conocida entre el sur de Estados Unidos y Colombia Centromeridional en Sudamérica Septentrional (Ferrusquía-Villafranca, 1978; Estes y Báez, 1985), lo cual le confiere una

gran importancia geológica y paleobiológica. La fauna fue descrita en 1969 (Ferrusquía-Villafranca; y Ferrusquía-Villafranca y Wood) y la integraban los *taxa* listados en los cuadros 1 y 1a. Como puede apreciarse, la biodiversidad registrada incluye dos clases de vertebrados (reptiles y mamíferos), referibles a cuatro órdenes, nueve familias (una de ellas indeterminada y otra cuestionable), doce géneros (tres indeterminados y dos dudosos) y trece especies (tres indeterminadas, dos inferidas –referibles a géneros nominados– y una dudosamente referible a un género determinado). Es decir, la diversidad es modesta, mucho menor que la de faunas locales coetáneas de Texas occidental (véase Wilson, 1986 y referencias ahí mencionadas). La edad establecida fue oligocénica temprana (chadroniana en la mastocronología provincial de Norteamérica) y se le correlacionó con la fauna local Little Egypt, de la Toba Chambers. Esta unidad litoestratigráfica subyace a la riolita Bracks, fechada con radioisótopos por Evernden *et al.* (1964) como de 36.8 Ma corregida a 37.7 Ma, y fechada independientemente por Geochron Laboratories como de 36.5 Ma (Wilson *et al.*, 1968, corregida usando muestras constantes a 37.4 Ma). Esta edad corresponde al Chadroniano temprano (Emry *et al.*, 1987) y a la edad mínima para la toba Chambers, y por extensión, para las faunas locales Little Egypt y Rancho Gaitán, confirmando la determinación biogeocronológica obtenida en función de los mastotaxa fósiles.

Se interpretó que la fauna correspondía a una muestra desviada de una comunidad de bosque semitropical o de sabana, ubicada en las inmediaciones de lagos u otros cuerpos permanentes de agua. Particularmente significativa es la ausencia de carnívoros. Biogeográficamente, todos los *taxa* de Rancho Gaitán corresponden a formas bien conocidas en Texas occidental y en otras partes de Norteamérica, con los que muestran afinidades estrechas, lo cual implica una continuidad faunística de la fauna chadroniana de Norteamérica, que se extendía meridionalmente desde el territorio ahora ocupado por Texas, hasta el correspondiente al de Chihuahua. Estudios posteriores y el nuevo material permiten revisar estos resultados y conclusiones, lo que se hace a continuación.

Revisión de *taxa*

La revisión sigue la secuencia taxonómica del cuadro 1.

Orden Rodentia. En este caso se introducen las siguientes modificaciones.

- a) Familia Paramyidae Miller y Gidley, 1918
 - Subfamilia Manitshinae Wood, 1962
 - Mytonomys* Wood, 1956
 - Mytonomys gaitania* Ferrusquía-Villafranca y Wood, 1969
 - Lámina I, figuras 1-2; cuadro 2.

Material referido. IGM-6245, rama mandibular izquierda con P_4 - M_3 , colectada por I. Ferrusquía en 1984, 200 m al NW de la localidad 7, en el lado sur del cauce del arroyo (fig. 3).

Descripción. Mandíbula profunda con el borde inferior roto, que en la porción posterior –casi debajo de M_3 – tiene 12 mm; por la configuración del alveolo incisival, este borde debió ser fuertemente curvado (lám. I, fig. 2). La preservación es deficiente, y no permite discernir otros rasgos anatómicos.

Dentadura. El borde incisival superior está presente, y define un espacio relativamente amplio (por lo menos 6 mm de alto y 3 de ancho), que denota a un incisivo grande representado sólo por su parte posterior, la cual sobrepasa al borde posterior del M_3 y se extiende posterodorsalmente unos 15 mm más; aquí el incisivo tiene sección ovoide, mide 5.0 mm de alto, 2.7 mm de ancho y está recubierto de esmalte delgado.

Los molariformes incluyen P_4 - M_3 ; todos son braquidontes a mesodontes y bunolofodontes; el poco desgaste indica un adulto joven, por lo que los lófidos o rebordes, están poco desarrollados aún. Por la misma razón, el P_4 aparece inclinado, desplazado oblicuamente por debajo del borde oclusal (lám. I, fig. 2), sin facetas de desgaste; esto indica que aún no era funcional, y que estaba debajo del correspondiente diente deciduo.

Los molariformes tienen rasgos y tamaños semejantes (cuadro 2). A la descripción de *Mytonomys* por Wood (1956, 1962, 1980), Black (1968) y Ferrusquía-Villafranca y Wood (1969), puede agregarse lo siguiente: de las cuatro cúspides principales, el entocónido es bastante más alto (lám. I, figs. 1 y 2). La cuenca trigonídica es muy pequeña, está ocupada anterolabialmente por el metaconúlido y posterolingualmente por la crista posterior del metaconúlido (fig. 4b) probablemente homólogo a la rama lingual del metalófidio (Wood, 1962, fig. 1), de forma parecida a como ocurre en *Mytonomys robustus* (Wood, 1962; Black, 1968). Presenta una cúspide accesoria posterolingual al protocónido, designada aquí protoconúlido (tal vez homólogo del mesocónido *sensu* Wood, 1962, fig. 1, MESD), menos desarrollada que en otras especies del género. El hipocónido y el entocónido tienen rebordes talonídicos, designados aquí cristas mesiales (fig. 4, J y K), probablemente homólogas a las ramas labial y lingual del hipolófidio (Wood, 1962, HLD), que en fases avanzadas de desgaste configuran una pequeña cuenca postalonídica. La cuenca talonídica tiene arrugas, sobre todo en el talud posterolingual, una amplia apertura o salida lingual principal y en fases tempranas de desgaste presenta otras dos aperturas o salidas accesorias, una posterior y otra labial (fig. 1); esta última forma una marcada escotadura interproto-hipocónido. Existe el mesostílido, presente en las otras especies de *Mytonomys* (Black, 1968).

Discusión. Esta descripción permite complementar la diagnosis de *Mytonomys gaitania* Ferrusquía-Villafranca y Wood, 1969, de esta manera: Manishine de tamaño similar y hasta 10 por ciento mayor que el de *Mytonomys robustus*; cuenca trigonídica pequeña, conectada posteriormente a la talo-

nídica, aun en fases tardías de desgaste; protoconúlido poco desarrollado; mesostílido presente sólo en M_3 , donde es muy pequeño; cuenca postalonídica pequeña; meso- e hipolófidos poco desarrollados, representados en fases tempranas de desgaste por cristas o rebordes bajos; corrugaciones talonídicas moderadamente desarrolladas en P_4 - M_2 , poco desarrolladas en M_3 .

Las relaciones filogenéticas de *Mytonomys gaitania* las discutieron Ferrusquía-Villafranca (1967) y Ferrusquía-Villafranca y Wood (1969): *M. gaitania* es el primer registro oligocénico de este género, entonces sólo conocido del Eoceno tardío (Uintan, Wood, 1956, 1962; Black, 1968); ha retenido una mezcla de caracteres primitivos (M_3 alargado, y ecto-, hipo- y metalófidos poco desarrollados), con otros avanzados (como la posición anterada del entocónido, la profunda apertura o salida lingual de la cuenca talonídica, y la corrugación modesta de ella), probablemente derivó de *M. robustus*, del miembro Myton Pocket, formación Uinta, cuenca sedimentaria Uinta, Eoceno tardío, Uintano, de Utah, EUA.

Ambos, Wood (1956, 1962, 1974) y Black (1968), han mostrado que *Mytonomys* está muy relacionado con *Prosciurus*, *Paramys* (especialmente *P. delicatus*) y *Thisbemys* (*T. medius* y *T. uintaensis*), del Uintano de Norteamérica.

Acerca de la función de las corrugaciones, y en general de los rasgos odontográficos mencionados, no se ha encontrado información publicada específica; sin embargo, comparándola con la de otros herbívoros, parecería que el desarrollo de dentadura mosodonte y bunolofodonte incrementa la eficiencia del proceso de molienda por el aumento de la superficie de contacto. La marcada curvatura de la mandíbula, el gran tamaño del incisivo y el diseño bunolofodonte corrugado, permitirían a este roedor procesar semillas, frutos y hojas moderadamente duros.

b) Familia Cylindrodontidae Miller y Gidley, 1918

Subfamilia Cylindrodontinae sensu Wood, 1974

Pseudocylindrodon Burke, 1935

Pseudocylindrodon medius Burke, 1938

Pseudocylindrodon cf. *P. medius*

Figura 5, cuadro 3.

Material referido. IGM-65-23, M_2 izquierdo aislado; colectados por I. Ferrusquía en 1965, en la localidad 7.

Sinonimia. *Jawilsonomys pintoensis* Ferrusquía-Villafranca y Wood, 1969; *partim*, ejemplares citados en el hipodigma: IGM-65-22 y 23 (Ferrusquía-Villafranca y Wood, 1969, p. 10).

Descripción. Cilindrodóntido de talla pequeña (cuadro 3), subhipodóntido, típicamente lofofonte, con un patrón oclusal generalizado (fig. 5) con lófidos delgados, sin crestículas; el metacónido se mantiene aislado del protocónido aún en estados moderados de desgaste, porque el anterolófido se desarrolla tardíamente; algo similar ocurre al entocónido con respecto del ectolófido, que está poco desarrollado en esa zona de confluencia. En

estados avanzados de desgaste como en IGM-65-23, las cuencas trigonídica y talonídica pierden su comunicación lingual y aparecen como isletas.

Discusión. El examen del hipodigma de *Jawilsonomys pintoensis* demostró que los ejemplares IGM-65-22 y 23 difieren significativamente de los demás, no sólo en tamaño sino también en los rasgos odontográficos, por lo generalizado y simple del patrón oclusal, por la ausencia de crestículas en el anterolófido y por su escaso desarrollo en la porción del protocono, que sólo tardíamente se integra al anterolófido; otro tanto ocurre con el hipoconido, por ello, tanto el anterolófido como el ectolófido muestran constricciones. Todos los rasgos son muy parecidos a los del patrón oclusal de *Pseudocylindrodon* (Burke, 1935a y b), principalmente a *P. medius* de McCarty's Mountain, Montana, de edad chadroniana (Burke, 1938). El ejemplar difiere de *Pseudocylindrodon neglectus*, reconocido tanto en Sierra Vieja (Texas) como en Montana por su menor tamaño y fléxidos más desarrollados (Wood, 1974, fig. 15A²) y difiere también de *Pseudocylindrodon texanus* Wood (1974) por su tamaño mucho menor e hipolófido mejor desarrollado (Wood, 1974). Por tanto, a pesar de que no se dispone del P₄ que es diagnóstico para esta especie, se refieren estos ejemplares con reserva a *Pseudocylindrodon medius*.

Orden Artiodactyla. El análisis de información conduce a introducir los siguientes cambios:

c) Familia Agriochoeridae Leidy, 1869

Protoreodon Scott y Osborn, 1887

Protoreodon petersoni Gazin, 1895

Comentario. Wilson (1971), en su monografía sobre los agrioquéridos y merycoidóntidos de Texas occidental, incluye a IGM-65-32, originalmente referido a *Protoreodon petersoni* (Ferrusquía-Villafranca, 1969), en su grupo-especie *Protoreodon pumilus*, ya que coincide en la línea de regresión estadística que asocia la longitud anteroposterior de M³ con la longitud anteroposterior de M¹. En la caracterización que hace de *P. pumilus* de las faunas locales Candelaria y Porvenir (de posición stratigráfica inferior a la fauna local Rancho Gaitán, véase Ferrusquía-Villafranca, 1969; Wilson, 1986), este autor invoca la similitud de tamaño para separar esta especie de *P. petersoni*. Por otro lado, en la diagnosis que hace este autor de *P. pumilus* amplía el concepto de *P. petersoni* (originalmente propuesto por Gazin, 1955), para incluir a agrioquéridos de talla pequeña a mediana, con el P⁴ hendido, *i. e.*, con el proto y el hipocono separados. IGM-65-32 tiene esa característica, y como se mostró (Ferrusquía-Villafranca, 1969), posee los rasgos distintivos de *P. petersoni sensu* Gazin, 1955. Por tanto, se considera que la inclusión de este ejemplar en *P. pumilus* no está fundamentada, y se desecha.

² Representa a molariformes superiores, pero debido a la correspondencia que existe entre éstos y los inferiores, se supone que sus fléxidos eran similares también.

d) Familia Merycoidodontidae Thorpe, 1923

Subfamilia Oreonetinae Schultz y Falkenbach, 1956

Bathygenys Douglass, 1902

Bathygenys reevesi Wilson, 1971

Material referido. IGM-65-35, fragmento craneal con M¹⁻³, colectado por I. Ferrusquía en 1965, en la localidad 2 (fig. 3).

Sinonimia. *Bathygenys alpha* Douglass, 1902; Ferrusquía-Villafranca, 1969.

Comentario. En la monografía mencionada, Wilson (1971) propone la erección de la especie *Bathygenys reevesi*, para incluir a los merycoidodóntidos pequeños de la fauna local Little Egypt, de la toba Chambers, en la Sierra Vieja, y muestra que el concepto taxonómico nominado *Bathygenys alpha* Douglass, 1902, es inadecuado y debe abandonarse. Asimismo, refiere los ejemplares del Rancho Gaitán a *B. reevesi* en función de similitudes odontográficas y tamaño. Estamos de acuerdo con esta reubicación taxonómica.

e) Subfamilia Merycoidodontinae Schultz y Falkenbach, 1968

Aclystomycter Wilson, 1971

Aclystomycter middletoni Wilson, 1971

cf. *Aclystomycter middletoni*

Material referido. IGM-65-37, cráneo incompleto con I³, C, P²-M³ izquierdos y P²⁻³, M¹⁻³ derechos; IGM-65-38, cráneo mal conservado con la mitad lingual de P⁴-M³ derechos y con M¹ izquierdo; colectados por I. Ferrusquía en 1965, en la localidad 2 (fig. 3).

Sinonimia. Merycoidontidae *genus et species* indeterminados, Ferrusquía-Villafranca, 1969.

El género *Aclystomycter* fue establecido por Wilson (1971) e incluye a los merycoidodóntidos mediano-pequeños, con fosa anteorbital muy grande, profunda y probablemente perforada, braquicefálicos, molares con esmalte grueso y fosetas profundas, así como con otros rasgos. El ejemplar IGM-65-37, muestra estos rasgos, y el IGM-65-38 tiene los molares con el esmalte relativamente grueso. Esta similitud en rasgos y odontografía general nos conduce a considerar que ambos ejemplares son referibles, con cierta reserva, a *Aclystomycter middletoni* de la fauna local Little Egypt, de la toba Chambers, Texas occidental. Como se mostró anteriormente (Ferrusquía-Villafranca, 1969; Wilson, 1977), esta fauna y la Rancho Gaitán son correlativas, por lo que la presencia de *taxa* compartidos es de esperarse.

Orden Perissodactyla. La revisión de material adicional permite establecer el siguiente cambio:

f) Familia Hyracodontidae Cope, 1879

Hyracodon Leidy, 1856

Hyracodon cf. *H. nebraskensis*

Lámina I, figuras 3-7; cuadro 4

Material referido. Además del mencionado en Ferrusquía-Villafranca, 1969, está IGM-6246, fragmento mandibular derecho con la parte labial de M_{1-3} ; IGM-6247, fragmento mandibular sinfisiado con P_4 - M_1 derechos; ambos colectados en septiembre de 1984 por H. Barrios e I. Ferrusquía, en las inmediaciones de un arroyo situado 180 m al SW de la localidad 4 (fig. 3); IGM-6248, segundo y tercer molares inferiores derechos incompletos, colectados por I. Ferrusquía en septiembre de 1984, 100 m al norte franco de la localidad 3 (fig. 3).

Descripción. IGM-6246, fragmento mandibular derecho mal conservado (lám. I, fig. 3) consiste en la rama horizontal, con sólo la cara interna expuesta; tiene una profundidad promedio de 30 mm, y por una parte de la rama ascendente que incluye al cóndilo, situado unos 35 mm arriba de la superficie oclusal; escotadura amplia, y en el plano dorsal del cóndilo tiene 5 mm de profundidad y 12 de longitud anteroposterior; sólo una parte del proceso angular está presente. Los molares están rotos, y sólo su porción labial es discernible (lám. I, fig. 4), muestra un patrón típico oclusal hiracodóntido; su tamaño, (cuadro 4) corresponde con el de *Hyracodon nebraskensis* (véase Wood, 1926; Scott, 1941).

IGM-6247, es una mandíbula incompleta con parte de la rama horizontal izquierda fracturada y edéntula y la derecha reducida a la porción sinfisial, pero conserva P_4 - M_1 (lám. I, fig. 5). La mandíbula tiene el foramen mental cerca del borde superior y anterado al borde posterior de la sínfisis. La zona sinfisiada tiene una longitud de 27 mm y un grosor de 11 mm, que en relación con el tamaño mandibular, le confiere una considerable fortaleza. El borde superior es edéntulo y corresponde al diastema; el alveolo del canino derecho está presente. El P_4 está desgastado casi al nivel de los fléxidos, el patrón oclusal es discernible y típicamente hiracodóntido, es decir, con los lófidos oblicuos anteroexternaposterointernamente (lám. I, fig. 6). El M_1 está muy desgastado y su patrón no es discernible.

IGM-6248 está constituido por una parte del M_{1-2} derechos, conserva el metalófido, y queda por la mayor parte del M_3 , que tiene un desgaste moderado, el proto y el metalófidos bien desarrollados y un modesto cingulo labial; la mayor cúspide es el hipocónido (lám. I, fig. 7).

Discusión. Por la odontografía y el tamaño (véase Wood, 1926; Scott, 1941), el material descrito es referible a *Hyracodon*, y con cierta reserva a *H. nebraskensis*, la especie mejor conocida de este rinoceronte cursorio desprovisto de cuernos, lo que confirma la presencia de este género en la fauna local Rancho Gaitán, hasta entonces dudosa (Ferrusquía-Villafranca, 1969). *Hyracodon* es un taxón bien conocido en faunas eocénicas tardías y oligocénicas tempranas de Texas occidental (Wilson, 1977; Wilson y Stevens, 1986), y otras partes de Norteamérica (Prothero *et al.*, 1986; Savage y Russell, 1983, Emry *et al.*, 1987), por lo cual su presencia en Chihuahua nororiental es esperada.

Adición de *taxa*

1. Orden Creodonta Cope, 1875

Familia Hyaenodontidae Leidy, 1869

?Hyaenodontidae

*Genus et species novi et innominati*³

Lámina II, figuras 1-4, cuadro 5

Material referido. IGM-6249, parte rostral del cráneo portando P¹, M¹⁻³ derechos y P¹⁻³ izquierdos, colectado por H. Barrios en septiembre de 1984, 300 m al oeste de la localidad 7 (fig. 3).

Descripción. El ejemplar es un fragmento rostral moderadamente conservado con los siguientes rasgos: rostro de forma trapezoidal (lám. II, figs. 1-2), la anchura (transversa) menor es el 37 por ciento de la mayor, y prácticamente idéntica a la distancia (anteroposterior) que existe entre el borde anterior del P¹ y el posterior de M³ (cuadro 5); ello configura un rostro relativamente corto y ancho. La parte anterior no está preservada, ya que falta la región de los incisivos y caninos, ello impide saber si la parte anterior del hocico es larga o corta. La altura del cráneo a nivel del P¹ (cuadro 5, lám. II, fig. 3) es el 60 por ciento de la altura postorbitaria, lo que lo define como tipo braquicéfalo con rostro alto.

Las órbitas oculares son proporcionalmente grandes (cuadro 5) y están separadas de la fosa masetérica, por un bien marcado proceso postorbitario. Los nasales son rectos y paralelos entre sí; el hueso lacrimal es relativamente grande; los frontales son de contorno cuneiforme (lám. II, fig. 1). Lateralmente, destaca por su gran tamaño el foramen infraorbitario, de sección ovoide (con su diámetro mayor dorsoventral), que nace al mismo nivel del borde anterior del P³ (entre los premolares 2 y 3). La zona infraorbitaria del maxilar es relativamente alta. En la región palatina no se disciernen forámenes; la apertura de las narinas internas coincide con el borde anterior del M³.

Dentadura. Los P¹ y P² son tuberculosectoriales, anclados por dos raíces, alargados anterodorsalmente, y su única cúspide se sitúa antera-damente, por lo que el borde anterior es más corto que el posterior, y visto lateralmente le confiere cierta asimetría al diente. El P³ es similar, un poco más robusto posteriormente con tres raíces y un cingulo moderado. El P⁴ no se conservó, pero se aprecian los tres alveolos de sus respectivas raíces.

Los molares 1 y 2 (lám. II, fig. 4) tienen oclusalmente un contorno triangular, el de M¹ es un triángulo rectángulo, con la hipotenusa orientada anterolingua-posterolabialmente, y el de M² es un triángulo obtuso, más ancho transversalmente que M¹ (cuadro 5). En contraste M³ (lám. II, fig. 4) es triangular también, pero su lado anterior, dispuesto transversalmente, es

³ Se considera importante dar a conocer este hallazgo, el primer registro de un creodonte oligocénico en México y Mesoamérica, aunque su estudio aún no concluye, por lo que la descripción y discusión tienen carácter preliminar y no se formaliza la proposición del nuevo género y especie.

mucho mayor que los otros y su dimensión anteroposterior es apenas el 32 por ciento de la anchura transversa. Los molares son braquidontes, típicamente dilambodontes o zalambodontes, es decir, el para y el metacono están muy próximos entre sí y separados del margen labial por una amplia plataforma estilar, en tanto el protocono está a una altura menor, definiendo una plataforma lingual. En M^{1-2} se aprecian proto y metacónulos mejor desarrollados que en M^3 . Las plataformas estilares definen para y metaestilos muy desarrollados. Lingualmente, los molares están separados por amplios espacios triangulares, las *internal embrasures sensu* Novaceck (1976).

Discusión. El ejemplar muestra una paradójica combinación de rasgos primitivos y avanzados (plesio y apomórficos) que dificultan su caracterización taxonómica. Entre los primeros están la odontografía de los molares, que es muy similar a la de los insectívoros paleoryctidos, tales como *Cimolestes incisus*, *C. stirtoni* y *C. magnus*, de la formación Lance, Cretácico más tardío de Wyoming (Clemens, 1973); o *Eoryctes melanus* de la formación Wasatch, Eoceno temprano de Wyoming (Thewissen y Gingerich, 1989); o a los insectívoros micropternodóntidos como *Prosanodon lonanensis* de la formación Fangou, Paleoceno temprano y medio de la provincia Shaanxi, República Popular China (McKenna *et al.*, 1984). Los molares recuerdan también el patrón oclusal de los enigmáticos insectívoros (*sensu lato*) apternodóntidos, particularmente a *Apternodus gregoryi*, de la formación White River, Oligoceno temprano de las Dakota, Nebraska, Wyoming y Colorado.

Entre los rasgos avanzados, pueden señalarse éstos: nasales rectos y paralelos (rasgo no común en insectívoros y creodontes); la apertura nasal interna alineada con el borde anterior de M^3 contrasta con una posición más posterior en apternodóntidos (véase Scott, 1940, pl. 1, fig. 1a; McDowell, 1958, fig. 23; Novaceck, 1976, fig. 6), o en los insectívoros erinacéidos geolabidinos (véase McKenna, 1960, fig. 1). En el creodonto hyaenodóntido *Sinopa*, del Eoceno Medio, se aprecia una condición similar a la del ejemplar de Chihuahua (véase Matthew, 1906, fig. 5). El foramen infraorbitario está ubicado más anteriormente de lo que ocurre en insectívoros paleoryctidos (como *Cimolestes*, véase Clemens, 1973, fig. 15a; *Geolabis*, véase McKenna, 1960, fig. 1; *Eoryctes*, véase Thewissen y Gingerich, 1989, fig. 3); o en los apternodóntidos (como *Apternodus*, véase Scott, 1940, lám. 1, fig. 1; McDowell, 1958, fig. 23). En el creodonte *Sinopa*, la posición de este foramen es similar a la del ejemplar de Chihuahua (Matthew, 1906, fig. 5; Matthew y Granger, 1915, fig. 66) y en *Hyaenodon*, otro creodonte, este foramen es más anterior (Scott, 1940, pl. VII, fig. 1). La presencia del proceso postorbitario es un rasgo avanzado ausente en insectívoros y en creodontes, por lo que distingue al taxón de Chihuahua, de estos grupos. La odontografía conservadora de los molares es parecida también a la de los creodontes hyaenodontes, particularmente *Tritemnodon* (Matthew, 1906; West, 1977) y *Sinopa* (aunque con diferencias significativas que impiden asignarlo a cualquier creodonte conocido); esto, aunado a las coincidencias anatómicas señaladas, indican

que el ejemplar de Chihuahua es un género nuevo para la ciencia, considerado ahora más relacionado con los creodontes hyaenodóntidos que con algún otro, cuya formalización no se hará hasta que se concluya el estudio.

Éste es el primer hallazgo de creodontes en el Oligoceno de México, aunque ya habían sido reconocidos en la región adyacente de Texas occidental (Gustafson, 1986), identificándose en el Chadroniano:⁴ *Hyaenodon*, *Hemip-salodon* e *Isognathus* (Wilson, 1986). Cabe reiterar que el ejemplar de Chihuahua no es referible a ellos.

Sobre los hábitos de vida de este probable hyaenodóntido, los premolares tuberculosectoriales, los molares con carnasiales moderadamente desarrollados (que tienen todavía cierta posibilidad de trituración), así como el cráneo corto, alto y fuerte con grandes órbitas oculares, bien separadas de la región de inserción masetérica, sugieren un mamífero depredador –tal vez nocturno– activo, que ocupase la zona adaptativa de los carnívoros pequeños, depredadores de microvertebrados –roedores y tal vez lagartijas y ranas–; sin embargo, ello no excluye el que hubiese podido complementar su dieta con carroña, insectos, lombrices u otros invertebrados, como ocurre en la actualidad con los mamíferos que ocupan esta zona y que tienden a la omnivoría, por ejemplo los mustélidos y didélfidos.

2. Orden Artiodactyla

Familia Merycoidodontidae Thorpe, 1923

Merycoidodon

Merycoidodon dunagani Wilson, 1971

Lámina II, figura 5, cuadro 6

Material referido. IGM-6250, tercer molar izquierdo, colectado por H. Barrios 250 m al SW de la localidad 3 (fig. 3).

Descripción. El molar es braquidonte, típicamente merycoidonte en forma y tamaño (cuadro 6); la protoselénida es mayor que la hiposelénida, ambas están separadas de las meta y entoselénidas por repliegues asimétricos, oblicuos en sentido anterolabial-posterolingual; su porción anterior es mucho mayor que la posterior y su extremo anterior toca la zona poco desarrollada del mesostílido. El lóbulo posterior tiene una superficie mayor que la de la hiposelénida, y su repliegue o surco también es oblicuo; este lóbulo es oblicuo respecto de la entoselénida, por lo que su extremo posterolingual tiene una posición más linguada que el anterior; a su vez, la entoselénida está un poco más linguada que la metaselénida, y ello hace que el margen labial del molar en vez de ser recto tenga una curvatura idéntica a la que se observa en el ejemplo hipodígmico TMM- 40209-225, del Reeves Bonebed, portador de la fauna local Little Egypt, referido a *Merycoidodon dunagani* (Wilson, 1971) y colectado en la localidad tipo.

⁴ Para México, el reporte previo de creodontes es del Eoceno temprano de Baja California, e incluye a *Lymnocyon* y *Oxyaena* (Novacek *et al.*, 1991).

Discusión. Los rasgos odontográficos y las dimensiones del ejemplar corresponden con los observados en los molares de *Merycoidodon dunagani*, como ilustra Wilson, 1971, figura 28C y tabla 32. Esta especie se encuentra en la fauna local Little Egypt, correlativa de la Rancho Gaitán.

2'. *Merycoidodon dunagani* Wilson, 1971

Merycoidodon cf. *M. dunagani*

Lámina II, figuras 6-7

Material referido. IGM-6251, fragmento mandibular izquierdo con parte de P²⁻³, colectado por H. Barrios en septiembre de 1984, 70 m arroyo arriba de la localidad anterior.

Descripción. El ejemplar está mal conservado (lámina II, figs. 6-7), indicando que estuvo expuesto a la erosión antes de ser cubierto por el sedimento. Corresponde al tercio medio de la rama horizontal, tiene un espesor máximo de 10 mm y se adelgaza posteriormente, en la zona de la fosa masetéica. El borde dorsal sólo se aprecia en la parte que porta a los premolares, por lo que no se puede delinear la forma o medir la altura de la rama; se aprecia la típica torsión anterodorsal de ésta, que quizá permitía a estos mamíferos poseer un hocico ancho (y con ello mayor extensión de corte) sin arquear o curvar a las ramas horizontales de la mandíbula (Ferrusquía-Villafranca, 1990). A los premolares, mal conservados, les falta la parte labial, pero su patrón oclusal típicamente merycoidodonte es discernible con el protocónido formando un repliegue curvo dirigido lingualmente, y una prominencia mucho más ancha formada por el hipo, ento y metacónidos, cuya pared posterior define una depresión dirigida posterolingualmente y abierta en esa dirección.

Discusión. Los rasgos presentes y el tamaño son semejantes a los de ejemplares referibles a *Merycoidodon dunagani* (Wilson, 1971) y, con cierta reserva, se le asigna a este taxón.

3. Orden Perissodactyla

Familia Equidae Gray, 1821

Mesohippus Marsh, 1875

Mesohippus texanus McGrew, 1971

Lámina II, figura 8, cuadro 7

Material referido. IGM-6252, fragmento craneal palatino con P¹⁻² izquierdos y P²-M¹ derechos, colectado por I. Ferrusquía en septiembre de 1984, 450 m al sur franco de la localidad 6 (fig. 3).

Descripción. El fragmento (lám. II, fig. 8) está obliterado por material tobáceo, del que se removió lo necesario para descubrir la dentadura bien conservada y casi completa; la serie derecha tiene rota la porción labial. Los dientes son braquidontes y débilmente lofodontes, con moderado desgaste, lo cual indica un adulto joven.

El P¹ es pequeño y unicúspide. El P² es el menos molarizado de los premolares, su protocónulo es muy pequeño, por lo cual el protolofa está poco

desarrollado y sus estilos son comparativamente más pequeños que en los otros dientes. El P³ tiene la odontografía típica de *Meshippus*, con las cúspides principales y accesorias claramente discernibles, los lofos débilmente desarrollados (el proto y el metalofos están separados por un valle amplio, poco profundo orientado anterolabial-posterolingualmente, con una amplia apertura lingual), estilos y cíngulos moderados. El P⁴ y el M¹ son los mayores dientes de la serie (cuadro 7) y su tamaño es similar. El M² casi no muestra desgaste.

Discusión. El ejemplar es muy semejante en rasgos odontográficos a los observables en ejemplares de *Meshippus texanus* del Chadroniano de Texas occidental y por su tamaño queda incluido en el extremo menor del rango observado para esta especie (McGrew, 1971). Las principales diferencias observadas en el ejemplar IGM-6252, son el P² un poco más pequeño y el mesostilo y el postcúngulo mejor desarrollados en todos los dientes. Estas diferencias se interpretan como expresión de variación intraespecífica. De las dos especies reconocidas para este género en la región, *Meshippus texanus* corresponde a la especie pequeña (McGrew, 1971) y parece haber evolucionado localmente a partir de poblaciones ancestrales de *Epihippus* (Forstén, 1971), tal como *E. gracilis* de la fauna local Candelaria, ligeramente más antigua que la Little Egypt, donde *M. texanus* ya está presente. El registro de esta especie en el área de estudio, es el primero del Género *Meshippus* en México y Mesoamérica, por lo que es de gran importancia.

Discusión e interpretación de resultados

A. Aspectos taxonómicos

En los cuadros 1 y 1A se muestran los cambios introducidos en este estudio por la revisión y adición. La biodiversidad se ha incrementado: de los cuatro órdenes que se reconocían, se pasa a cinco, por la adición del Orden Creodonta. De las diez familias reconocidas, incluyendo dos indeterminadas y otra de identificación dudosa, se tienen ahora doce, por la adición de ?Hyaenodontidae y Equidae; permanecen sin determinación dos familias. Originalmente se reconocieron doce géneros, incluyendo tres indeterminados uno cuestionable y otro comparable (*i. e.*, cf.); ahora se tienen 16, cinco géneros más definitivamente reconocidos y nominados, por la adición de *Pseudocylindrodon*, *Aclystomycter*, *Merycoidodon* y *Meshippus*, e *Hyradocon*. Mención aparte merece la identificación del nuevo género de hyaenodóntido, que es el primer registro del orden Creodonta en el Oligoceno de México y Mesoamérica.

Finalmente, de las 13 especies ya reconocidas, que incluyen tres indeterminadas, dos referibles a sendos géneros (*i. e.*, Genus sp.), y una comparable (*i. e.*, Genus cf. G. species), se pasa ahora a 18, incrementándose en tres el número de especies definitivamente reconocidas y nominadas, por la adición

de los merycoidodóntidos *Aclystomycter middletoni* y *Merycoidodon dunagani*, nuevo registro de este género y especie en México, así como del équido *Meshippus texanus*, también un nuevo registro de género y especie para México; se reconoció tentativamente la presencia del cilindrodóntido *Pseudocylindrodon* cf. *P. medius*, nuevo registro del género y especie en México, y del hiracodóntido *Hyracodon* cf. *H. nebraskensis*. Asimismo, se amplió la diagnosis del parámyido *Mytonomys gaitania*, y se confirmó la presencia de *Protoreodon petersoni* en la fauna Rancho Gaitán, en lugar de la de *P. pumilus*, como proponían otros autores.

A pesar de este incremento en la diversidad registrada y reconocida, la fauna local Rancho Gaitán, única conocida para el Oligoceno continental de México y Mesoamérica, constituye apenas una pequeña fracción de la mastofauna oligocénica reportada de Texas occidental (véase Wilson, 1977, 1986), y desde luego una fracción todavía menor de la mastofauna coetánea de Norteamérica (cf. Savage y Russell, 1983; Emry *et al.*, 1987).

B. Aspectos geocronológicos

La edad chadroniana de la fauna local Rancho Gaitán recibe apoyo adicional por la presencia de los *taxa* reconocidos en este estudio, típicos de esta edad provincial mastofaunística norteamericana (Emry *et al.*, 1987). La correlación estrecha entre esta fauna y la de Little Egypt, del Chadroniano temprano de Texas occidental originalmente postulada (Ferrusquía-Villafranca, 1969), se refuerza por la presencia en ambas de *Pseudocylindrodon*, hyaenodontidos, *Aclystomycter middletoni*, *Bathysgenys reevesi* y *Meshippus texanus* (Wilson, 1977, 1986). Cabe recordar que la fauna local Little Egypt procede de la toba Chambers, unidad litoestratigráfica que subyace a la riolita Bracks, fechada radiométricamente como de 37.4 Ma (Wilson, 1986), dato que corresponde a la edad mínima posible para la toba Chambers, y para la fauna local Little Egypt. En consecuencia, ese dato representaría también la edad mínima posible para la fauna local Rancho Gaitán, lo que concuerda con su determinación mastocronológica chadroniana.

C. Otros aspectos

Consideraciones paleoecológicas. La presencia de moldes internos de gasterópodos es común en las formaciones portadoras de mamíferos eocénicos y oligocénicos de Texas occidental (Wilson, 1977, 1986) y Chihuahua nororiental (Ferrusquía-Villafranca, 1969; Heiken, 1971). Los de Texas occidental fueron investigados por Roth (1984), quien apoyándose en la presencia de *Lysinoe* sp. nov., gasterópodo estrechamente emparentado con *Lysinoe ghiesbreghtii*, que habita la zona de bosque templado estacional de

México meridional y América Central, con alguna extensión hacia bosques húmedos de los tipos pino-encino, pino-encino-*Liquidambar* y lluvioso de montaña (Roth, 1984), considera que la región de Texas occidental debió ser entonces de escasa estacionalidad, húmeda, templada, cubierta por una vegetación forestal similar a la de la zona montañosa de Chiapas, tal vez con un mínimo de 123 cm al año (Roth, 1984). Estas condiciones habrían cambiado hacia el Oligoceno tardío y, subsecuentemente, Wilson (1986) acepta esta interpretación que incidentalmente corrobora la presentada originalmente para la fauna local Rancho Gaitán (Ferrusquía-Villafranca, 1969).

Consideraciones biogeográficas. Esta fauna está constituida por *taxa* de afinidades norteamericanas y euroasiáticas estrictas (véase Savage y Russell, 1983; Emry *et al.*, 1987), idénticas a las que tienen las faunas de Texas occidental; no se aprecia ningún elemento sudamericano.

Significación geológica. La fauna local Rancho Gaitán permite fechar la formación Prietos que la porta como oligocénica temprana (chadroniana), y por semejanza en relaciones estratigráficas, es probable que tenga una edad mínima de 37.4 Ma, como su correlativa toba Chambers, lo que hace de ella una de las pocas unidades formales satisfactoriamente fechadas del Cenozoico continental de México, que pueda usarse como término de referencia geológica y de correlación estratigráfica en estudios regionales, estableciendo así su gran importancia científica.

Sumario y conclusiones

1. La fauna local Rancho Gaitán, colectada en el área de Cerros Prietos, municipio de Ojinaga, Chihuahua nororiental, es el único conjunto de vertebrados conocido para el Oligoceno continental de México y Mesoamérica. Procede de la formación Prietos, constituida por una gruesa secuencia volcániclásica félsica (silícica), incluyendo tobas liticovítricas y areniscas y conglomerados fluviolacustres derivados del retrabajamiento del material piroclástico. Tanto por su fauna como por sus relaciones estratigráficas, esta unidad es correlativa de la toba Chambers, de Texas occidental, la cual subyace a la riolita Bracks, fechada radioisotópicamente en 37.4 Ma, dato que corresponde a la edad mínima tanto de la toba Chambers como de la formación Prietos.

2. La disponibilidad de material adicional y el restudio del ya colectado permitieron incrementar la biodiversidad registrada para esta fauna, que pasó de dos clases, cuatro órdenes, diez familias, doce géneros y trece especies a dos clases, cinco órdenes, 16 géneros y 18 especies. De particular importancia es la presencia del nuevo género de creodontes (primer registro de este orden en el Oligoceno de México) y el reconocimiento definitivo de *Pseudocylindrodon* (roedor), *Aclystomycter* y *Merycoidodon* (artiodáctilos),

Mesohippus e *Hyracodon* (perisodáctilos), todos los cuales constituyen nuevos registros taxonómicos para México, así como extensiones (relativamente modestas) meridionales de su distribución geográfica.

3. La identificación de éstos y otros *taxa* fortalece el fechamiento chadroniano (oligocénico temprano) de esta fauna, así como su correlación con la fauna local Little Egypt, de la toba Chambers, Texas occidental, lo que a su vez confiere mayor confiabilidad a la asignación geocronológica de la formación Prietos, y la hace una de las pocas unidades cenozoicas continentales satisfactoriamente fechadas de México que puede usarse como término de comparación en estudios regionales.

4. La composición de la fauna sugiere una comunidad de bosque semitropical, que ocupaba una zona con cuerpos permanentes de agua. Esta interpretación tiene apoyo adicional en la evidencia derivada del estudio de los gasterópodos dulceacuícolas de la toba Chambers y otras unidades en Texas occidental. Biogeográficamente, la fauna muestra estrecha afinidad con la mastofauna chadroniana de Norteamérica, de la que representa apenas una pequeña pero muy importante muestra, la única de México y Mesoamérica.

Agradecimientos

Los autores se complacen en reconocer la ayuda prestada por las siguientes personas: el señor Gregorio Chávez, del Instituto de Geología, tomó las fotografías; las señoras Ana María Muñoz y Yolanda Gómez, secretarias del Departamento de Paleontología del Instituto de Geología, transcribieron el borrador; la señorita Ma. Guadalupe García Juárez hizo la transcripción definitiva del mismo; el biólogo José Antonio Santos colaboró en la preparación de la bibliografía. El trabajo de campo se hizo con el apoyo de la familia del señor Lorenzo Molinar, propietario del Rancho Gaitán, quien amablemente nos brindó su hospitalidad. Discusiones con los doctores John A. Wilson, profesor emérito, Departamento de Geología, de la Universidad de Texas en Austin; Philip D. Gingerich, profesor de geología en la Universidad de Michigan en Ann Arbor; Robert Emry, curador de Paleontología de Vertebrados de los Museos Nacionales de Estados Unidos, Washington, D. C.; Kenneth Rose, del Departamento de Anatomía en la Universidad John Hopkins de Baltimore, Maryland, y Michael J. Novacek, decano de ciencias en el Museo Americano de Historia Natural en Nueva York, permitieron clarificar ideas sobre el material. Los doctores Ernst L. Lundelius, Jr., director del Laboratorio de Paleontología de Vertebrados en el Texas Memorial Museum, Universidad de Texas en Austin, y Craig C. Black, director del Museo de Historia Natural en Los Ángeles y Lawrence Barnes, curador de Paleontología de Vertebrados de ese museo, extendieron todo género de cortesías con el primer autor, durante las visitas que en octubre y noviembre de 1991 hizo a esas instituciones.

Finalmente, pero no por ello menos importante, deseamos agradecer al biólogo Óscar J. Polaco y al M. en C. Joaquín Arroyo, investigador y jefe del Departamento de Paleozoología del Instituto Nacional de Antropología e Historia, respectivamente, y promotores de la idea de preparar un reconocimiento académico al M. en C. Ticul Álvarez Solórzano y editores de este volumen, su amable invitación a participar, dado el estrecho nexo de amistad y comunidad de intereses profesionales que nos une.

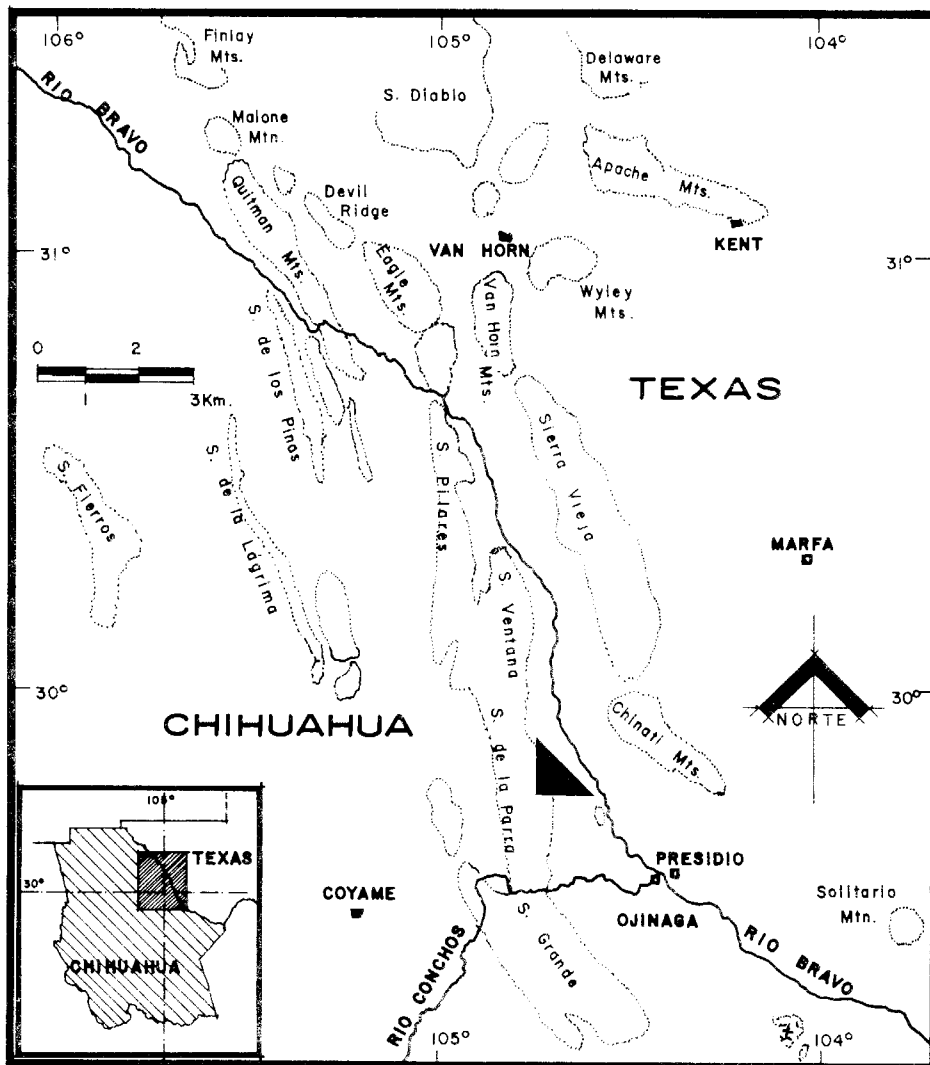


Figura 1. Mapa índice de Chihuahua nororiental y Texas occidental mostrando la localización de las principales sierras y montañas, así como la ubicación del área Cerros Prietos, municipio de Ojinaga, Chihuahua, México.

TG *	UNIDAD ESTRAT.	REPRESENTACION GRAFICA	ESPESOR **	DESCRIPCION
CUATERNARIO	DEPOSITOS DIVERSOS (Unid. Inf's).		0 a 30	Los depósitos cuaternarios incluyen: a, aluvión; c, coluvión y t, travertino.
	RELLENO DE BOLSON (Unid. Inform.)		0 a 150	Conglomerado y arenisca muy gruesa (texturalmente) de litarenita volcánica, inmadura, calcicementada.
	UNIDAD VALLECITO (Informal)		0 a 100	Derrames andesíticos rojizo oscuros. La base y cima de cada derrame es escoriácea, y muestra amígdalas rellenas por calcedonia y/u ópalo. Tiene algunas fracturas verticales de contracción ("columnar jointing"). Existe un interestrato de toba litica cerca de la cima.
TERCIARIO	? RIOLITA MESA MITCHEL		40 a 120	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 ± 8.67 Ma, para esta unidad en la Sierra Vieja, Tex.
	DERRAMES BASALTICOS (Unidad Informal)		0 a 100	Derrames masivos de color gris claro a oscuro, sin fracturas de enfriamiento. Los derrames están separados unos de otros por zonas escoriáceas.
	FORMACION C. PRIETOS	Mbro. Congl. Superior	0 a 35	Conglomerado inmaduro, calcicementado de litarenita (con calizo- y andesitoclastos). Diaestratificado.
		Mbro. Tobdo Superior	37 a 75	Toba vítrica 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).
		Mbro. Tobdo. Inferior	0 a 122	Tobas y brechas lahéricas lítico-vítricas, de colores rojo oscuro a púrpura, estratificadas masivamente y ocurriendo alternadamente. Se aprecia considerable retrabajamiento.
		Mbro. Congl. Inferior	0 a 20	Conglomerado inmaduro de calizo y diorito-clastos, textura gruesa.
CRETACICO	FORMACION OJINAGA		932	Pizarra (sedimentaria) de color gris verdoso, con lentes pequeños de arenisca y caliza.

*TG, TIEMPO GEOLOGICO.

** ESPESOR EN METROS.

Figura 2. Columna estratigráfica generalizada del área Cerros Prietos, municipio de Ojinaga, Chihuahua.

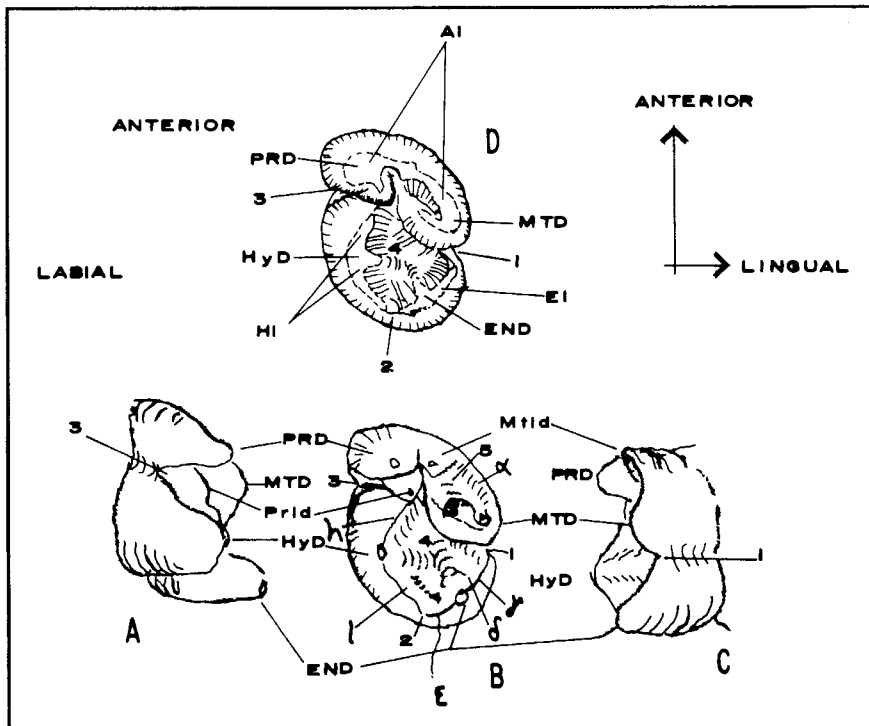


Figura 4. Nomenclatura usada en la odontodescripción de *Mytonomys gaitania*. Esquemas semidiagramáticos del M_1 izquierdo; A, vista labial; B, vista oclusal; C, vista lingual; D, vista virtual mostrando desgaste moderado.

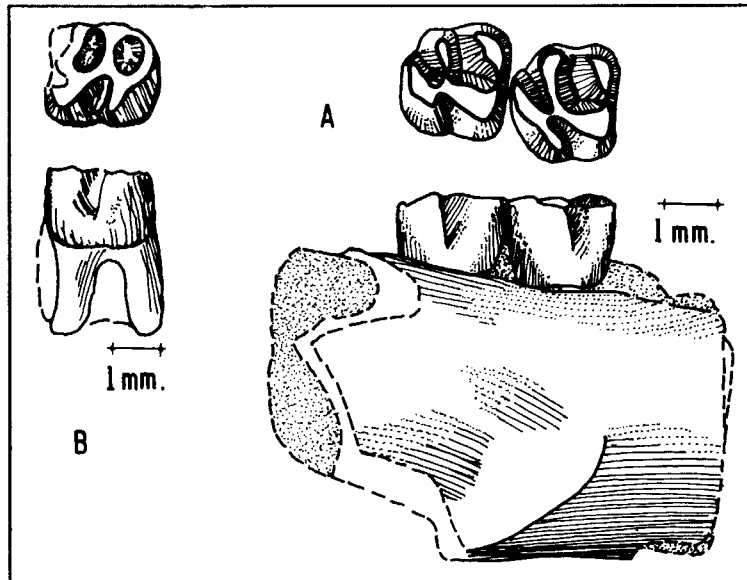


Figura 5. *Pseudocylindrodon* cf. *P. medius*. A, IGM 65-22, fragmento mandibular derecho $M_{2,3}$, vista oclusal y labial. B, IGM 65-23, M_2 izquierdo, vistas oclusal y labial. Ambos redibujados de Ferrusquía-Villafranca, 1967, figuras 4E y 7F.

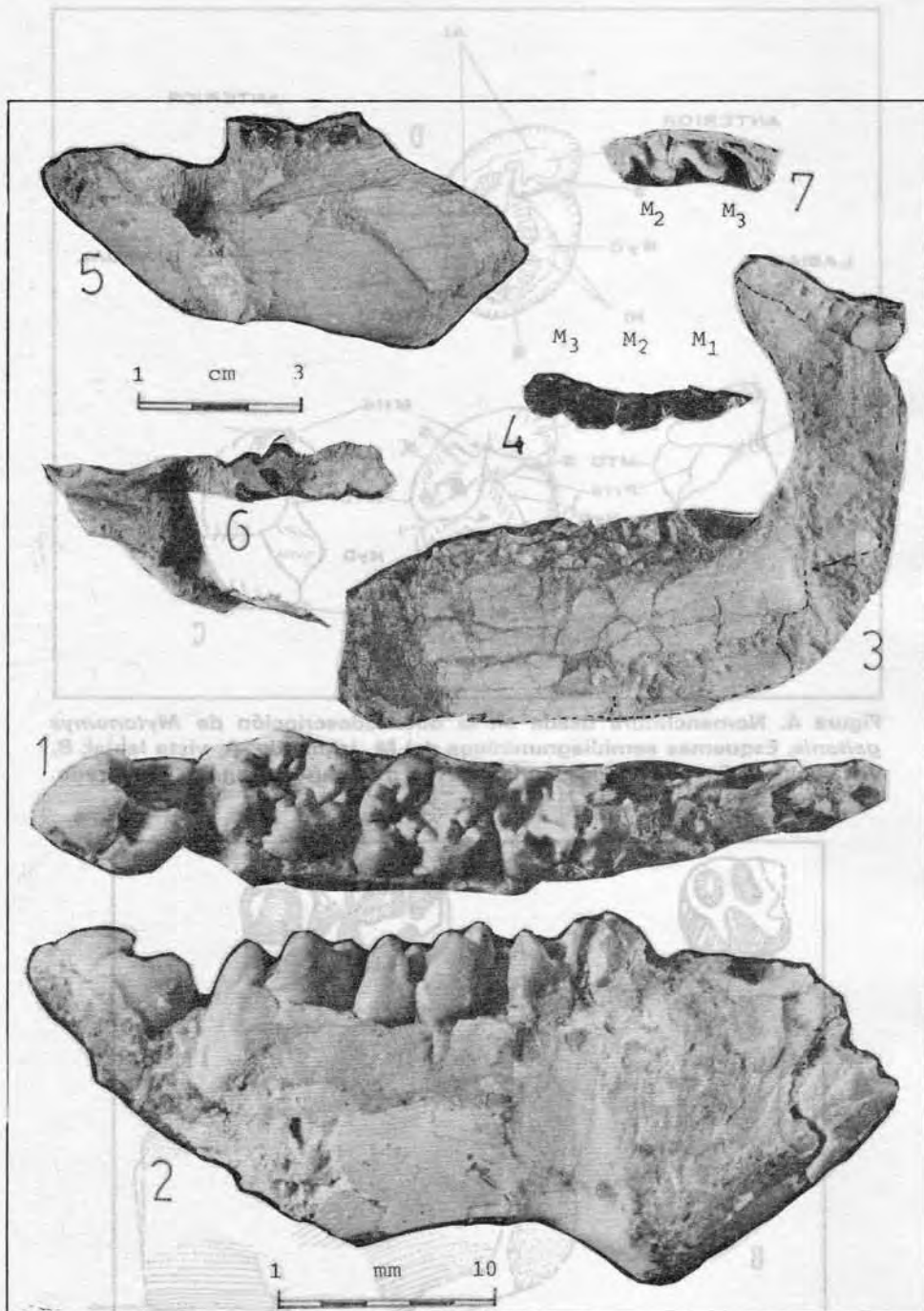


Lámina 1. Rodentia y Perissodactyla de la fauna local Rancho Gaitán, formación Prietos, Oligoceno temprano (Chadroniano), municipio de Ojinaga, Chihuahua nororiental.

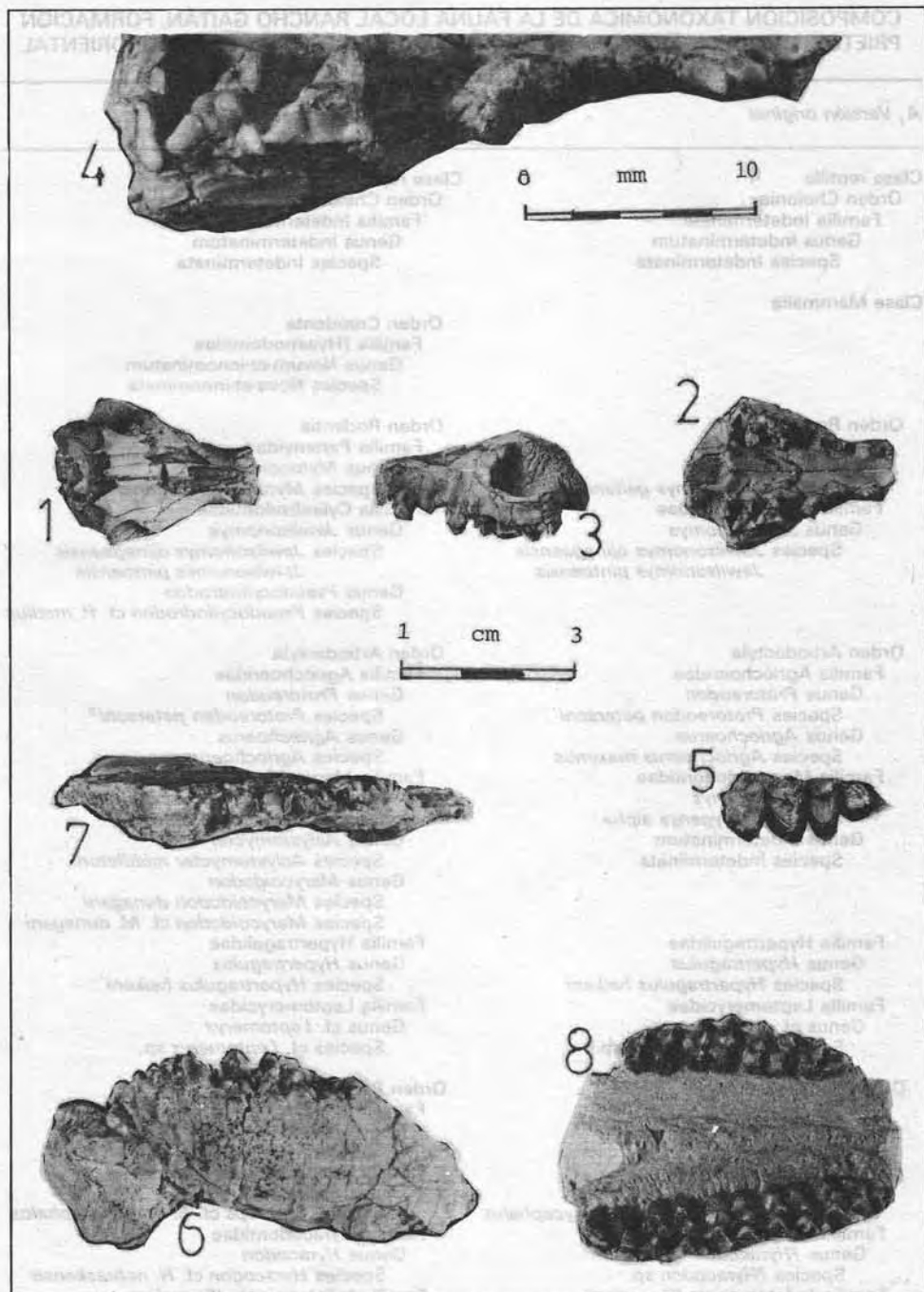


Lámina II. Creodonta, Artiodactyla y Perissodactyla de la fauna local Rancho Gaitán, formación Prietos, Oligoceno temprano (Chadroniano), municipio de Ojinaga, Chihuahua nororiental.

Cuadro 1

COMPOSICIÓN TAXONÓMICA DE LA FAUNA LOCAL RANCHO GAITÁN, FORMACIÓN PRIETOS, OLIGOCENO TEMPRANO (CHADRONIANO) DE CHIHUAHUA NORORIENTAL

A, Versión original

B, Versión modificada

Clase reptilia
Orden Chelonia
Familia Indeterminata
Genus Indeterminatum
Species Indeterminata

Clase Mammalia

Orden Rodentia
Familia Paramyidae
Genus *Mytonomys*
Species *Mytonomys gaitania*
Familia Cylindrodontidae
Genus *Jawilsonomys*
Species *Jawilsonomys ojinagaensis*
Jawilsonomys pintoensis

Orden Artiodactyla
Familia Agriochoeridae
Genus *Protoreodon*
Species *Protoreodon petersoni*
Genus *Agriochoerus*
Species *Agriochoerus maximus*
Familia Merycoidodontidae
Genus *Bathygenys*
Species *Bathygenys alpha*
Genus Indeterminatum
Species Indeterminata

Familia Hypertragulidae
Genus *Hypertragulus*
Species *Hypertragulus heikeni*
Familia Leptomerycidae
Genus cf. *Leptomeryx*
Species cf. *Leptomeryx* sp.

Orden Perissodactyla

Familia Brontotheriidae
Genus *Brontops*
Species *Brontops* cf. *B. brachycephalus*
Familia Hyracodontidae
Genus ?*Hyracodon*
Species ?*Hyracodon* sp.
Familia Indeterminata (Superfam.
Rhinocerotidae)
Genus Indeterminatum
Species Indeterminata

Clase reptilia
Orden Chelonia
Familia Indeterminata
Genus Indeterminatum
Species Indeterminata

Orden Creodonta
Familia ?Hyaenodontidae
Genus Novum-et-innominatum
Species Nova-et-innominata

Orden Rodentia
Familia Paramyidae
Genus *Mytonomys*
Species *Mytonomys gaitania*¹
Familia Cylindrodontidae
Genus *Jawilsonomys*
Species *Jawilsonomys ojinagaensis*
Jawilsonomys pintoensis
Genus *Pseudocylindrodon*
Species *Pseudocylindrodon* cf. *P. medius*

Orden Artiodactyla
Familia Agriochoeridae
Genus *Protoreodon*
Species *Protoreodon petersoni*²
Genus *Agriochoerus*
Species *Agriochoerus maximus*
Familia Merycoidodontidae
Genus *Bathygenys*
Species *Bathygenys reevesi*
Genus *Aclystomycter*
Species *Aclystomycter middletoni*
Genus *Merycoidodon*
Species *Merycoidodon dunagani*
Species *Merycoidodon* cf. *M. dunagani*
Familia Hypertragulidae
Genus *Hypertragulus*
Species *Hypertragulus heikeni*
Familia Leptomerycidae
Genus cf. *Leptomeryx*
Species cf. *Leptomeryx* sp.

Orden Perissodactyla
Familia Equidae
Genus *Mesohippus*
Species *Mesohippus texanus*
Familia Brontotheriidae
Genus *Brontops*
Species *Brontops* cf. *B. brachycephalus*
Familia Hyracodontidae
Genus *Hyracodon*
Species *Hyracodon* cf. *H. nebraskensis*
Familia Indeterminata (Superfam.
Rhinocerotidae)
Genus Indeterminatum
Species Indeterminata

¹ Se suplementó la diagnosis.

² Se confirmó su presencia, desechándose opinión *in contra*.

Cuadro 1A

SUMARIO DE LA BIODIVERSIDAD REGISTRADA EN A Y B

Categorías Taxonómicas	Total	Nominada cf.	Situación taxonómico-nomenclatural			
			Cuestionable sp.	Innominada	Indeterminada	
Clases A	2	2				
B	2	2				
Órdenes A	4	4				
B	5	5				
Familias A	10	8				2
B	12	9	1			2
Géneros A	12	7	1			3
B	16	12	1		1	2
Especies A	13	7	1	2		3
B	18	10	5	1	1	2

Cuadro 2

DIMENSIONES DE IGM-6245, RAMA MANDIBULAR IZQUIERDA CON P₄-M₃, REFERIDA A *MYTONOMYS GAITANIA*, Y DE OTRAS ESPECIES DE ESTE GÉNERO

		IGM-6245	IGM-6521	(3)	(4)	(5)
P4	Lap	6.26		5.49	6.00	5.25
	Ata	4.82		4.16	4.16	4.31
	Atp	5.20		4.48	4.53	5.22
M1	Lap	5.85		4.92	5.15	5.13
	Ata	4.33		3.99	3.90	4.75
	Atp	5.13		4.46	4.20	5.01
M2	Lap	6.08		5.05	5.16	5.12
	Ata	5.15		4.49	4.40	4.82
	Atp	4.71		4.63	4.46	4.90
M3	Lap	6.42	7.70	6.64	6.60	6.38
	Ata	4.71	5.61	4.96	4.60	4.50
	Atp	3.26e	5.32	4.60	4.15	4.16
P4-M3 L		27.53		23.20		

Lap, longitud anteroposterior; Ata, anchura transversal-anterior; Atp, anchura transversal posterior; L, longitud; e, estimado.

Profundidad mandibular bajo M2, 985 mm.

(3) Media de *Mytonomys robustus* (Wood, 1962, p. 228, Tab. 68).

(4) Media de *Mytonomys robustus* (Black, 1968, p. 855, Tab. 1).

(5) Media de *Mytonomys burkeri* (Wood, 1962, p. 229, Tab. 69).

Cuadro 3

DIMENSIONES DE IGM-65-22, FRAGMENTO MANDIBULAR DERECHO CON M₂-M₃; E IGM-65-23, M₂ IZQUIERDO, AMBOS REFERIDOS A *PSEUDOCYLINDRODON* CF. *P. MEDIUS* Y DE OTROS EJEMPLARES SELECTOS REFERIDOS A ESTE TAXÓN

		IGM-65-22	IGM-65-23	(3)	(4)	(5)	(6)
M2	Lap	1.90	2.01	2.14	1.68	1.85	3.70
	Ata	1.80	1.88	2.69	2.03	1.82	2.80
	Atp	2.12	1.76	2.44	2.10	2.24	2.80
M3	Lap	1.91		2.32	2.00	2.18	3.70
	Ata	1.82		2.27	1.71	1.70	2.00
	Atp	1.40		1.97	1.65	1.63	2.70

Lap, longitud anteroposterior; Ata, anchura transversal-anterior; Atp, Anchura transversal-posterior.

(3) TMM 40636-1, *Pseudocylindrododon texanus* (Wood, 1974, p. 36, Tab. 9).

(4) TMM 40203-29, *Pseudocylindrododon neglectus* (Wood), 1974, p. 36, Tab. 9).

(5) TMM 40309-543, *Cylindrododon fontis* (Wood), 1974, p. 36, Tab. 9).

(6) IGM 65-24, *Jawilsonomys ojinagaensis* (Ferrusquia, 1967, p. 50, Tab. 2).

Cuadro 4

DIMENSIONES DE IGM-6246, RAMA MANDIBULAR DERECHA CON M₁-M₂ (PARTE LABIAL) IGM-6247, RAMAS MANDIBULARES SINFIADAS CON P⁴-M¹ DERECHOS; IGM-6248, M¹⁻² DERECHOS; TODOS REFERIDOS A *HYRACODON* CF. *H. NEBRASKENSIS*; AMNH-1971, REFERIDO A *PROTHOYRACODON OBLIGUIDENS* (SEGÚN WOOD, 1927, TAB. II; R=DERECHO, L=IZQUIERDO)

		IGM-6246	IGM-6247	IGM-6248	R (1) L
P4	Lap		13.60		10.5 - 10.0
	Ata		7.64		6.7* - 6.5*
	Atp		8.96		
M1	Lap	—	13.94		12.0e —
	Ata	—	8.54		— *8.0
	Atp	9.95	9.04		
M2	Lap	17.69		—	12.0e -14.4
	Ata	6.89		8.46	— *9.0
	Atp	10.49		—	
M3	Lap	16.49		17.70	14.7e -14.5
	Ata	6.62		8.11e	— —
	Atp	8.42		—	

Lap, Longitud anteroposterior; Ata, Anchura transversal-anterior; Atp, Anchura transversal-posterior; e, Estimada.

* No se indica si es anterior o posterior.

Cuadro 5

DIMENSIONES DE IGM-6248, FRAGMENTO ROSTRAL CON P¹, M¹⁻³ DERECHOS Y P¹⁻³, M¹⁻³ IZQUIERDOS, REFERIDO A ?HYAENODONTIDAE *GENUS ET SPECIES NOVI ET INNOMINATI*, ASÍ COMO DE EJEMPLARES SELECTOS DE TAXA RELACIONADOS

		IGM-6249		(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)
		Derecho	Izquierdo	Derecho	Derecho	Derecho				
P1	Lap	3.83	4.06e	6.69				2.66		
	Atm	1.56	2.65e	2.38				1.81		
P2	Lap	4.62*	4.14*	10.17				1.98		
	Atm	1.87*	1.66*	3.79				1.34		
P3	Lap	5.63	4.21*	11.82				2.46		
	Atm	2.92	1.66*	6.47				2.49		
P4	Lap	3.59*	4.47*	12.86	8.52	12.11e	10.73	2.72	3.3	3.4
	Atm	3.11*	3.40	11.97	7.50	8.87	9.37	2.64	3.9	4.1
M1	Lap	4.72e	4.50	12.78	8.90	12.15	10.73	2.46	3.1	3.1
	Atm	4.54e	4.80	12.38	8.66	11.36	10.32	3.27	4.2	4.8
M2	Lap	3.86e	4.44	13.70	10.45	11.03	10.70	2.20	3.3	3.1
	Atm	5.67e	6.50	15.01	10.33	12.15	15.63	3.28	4.7	4.7
M3	Lap	2.64	2.48	6.60	4.16	5.24	3.98	1.14	2.8	4.6
	Atm	5.99	4.34	12.81	9.69e	12.12	12.30	3.10	4.55	4.6
P1	M3 L	27.48	27.53					16.8		

Lap, Longitud anteroposterior; Atm, Anchura transversal máxima; L, Longitud; e, Estimado; m, Máxima; * Medida al alveolo.

(3) USMM-5341, Holotipo of *Sinopa grangeri* (según Mathew, 1986, Fig. 1b).

(4) AMMH-11532, referido a *Sinopa minor* (loc. cit., Fig. 1d).

(5) AMMH-11543, referido a *Tritemnodon agilis* (loc. cit., Fig. 1e).

(6) AMMH-4781, referido a *Tritemnodon whitiae* (loc. cit., Fig. 1f).

(7) MCZ-17685, referido a *Apternodus gregoryi* (según Scott, 1936, Lám. I, Fig. 1a).

(8) Media de *Cimolestes incisus* (según Clemens, 1973, Tab. 2).

(9) UCMP-36658, referido a *Cimolestes simpsoni* (loc. cit., Tab. 3).

Cuadro 6

DIMENSIONES DE IGM-6250, M₃ IZQUIERDO REFERIDO A *MERYCOIDODON DUNAGANI*; IGM-6251, FRAGMENTO MANDIBULAR IZQUIERDO CON P₂₋₃ REFERIDO A *MERYCOIDODON* CF. *M. DUNAGANI*; Y DE EJEMPLARES SELECTOS REFERIDOS A ESTE TAXÓN

		IGM-6250	IGM-6251	(3)	(4)	(5)
P2	Lap		8.44e			
	Atm		6.14e			
P3	Lap		8.52			
	Atm		—			
M3	Lap	18.23		17.50	18.0	17.1
	Ata	9.38e		8.60*	9.1*	9.2*
	Atp	8.61				
	Atlp	5.90				

Lap, Longitud anteroposterior; Atm, Anchura transversal máxima; Ip, Lóbulo posterior; e, Estimada.

* En la fuente bibliográfica no se indica que sea la anchura transversal anterior, pero en este caso ésa es la anchura máxima del molar.

(3) TMM-40209-225; (4) TMM-40209-231; y (5) TMM-40209-230. Todos referidos a *Merycoidodon dunagani* (según Wilson, 1971, tab. 32).

Cuadro 7

DIMENSIONES DE IGM-6252, PALADAR CON P¹-M² IZQUIERDOS Y P²-M¹ DERECHOS, REFERIDO A *MESOHIPPUS TEXANUS*, ASÍ COMO DE EJEMPLARES SELECTOS REFERIDOS A ESTE TAXÓN

		Izquierdo	IGM-6252	Derecho	(3)
P1	Lap	1.92			
	Ata	1.60			
	Atp	1.62			
P2	Lap	7.75		8.35	9.5
	Ata	6.25		—	9.6*
	Atp	8.11		—	
P3	Lap	8.55		8.85	9.0
	Ata	9.16		—	11.5*
	Atp	8.58		—	
P4	Lap	9.37		9.16	9.5
	Ata	8.30		—	12.5*
	Atp	9.44		—	
M1	Lap	9.37		8.72	9.0
	Ata	9.44			12.7*
	Atp	8.96			
M2	Lap	9.45			8.9
	Ata	8.21e			12.4*
	Atp	6.66e			

Lap, Longitud anteroposterior; Ata, Anchura transversal anterior; Atp, Anchura transversal posterior; e, Estimada; * No se indica si es anterior o posterior.

(3) Media de *Mesohippus texanus* (según McGrew, 1971, tab. 1).

Bibliografía

- Black, C. C. 1968. The Unitan rodent *Mytonomys*. Journal of Paleontology, 42: 853-856.
- Black, C. C. y J. J. Stephens III, 1973. Rodents from the Paleogene of Guanajuato, Mexico. Occasional Papers The Museum Texas Tech University, 14: 1-10.
- Burke, J. J. 1935a. *Peudocylindrodon*, a new rodent genus from the Pipestone Springs Oligocene of Montana. Annals of Carnegie Museum, 25: 1-4.
- . 1935b. Fossil rodents from the Uinta Eocene Series. Annals of Carnegie Museum, 25: 5-12.
- . 1938. A new cylindrodont rodent from the Oligocene of Montana. Annals of Carnegie Museum, 27: 255-258.
- Busbey, A. B. y T. M. Lehman. 1989. Vertebrate paleontology, biostratigraphy and depositional environments, latest Cretaceous and Tertiary, Big Bend area, Texas. Field trip numbers 1A, 49th Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology, Austin, Texas, 90 pp.
- Carranza-Castañeda, O. 1979. 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 (1): 29-38.
- . 1991. Faunas de vertebrados fósiles del Terciario tardío del centro de México. Memorias del III Congreso Nacional de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología, México, D. F., 1: 20-26.
- Carranza-Castañeda, O. e I. Ferrusquía-Villafranca. 1978. Nuevas investigaciones sobre la fauna Rancho El Ocote, Plioceno medio de Guanajuato, México; Informe Preliminar, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista 2 (2): 163-166.
- Carroll, R. L. 1987. Vertebrate paleontology and evolution. W. H. Freeman and Company, New York, 649 pp.
- Clemens, W. A. 1973. Fossil mammals of the type Lance Formation, Wyoming, Part III. Eutheria and Summary. University of California, Publications in Geological Sciences, 94: 1-102.
- DeFord, R. K. 1958. Tertiary formations of Rim Rock County, Presidio County, Trans-Pecos Texas. Texas Journal of Science, 10: 1-37.
- Douglass, E. 1902. Fossil Mammalia of the White River beds of Montana. Transactions of American Philosophical Society, Philadelphia, n. s., 20: 237-279.
- Eagle, D. H. 1969. Nomenclature of Formations of Claiborne Group middle coastal plain of Texas. United States Geological Survey Bulletin, 1251: D1-D25.
- Emry, R. J., L. S. Russell y P. R. Bjork. 1987. The Chadronian, Orellan, and Whitneyan North American land mammal age. Pp. 118-149, in Cenozoic

- mammals of North America (M. O. Woodburne, ed.), University of California Press Berkeley, Los Angeles.
- Estes, R., y A. Báez. 1985. Herpetofaunas of North and South America during the Late Cretaceous and Cenozoic: Evidence for interchange. Pp. 139-181, *In* The Great American Biotic Interchange. (F. G. Steh. y S. D. Webb eds.), Topics in Geobiology, vol. 4, University of Oklahoma, Norman, Oklahoma.
- Evernden, J. F., D. E. Savage, G. H. Curtis y G. T. James. 1964. Potassium-Argon dates and the Cenozoic mammalian chronology of North America. *American Journal of Science*, 262: 145-198.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1967. Rancho Gaitán local fauna, Early Chadronian, northeastern Chihuahua, México. M. A. thesis, University of Texas Austin, 131 pp.
- . 1969. Rancho Gaitán local fauna, Early Chadronian northeastern Chihuahua. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 30: 99-138.
- . 1978. 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: 193-329.
- . 1987. Reubicación geocronológica del conglomerado Guanajuato basada en nuevos mamíferos. Simposio sobre la Geología de la región de la Sierra de Guanajuato, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, p. 21.
- . 1989. A new rodent genus from Central Mexico and its bearing on the origin of the Caviomorpha: Pp. 91-117 *In* Papers on fossil rodents in honor of Albert Elmer Wood; (Black, C. C. y M. R. Dawson, eds.), Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series 33: XXI + 1-149.
- . 1990. Biostratigraphy of the Mexican Continental Miocene: Part I, Introduction and the northwestern and central faunas. Part III, The southeasternmost (Chiapas) fauna and concluding remarks on the discussed vertebrate record. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Paleontología Mexicana*, 56: 1-149.
- . 1992. Geology of Mexico: A synopsis. Pp. 3-108, *In* Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution, T. P. (Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, and J. Fa eds.), Oxford University Press, New York.
- Ferrusquía-Villafranca, I. y Carranza-Castañeda, O. 1979. Revisión del género *Neohipparion* (Mammalia-Perissodactyla) en México: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, 3: 126-137.
- . 1981. Mamíferos sudamericanos en el Cenozoico tardío de México y su significación paleontológica: II Congreso Latinoamericano de Paleontología, Porto Alegre, Brasil, Anais, 2: 698-708.
- Ferrusquía-Villafranca, I. y A. E. Wood, 1969. New fossil rodents from the Early Oligocene Rancho Gaitán local fauna, northeastern Chihuahua, México. *The Pearce-Sellards Series, Texas Memorial Museum*, 16: 1-13.

- Forsten, A. M. 1970. Variation in and between three populations of *Meshippus bairdi* Leidy from the Big Bandlands of South Dakota. *Acta Zoologica Fennica*, 126: 1-16.
- . 1971. Early Tertiary Vertebrate Faunas, Vieja Group, Trans-Pecos Texas: Equidae. Part I. *Epihippus* from the Vieja Group, Trans-Pecos Texas. The Pearce-Sellards Series, Texas Memorial Museum, 18: 1-5.
- . 1975. The fossil horses of the Texas Gulf Coastal Plain: A Revision: The Pearce-Sellards Series, Texas Memorial Museum, 22: 1-86.
- Fries, C., Jr., C. W. Hibbard y D. H. Dunkle. 1955. Early Cenozoic vertebrates in the Red Conglomerate at Guanajuato, México. *Smithsonian Miscellaneous Collection*, 128: 1-96.
- Gazin, C. L. 1955. A review of the Upper Eocene Artiodactyla of North America. *Smithsonian Miscellaneous Collection*, 128: 1-96.
- Goldich, S. S. y M. A. Elm, 1949. Stratigraphy and petrography of Buck Hill Quadrangle, Texas: *Bulletin of the Geological Society of America*, 60: 1133-1183.
- Gustafson, E. P. 1979. Early Tertiary vertebrates faunas, Big Bend area, Trans-Pecos Texas: *Simidectes* (Mammalia, Insectivora). The Pearce-Sellards Series, Texas Memorial Museum, 31: 1-9.
- . 1986. Carnivorous mammals of the Late Eocene and Early Oligocene of the Trans-Pecos Texas: *Simidectes* (Mammalia, Insectivora). The Pearce-Sellard Series, Texas Memorial Museum, 33: 1-66.
- Harris, J. M. 1967. Oligocene vertebrates from western Jeff Davis County, Trans-Pecos Texas. M. S. thesis, University of Texas, Austin, 164 pp.
- Heiken, G. H. 1966. Geology of the Cerros Prietos Area, Municipio de Ojinaga, Chihuahua, México. M. A. thesis, University of Texas Austin, 101 pp.
- . 1971. Tertiary stratigraphy of Cerros Prietos, Municipio de Ojinaga, Chihuahua, México. *Texas Journal of Science*, 22: 327-342.
- Henry, C. D., F. W. McDowell, J. G. Price y R. C. Smith. 1986. Compilation of Potassium-Argon ages of Tertiary igneous rocks, Trans-Pecos Texas. Geological Circular 86-2, Bureau of Economic Geology, University of Texas, 34 pp.
- Jacobs, L. L. y E. H. Lindsay. 1981. *Prosigmodon oroscoi*, a new sigmodont rodent from the Late Tertiary of Mexico. *Journal of Paleontology*, 55: 425-430.
- Keller, P. C., N. T. Borckover y F. W. McDowell. 1982. Tertiary volcanic history of the Sierra del Gallego Area Chihuahua, México. *Geological Society of America, Bulletin*, 93: 303-314.
- Lindsay, E. H. 1984. Late Cenozoic mammals from Northwestern, México. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4: 208-215.
- Lindsay, E. H. y L. L. Jacobs. 1985. Pliocene small mammal fossils from Chihuahua, Mexico. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Paleontología Mexicana*, 51: 1-59.
- Maldonado-Koerdell, M. 1953. Segundo hallazgo de sirénidos fósiles en México. *Ciencia*, 13: 146-148.

- Matthew, W. D. 1906. The osteology of *Sinopa*, a creodont from the Middle Eocene. *Proceedings of the University State Natural Museum*, 30: 203-233.
- Matthew, W. D. y M. Granger. 1915. A revision of the Lower Eocene Wasatch and Wind River Faunas. *Bulletin of the American Museum Natural History*, 34: 1-103.
- Maxwell, R. A. y J. W. Dietrich. 1972. Geology of the Big Bend area, Texas. West Texas Geological Society, Publication 72-59, 248 pp.
- McDowell, F. W. 1979. Potassium-Argon dating in the Trans-Pecos Texas volcanic field. Pp. 10-18, *In Cenozoic Geology of the Trans-Pecos volcanic field of Texas*, Bureau of the Economic Geology, University of Texas, Guidebook 19.
- McDowell, S. B. Jr. 1958. The greater antillean insectivores. *Bulletin of the American Museum Natural History*, 115: 113-214.
- McGrew, P. O. 1971. Early Tertiary vertebrate faunas Vieja Group, Trans-Pecos Texas: Equidae. Part 2. *Mesohippus* from the Vieja Group, Trans-Pecos Texas. The Pearce-Sellards Series, Texas Memorial Museum, 18: 6-11.
- McKenna, M. C. 1960. The Geolabidinae. A new subfamily of Early Cenozoic Erinaceoid Insectivores. University of California, Publications in Geological Sciences, 37: 131-164.
- McKenna, M. C., X. Xiangxu y Z. Minghzen. 1984. *Prosarcodon lonanensis*, a new Paleocene micropternodontid Paleoryctoid insectivore from Asia. *American Museum Novitates*, 2780: 1-17.
- McKinny, R. G. 1957. Petrology of eruptive rocks of Porvenir Area, Presidio County, Trans-Pecos Texas. M. A. thesis, University of Texas, Austin, 102 pp.
- Miller, W. E. 1980. The Late Pliocene Las Tunas local fauna from southernmost Baja California, México. *Journal of Paleontology*, 54: 762-805.
- Miller, W. E. y O. Carranza-Castañeda. 1984. Late Cenozoic mammals from Central Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4: 216-236.
- Montellano, M. 1989. Pliocene Camelidae of Rancho El Ocote, Central México. *Journal of Mammalogy*, 70 (2): 359-369.
- Morris, W. J. 1967. Baja California Late Cretaceous dinosaurs. *Science*, 155: 1539-1541.
- Mullerried, G. K. F. 1932. Primer hallazgo de un sirénido fósil en la República Mexicana. Universidad Nacional Autónoma de México, Anales del Instituto de Biología, 3: 71-73.
- NACSN, The North American Commission on Stratigraphic Nomenclature. 1983. North American Stratigraphic Code: The American Association of Petroleum Geologists, Bulletin, 67 (5): 841-875.
- Novacek, M. J. 1976. Early Tertiary vertebrate faunas, Vieja Group, Trans-Pecos Texas: Insectivora. The Pearce-Sellards Series, Texas Memorial Museum, 12: 1-18.

- Novaceck, M. J., I. Ferrusquía-Villafranca, J. J. Flynn, A. R. Wyss, y M. Norell. 1991. Wasatchian (Early Eocene) mammals and other vertebrates from Baja California, México: the Lomas Las Tetras de Cabra fauna. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 208: 1-88.
- Prothero, D. R., E. Manning y C. B. Hanson. 1986. The phylogeny of the Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla). *Journal of the Linnean Society (Zoology)*, 87: 341-366.
- Roth, B. 1984. *Lysinoe* (Gasteropoda: Pulmonata) and other land snails from Eocene-Oligocene of Trans-Pecos Texas, and their paleoclimatic significance. *The Veliger*, 27: 200-218.
- Savage, D. F. y D. E. Russell. 1983. *Mammalian paleofaunas of the world*. Addison-Wesley Publications Corporation, London, 432 pp.
- Scott, W. B. 1940. The mammalian faunas of the White River Oligocene. Part 4. Artiodactyla. *Transactions of the American Philosophical Society*, Philadelphia, n. s., 28: 363-746.
- . 1941. The mammalian fauna of the White River Oligocene. Part 5. Perissodactyla. *Transactions of the American Philosophical Society*, Philadelphia, n. s., 28: 747-959.
- Scott, W. B. y G. L. Jepsen. 1936. The mammalian fauna of the White River Oligocene. Part 1. *Transactions of the American Philosophical Society*, Philadelphia, n. s., 28: 1-153.
- Seewald, K. y D. Sundeen (eds.). 1970. The geologic framework of the Chihuahua tectonic belt. Symposium in honor of Professor R. K. DeFord, West Texas Geological Society y University of Texas, Austin, v + 206 pp.
- Stevens, M. S., J. B. Stevens y M. R. Dawson. 1969. New Early Miocene formation and vertebrate local fauna, Big Bend National Park, Brewster County, Texas. The Pearce-Sellards Series, Texas Memorial Museum, 15: 1-53.
- Thewissen, J. G. M. y P. D. Gingerich. 1989. Skull and endocranial cast of *Eoryctes melanus*, a new Paleoryctid (Mammalia-Insectivora) from the Eocene of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 9: 459-470.
- VanDerHoff, V. L. 1942. An occurrence of the Tertiary marine mammal *Cornwallium* in lower California. *American Journal of Science*, 240: 298-301.
- West, R. M. 1977. Geology and mammalian paleontology of the New Fork-Big Sandy area, Sybille County, Wyoming. *Fieldiana, Geology*, 29: 1-193.
- Wilson, J. A. 1966. A new primate from the earliest Oligocene, West Texas, preliminary report. *Folia Primatologica*, 4: 227-248.
- . 1970. Vertebrate biostratigraphy of Trans-Pecos and Northern Mexico. Pp. 157-166, *In* The Geologic framework of the Chihuahua tectonic belt. Symposium in Honor of Professor R. K. DeFord. (Seewald K. & D. Sundeen, eds.). West Texas Geological Society and The University of Texas Austin.

- . 1971. Early Tertiary vertebrate faunas, Vieja Group, Trans-Pecos Texas: Entelodontidae. The Pearce-Sellards Series, Texas Memorial Museum, 17: 1-17.
- . 1974. Early Tertiary vertebrate faunas, Vieja Group and Buck Hill Group, Trans-Pecos Texas: Protoceratidae, Camelidae, Hypertragulidae. Texas Memorial Museum, Bulletin, 23: 1-34.
- . 1977. Stratigraphic occurrence and correlation of Early Tertiary vertebrate faunas Trans-Pecos Texas, Part I: Vieja area. Texas Memorial Museums, Bulletin, 25: 1-42.
- . 1980. Geochronology of the Trans-Pecos Texas volcanic field. New Mexico Geological Society, Guidebook, 31st. Field Conference, pp. 205-211.
- . 1986. Stratigraphic occurrence and correlation of Early Tertiary vertebrate faunas, Trans-Pecos Texas, Agua Fria-Green Valley areas. Journal of Vertebrate Paleontology, 6: 350-373.
- Wilson, J. A. y J. A. Schiebout. 1981. Early Tertiary vertebrate faunas, Trans-Pecos Texas: Amynodontidae. The Pearce-Sellards Series, Texas Memorial Museum, 33: 1-62.
- Wilson, J. A. y M. S. Stevens. 1986. Fossil vertebrates from Latest Eocene, Skyline Channels, Trans-Pecos, Texas. Pp. 221-235, *In* A tribute to George Gaylord Simpson (K. M. Flanagan *et al.*, eds.), University of Wyoming, Contributions of Geology, Special Papers 3.
- Wilson, J. A. y F. Szalay. 1976. New adapid primate of European affinities from Texas. Folia Primatologica, 25: 294-312.
- Wilson, J. A., P. C. Twiss, R. K. DeFord y S. E. Clabaugh. 1968. Stratigraphic succession, Potassium-Argon dates, and vertebrate faunas, Vieja Group Trans-Pecos Texas. American Journal of Science, 266: 590-604.
- Wolfe, J. A. 1981. A chronologic framework for Cenozoic megafossil floras of northwestern North America and its relation to marine geochronology. Geological Society of America, Special Papers, 184: 39-47.
- Wood, A. E. 1956. *Mytonomys* a new genus of paramyid rodent from the Upper Eocene. Journal of Paleontology, 30: 753-756.
- . 1962. The Early Tertiary rodents of the Family Paramyidae. Transactions of the American Philosophical Society, Philadelphia, n.s., 52: 1-261.
- . 1973. Eocene rodents, Pruett Formation, southwest Texas: Their pertinence to the origin of the South American caviomorpha. The Pearce-Sellards, Texas Memorial Museum, 20: 1-41.
- . 1974. Early Tertiary vertebrate faunas, Vieja Group, Trans-Pecos Texas: Rodentia. Texas Memorial Museum, Bulletin, 21: 1-112.
- . 1980. The Oligocene rodents of North America. Transactions of the American Philosophical Society, Philadelphia, 70: 1-68.
- . 1926. *Hyracodon petersoni*, a new cursorial rhinoceros from the Lower Oligocene. Annals of the Carnegie Museum, 16: 315-318.

Variación no geográfica de *Peromyscus difficilis* (Rodentia: Muridae) en la región noroeste de la Cuenca de Oriental en Puebla y Veracruz, México

Salvador Gaona*

Resumen

La variación no geográfica de *Peromyscus difficilis amplius* se estudia con base en 175 ejemplares de museo (piel y cráneo) provenientes de nueve localidades comprendidas en la parte noroeste de la Cuenca de Oriental en los estados de Puebla y Veracruz. Los ejemplares se asignaron a una de cinco categorías de edad de acuerdo con la erupción y desgaste de los molares.

La variación con la edad se analizó para machos y hembras por separado a través de un ANOVA de una sola vía. La variación entre las categorías de edad es significativa en todos los caracteres excepto en la anchura máxima del frontal, longitud de la hilera maxilar de dientes, longitud de la hilera mandibular de dientes y longitud del frontal. El estado adulto se alcanza, para las hembras, a partir de la categoría de edad 4, y para machos a partir de la 3, donde 14 y 12 de los 24 caracteres estudiados llegan a su máximo desarrollo respectivamente.

El dimorfismo sexual se evaluó para cada edad a través de una prueba *t* de Student. La evidencia encontrada no es suficiente para separar machos de hembras, ambos sexos pueden ser trabajados como un solo grupo.

Se analizó el efecto del sexo y la edad al mismo tiempo a través de un ANOVA de dos vías; se encontró variación debida a la edad entre las edades 3, 4 y 5 y se confirmó la ausencia de dimorfismo sexual.

Todas las medidas presentan un coeficiente de variación dentro del esperado, excepto longitud total, longitud de la cola, longitud de la oreja en fresco, anchura posterior de los nasales, anchura máxima del frontal y altura del rostro.

Abstract

The non geographic variation of *Peromyscus difficilis amplius* studied based on 175 museum specimens (skin and skull), which were collected from nine sites in the northwestern part of Cuenca Oriental in the states of Puebla and Veracruz. The specimens were assigned to one of five age categories according to the burst and wear of the molars.

* Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa.

Age variation was analyzed for males and females separately by a one-way ANOVA. Significant variation was detected among the five age categories in all characters except for width across frontal, maxillary toothrow, toothrow and frontal length. The adult stage in females is reached at age category 4, and for males at age category 3, where 14 of the 24 measurements studied reach their maximum development.

Secondary sexual variation was evaluated through a Student's t-test for each age category. Variation was not sufficient to warrant separation of males and females; therefore, sexes can be combined in future analyses.

At the same time, the effect of sex and age were analyzed through a two-way ANOVA. It was found that variation was due to age in ages 3, 4 and 5, which confirms the absence of sexual dimorphism.

All measurements had coefficients of variation similar to those found for other species of *Peromyscus*, except for total length, ear length (fresh); nasal width, frontal width, and rostral height.

Introducción

Se entiende como variación no geográfica o interpoblacional a la variación existente entre organismos de una misma población (Mayr, 1963). Dentro de ésta quedan incluidas la variación en relación con la edad, dimorfismo sexual secundario, variación individual, variación estacional (pelaje, por ejemplo) malformaciones, etcétera.

Un análisis morfométrico nos muestra, entre otras cosas, si hay o no variación en el fenotipo de los individuos de una población. En caso de haberla, la cuantifica y nos muestra cuánto y cómo varía (Genoways, 1973). Es de interés práctico realizar estudios de este tipo como un primer paso antes de tomar en cuenta la variación geográfica o estudios taxonómicos posteriores, porque se logra eliminar toda variación que no es producto de diferencias entre poblaciones. (Diersing, 1976; Genoways, 1973).

Sin embargo, los estudios de variación no geográfica tienen su propia importancia biológica (Engstrom *et al.*, 1982; Koh y Peterson, 1983), ya que a través de este análisis se puede conocer de qué manera influye el sexo en el desarrollo de los individuos, así como llegar a definir el estado adulto morfológico, que es cuando un individuo ha dejado de crecer y presenta las características típicas de la especie.

El género *Peromyscus* consta de siete subgéneros (Hooper y Musser, 1964). Dentro del subgénero *Peromyscus* se encuentra el grupo *truei*, en el cual se ubica la especie *P. difficilis* (J. A. Allen, 1851). Dentro de este mismo grupo también se encuentra a *P. truei* y *P. bullatus* (Hooper y Musser, 1964). Carleton (1989) reconoce en este grupo, además, a *P. gratus* y *P. nasutus*.

Por su gran abundancia y amplia distribución, el género *Peromyscus* es uno de los mamíferos mejor representados en las colecciones científicas.

Además, presenta una taxonomía compleja, ya que las características que diferencian a sus especies y subespecies son difíciles de interpretar, debido esto último a que su variación, en términos generales, es poco conocida.

Peromyscus difficilis es una especie grande cuyas dimensiones externas varían (Hall 1981) en longitud total (LT) 180.0-260.0; longitud de la cola (LC) 91.0-145.0; longitud de la pata trasera (LP) 27.0-28.0; longitud de la oreja en fresco (LOF) 17.5-28.0. La cola es bicolor con longitud mayor que la cabeza y el cuerpo, rostro alargado (nasales generalmente sobrepasa 11.0), bulas auditivas globosas, borde supraorbital redondeado y caja craneal aplanada. *Peromyscus difficilis* se distribuye desde el norte de Colorado, EUA, hasta la zona montañosa de Oaxaca. En México generalmente se encuentra en altitudes mayores de 2 000 m.

Hall (1981) reconoce ocho subespecies para *P. difficilis*: *P. d. amplus*, *P. d. difficilis*, *P. d. felipensis*, *P. d. griseus*, *P. d. nasutus*, *P. d. penicillatus*, *P. d. petricola* y *P. d. saxicola*. Descrito como especie, *amplus* fue tratado como subespecie de *P. difficilis* por Osgood (1904).

La subespecie *P. d. amplus* es de tamaño grande con cuerpo largo y cola relativamente corta, aunque es mayor que la longitud total de cabeza con cuerpo. En este estudio las medidas somáticas de los adultos variaron en LT: 183.0-255.0; LC: 92.0-136.0; LP: 23.0-28.0; LOF: 23.0-31.0, observándose el borde supraorbital redondeado, frontales ligeramente cóncavos, bulas globosas y rostro alargado (longitud de los nasales, LONA 10.34-13.30).

La variación de la coloración en ejemplares adultos es de pardo ocre a canela rojizo sobre un fondo gris con la parte media dorsal ligeramente más oscura que los lados del cuerpo, línea lateral ocre bien definida, orejas pardas, vientre blanco sobre fondo grisáceo, patas y manos blancas, cola bicolor parda en el dorso y blanca en su región ventral. En los ejemplares subadultos el pelaje varía de pardo claro a amarillento sobre un fondo gris con la parte media dorsal más oscura que los lados del cuerpo, línea lateral ocrácea ausente en algunos, vientre y miembros de coloración similar a los anteriores. El pelaje juvenil varía de gris claro a gris plumizo sobre un fondo gris con la parte media dorsal más oscura que los lados del cuerpo, cola bicolor; dorsalmente varía de gris a pardo y ventralmente blanquecina; sin línea lateral, vientre y miembros de coloración similar a los estadios de edad anteriores. Mancha pectoral, cuando presente, es de color ocrácea y generalmente está bien definida.

Peromyscus d. amplus es una subespecie que se distribuye en la provincia del Eje Volcánico Transverso, desde Hidalgo hasta Veracruz (incluyendo el Estado de México, Distrito Federal, Tlaxcala y Puebla); se encuentra además, en las montañas del sur de Oaxaca. Altitudinalmente se encuentra entre los 2 200 y los 3 200 metros sobre el nivel del mar.

Este análisis busca evaluar la variación sexual secundaria, la variación con la edad y la variación individual de una muestra de *P. d. amplus* considerando a sus individuos como componentes de una población.

Dedico este trabajo al M. en C. Ticul Álvarez, maestro y guía de una parte muy importante de mi formación profesional; que sirva como reconocimiento a la continua y fructífera labor científica que por más de 25 años ha realizado.

Métodos

Área de estudio

Las localidades de estudio se encuentran situadas en los estados de Puebla y Veracruz (fig. 1) dentro de la región fisiográfica correspondiente a la provincia del Eje Volcánico Transverso (Secretaría de Programación y Presupuesto, 1987), donde se encuentran algunos de los volcanes más altos de México, sobresaliendo el Pico de Orizaba, La Malinche y el Cofre de Perote. Estos volcanes configuran los límites de la Cuenca de Oriental, situada entre los 90°09' y 90°03' de longitud oeste, y los 18°40' y 19°43' de latitud norte, siendo un alto porcentaje de la cuenca una planicie, que en este caso abarca toda la zona de estudio (región noroeste de la cuenca, donde la parte más estrecha del estado de Puebla hace frontera con el Estado de Veracruz).

El clima de las localidades de estudio varía de semiseco a templado. Esto es una consecuencia de la barrera orográfica que forman el Cofre de Perote y el Pico de Orizaba para el paso de los vientos húmedos que provienen del Golfo, por lo cual la humedad es menor.

Con respecto a la vegetación, las localidades se encuentran distribuidas en zona de pastizal halófilo, matorral rosetófilo y acahuales, persistiendo individuos aislados de *Juniperus dippeana*, así como en áreas donde se realiza agricultura de temporal.

Al presentar las localidades uniformidad en la topografía, vegetación, clima y tipo de suelo, con una diferencia de 230 m entre la localidad más elevada y la de menos altitud, y estando lo suficientemente cercanas (23 km de distancia entre las localidades más lejanas), se considera que los individuos de *P. d. amplus* forman un grupo homogéneo y son componentes de una población.

Este estudio se basa en el análisis de 175 ejemplares de museo (piel y cráneo) de *P. d. amplus* procedentes de nueve localidades que quedan comprendidas en la parte noroeste de la Cuenca de Oriental, que abarca parte de los estados de Puebla y Veracruz (fig. 1, anexo 1). Los ejemplares se encuentran depositados en las Colecciones de Mamíferos de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN (ENCB) y en la de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa (UAM-I).

Las medidas somáticas convencionales, el peso, localidad y fecha de colecta se tomaron directamente de la etiqueta de piel respectiva. Además de las cuatro medidas somáticas –longitud total (LT), longitud de cola (LC), longitud de la pata (LP) y longitud de la oreja en fresco (LOF)– se analizaron

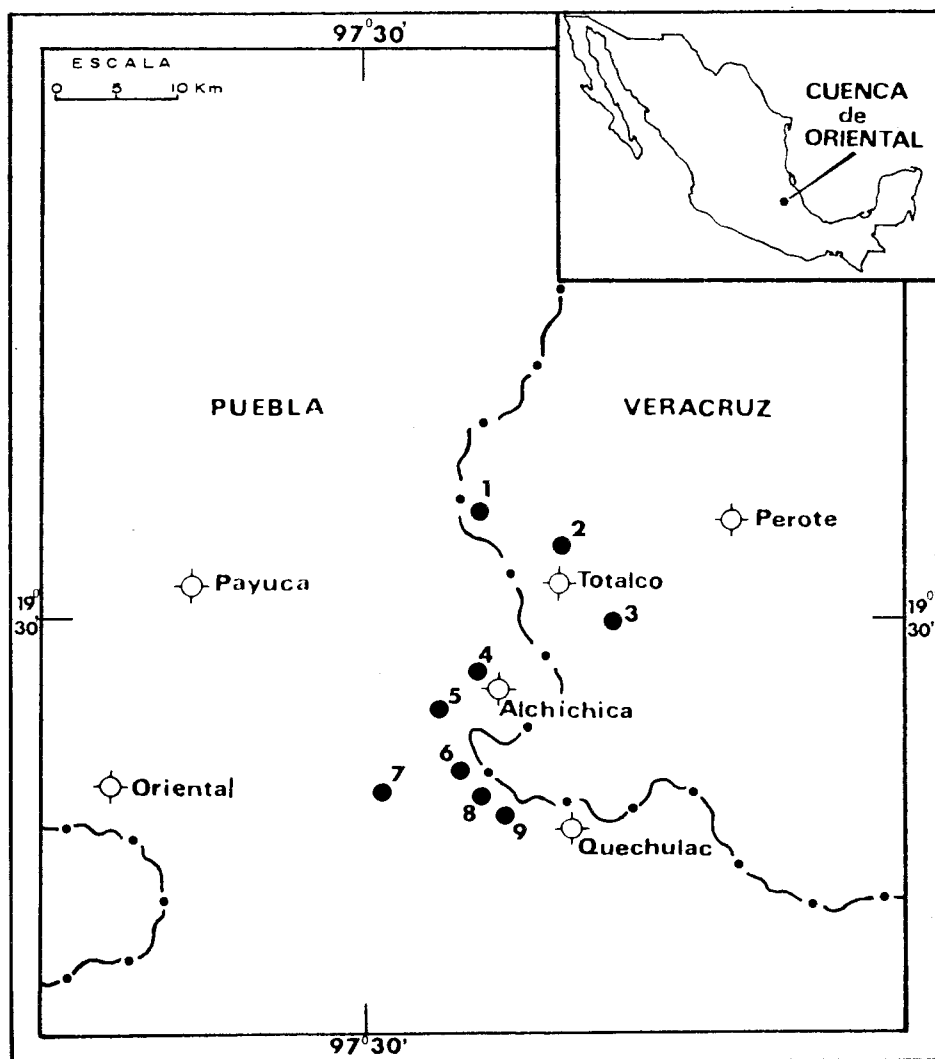


Figura 1. Mapa de la región noroeste de la Cuenca de Oriental con la señalización de las localidades de estudio.

17 medidas craneales y tres mandibulares, las cuales fueron tomadas con un vernier con aproximación de 0.01 mm (anexo 2).

Cada ejemplar se asignó a una de cinco categorías de edad de acuerdo con el criterio expuesto por Hoffmeister (1951), quien toma como carácter diagnóstico la erupción y desgaste de los molares: edad 1, el M3 no completamente desarrollado o ningún diente acusa desgaste; edad 2, individuos con M3 desgastado en la cara lingual, el M1 y M2 pueden o no acusar desgaste; edad 3, individuos donde el M3 presenta desgaste uniforme, el M1 y M2 con menos desgaste en las cúspides labiales que en las linguales; edad 4, individuos con las cúspides linguales muy desgastadas y los labiales con

grado considerable; edad 5, individuos con todas las cúspides desgastadas y los ángulos entrantes entre las cúspides han desaparecido.

Todos los análisis estadísticos se realizaron en una computadora personal a través de los procedimientos del paquete estadístico SAS (V. 5) (Statistical Analysis System, SAS Institute Inc., 1985). Se calcularon los datos estadísticos básicos: tamaño de muestra, media, valor máximo, valor mínimo, error estándar y coeficiente de variación (CV) mediante el procedimiento MEANS para cada una de las medidas consignadas anteriormente, por categoría de edad y por sexo. La variación con la edad se evaluó a través de un ANOVA para datos sin balancear y la prueba de medias de Duncan, a través del procedimiento GLM, para lo cual fueron comparados los individuos de las cinco categorías de edad por sexo (cuadro 1). La variación sexual secundaria se evaluó comparando las medias de los caracteres de machos y hembras por categoría de edad por medio de una prueba *t* de Student para conocer si hay o no diferencias significativas entre las medias de los caracteres analizados (cuadro 2). Como complemento, se realizó un análisis del comportamiento del sexo y la edad al mismo tiempo, primero con las edades 3, 4 y 5 (cuadro 3) y después sólo con las edades 4 y 5 (cuadro 4), a través de un ANOVA de dos vías para contrastar con los datos de los análisis anteriores y conocer qué tanta variación se debe a la edad y cuanta al sexo, así como al sexo y a la edad juntos. La variación individual se evaluó comparando el CV obtenido para cada variable por categoría de edad (cuadro 5). Se tomaron como valores estadísticamente significativos aquellos con una $P > 0.05$.

Resultados

Variación con la edad

El comportamiento del desarrollo de los caracteres es similar en machos y hembras (cuadro 1); con los resultados de la variación de estos caracteres con la edad para ambos sexos se formaron tres grupos.

Primer grupo

Consta de ocho caracteres en los cuales hay mayor variación dentro de cada categoría de edad sin que lleguen a presentar claras diferencias significativas entre las medias de cada una de ellas: LT, LC, LOCR, LOCO, LOPA, LONA, LORO y ANCI.

Cuadro 1

**VARIACIÓN CON LA EDAD DE LOS EJEMPLARES DE LAS CINCO CATEGORÍAS
POR SEXO**

<i>Machos 0.0001*</i>			<i>Longitud Total (LT)</i>		<i>Hembras 0.0001</i>		
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>		<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>
227.000	20	4			234.357	14	5
220.862	29	3			232.000	13	4
212.889	9	5			223.077	26	3
203.706	17	2			202.077	13	2
190.333	18	1			199.833	12	1

<i>Machos 0.0001</i>			<i>Longitud Cola (LC)</i>		<i>Hembras 0.0001</i>		
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>		<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>
118.579	19	4			121.417	12	4
115.400	30	3			119.714	14	5
109.222	9	5			115.731	26	3
3.000	17	2			105.769	13	2
2.000	18	1			102.000	12	1

<i>Machos 0.0001</i>			<i>Longitud Pata (LP)</i>		<i>Hembras 0.0649</i>		
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>		<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>
24.900	30	3			24.857	14	4
24.750	20	4			24.346	26	3
23.647	17	2			24.077	13	2
23.556	9	5			24.071	14	5
23.500	18	1			23.750	12	1

<i>Machos 0.0306</i>			<i>Longitud Oreja en Fresco (LOF)</i>		<i>Hembras 0.0711</i>		
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>		<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>
25.667	9	5			25.786	14	5
24.950	20	4			25.143	14	4
24.200	30	3			25.000	12	1
23.833	18	1			24.423	26	3
23.590	17	2			23.846	13	2

Cuadro 1 (continuación)

<i>Machos 0.0001</i>				<i>Longitud Craneal (LORC)</i>			
				<i>Hembras 0.0001</i>			
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>
30.592	19	4		31.000	13	4	
30.494	8	5		30.861	14	5	
30.072	30	3		30.162	25	3	
28.466	16	2		28.635	13	2	
28.190	17	1		28.541	11	1	

<i>Machos 0.0001</i>				<i>Longitud Condilobasal (LOCO)</i>			
				<i>Hembras 0.0001</i>			
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>
27.580	20	4		28.007	14	5	
27.437	8	5		29.943	14	4	
27.128	30	3		27.158	25	3	
25.488	16	2		25.359	11	1	
24.965	17	1		25.258	13	2	

<i>Machos 0.0001</i>				<i>Longitud Palatal (LOPA)</i>			
				<i>Hembras 0.0001</i>			
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>
13.738	8	5		14.050	14	5	
13.710	20	4		13.850	14	4	
13.443	30	3		13.396	26	3	
12.694	17	2		12.623	13	2	
12.459	17	1		12.617	12	1	

<i>Machos 0.0001</i>				<i>Longitud Nasaes (LONA)</i>			
				<i>Hembras 0.0001</i>			
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>
11.777	20	4		11.936	14	5	
11.775	8	5		11.914	14	4	
11.462	30	3		11.394	26	3	
10.518	17	2		10.542	13	2	
10.217	18	1		10.446	12	1	

Cuadro 1 (continuación)

<i>Machos 0.0001</i>				<i>Longitud del Rostro (LORO)</i>			
				<i>Hembras 0.0001</i>			
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>
8.982	20	4		9.057	14	5	
8.881	8	5		9.025	14	4	
8.655	30	3		8.575	26	3	
7.859	17	2		7.919	13	2	
7.614	18	1		7.758	12	1	

<i>Machos 0.0001*</i>				<i>Anchura anterior de los Nasales (ANNA)</i>			
				<i>Hembras 0.0201</i>			
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>
3.0750	8	5		3.2036	14	5	
3.0700	20	4		3.0250	14	4	
2.9471	17	2		3.0038	26	3	
2.9467	30	3		2.8667	12	1	
2.7972	18	1		2.8423	13	2	

<i>Machos 0.3862</i>				<i>Anchura posterior de los Nasales (ANNAP)</i>			
				<i>Hembras 0.0001</i>			
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>
1.8875	20	4		1.9643	14	4	
1.8744	17	2		1.9071	14	5	
1.8233	30	3		1.8577	26	3	
1.8280	18	1		1.8042	12	1	
1.7937	8	5		1.7885	13	2	

<i>Machos 0.0001</i>				<i>Anchura cigomática (ANCI)</i>			
				<i>Hembras 0.0001</i>			
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>
15.137	20	4		15.304	14	4	
14.925	8	5		15.157	14	5	
14.855	30	3		14.771	26	3	
14.165	17	2		14.280	13	2	
13.906	18	1		14.058	12	1	

Cuadro 1 (continuación)

<i>Machos 0.0001</i>				<i>Anchura caja craneana (ANCC)</i> <i>Hembras 0.0001</i>			
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>
14.350	8	5		14.397	14	5	
14.347	30	3		14.386	14	4	
14.297	20	4		14.140	25	3	
13.918	17	2		13.973	13	2	
13.700	18	1		13.833	12	1	

<i>Machos 0.0023</i>				<i>Anchura interorbital (ANIN)</i> <i>Hembras 0.0020</i>			
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>
4.2750	8	4		4.2679	14	5	
4.2500	30	5		4.1464	14	4	
4.1850	20	3		4.1231	26	3	
4.1206	17	2		4.0731	13	2	
4.0400	18	1		3.9750	12	1	

<i>Machos 0.3287</i>				<i>Anchura máxima frontal (AMF)</i> <i>Hembras 0.8704</i>			
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>
6.731	8	5		6.506	26	3	
6.462	17	2		6.389	14	4	
6.367	20	4		6.383	12	1	
6.362	30	3		6.365	13	2	
6.358	18	1		6.364	14	5	

<i>Machos 0.0488</i>				<i>Altura craneal (ALCR)</i> <i>Hembras 0.4295</i>			
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>
11.144	8	5		11.114	14	4	
11.071	19	4		11.025	25	3	
10.978	30	3		10.909	11	1	
10.875	16	1		10.907	14	5	
10.794	16	2		10.904	13	2	

Cuadro 1 (continuación)

<i>Machos 0.0001</i>				<i>Longitud de la Mandíbula (LOMA)</i>			
				<i>Hembras 0.0001</i>			
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>
14.338	8	5		14.732	14	5	
14.066	20	4		14.500	14	4	
13.730	30	3		13.785	26	3	
13.203	17	2		13.308	12	1	
13.053	18	1		13.273	13	2	
<i>Machos 0.0001</i>				<i>Altura Mandibular (ALMA)</i>			
				<i>Hembras 0.0001</i>			
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>
6.980	20	4		7.286	14	5	
6.906	8	5		7.154	14	4	
6.788	30	3		6.929	26	3	
6.265	17	2		6.438	13	2	
6.144	18	1		6.350	12	1	
<i>Machos 0.0544</i>				<i>Hilera Mandibular de Dientes (HMMD)</i>			
				<i>Hembras 0.6099</i>			
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>
4.8933	30	3		4.8964	14	4	
4.8350	20	4		4.8917	12	1	
4.8324	17	2		4.8692	13	2	
4.7972	18	1		4.8635	26	3	
4.7187	8	5		4.8214	14	5	
<i>Machos 0.6927</i>				<i>Hilera Maxilar de Dientes (HMXD)</i>			
				<i>Hembras 0.0006</i>			
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>
4.4361	18	1		4.4375	12	1	
4.4083	30	3		4.3607	14	4	
4.3925	20	4		4.3577	26	3	
4.3706	17	2		4.3538	13	2	
4.3375	8	5		4.2036	14	5	

Cuadro 1 (continuación)

<i>Machos 0.0001</i>				<i>Altura del Rostro (ALRO)</i>				<i>Hembras 0.0001</i>			
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>
3.4375	8	5		3.4500	14	5		3.4500	14	5	
3.2950	20	4		3.3679	14	4		3.3679	14	4	
3.2333	30	3		3.2615	26	3		3.2615	26	3	
2.9222	18	1		2.9923	13	2		2.9923	13	2	
2.9206	17	2		2.9542	12	1		2.9542	12	1	

<i>Machos 0.0001</i>				<i>Anchura a través de molares (M3M3)</i>				<i>Hembras 0.0001</i>			
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>
5.2938	8	5		5.2464	14	5		5.2464	14	5	
5.1150	20	4		5.1536	14	4		5.1536	14	4	
4.9317	30	3		4.9769	26	3		4.9769	26	3	
4.8176	17	2		4.8115	13	2		4.8115	13	2	
4.8139	18	1		4.7875	12	1		4.7875	12	1	

<i>Machos 0.2332</i>				<i>Longitud Frontal (LOFR)</i>				<i>Hembras 0.0173</i>			
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>
8.677	20	4		8.832	14	4		8.832	14	4	
8.544	8	5		8.740	26	3		8.740	26	3	
8.533	30	3		8.625	14	5		8.625	14	5	
8.488	17	2		8.550	13	2		8.550	13	2	
8.336	18	1		8.250	12	1		8.250	12	1	

<i>Machos 0.0001</i>				<i>Longitud Foramen (LOFO)</i>				<i>Hembras 0.0001</i>			
<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>	<i>Media</i>	<i>N</i>	<i>Edad</i>	<i>Grupos Duncan</i>
6.140	20	4		6.622	14	5		6.622	14	5	
6.038	30	3		6.196	14	4		6.196	14	4	
5.812	8	5		5.917	26	3		5.917	26	3	
5.592	18	1		5.742	12	1		5.742	12	1	
5.591	17	2		5.554	13	2		5.554	13	2	

*Enseguida del sexo, en cada carácter aparece la probabilidad a la que el valor de F del ANOVA es significativo.

Cuadro 2

VARIACIÓN SEXUAL SECUNDARIA, M = MACHOS
H = HEMBRAS

Variable	Edad 1	Edad 2	Edad 3	Edad 4	Edad 5
LT	0.1039	0.7520	0.4578	0.2783	0.0008
LC	0.700	0.8664	0.8747	0.1409	0.0229
LP	0.3633	0.1867	0.1044	0.7837	0.0816
LOF	0.1296	0.6057	0.6851	0.6904	0.8577
LOCR	0.3191	0.6327	0.6927	0.1247	0.2891
LOCO	0.3263	0.5840	0.8977	0.0844	0.0661
LOPA	0.4233	0.7017	0.7226	0.2140	0.0615
LONA	0.3408	0.8314	0.6694	0.3514	0.3127
LORO	0.4310	0.7177	0.5651	0.7132	0.2898
ANNA	0.2965	0.0958	0.2260	0.4760	0.1490
ANNAP	0.9837	0.1493	0.4453	0.1309	0.0897
ANCI	0.3660	0.7797	0.5222	0.0780	0.3888
ANCC	0.3806	0.6563	0.3620	0.2957	0.7289
ANIN	0.2069	0.4369	0.2622	0.0647	0.7858
AMF	0.8605	0.5610	0.3398	0.8832	0.1203
ALCR	0.8291	0.3874	0.5933	0.6507	0.2284
LOMA	0.4664	0.7938	0.7456	0.0143	0.2164
ALMA	0.2136	0.1762	0.2643	0.0120	0.0149
HMMD	0.1585	0.4544	0.3881	0.2173	0.2043
HMXT	0.9826	0.7277	0.2265	0.6167	0.0811
ALRO	0.7401	0.4674	0.6797	0.3481	0.9020
M3M3	0.6765	0.9455	0.5560	0.6957	0.7176
LOFR	0.6794	0.7441	0.0492	0.2704	0.6965
LOFO	0.2757	0.7497	0.1819	0.6429	0.0015

Edad 1 n = 18M; 12H Edad 2 n = 17M; 13 H Edad 3 n = 30M; 26H.
Edad 4 n = 20M; 14H Edad 5 n = 8M; 14H.

Cuadro 3

VARIACIÓN DEL SEXO Y LA EDAD AL MISMO TIEMPO CONSIDERANDO LAS EDADES 3,
4 Y 5. P = SIGNIFICANCIA DE LA VARIACIÓN; P-S = VARIACIÓN DEBIDA AL SEXO;
P-E - VARIACIÓN DEBIDA A LA EDAD Y P-S Y E = VARIACIÓN DEBIDA AL SEXO
Y LA EDAD JUNTOS

Variable	N	P	P-S	P-E	P-S y E
LT	111	0.0002	0.0002	0.0224	0.0078
LC	110	0.0055	0.0053	0.0171	0.0354
LP	113	0.0131	0.9196	0.0045	0.1287
LOF	113	0.0750			
LOCR	109	0.0017	0.0856	0.0003	0.6154
LOCO	111	0.0005	0.0650	0.0002	0.3168
LOPA	112	0.0001	0.1270	0.0001	0.2308
LONA	112	0.0014	0.4629	0.0001	0.5382
LORO	112	0.0010	0.6151	0.0001	0.5114
ANNA	112	0.0013	0.2116	0.0021	0.2051
ANNAP	112	0.0598	0.0226	0.0412	0.5867

Cuadro 3 (continuación)

<i>Variable</i>	<i>N</i>	<i>P</i>	<i>P-S</i>	<i>P-E</i>	<i>P-S y E</i>
ANCI	112	0.0029	0.2715	0.0004	0.2837
ANCC	111	0.7743			
ANIN	112	0.0622			
AMF	112	0.4854			
ALCR	110	0.4490			
LOMA	112	0.0001	0.2030	0.0001	0.2877
ALMA	112	0.0016	0.0037	0.1090	0.4614
HMMD	112	0.0417	0.1329	0.0134	0.1315
HMXT	112	0.0094	0.0376	0.0275	0.5206
ALRO	112	0.0395	0.4477	0.0067	0.8796
M3M3	112	0.0012	0.8377	0.0001	0.8121
LOFR	112	0.2069			
LOFO	112	0.0072	0.0946	0.0287	0.0087

Cuadro 4

VARIACIÓN DEL SEXO Y LA EDAD AL MISMO TIEMPO CONSIDERANDO SÓLO LAS EDADES 4 Y 5. P = SIGNIFICANCIA DE LA VARIACIÓN; P-S = VARIACIÓN DEBIDA AL SEXO; P-E - VARIACIÓN DEBIDA A LA EDAD Y P-S Y E = VARIACIÓN DEBIDA AL SEXO Y LA EDAD JUNTOS

<i>Variable</i>	<i>N</i>	<i>P</i>	<i>P-S</i>	<i>P-E</i>	<i>P-S y E</i>
LT	56	0.0017	0.0005	0.1041	0.0244
LC	54	0.0035	0.0029	0.0124	0.0786
LP	57	0.0048	0.2433	0.0004	0.4423
LOF	57	0.4882	0.7437	0.1678	0.5383
LOCR	54	0.3110			
LOCO	56	0.0722			
LOPA	56	0.0332	0.0193	0.2303	0.3616
LONA	56	0.5705			
LORO	56	0.6910			
ANNA	56	0.0752			
ANNAP	56	0.0707			
ANCI	56	0.2586			
ANCC	56	0.6881			
ANIN	56	0.1790			
AMF	56	0.2512			
ALCR	55	0.3150			
LOMA	56	0.0127	0.0134	0.1256	0.9036
ALMA	56	0.0013	0.0002	0.6772	0.1460
HMMD	56	0.0935	0.0662	0.0333	0.6391
HMXT	56	0.0229	0.0981	0.0357	0.3040
ALRO	56	0.1983			
M3M3	56	0.3716			
LOFR	56	0.4195			
LOFO	56	0.0262	0.0115	0.0882	0.0524

Cuadro 5

COEFICIENTE DE VARIACIÓN

MACHOS

<i>Variable</i>	<i>Edad 1.</i>	<i>Edad 2</i>	<i>Edad 3.</i>	<i>Edad 4</i>	<i>Edad 5</i>
LT	7.42	7.51	4.83	6.09	7.17
LC	7.10	7.46	7.38	4.37	8.15
LP	3.34	4.47	5.20	3.44	3.08
LOF	7.52	7.07	9.42	5.28	7.02
LOCR	3.68	3.67	2.48	2.29	1.44
LOCO	3.57	3.65	3.05	2.17	1.48
LOPA	3.95	4.15	3.64	2.40	2.13
LONA	6.24	4.69	4.34	3.31	3.10
LORO	5.62	6.28	4.92	3.85	2.52
ANNA	5.40	6.36	6.79	5.40	3.37
ANNAP	10.82	8.93	9.44	8.01	8.49
ANCI	3.39	3.10	3.68	1.85	2.03
ANCC	3.20	2.57	7.61	1.79	1.55
ANIN	2.34	4.33	4.81	4.88	4.12
AMF	7.01	7.04	7.83	5.82	9.30
ALCR	3.73	3.31	3.06	1.83	2.71
LOMA	7.09	5.67	4.14	3.77	5.74
ALMA	7.67	6.26	5.45	3.02	5.80
HMMD	4.43	2.81	2.77	2.93	3.30
HMXT	4.23	3.03	4.04	4.65	4.26
ALRO	8.33	9.87	7.41	7.83	5.86
M3M3	3.18	5.29	4.45	6.17	5.68
LOFR	5.32	6.15	4.75	5.08	5.15
LOFO	6.93	6.10	5.71	5.38	4.38

Edad 1 n = 18; Edad 2 n = 17; Edad 3 n = 30; Edad 4 n = 20; Edad 5 n = 8

HEMBRAS

<i>Variable</i>	<i>Edad 1</i>	<i>Edad 2</i>	<i>Edad 3</i>	<i>Edad 4</i>	<i>Edad 5</i>
LT	8.33	3.48	5.48	4.63	4.74
LC	6.53	4.34	6.07	4.06	8.88
LP	2.62	2.05	4.92	5.66	2.56
LOF	8.70	6.82	7.06	5.81	9.02
LOCR	4.19	2.72	3.10	2.39	2.87
LOCO	4.19	5.15	3.21	2.02	2.75
LOPA	4.33	3.62	3.71	2.15	2.75
LONA	6.03	4.51	5.92	3.77	2.86
LORO	7.24	4.82	7.03	3.34	4.66
ANNA	7.22	4.53	4.61	6.51	7.10
ANNAP	8.50	9.21	8.64	6.50	7.26
ANCI	2.87	2.64	2.73	1.52	4.64
ANCC	2.43	2.16	2.02	1.45	2.35
ANIN	5.24	3.46	5.02	4.03	3.00
AMF	3.75	6.76	9.55	7.64	6.84
ALCR	3.57	2.82	2.77	3.05	4.44

Cuadro 5 (continuación)

<i>Variable</i>	<i>Edad 1</i>	<i>Edad 2</i>	<i>Edad 3</i>	<i>Edad 4</i>	<i>Edad 5</i>
LOMA	7.01	5.15	4.96	2.73	4.21
ALMA	5.79	3.94	8.01	2.02	3.70
HMMD	1.84	2.60	2.44	2.82	3.87
HMXT	3.04	2.87	2.79	3.19	3.63
ALRO	9.28	7.62	8.24	4.34	6.92
M3M3	3.94	4.55	5.11	4.26	5.45
LOFR	8.36	5.73	4.09	3.61	5.51
LOFO	5.56	4.95	5.43	5.93	3.97

Edad 1 n = 12; Edad 2 n = 13; Edad 3 n = 26; Edad 4 n = 14; Edad 5 n = 14.

Segundo grupo

Las medias que variaron un poco para hembras y machos dentro de las cinco categorías de edad son diez: LP, LOF, ANNA, ANCC, ANIN, LOMA, ALMA, ALRO, M3M3 y LOFO. Para hembras en ANNAP y para machos en ALCR, también hay poca variación significativa.

Tercer grupo

Sólo en cuatro caracteres para ambos sexos, AMF, HMMD, HMXD y LOFR (ANNAP para machos y ALCR para hembras) no se presentan diferencias significativas en cada edad; prácticamente no hay variación indicativa. Son los únicos casos en donde la edad 1 no se separa completamente de las edades 4 y 5, por lo que todas las edades se consideran un grupo. HMMD y HMXD también son los únicos caracteres en los cuales, para ambos sexos, así como para hembras en AMF y ALCR y para los machos en ANNAP, la edad 5 es la de más bajo valor, siendo las mismas ocasiones (excepto para machos en AMF) en los cuales no se presentan diferencias significativas en cada categoría de edad. En los demás caracteres para ambos sexos, la edad 1 presenta los valores de las medias más bajos y aumentan progresivamente de acuerdo con la categoría de edad, de tal manera que los valores más altos se tienen en la edad 5.

Variación sexual secundaria

Mediante pruebas *t* de Student se compararon los machos y las hembras de las cinco clases de edad para conocer si hay diferencia significativa entre las

medias de los 24 caracteres examinados. En la edad 1 y 2 ningún carácter resultó significativo (cuadro 2). De la edad 3, sólo en LOFR las hembras mostraron ser más grandes que los machos a razón de 0.0492. En la edad 4 las hembras son proporcionalmente más grandes que los machos en los siguientes dos caracteres: LOMA con 0.0143 y ALMA con 0.0120. Con respecto a la edad 5, sólo en LT, LC, ALMA y LOFO las hembras resultaron ser proporcionalmente más grandes que los machos en razón de 0.0008, 0.0229, 0.0149 y 0.0015, respectivamente.

Por lo que respecta a la variación, considerando el sexo y la edad juntos y tomando en cuenta las edades 3, 4 y 5, se encontraron diferencias significativas en 18 caracteres, de los cuales hay diferencias en 17 debido a la edad, cinco debido al sexo y tres debido al sexo y a la edad juntos (cuadro 3). Tomando en cuenta sólo las edades 4 y 5, hay diferencia significativa en ocho caracteres de los cuales seis se deben al sexo, tres a la edad y dos al sexo y a la edad juntos (cuadro 4).

Variación individual

El coeficiente de variación (CV) de los 24 caracteres para todos los individuos por categoría de edad mostró un comportamiento muy similar para ambos sexos. Además, indicó que todos los caracteres presentan una variación normal dentro de lo esperado (cuadro 5), similar a otras especies de *Peromyscus*, excepto LT en machos (menos en edad 3 y 4), LC (menos en la edad 4), LOF (menos en la edad 4), ANNAP, AMF (menos en la edad 1 en hembras) y ALRO, en los cuales su CV es mayor (> 7.0) que en todos los demás.

Además de los caracteres y edades mencionados anteriormente, en la edad 1 LORO, ANNA, LOMA y ALMA, en la edad 3 LORO y ALMA y en la edad 5 ANNA, también presentan variación alta. Los valores de CV de todos los caracteres tienden a ser más altos para las clases de edad 1 y 2 que para las clases de edad 4 y 5. También se observa una tendencia a presentar mayor variación en los caracteres somáticos, luego en los mandibulares y en menor grado en los craneales.

Discusión

El patrón de crecimiento en las medidas somáticas de *P. d. amplus* es similar al de *P. truei* (Hoffmeister, 1951), siendo LP el primero que alcanza su desarrollo. Les siguen LOF, LC y por último LT. En estas cuatro características se encontró que de la edad 4 a la 5 (para hembras) y de la 3 a la 4 o 5 (para machos) no existe un aumento estadísticamente significativo, posiblemente debido a que los individuos una vez que alcanzan el estado adulto dejan de crecer.

Por lo que respecta al cráneo, presenta un mayor crecimiento longitudinalmente, que se hace más marcado en la región anterior (cuadro 1). El cráneo juvenil es globoso y de rostro corto, en tanto que el del adulto tiende a ser menos globoso y es de rostro largo. Un patrón semejante lo presenta *P. truei* (Hoffmeister, 1951).

Los resultados muestran que la talla aumenta progresivamente junto con la edad, de tal forma que el tamaño más pequeño corresponde a los individuos más jóvenes y el más grande a los más adultos.

En las hembras los caracteres examinados alcanzan su desarrollo más o menos a la edad 4 y en los machos a la edad 3; es en estas edades donde la mayoría de sus caracteres alcanzan un desarrollo completo (cuadro 1). Para las hembras sucede en 14 de 24 caracteres, y sólo en una (ANNA) muestra aumento entre las edades 4 y 5; en los machos 12 caracteres del total de 24 alcanzan su desarrollo a la edad 3, y en ninguno se observa aumento de la edad 3 a las edades 4 o 5. Por ello se considera que los machos alcanzan el estado adulto antes (edad 3) que las hembras, las cuales lo alcanzan a la edad 4.

Es probable que los componentes de esta muestra no tuvieron condiciones adversas fuertes; tal vez las hembras, al tener mayores requerimientos para reproducirse, necesitaron invertir más tiempo para completar dichos requerimientos, y por ello alcanzaron el estado adulto a la edad 4; no así los machos, que al parecer necesitaron menos requisitos y, por lo tanto, menos tiempo para alcanzar el estado adulto a la edad 3.

Con respecto a la variación sexual secundaria, casi totalmente en los 24 caracteres y en las 5 categorías de edad se observó un comportamiento de no significancia. Las edades 1 y 2 no presentan ningún carácter dimórfico; en la edad 3 sólo LOFR es significativo; para la edad 4 LOMA y ALMA, y en la edad 5 LT, LC, ALMA y LOFO. En suma, únicamente en siete casos aislados (esto es, que no es constante en las cinco categorías de edad para un carácter) se encontraron valores significativos.

Esta muestra de *P. d. amplus* no presenta variación sexual secundaria suficiente para separar los sexos. Machos y hembras pueden ser combinados en un análisis posterior de variación geográfica, lo que concuerda con lo mencionado por otros autores para *P. difficilis* (Diersing 1976, Diersing y Hoffmeister 1974), así como para otras especies del género: Cockrum (1954) para *P. leucopus*; Fox (1948) para *P. maniculatus*; Schmidly (1972, 1973) para *P. pectoralis* y *P. boylii*, Schmidly *et al.*, (1985) para *P. hooperi*; Legg (1978) para *P. eremicus* y Hoffmeister (1951) para *P. truei*. Esto confirma que el grado de dimorfismo sexual secundario en roedores varía de pobre a moderado, planteamiento propuesto por Rall (1977).

Al encontrar diferencias significativas, principalmente debido a la edad (cuadro 3) en el grupo de machos y hembras de las edades 3, 4 y 5, se considera que no es un grupo homogéneo, y no obstante que los machos alcanzan su desarrollo a la edad 3, para estudios posteriores se deberán

considerar sólo las clases de edad 4 y 5, lo que se ratifica por no encontrar diferencias significativas suficientes debidas a la edad en el grupo de ambos sexos y las edades 4 y 5. Sólo se encontraron diferencias significativas debidas a la edad en LC, LP, HMMD y HMXT. También se ratifica la ausencia de dimorfismo sexual, ya que en grupos de edades 3, 4 y 5 así como al considerar sólo las categorías de edad 4 y 5 las diferencias debidas al sexo son muy bajas (cuadros 3 y 4).

Como lo muestra el cuadro 5, los caracteres somáticos presentan CV más alto que los mandibulares y craneales. Este resultado bien podría deberse al hecho de que son menos aproximadas, menos exactas y, además, por ser tomadas por diferentes personas, pues en una muestra de ejemplares generalmente intervienen varios preparadores. No sucede lo mismo con los demás caracteres, que en este caso fueron tomados por una sola persona (Salvador Gaona). En estudios posteriores de variación no geográfica y geográfica se deberán tomar primero, en orden de importancia, caracteres craneales, después mandibulares y por último somáticos, pudiendo eliminar para análisis futuros de variación o taxonómicos a LT, LC, LOF, ANNAP, AMF y ALRO.

Existe una menor variación individual, por un lado en las medidas craneales y por otro lado en las clases de edad 4 y 5 (así como la 3 para machos); esto último podría deberse a que los adultos, precisamente por alcanzar su desarrollo, son más estables en su crecimiento, no así los individuos de las clases de edad 1 y 2 que presentan un crecimiento variable por los diversos factores que los afectan. En estos caracteres y en estas edades representan más las características de la población y dan más información sobre su morfometría y, como consecuencia, sobre su biología. El comportamiento de la variación individual es similar al encontrado para otras especies de *Peromyscus* (Hoffmeister, 1951; Schmidly, 1972; Schmidly *et al.*, 1985). La variación individual fue la esperada, no alta, para todas las medidas (menos las seis mencionadas anteriormente), lo cual nos indica que se trabajó con una muestra homogénea que pertenece a una población.

Agradecimientos

Agradezco a los compañeros del Laboratorio de Mastozoología de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa que coadyuvaron a la obtención de los ejemplares utilizados en este estudio, bajo los proyectos "Sistemática y zoogeografía de los mamíferos de Puebla" y "Distribución y abundancia de los mamíferos del Eje Volcánico Transverso", en especial al doctor José Ramírez Pulido, responsable de dichos proyectos; a los colegas del entonces Departamento de Prehistoria, hoy Subdirección de Servicios Académicos del Instituto Nacional de Antropología e Historia que dentro del programa "Cuen- cas Endorreicas" realizaron colectas de la zona y en especial por la invitación

a participar en este volumen; a los colegas del Laboratorio de Cordados de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional que, junto con el INAH y después bajo el proyecto "Topotipos de México" llevaron a cabo colectas en el lugar; al M. en C. Ticul Álvarez, responsable de la colección de mamíferos de la ENCB-IPN por permitir la revisión del material a su cargo. Gracias al biólogo Matías Martínez Coronel por sus sugerencias y su valiosa ayuda con el programa estadístico SAS y a la bióloga Yólotl Palacios Golzarri por su ayuda y el tiempo dedicado a la realización de este trabajo.

Bibliografía

- Carleton, N. D. 1989. Systematics and Evolution. P. 7-141 in Advances in the study of *Peromyscus* (Rodentia) Edited by G. Kirkland Jr. and J. N. Layne (eds.), Texas Tech University Press, Lubbock, Tex.
- Cockrum, E. L. 1954. Non-geographic variation in cranial measurements of wild-taken *Peromyscus leucops noveboracensis*. Journal of Mammalogy, 35: 367-375.
- Diersing, V. E. 1976. An analysis of *Peromyscus difficilis* from the Mexican-United States Boundary area. Proceedings of the Biological Society of Washington. 89: 451-466.
- Diersing, V. E. and D. F. Hoffmeister. 1974. The rock mouse, *Peromyscus difficilis*, in western Texas. The Southwestern Naturalist, 19: 213.
- Fox, W. 1948. Variation in deer-mouse (*Peromyscus maniculatus*) along the lower Columbia River. American Midland Naturalist, 40: 420-452.
- Hall, E. R. 1981. The Mammals of North America. John Wiley and Sons, New York. Vol. 1: + 600 + 90 Vol. 2: + 601-1181 + 90.
- Hoffmeister, D. F. 1951. A taxonomic and evolutionary study of the piñon mouse, *Peromyscus truei*. Illinois Biological Monographs, 21: 1-104.
- Hooper E. T. y G. G. Musser. 1984. Notes on classification of the rodent genus *Peromyscus*. Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan, 635: 1-13.
- Koh H. S. y R. L. Peterson. 1983. Systematic studies of deer mice, *Peromyscus maniculatus* Wagner (Cricetidae, Rodentia): analysis of age and secondary sexual variation in morphometric characters. Canadian Journal of Zoology. 61: 2618-2628.
- Legg, R. G. 1978. Geographic variation in the cactus mouse *Peromyscus eremicus* (Rodentia: Muridae). Unpublished PhD dissertation, Texas A & M University, College Station, 196 pp.
- Mayr, E. 1963. Animal species and evolution. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.
- Osgood, W. H. 1909. Revision of the mice of the American genus *Peromyscus*. North American Fauna, 28: 1-285.

- Ralls, K. 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. *American Naturalist*, 111: 917-938.
- SAS Institute Inc. 1985. SAS User's Guide: Statistics. Ver. 5 Edition Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Schmidly, D. J. 1972. Geographic variation in the white-ankled mouse, *Peromyscus pectoralis*. *The Southwestern Naturalist*, 17: 113-138.
- . 1973. Geographic variation and taxonomy of *Peromyscus boylii* from Mexico and the southern United States. *Journal of Mammalogy*, 54: 111-130.
- Schmidly D. J., M. R. Lee, W. S. Modi y E. G. Zimmerman. 1985. Systematics and notes on the biology of *Peromyscus hooperi*. *Occasional papers. The Museums Texas Tech University*, 97: 1-90.
- Secretaría de Programación y Presupuesto. 1987. Síntesis geográfica. Nomenclator y Anexo Cartográfico del Estado de Puebla. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México, D. F., 56 pp.

Anexo 1

Lista de las nueve localidades de donde provienen los ejemplares de *Peromyscus difficilis amplius* estudiados en este trabajo.

M = número de ejemplares machos

H = número de ejemplares hembras

T = total de ejemplares

Núm. localidad	M	H	T	Museo
Veracruz				
1. 11 km NW El Limón, 2 500 m	19	16	35	ENCB
2. 2 km N Totalco, 2 370 m	23	20	43	UAM-I
3. 3 km SE Totalco, 2 600 m	1	2	3	ENCB
Puebla				
4. 1.6 km NE Alchichica, 2 420 m	0	1	1	ENCB
5. Ladera N, Laguna Alchichica 2 370 m	16	19	35	ENCB
6. 7.1 km S, 1.5 km W San José Alchichica	0	1	1	ENCB
7. 8.2 km S, 9 km W San José Alchichica	22	15	37	ENCB
8. 6 km S San José Alchichica	11	4	15	ENCB
9. 6 km S, 8 km W San José Alchichica	3	2	5	ENCB

Anexo 2

Longitud máxima del cráneo (LOCR): distancia considerada desde el margen anterior de los huesos nasales hasta la proyección más posterior del occipital. Longitud condilobasal (LOCO): distancia desde la cara anterior de los incisivos hasta la proyección posterior de los cóndilos occipitales. Longitud palatal (LOPA): distancia desde la cara anterior de los incisivos hasta el borde posterior del paladar. Longitud de los nasales (LONA): distancia entre el borde anterior y posterior del hueso nasal.

Longitud del rostro (LORO): distancia de la parte posterior del maxilar donde se junta con el jugal hasta el borde anterior del nasal. Anchura anterior de los nasales (ANNAA): anchura máxima de los nasales en su extremo anterior. Anchura posterior de los nasales (ANNAP): anchura máxima tomada por delante de los márgenes del canal infraorbital. Anchura cigomática (ANCI): anchura máxima a través del arco cigomático. Anchura de la caja craneana (ANCC): anchura máxima de la caja craneana tomada entre los márgenes posteriores del arco cigomático. Anchura interorbital (ANIN): anchura mínima entre los huesos frontales. Anchura máxima del frontal (AMF): anchura máxima a través de los frontales. Altura del cráneo (ALCR): distancia tomada desde la proyección más ventral de las bulas timpánicas a la proyección más dorsal de la caja craneana. Longitud de la mandíbula (LOMA): distancia medida desde la base posterior del alveolo de los molares (M3). Altura de las mandíbulas (ALMA): distancia medida desde la prominencia angular hasta la apófisis coronoides. Longitud de la hilera mandibular de dientes (HMMDF): longitud anterior del alveolo del primer molar hasta el margen posterior del alveolo del tercer molar inferior. Longitud de la hilera maxilar de dientes (HMXD): distancia desde el margen anterior del alveolo del primer molar hasta el margen posterior del alveolo del tercer molar. Altura del rostro (ALRO): distancia tomada desde la base del margen interno del alveolo del incisivo superior hasta el extremo anterior de los nasales. Anchura a través de los molares (M3M3): distancia entre el margen labial del alveolo de los molares (M3). Longitud del frontal (LOFR): distancia mayor desde el margen anterior hasta el margen posterior del frontal. Longitud del foramen (LOFO): distancia del borde anterior al posterior del foramen del paladar.

La alimentación de *Tyto alba* en la Ciénaga de Chapala, Michoacán, México

José Juan Hernández Chávez*

Resumen

Con objeto de contribuir al conocimiento de la alimentación de *Tyto alba* se analizaron 705 egagrópilas, colectadas durante dos temporadas (marzo y septiembre de 1990) en tres localidades situadas en el área de la Ciénaga de Chapala, Michoacán, México; se encontraron 19 *taxa* de mamíferos, un número no determinado de aves (al menos dos formas), un anfibio (no determinado) y un invertebrado (cangrejo) que suman un total de 2 056 presas. Se estudian exclusivamente los mamíferos que sumaron 2 030 presas de cinco Órdenes, siendo los roedores los mejor representados; se analizaron las categorías de peso y se observó que casi tres cuartas partes de ellas pesan entre 5 y 27 g; asimismo, se estudió la composición por edades relativas apreciándose que, en términos generales, los individuos subadultos y adultos son los más frecuentemente consumidos. Finalmente, al comparar las abundancias relativas entre las localidades se observó que *Peromyscus maniculatus*, *Bayomys taylori* y *Sigmodon mascotensis* son las presas más depredadas, con porcentajes similares entre las temporadas, pero presentando una drástica variación entre una localidad y otra.

Abstract

In order to increase the knowledge about the feeding pattern of the barn owl, *Tyto alba*, it was analyzed 705 owl pellets collected during two seasons (1990) from three localities around la Ciénaga de Chapala, Michoacán, México. It was found 19 mammalian *taxa*, an unknown number of bird species (at least two kinds), one unknown amphibian, and one invertebrate (crabs), for a total of 2056 preys. There were 2 030 mammals from five Orders, with the rodents as the most abundant. The weight categories of mammal preys were analyzed, finding that almost three fourths of the preys weighted between 5 and 27 g; also, the relative age composition was studied, finding that in general subadult and adult individuals are the most preyed upon. Finally, comparing the relative abundance of mammals between localities, it looks

* Laboratorio de Cordados Terrestres, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional.

like *Peromyscus maniculatus*, *Baiomys taylori* and *Sigmodon mascotensis* are the most frequently preyed with similar percentages between seasons, with drastic changes between localities.

Introducción

La lechuza de campanario (*Tyto alba*) es un depredador polífago que basa su dieta en el consumo de pequeños mamíferos y algunos otros pequeños vertebrados e invertebrados (López-Forment y Urbano, 1977). Después de la digestión de su presa la lechuza regurgita en forma de egagrópilas algunos tegumentos (plumas y pelos) y huesos, destacando por su preservación las mandíbulas y cráneos (Dodson y Wexlar, 1979). Este hecho hace posible que la fauna depredada por las lechuzas pueda ser estudiada a fondo, ya que es factible realizar determinaciones específicas usando los restos craneales y utilizar técnicas estadísticas para estimar el peso de las presas (Moyer *et al.*, 1984) o distinguir sexos por medio de la morfometría de la pelvis (Longland y Jenkins, 1987). Además, en los mamíferos la preservación de los dientes *in situ* posibilita la ubicación de los individuos dentro de intervalos de edad relativa.

Todo el caudal de información que es posible obtener del estudio de las egagrópilas ha permitido la realización de numerosos trabajos con diversos enfoques, como son: determinación de especies depredadas (Anderson y Nelson, 1960; Banks, 1965; Goodman, 1986; Mones, 1968; Twente y Baker, 1951) tafonomía de las presas (Andrews, 1960; Dodson y Wexlar, 1979; Hoffman, 1988) o aspectos ecológicos de la depredación (Campbell *et al.*, 1987; Fulk, 1976; Hendrick *et al.*, 1989; Longland y Jenkins, 1987; Saints-Girons, 1973), entre otros.

Aunque el estudio de las egagrópilas ha alcanzado gran desarrollo en otros países, en México, es más bien escaso y son pocas las publicaciones al respecto (Arroyo-Cabrales y Álvarez, 1990; Anderson, 1972; Anderson y Long, 1961; Anderson y Nelson, 1960; Baker, 1953; Baker y Alcorn, 1953; Banks, 1965; Flannery, 1967; Koopman y Martin, 1959; López-Forment y Urbano, 1977; Mones, 1968; Ramírez-Pulido y Sánchez-Hernández, 1972; Twente y Baker, 1951); de éstos, algunos tratan de manera somera aspectos ecológicos como la estructura de edades depredadas (Mones, 1968; Ramírez-Pulido y Sánchez-Hernández, 1972) y la abundancia relativa de las presas (Anderson y Long, 1961; Anderson y Nelson, 1960; López-Forment y Urbano, 1977).

Por lo antes expuesto, es claro que el conocimiento que se tiene sobre la alimentación y el papel regulador de *Tyto alba* en nuestro país es incipiente. Un sitio propicio para este estudio se encontró en la Ciénaga de Chapala, ya que se localizaron los lugares de descanso de varias lechuzas y se recuperaron las egagrópilas ahí depositadas. A esto se agrega la existencia de una buena representación de la mastofauna regional en las colecciones científicas, lo que facilita la determinación de los restos recuperados.

El estudio de este material persigue los siguientes objetivos: determinar los *taxa* de mamíferos presentes en las egagrópilas; conocer la abundancia relativa de cada especie por sitio, la edad relativa de cada taxón cuando fue depredado y el intervalo de peso más frecuentemente capturado por las lechuzas.

Material y métodos

Las egagrópilas se colectaron los días 12 y 13 de marzo y 17 y 18 de septiembre de 1990; en ambas ocasiones, todas las que se encontraron se guardaron en bolsas de plástico para su transporte al laboratorio. Las bolsas fueron introducidas a un congelador durante dos semanas con el objeto de matar a todos los organismos incluidos en ellas.

Cada egagrópila se disgregó manualmente, separándose únicamente los cráneos y mandíbulas de los mamíferos con excepción de un elemento poscraneal de murciélago. También se separaron elementos craneales de otras clases de vertebrados, así como los restos de invertebrados.

Los mamíferos fueron determinados a nivel específico con la ayuda de varios tratados (Anderson, 1972; Choate, 1970; Cornely *et al.*, 1981; Genoways, 1973; Hall, 1981; Hooper, 1952; Packard, 1960; Tate, 1933; Zimmerman, 1970) y por medio de la comparación con ejemplares colectados en los alrededores. Se sigue la nomenclatura de Hall (1981).

La evaluación de la edad relativa se realizó básicamente por medio del desgaste que presentan los molares; sin embargo, al consultar los tratados donde se aportan criterios al respecto (Birney, 1973; Choate, 1970; Cornely *et al.*, 1981; Davis *et al.*, 1962; Gardner, 1973; Genoways, 1973; Koh y Peterson, 1983; Olds y Anderson, 1987; Packard, 1960; Tate, 1933) se encontró que el número de intervalos de edad definidos varía de un taxón a otro, por lo que para tener una serie de parámetros lo más uniforme posible y aplicables a los *taxa* involucrados en este estudio, se recurrió a recopilar las características de desgaste comúnmente empleadas para la delimitación de intervalos de edad, observándose que en términos generales se consideran cuatro intervalos. Antes de aplicar estos criterios es necesario ubicar a los mamíferos en dos modalidades: la primera cuando se presentan cúspides en los molares; en esta situación se aplicaron los siguientes parámetros:

Juvenil. Los M3 y m3 no han brotado o no están en el mismo plano que los otros molares; en el caso de *Didelphis* y *Marmosa* son los M4 y m4 los que presentan estas características y en el caso de *Perognathus* son los PM3 y pm3.

Subadulto. Todos los molares tienen la superficie oclusal en un mismo plano; no presentan desgaste, o si se presenta éste es tenue y generalmente restringido a las cúspides del M3 y m3.

Adulto. Todos los molares están evidentemente desgastados, destacando los M3 y m3, pues es común que su patrón oclusal no sea observable. En el caso de *Oryzomys*, los M3 y m3 conservan restos de las cúspides labiales.

Adulto viejo. El patrón oclusal de los molares generalmente ha desaparecido, y se presenta sólo una banda de esmalte alrededor del molar.

En el segundo caso, cuando los molares no presentan cúspides, se aplicaron los siguientes criterios:

Juvenil. Los M3 y m3 no han brotado o no están en el mismo plano que los otros molares. En el caso de *Sylvilagus* también se incluyeron en este intervalo los ejemplares que tienen dientes de leche.

Subadulto. Todos los molares tienen la superficie oclusal en el mismo plano. En *Neotoma* la base de los ángulos reentrantes, en vista labial, no ha alcanzado el alveolo. En *Sigmodon* el patrón oclusal del M3 no presenta forma de letra "S".

Adulto. Se observa desgaste en los molares; en *Neotoma* la base de los ángulos reentrantes, en vista labial, rebasa el borde alveolar. En *Sigmodon* el patrón oclusal del M3 tiene forma de letra "S".

Adulto viejo. El patrón oclusal de los molares generalmente ha desaparecido, y se presenta sólo una banda de esmalte alrededor del molar. Una excepción a este carácter es *Sylvilagus*, donde el patrón oclusal se altera relativamente poco en el transcurso de su vida.

Para tener una estimación del peso (en gramos) de las especies depredadas en sus distintos intervalos de edad relativa, se hizo una comparación con ejemplares colectados en el área de estudio (en algunos casos se incluyeron ejemplares colectados en otras regiones, procurándose que fueran de la misma subespecie) cuyo peso es conocido. Estos ejemplares se ubicaron en un intervalo de edad relativa siguiendo los criterios ya señalados y así se obtuvo una tabla, donde se consigna para cada taxón, en cada intervalo de edad, el promedio de peso, el mínimo y máximo registrado, la desviación estándar y el número de ejemplares (n) medidos. Los datos de peso se obtuvieron de las etiquetas del ejemplar. Los resultados y análisis se realizaron tomando cada cueva por separado.

Área de estudio

Las egagrópilas se recogieron en tres localidades del estado de Michoacán (fig. 1):

1. Vista Hermosa. 1 570 m. Las egagrópilas se encuentran dentro de un cuarto de paredes altas en la ex Hacienda de Negrete; el techo de la estancia estaba parcialmente caído. La lechuza fue vista en el mes de septiembre.

2. 3 km E La Palma, 1550 m. Las regurgitaciones se hallaron en tres cuevas situadas en la base de la ladera oeste del cerro conocido por los

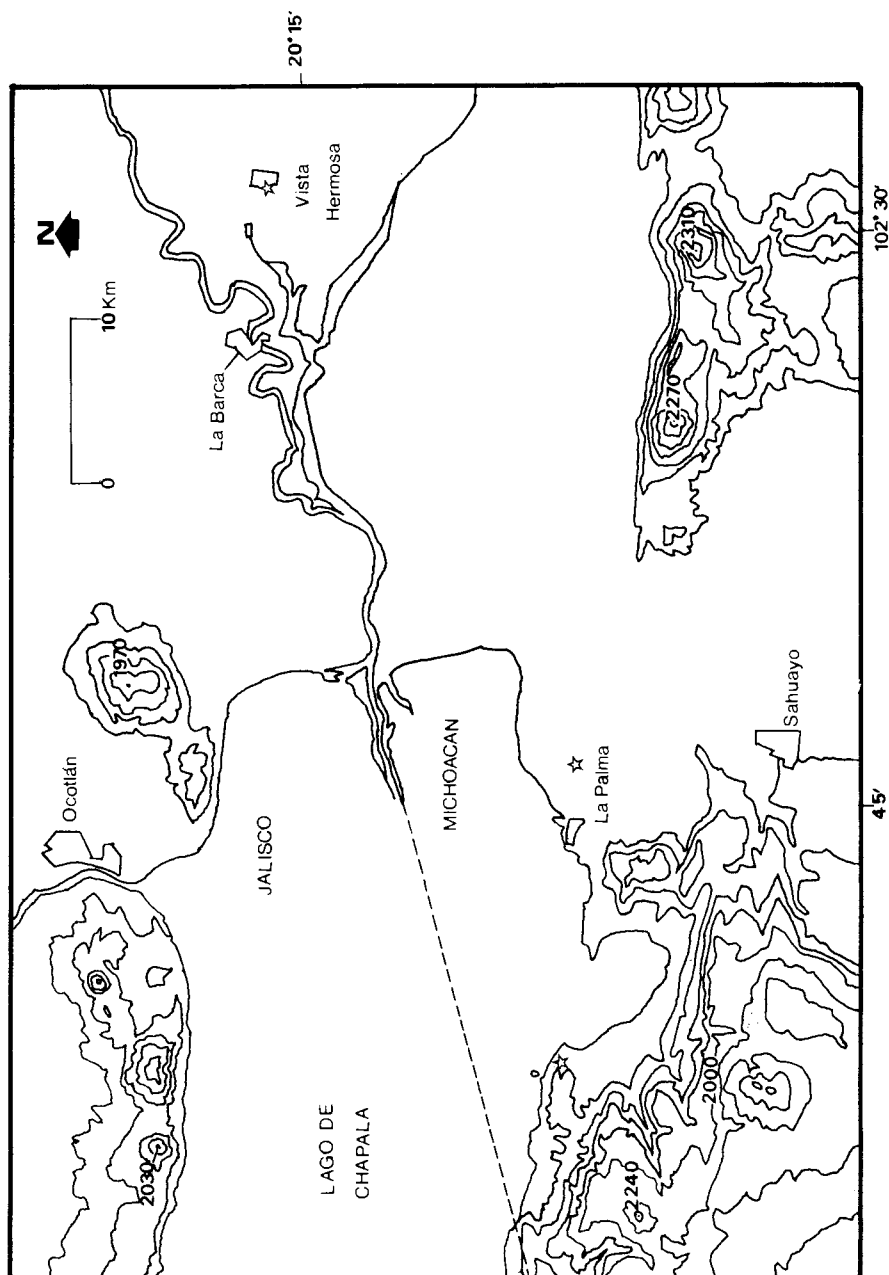


Figura 1. Mapa que muestra el área de estudio; las localidades analizadas están señaladas con una estrella.

lugareños como Cerrito Loco. En el mes de marzo se observaron tres lechuzas (una en cada cueva).

3. 12 km N, 16 km W Sahuayo, 1 520 m. En esta localidad las regurgitaciones se encontraban en la base de un pequeño peñasco, tanto en el suelo como en un par de agujeros excavados en su base, donde una rata nopalera (*Neotoma* sp.) las introduce para incorporarlas a su madriguera. En esta localidad no fue posible observar a la lechuza, por lo que su presencia se infirió por las plumas que se encontraron junto con las egagrópilas.

Las localidades de Vista Hermosa y La Palma se ubican en la Ciénaga de Chapala (Tamayo, 1987), la cual se ha desecado para su uso en agricultura. La localidad referida a Sahuayo se sitúa cerca de la orilla del lago de Chapala, en la pendiente de un cerro que forma parte de la sierra que limita la porción sur del lago.

La vegetación del área está constituida por tulares, que están restringidos a las orillas de cuerpos de agua, y por matorral subtropical que ocupa una amplia extensión en los alrededores del lago (Rzedowski y McVaugh, 1966). Sin embargo, actualmente buena parte de esta vegetación se encuentra modificada, ya que ha sido sustituida por extensas áreas cultivadas, principalmente sorgo y maíz, alrededor de los cuales se desarrolla vegetación arvense.

Resultados

Un total de 2 056 presas, contabilizadas básicamente por cráneos y algunas mandíbulas, fueron recuperadas en 705 egagrópilas de las tres localidades analizadas. Se observa que las presas con más frecuencia de captura son los mamíferos (98.7 por ciento), las aves están representadas por un 1.26 por ciento, en tanto que los anfibios y los crustáceos tienen una representación de 0.02 por ciento, respectivamente.

De la clase Mammalia, se encontraron un total de 2 030 presas de 19 especies, siendo el orden Rodentia el más depredado con un 93.2 por ciento del total; los otros órdenes depredados y sus porcentajes son:

Insectivora 5.5 por ciento, Lagomorpha 1.0 por ciento, Marsupialia 0.2 por ciento y Chiroptera 0.1 por ciento.

De las determinaciones específicas realizadas sólo la de *Molossus ater* fue hecha con elementos poscraneales (un fémur). Los restos recuperados del género *Liomys* se identificaron como *L. irroratus* con base en sus anchos pteriogoides (al menos la base de estos huesos, pues en general se encontraron rotos) y al mayor tamaño con respecto a *L. pictus* (Genoways, 1973). En las colectas realizadas en el área de estudio sólo se ha encontrado a *L. irroratus*; sin embargo, López-Forment y Urbano (1977) registran a *L. pictus* de regurgitaciones provenientes de la cueva D. B. C., situada a 5 km de Ocotlán, Jalisco, sitio relativamente cercano al área de estudio (fig. 1).

Aunque la predominancia de los roedores es consistente en todos los sitios y en ambas temporadas, la abundancia relativa de los *taxa* depredados en cada temporada y localidad son variables (fig. 2). No obstante, se observan ciertos patrones al comparar las gráficas de abundancia, ya que se encuentra que en las tres cuevas de La Palma más de la mitad de las presas totales son *Peromyscus maniculatus* y *Baiomys taylori* (76.7 por ciento en la cueva 3 en marzo; 81.8 por ciento en la cueva 2 en septiembre), siendo *P. maniculatus* la presa más abundante.

En la localidad de Vista Hermosa, nuevamente *Baiomys taylori* se presenta en alto porcentaje, superado sólo por *Sigmodon mascotensis* que es la especie más depredada en este sitio y que junto con la primera representan el 62.4 por ciento de las presas encontradas en marzo y el 74.0 por ciento de las de septiembre.

En la localidad referida a Sahuayo se encontró que las presas se distribuyen de una manera ligeramente más uniforme (esta localidad es la que cuenta con la mayor riqueza específica), pues si bien *Baiomys taylori* y *Sigmodon mascotensis* representan el 48.7 por ciento de las presas de marzo y el 40 por ciento de las de septiembre, hay otros *taxa* como *Oryzomys palustris* y *Reithrodontomys fulvescens* que llegan a estar representados en porcentajes comparables a los mínimos encontrados para los primeros. En esta localidad *Peromyscus maniculatus* representa menos del 10.0 por ciento de las presas encontradas.

En cuanto a la composición por edades relativas de los mamíferos depredados, en el caso de los marsupiales sólo se encontraron ejemplares juveniles de *Didelphis virginiana*, en tanto que de *Marmosa canescens* se encontraron sólo subadultos. En los insectívoros, la musaraña *Notiosorex crawfordi* está representada por el rostro de un ejemplar subadulto; de *Cryptotis parva* no hubo juveniles y más del 65 por ciento de los ejemplares son subadultos (con excepción de la cueva 3 en La Palma, en el mes de septiembre, donde el 50.0 por ciento fueron subadultos y el 50.0 por ciento restante adultos, pero de este sitio únicamente se tienen dos ejemplares).

De los pocos restos del Orden Chiroptera, el fémur de *Molossus ater* fue considerado como adulto por la completa fusión de la diáfisis con las epífisis, en tanto que los dos especímenes de *Myotis velifer* se ubicaron como adultos debido al desgaste de los molares. Para el orden Lagomorpha, representado por *Sylvilagus floridanus*, se encontraron únicamente ejemplares juveniles, algunos de ellos aún con la dentadura de leche.

Finalmente, la mayoría de las especies del orden Rodentia están representadas por ejemplares asignables a los cuatro intervalos de edad relativa, con excepción de *Perognathus flavus* del cual no se encontraron juveniles ni adultos viejos, y de *Liomys irroratus* y *Neotoma mexicana* en que no hubo adultos viejos. Las proporciones de los intervalos de edad para cada taxón varían con respecto a la localidad y la temporada (fig. 2); no obstante, cuando algún taxón rebasa el 11.8 por ciento del total de las presas, la

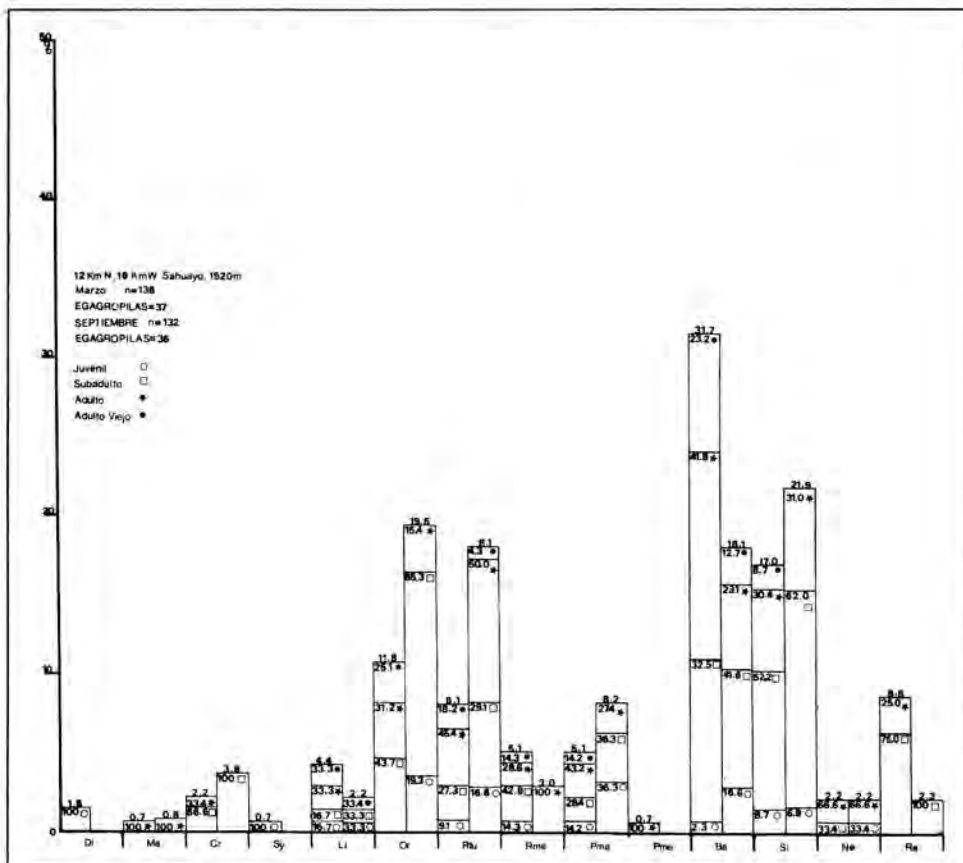


Figura 2. Gráficas que muestran la abundancia relativa de los taxa depredados y la distribución porcentual de las edades relativas en cada taxón para cada localidad en las temporadas. Cada taxón está representado por las siguientes abreviaciones:

Di = *Didelphis virginiana*, Ma = *Marmosa canescens*

Cr = *Cryptotis parva*, No = *Notiosorex crawfordi*,

My = *Myotis velifer*, Mo = *Molossus ater*,

Sy = *Sylvilagus floridanus*, Pe = *Perognathus flavus*,

Li = *Liomys irroratus*, Or = *Oryzomys palustris*,

Rfu = *Reithrodontomys fulvescens*, Rme = *Reithrodontomys*

megalotis, Pma = *Peromyscus maniculatus*, Pme = *Peromyscus*

melanophrys, Ba = *Baiomys taylori*, Si = *Sigmodon*

mascotensis, Ne = *Neotoma mexicana*, Ra = *Rattus norvegicus*,

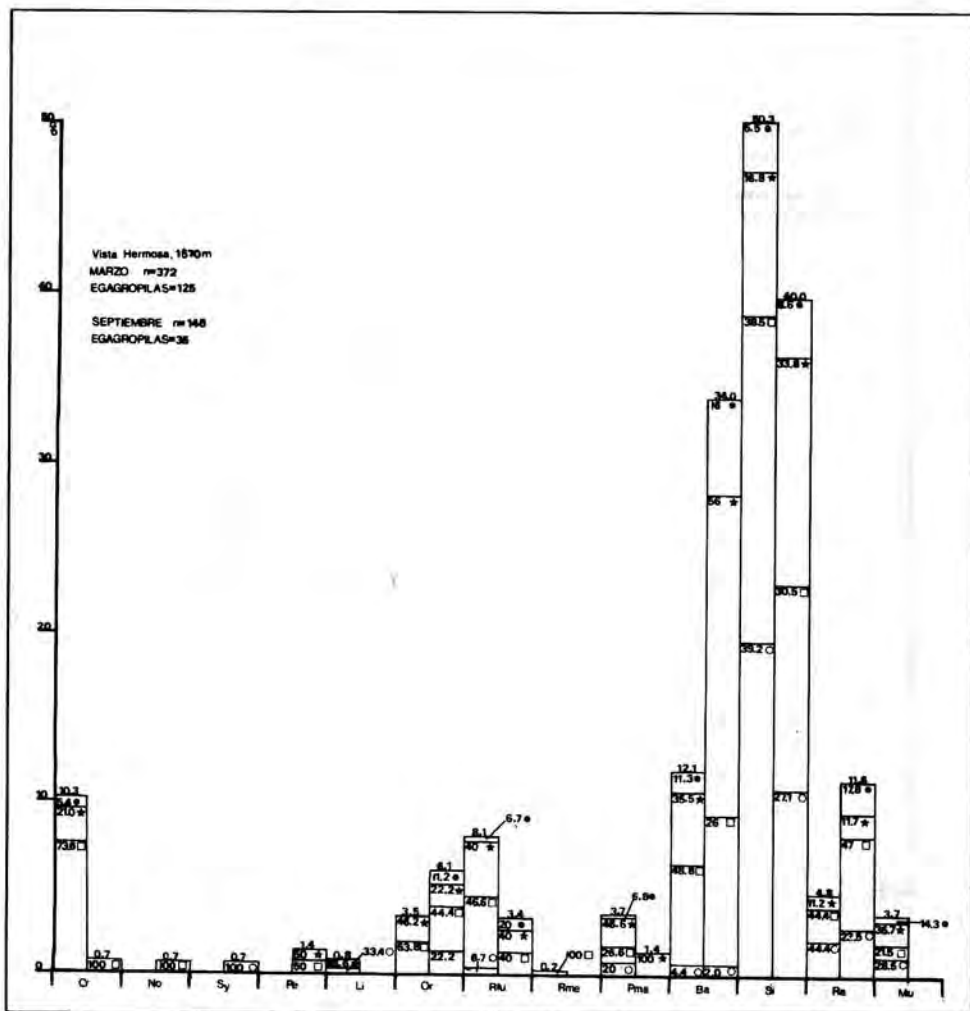
Mu = *Mus musculus*. La columna en la parte izquierda de cada taxón corresponde a

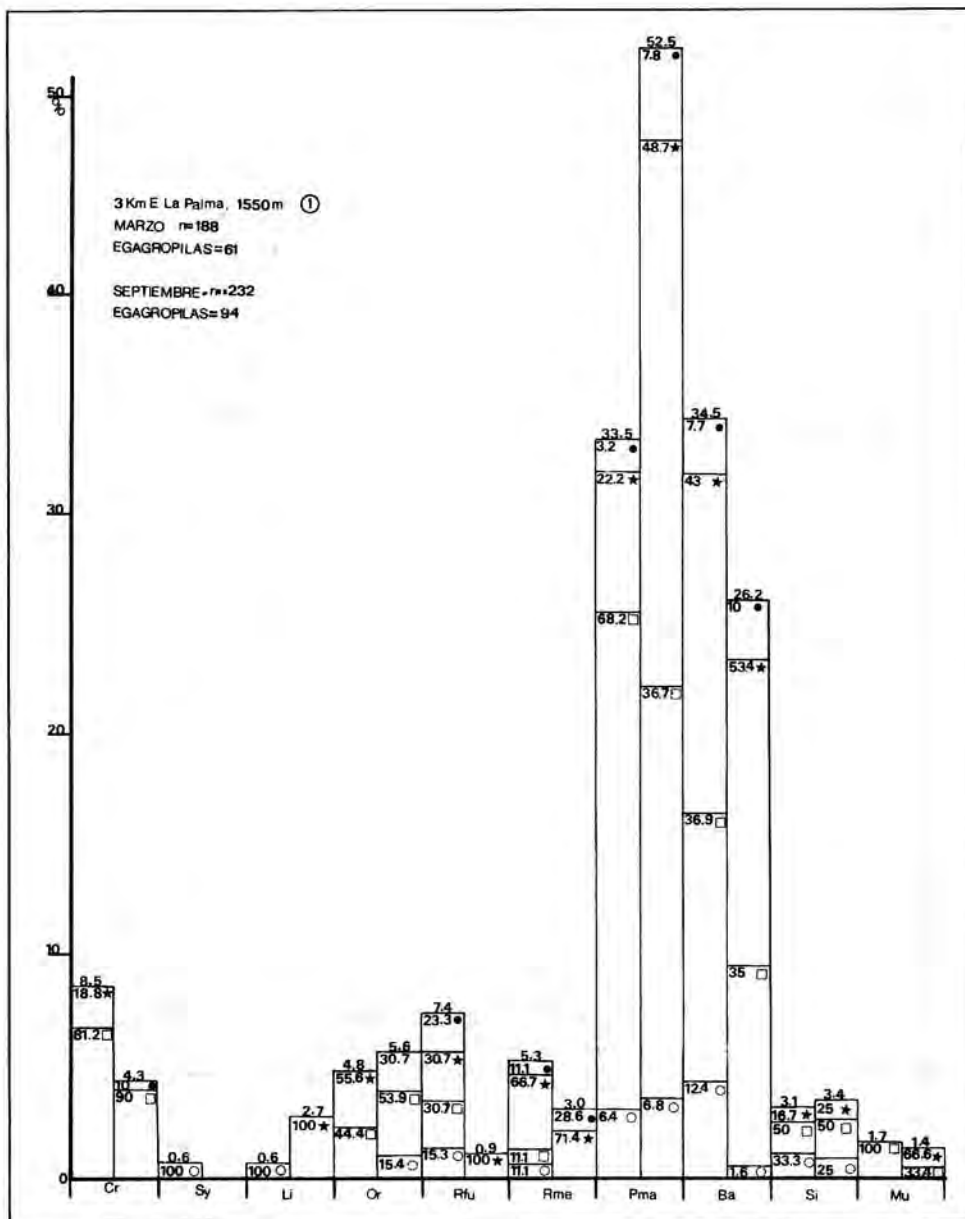
los datos de marzo, y la columna de la derecha a los de septiembre. Los intervalos de

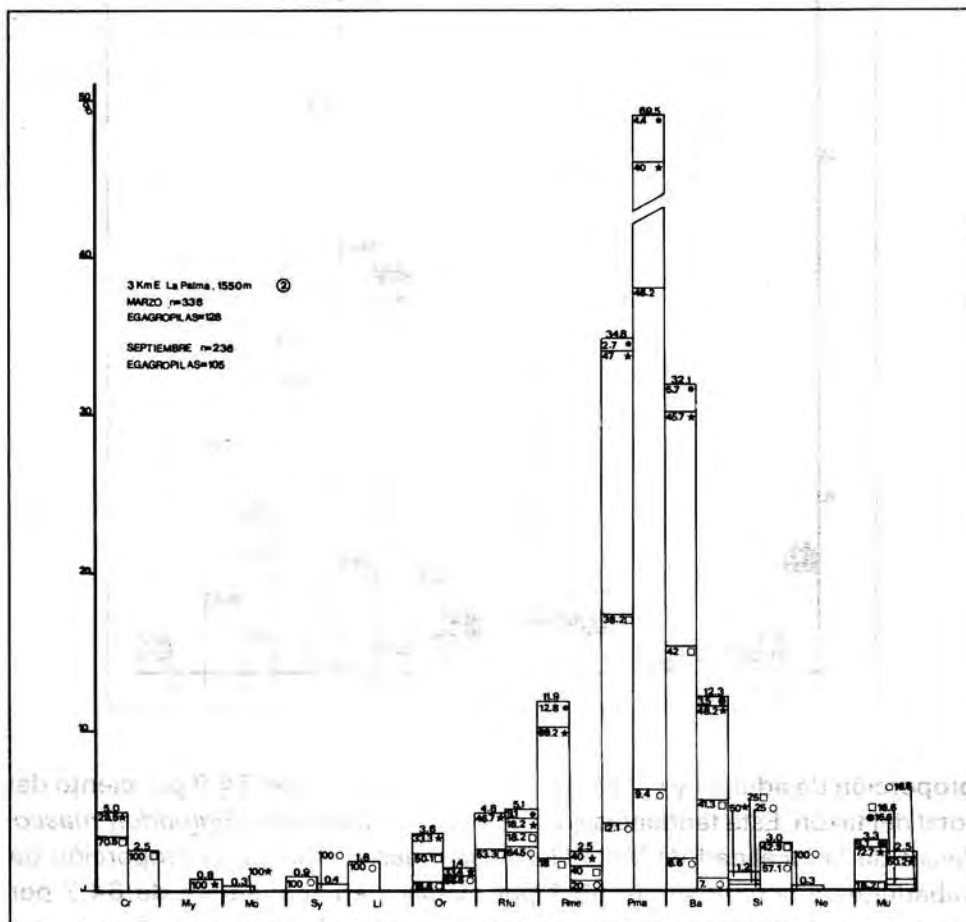
edad se encuentran incluidos dentro de cada columna, y están representados por la

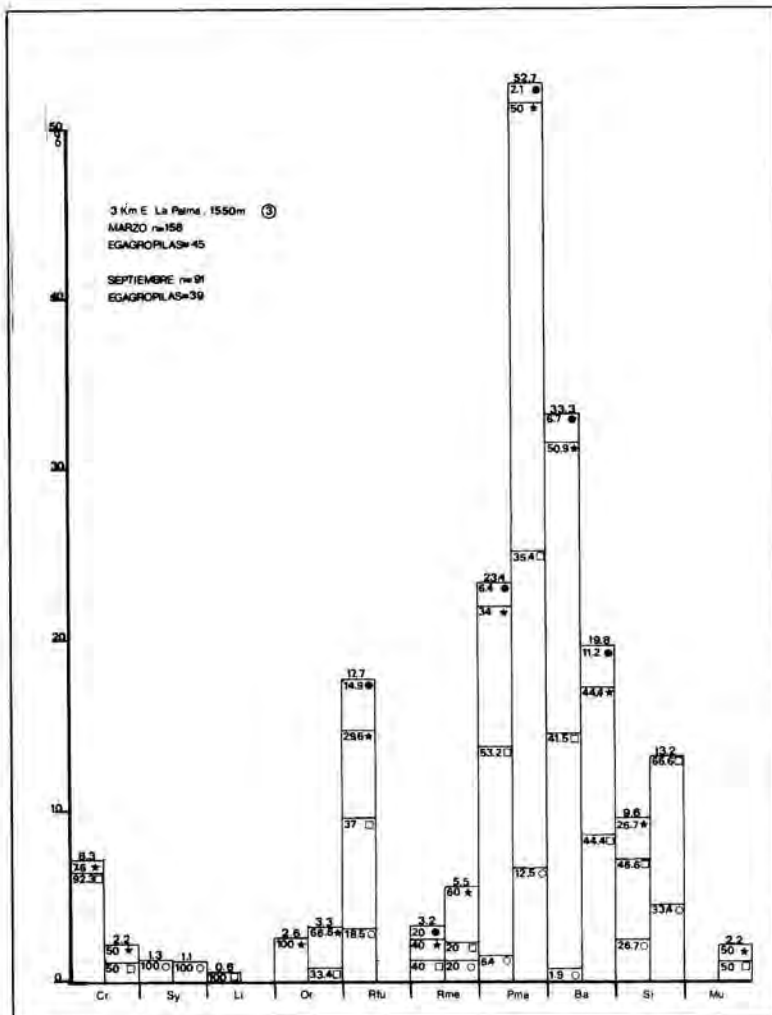
siguiente simbología: círculo no relleno = juveniles; cuadrado = subadulto; estrella =

adultos; círculo relleno = adultos viejos.









proporción de adultos y subadultos incluidos es más del 74.9 por ciento del total del taxón. Esta tendencia sólo deja de cumplirse con *Sigmodon masco-tensis* de la localidad de Vista Hermosa, pues en marzo, la proporción de subadultos y adultos es de 55.3 por ciento y en septiembre de 64.3 por ciento; esta baja en la proporción se debe a que el porcentaje de juveniles en la localidad es alto para esos meses (32.9 por ciento para marzo y 27.1 por ciento para septiembre).

En cuanto al peso de los ejemplares (cuadro 1) se encontró que nueve de los taxa (*Cryptotis parva*, *Notiosorex crawfordi*, *Myotis velifer*, *Perognathus flavus*, *Reithrodontomys fulvescens*, *R. megalotis*, *Peromyscus maniculatus*, *Baiomys taylori* y *Mus musculus*) tienen pesos promedio que varían entre 5 y 27 g, y representan el 71.3 por ciento de las presas consumidas; el resto de las especies encontradas (*Didelphis virginiana*, *Marmosa canescens*, *Molossus ater*, *Sylvilagus floridanus*, *Liomys irroratus*, *Oryzomys palustris*,

Peromyscus melanophrys, *Sigmodon mascotensis*, *Neotoma mexicana* y *Rattus norvegicus*) tienen pesos promedio que en general rebasan los 30 g y contribuyen con el 28.7 por ciento del total.

Discusión

La información obtenida muestra que las lechuzas estudiadas consumen una amplia variedad de presas (invertebrados, anfibios, aves y mamíferos), aunque su alimentación básicamente está constituida por mamíferos. Es notable que existan en el área especies de mamíferos que no fueron capturadas por las lechuzas (e.g. *Peromyscus boylii*, *P. truei* y varias especies de murciélagos) aunque las mismas tengan dimensiones similares a las consumidas.

Esto puede atribuirse a factores como la fluctuación en el tamaño de las poblaciones de las presas; una preferencia de la lechuza por alguna especie (Phillips, *com. pers.*); el sexo y/o edad (Derting y Cranford, 1989; Longland y Jenkins, 1987); mayor capacidad de escape de la presa al ataque de la lechuza, gracias a su habilidad o por la protección que le brinda su hábitat.

La compleja interacción de estos factores está indudablemente reflejada en los resultados obtenidos, por lo que es muy difícil discernir la forma en que cada variable incide sobre la alimentación de la lechuza. Sin embargo, sobresalen algunas para ciertas especies capturadas, como la edad, el tamaño y el peso en los casos de *Didelphis* y *Sylvilagus*, *taxa* que sólo fueron depredados en etapas juveniles, ya que en intervalos de edad más avanzada su tamaño y peso son igual o mayor al registrado para *Tyto alba* (15-18 pulgadas y 300-500 g; Andrews, 1990; Graber y Golden, 1960), lo que invariablemente representa una restricción a la depredación en intervalos de mayor edad.

En las demás especies, la explicación de su presencia y proporciones es más intrincada; no obstante, es posible distinguir la mayor incidencia de *taxa* cuyos pesos promedio varían entre 5 y 27 g, siendo *Baiomys taylori*, *Peromyscus maniculatus* y *Sigmodon mascotensis* los *taxa* más depredados. En el caso de *S. mascotensis*, taxón con un peso promedio superior al intervalo antes mencionado (cuadro 1), se observó que los individuos depredados fueron principalmente subadultos y una porción elevada de juveniles, obviamente de menor peso, lo que indica que aun en esta especie se presenta una tendencia por parte de las lechuzas a capturar ejemplares más ligeros.

Una marcada correspondencia entre el peso y la selección de la presa ha sido reportada por Campbell *et al.* (1987), en donde el 73.4 por ciento de las presas capturadas por *Tyto alba* en Columbia Británica, Canadá, varían entre 51 y 80 g, siendo *Microtus townsendii*, con un promedio de peso de 65 g, la especie que constituye el 73.0 por ciento del total capturado.

Correspondencia similar es la reportada por Marti (1984) en un estudio efectuado en el norte-centro de Colorado, EUA, donde el 74.1 por ciento de las presas consumidas varían entre 20 y 50 g, siendo en este caso *Peromyscus* spp.

y *Microtus* spp. las especies más depredadas. Esta preferencia por *Microtus* ha sido comprobada por Derting y Cranford (1989) en condiciones de laboratorio.

Al comparar estos resultados con los datos obtenidos, resalta que las lechuzas del Lago de Chapala presentan una tendencia a capturar presas de menor tamaño en comparación con las lechuzas que viven en latitudes más nortenas, y que forzosamente existe un cambio de preferencia de presa, ya que el género *Microtus* no se distribuye en la Ciénaga de Chapala (Hall, 1981; López-Vidal, *com. pers.*).

Aunque con la información presentada no es posible discernir por qué las lechuzas han escogido como sus principales presas a tres *taxa* con un intervalo de peso reducido, en comparación con la elección que tienen en otras regiones, considero como hipótesis plausible para ser probada que la accesibilidad a este tipo de presas compensa el mayor beneficio energético que constituye capturar especies con pesos más elevados.

Agradecimientos

Deseo expresar mi agradecimiento a los encargados de las colecciones de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, de la Subdirección de Servicios Académicos, de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa y del Instituto de Biología las facilidades para la consulta de las mismas. A los biólogos Martín Aguilar por su ayuda en el campo y a Gabriela Ibáñez, quien con el señor Mario García identificó las plumas de ave encontradas; finalmente, al doctor William López-Forment por facilitarme su bibliografía de búhos y lechuzas.

Cuadro 1

TABLA QUE AGRUPA LOS PESOS QUE SE ASOCIARON A LOS *TAXA* ENCONTRADOS EN LAS EGAGRÓPILAS. PARA CADA INTERVALO DE EDAD SE DA EL NÚMERO DE EJEMPLARES (N), EL PROMEDIO (X), DESVIACIÓN ESTÁNDAR (STD). CUANDO HAY DE UNO A TRES EJEMPLARES POR INTERVALO SÓLO SE CONSIGNA EL NÚMERO (N) Y EL MÍNIMO Y MÁXIMO

		<i>juvenil</i>	<i>subadulto</i>	<i>adulto</i>	<i>adulto viejo</i>
<i>Didelphis</i>	N	2			
<i>virginiana</i>	min-max	44.5 - 130.0			
<i>Marmosa</i>	N	4	5	6	2
<i>canescens</i>	$\bar{X}$	9.1	22.3	43.7	
	STD	1.3	3.7	8.0	
	min-max	7.1 - 10.4	19.8 - 29.8	38.2 - 34.9	40.0 - 54.9
<i>Notiosorex</i>	N		6 (Armstrong y Jones, 1972)		
<i>crawfordi</i>	$\bar{X}$		4.0		
	STD				
	min-max		2.9 - 5.0		
<i>Cryptotis</i>	N		9	1	1
<i>parva</i>	$\bar{X}$		5.2		

Cuadro 1 (continuación)

		juvenil	subadulto	adulto	adulto viejo
	STD		0.4		
	min-max		4.7 - 6.5	5.5	7.0
<i>Myotis</i>	N		21	7	1
<i>velifer</i>	$\bar{X}$		10.0	12.0	
	STD		0.9	3.9	
	min-max		8.7 - 11.8	9.7 - 13.5	
<i>Molossus</i>	N		26	9	
<i>ater</i>	$\bar{X}$		34.2	36.3	
	STD		4.6	6.1	
	min-max		27.5 - 45.0	27.5 - 49.5	
<i>Sylvilagus</i>	N	2			
<i>floridanus</i>	min-max	141.0 - 286.0			
<i>Perognathus</i>	N		8	13	8
<i>flavus</i>	$\bar{X}$		6.2	7.2	7.6
	STD		1.1	0.7	0.8
	min-max		4.8 - 9.0	5.6 - 8.8	6.1 - 8.8
<i>Liomys</i>	N	2	13	22	27
<i>irroratus</i>	$\bar{X}$		35.0	45.8	51.0
	STD		3.6	7.1	7.6
	min-max		25.2 - 28.2	33.7 - 58.7	39.4 - 66.3
<i>Oryzomys</i>	N	3	5	11	7
<i>palustris</i>	$\bar{X}$		51.0	91.3	104.1
	STD		14.3	22.0	19.3
	min-max	19.2 - 22.6	30.7 - 68.3	61.0 - 125.5	82.3 - 143.4
<i>Reithrodontomys</i>	N		12	45	10
<i>fulvescens</i>	$\bar{X}$		8.9	11.9	13.0
	STD		0.7	2.2	2.9
	min-max		8.0 - 10.3	8.8 - 18.2	8.7 - 17.2
<i>Reithrodontomys</i>	N		11	13	
<i>megalotis</i>	$\bar{X}$		11.0	12.8	
	STD		1.3	2.0	
	min-max		8.0 - 13.0	9.0 - 16.1	
<i>Peromyscus</i>	N	4	11	19	13
<i>maniculatus</i>	$\bar{X}$	14.8	20.4	23.6	27.2
	STD	2.1	3.0	2.9	2.2
	min-max	11.5 - 16.7	16.9 - 27.6	18.8 - 29.6	23.9 - 31.5
<i>Peromyscus</i>	N		14	13	1
<i>melanophrys</i>	$\bar{X}$		40.4	51.0	
	STD		5.3	6.2	
	min-max		30.5 - 52.7	36.5 - 58.7	6.03
<i>Baiomys</i>	N	2	6	32	14
<i>taylori</i>	$\bar{X}$		8.7	10.0	10.7
	STD		1.2	2.5	2.1
	min-max	5.2 - 6.5	7.5 - 10.0	7.0 - 18.6	8.3 - 17.2
<i>Sigmodon</i>	N	4	20	17	3
<i>mascotensis</i>	$\bar{X}$	34.5	62.7	102.6	
	STD	10.4	19.5	27.9	
	min-max	23.5 - 51.1	41.2 - 93.6	66.2 - 180.0	129.3 - 145.7
<i>Neotoma</i>	N	2		4	
<i>mexicana</i>	$\bar{X}$			188.6	
	STD			20.3	
	min-max	66.1 - 89.9		171.4 - 221.4	
<i>Rattus</i>					
<i>norvegicus</i>			$\bar{X}$ 220.0 (Campbell <i>et al.</i> , 1987)		
<i>Mus</i>					
<i>musculus</i>			$\bar{X}$ 18.0 (Campbell <i>et al.</i> , 1987)		

Bibliografía

- Armstrong, M. R. y J. K. Jones, Jr. 1972. *Notiosorex crawfordi*. Mammalian Species 17: 1-5.
- Arroyo-Cabral, J. y T. Álvarez. 1990. Restos óseos de murciélagos procedentes de las excavaciones en las grutas de Loltún. Colección Científica. Instituto Nacional de Antropología e Historia. México.
- Anderson, S. 1972. Mammals of Chihuahua, Taxonomy and Distribution. Bulletin of American Museum of Natural History, 148: 149-198.
- Anderson, S. y C. A. Long. 1961. Small Mammals in Pellets of Barn Owls from Miñaca, Chihuahua. American Museum Novitates, 2052: 1-3.
- Anderson, S. y C. E. Nelson. 1960. Birds and mammals from barn owl pellets from near Laguna, Chihuahua, México. Southwestern Naturalist, 5 (2): 99-101.
- Andrews, P. 1990. Owls, caves and fossils. British Museum of Natural History. Cromwell Road, London SW7. viii + 1-231.
- Baker, R. H. 1953. Mammals from owl pellets taken in Coahuila, México. Transactions of Kansas Academy of Science, 56: 253-254.
- Baker, R. H. y A. A. Alcorn. 1953. Shrews from Michoacan, Mexico, found in barn owl pellets. Journal of Mammalogy, 34 (1): 116.
- Banks, R. C. 1965. Some information from barn owl pellets. Auk, 81: 506.
- Birney, E. C. 1973. Systematics of three species of woodrats (genus *Neotoma*) in Central and North America. University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publications, 58: 1-173.
- Campbell, R. W., D. A. Manuwal y A. S. Harested. 1987. Food habits of the Common Barn Owl in British Columbia. Canadian Journal of Zoology, 65: 578-586.
- Choate, J. R. 1970. Systematics and Zoogeography of Middle America shrews of the genus *Cryptotis*. University Kansas Publications, Museum of Natural History, 19: 195-317.
- Cornely, J. E., D. J. Schmidly, H. H. Genoways y R. J. Baker. 1981. Mice of the genus *Peromyscus* in Guadalupe Mountains National Park, Texas. Occasional Papers of the Museum, Texas Tech University, 74: 1-35.
- Davis, R. B., C. F. Herreid y H. L. Short. 1962. Mexican freetailed bats in Texas. Ecological Monographs, 32: 311-346.
- Derting, T. L. y J. A. Cranford. 1989. Physical and behavioral correlates of prey vulnerability to barn owl (*Tyto alba*) predation. American Midland Naturalist, 121: 11-20.
- Dodson, P. y D. Wexlar. 1979. Taphonomic investigations of owl pellets. Paleobiology, 5 (3): 275-284.
- Flannery, K. W. 1967. Vertebrate fauna and hunting patterns. In Byers, D. C. (ed.) The Prehistory of the Tehuacan Valley, vol. 1: Environment and subsistence. Texas University Press, 132-177.

- Fulk, G. W. 1976. Owl predation and rodent mortality: a case study. *Mammalia*, 40 (3): 423-427.
- Gardner, A. L. 1973. The systematics of the genus *Didelphis* (Marsupialia: Didelphidae) in North and Middle America. Special Publications of the Museum, Texas Tech University, 4: 1-81.
- Genoways, H. H. 1973. Systematics and evolutionary relationships of spiny pocket mice, genus *Liomys*. Special Publications of the Museum, Texas Tech University, 5: 1-368.
- Goodman, S. M. 1986. Identification of mammalian prey remains in owl pellets from Central Egyptian Red Sea Mountains. *Mammalia*, 50 (3): 401-403.
- Graver, R. R. y J. S. Golden. 1960. Hawks and owls: population trends from Illinois Christmas County. Natural History Survey Division, Urbana, Illinois. Biological Notes, (41): 1-24.
- Hall, E. R. 1981. The mammals of North America. John Wiley and Sons, New York, 1: 1-600 + 90; 2: VI + 601-1181 + 90.
- Hendrick, P. W., M. S. Gaines y M. L. Johnson. 1989. Owl feeding habits of small mammals. Occasional Papers, Natural History Museum, University of Kansas, 133: 1-7.
- Hoffmann, R. 1988. The contribution of raptorial birds to patterning in small mammal assemblages. *Paleobiology*, 14 (1): 81-90.
- Hooper, E. T. 1952. A systematic review of the harvest mice (genu *Reithrodontomys*) of Latin America. Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan, 77: 1-255.
- Koh, H. S. y R. L. Peterson. 1983. Systematic studies of deer mice *Peromyscus maniculatus* Wagner (Cricetidae, Rodentia) analysis of age and secondary variation in morphometric characters. *Canadian Journal of Zoology*, 61: 2618-2628.
- Koopman, K. y P. S. Martin. 1959. Subfossil mammals from Gomez Farias region and the tropical gradient of Eastern Mexico. *Journal of Mammalogy*, 40 (1): 1-12.
- Longland, W. S. y S. H. Jenkins. 1987. Sex and age effect vulnerability of desert rodents to owl predation. *Journal of Mammalogy*, 68 (4): 746-754.
- López-Forment, C. W. y G. Urbano V. 1977. Restos de pequeños mamíferos recuperados en regurgitaciones de lechuza, *Tyto alba*, en México. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología* (1): 231-242.
- Marti, C. D. 1974. Feeding ecology of four sympatric owls. *Condor*, 76: 75-81.
- Mones, A. 1968. Restos óseos de mamíferos contenidos en regurgitaciones de lechuza del estado de Oaxaca, México. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* (1): 169-172.
- Moyer, A. C., G. H. Adler y R. H. Tamarin. 1984. Regressions of skull and molar measurements for estimating body size of *Microtus breweri* and *Microtus*

- pennsylvanicus* from southeastern Massachusetts. American Midland Naturalist, 133 (2): 388-389.
- Olds, N. y S. Anderson. 1987. Notes on Bolivian mammals. 2. Taxonomy and Distribution of rice rats of the subgenus *Oligoryzomys*. In: Studies in Neotropical Mammalogy, Essays in honor of Philip Hershkovitz. B. D. Paterson y R. M. Timm (eds.). Fieldiana Zoology, New Series, 39: 261-281.
- Packard, R. L. 1960. Speciation and evolution of the pygmy mice genus *Baiomys*. University of Kansas, Publications Natural History Museum, 9: 579-670.
- Ramírez-Pulido, J. y C. Sánchez-Hernández. 1972. Regurgitaciones de lechuzas, procedentes de la cueva del Cañón del Zopilote, Guerrero, México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, 33: 107-112.
- Rzedowski, J. y R. McVaugh. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. Contributions University of Michigan Herbarium, 9 (1): 1-123.
- Saint-Girons, M. Ch. 1973. L'âge des micromammifères dans le regime de deux rapaces nocturnes, *Tyto alba* et *Asio otus*, Mammalia, 37 (3): 439-456.
- Secretaría de Programación y Presupuesto (SPP). 1987. Carta Climática 1: 1 000 000. Hoja Guadalajara, 2a. impresión, México.
- Tamayo, J. 1987. *Geografía Moderna de México*, 9a. edición, Trillas, México, 400 pp.
- Tate, G. H. 1933. A systematic revision of the marsupial genus *Marmosa*. Bulletin of American Museum of Natural History, 66: 1-250.
- Twente, J. W. y R. H. Baker. 1951. New records of mammals from Jalisco, Mexico from barn owl pellets. Journal of Mammalogy, 32 (1): 120-121.
- Zimmerman, E. G. 1979. Kariology, systematics and cromosomal evolution in the rodent genus, *Sigmodon*. Publications Michigan State University, Biological Series, 4: 385-454.

Algunas notas faunísticas del estudio de regurgitaciones de lechuza *Tyto alba*, en el sur del Valle de México

William López Forment C.*

Resumen

Se recolectaron restos óseos de regurgitaciones de lechuza de campanario, *Tyto alba pratincola*, en Santiago Tepalcatlalpan, D. F., México. El material constaba de huesos de insectívoros (26.2 por ciento), quirópteros (0.95 por ciento), lagomorfos (0.47 por ciento), roedores (67.62 por ciento), y aves (4.76 por ciento). Entre los insectívoros dominaron las musarañas *Cryptotis parva*. En el grupo de los Rodentia, se encontraron tuzas (0.47 por ciento), y ratones y ratas (99.53 por ciento), dominando a este grupo, en biomasa y número de individuos, el metorito o ratón diurno *Microtus mexicanus*.

Abstract

A series of skulls and other bone material from pellets of the barn-owl *Tyto alba pratincola* was collected in the small town of Santiago Tepalcatlalpan, Distrito Federal, México City, Mexico. The material consisted of bone material from insectivores (26.2 per cent), Chiroptera (0.95 per cent), Lagomorpha (0.47 per cent), Rodentia (67.62 per cent), and birds (4.76 per cent). Among the insectivores, the most abundant species was *Cryptotis parva*. Of special interest was the presence of a pocket gopher (0.47 per cent), the rest were rats and mice (99.53 per cent), dominating in the group *Microtus mexicanus*, the Mexican meadow vole.

Introducción

Son muy abundantes los trabajos publicados sobre los hábitos alimenticios de la lechuza blanca o lechuza de campanario, *Tyto alba*, en diferentes partes del mundo, pues esta ave es conocida como la de mayor distribución en todo el planeta (Burton, 1984). Estos estudios se han realizado en diferentes países, pero con especial insistencia en Europa y en Estados Unidos de América. Sin embargo, poco se conoce de los hábitos alimenticios de esta lechuza en el Valle de México, y en especial en la zona urbana y suburbana del sureste de la ciudad de México, Distrito Federal, México.

* Instituto de Biología-UNAM.

Área de estudio

Durante una búsqueda de murciélagos en las cercanías del poblado de Xochimilco, en el SE del Valle de México, el autor fue llevado a una pequeña cueva de origen volcánico, unos 4 km al SW del poblado de Santiago Tepalcatlalpan, en la delegación política de Xochimilco, en el Distrito Federal, a una altitud de 2 350 m. La zona es eminentemente agrícola en sus partes más bajas. Se cultiva ahí el maíz (*Zea mays*) y el frijol (*Phaseolus vulgaris*), principalmente. La vegetación nativa consta principalmente de árboles de capulín (*Prunus capuli*) y de tepozán (*Buddleia humboldtiana*), y como soto-bosque, en ocasiones de hasta más de 2 m, el chapulixtle (*Dodonaea viscosa*) y nopales del género *Opuntia* spp. Ahí se vieron dos lechuzas de campanario que fueron subsecuentemente cazadas por los lugareños. La localidad es una pequeña cueva con piso de tierra, situada entre las peñas o riscos que rodean un vallecito donde se practica la agricultura de temporal.

Material y métodos

En marzo 20 de 1985 se recolectó del piso de la cueva una serie de egagrópilas u ovillos de lechuza ya disgregados, y en marzo de 1986 se procedió a recoger unos ovillos frescos (25) y 100 kg de tierra suelta del piso de esa cueva; se cernió en su sitio y se obtuvo así una serie de huesos de vertebrados pequeños que fueron llevados al laboratorio e identificados posteriormente. El material se encuentra depositado en la Colección de Mamíferos del Instituto de Biología de la UNAM.

Resultados

Al analizar las egagrópilas encontramos que estaban representados cuatro órdenes de mamíferos, con siete familias. Se ofrece una lista de las especies de mamíferos obtenidos de esta cueva.

	Núm. de indiv.	% del total
Insectivora Soricidae		
<i>Cryptotis parva</i>	54	25.76
<i>Sorex</i> sp.	1	0.48
	<u>55</u>	<u>26.19</u>
Chiroptera Vespertilionidae		
<i>Myotis velifer</i>	1	0.47
Molossidae		
<i>Tadarida brasiliensis</i>	1	0.47
	<u>2</u>	<u>0.95</u>
Lagomorpha Leporidae		
<i>Sylvilagus floridanus</i>	1	0.47
Rodentia Geomyidae		
<i>Cratogeomys merriami</i>	1	0.47
Heteromyidae		
<i>Liomys irroratus</i>	5	2.38
Muridae		
<i>Oryzomys palustris</i>	3	1.43
<i>Reithrodontomys megalotis</i>	11	5.23
<i>Peromyscus maniculatus</i>	6	2.85
<i>Baiomys taylori</i>	2	0.95
<i>Neotoma mexicana</i>	2	0.95
<i>Microtus mexicanus</i>	112	53.33
	<u>142</u>	<u>67.62</u>
Aves	10	4.76
		Total 100.00%

Discusión

Es sabido que la lechuza de campanario es una gran recolectora de mamíferos. Se encuentra aquí que la mayoría del material consiste en mamíferos (95.24 por ciento), y solamente el 4.76 por ciento en aves. Esta proporción es muy parecida a la que obtuvieron en su estudio Herrera y Jacksie (1980) en Chile Central (95 por ciento mamíferos y 5 por ciento aves). French y Wharton (1975) nos hablan de *Tyto alba* como una gran colectora de mamíferos, por lo cual ayuda en el estudio de las poblaciones de pequeños mamíferos, especialmente de roedores. López-Forment y Urbano (1977) han encontrado una gran variedad de invertebrados, como grandes arácnidos, cangrejos de agua dulce del género *Pseudothelphusa* y vertebrados como marsupiales, insectívoros, murciélagos, roedores y zorrillos manchados pigmeos *Spilogale pygmaea*, uno de los más pequeños carnívoros de América, incluyendo aves chicas y medianas como lo son los colibríes y los zanates (*Quiscalus mexicanus*: Corvidae), de 200 a 250 g.

En el caso del material de este trabajo, es interesante mencionar que el 25.76 por ciento estuvo compuesto por insectívoros, especialmente de

Cryptotis parva. Se trata de una musaraña abundante en el área pero difícil de capturar, a pesar de haberse instalado trampas de tipo Sherman o ratoneras de golpe, y utilizado cebos diferentes.

Es notoria también la escasez del género *Sorex* entre las egagrópilas. Baker y Alcorn (1953), Cunningham (1979), Giger (1965) y Sptiz y Saint-Girons (1964), nos indican que estas lechuzas en Europa se alimentan consuetudinariamente de insectívoros, especialmente topos y musarañas. Hoekstra (1986) indica que el topo *Crocidura russula*, en la isla Schiermonnikoog, en Holanda, forma el principal alimento de esta lechuza.

Los insectívoros tienen su origen y mayor abundancia en las zonas templadas del Viejo y del Nuevo Mundo. El número de insectívoros presentes en México es alto (dos especies de topos y 17 especies de sorícidos), pero en ningún lugar son especialmente abundantes, en particular los topos. Algunas especies de las musarañas mexicanas son conocidas exclusivamente de la localidad tipo; al hacer colectas de pequeños mamíferos, los roedores son siempre más abundantes que los insectívoros. Si se compara la proporción de *Microtus* con *Cryptotis* obtenida aquí (53.33 vs. 25.76 por ciento), se verá que se está de acuerdo con Mohr (1947), cuando citando a diversos autores, menciona un máximo de 1 000 g/acre de insectívoros vs. hasta 40 320 g/acre de *Microtus*, en diferentes sitios de la Unión Americana.

Krzanowski (1973) comenta que no se debe dejar de tomar en cuenta el sentido del gusto y del olfato en *Tyto*. Tanto esta especie como *Athene noctua*, la pequeña lechuza europea, se tragan a un murciélago entero sin desgarrarlo en pedazos, y así se podría dudar del papel del gusto en estas especies. La capacidad del olfato en las aves parece variar en las diferentes especies (Kare, 1965 y Portman, 1961). Parece ser también que, al menos en Europa, la preferencia de otras especies de lechuzas por miembros de la familia Soricidae es mucho menor que por los Rodentia. Este último autor también considera que probablemente la diferencia de olor de los miembros de estos dos últimos grupos de mamíferos tenga un papel decisivo en la preferencia alimenticia del ave, a pesar de que la diferencia en valor calorífico (cal/g peso seco sin ceniza) de roedores y sorícidos es diferente; en el valor medio *Apodemus flavicollis*, *A. agrarius*, *Clethrionomys glareolus* y *Microtus arvalis* (todos roedores microtínidos) es de 6.12, mientras que el de *Sorex araneus* es de 8.86 (Gorecki, 1965). Pero si *Tyto alba* es oportunista, la proporción y mayor disponibilidad de roedores explicaría sus hábitos alimenticios.

También fueron recolectados dos murciélagos, que forman el 0.95 por ciento del total de individuos hechos presa por la lechuza. Ya con anterioridad varios autores (Krazanowsky, 1973 y Twente, 1954) habían citado al grupo de los Chiroptera como alimento de esta lechuza en Polonia y Estados Unidos, respectivamente. En nuestra zona de trabajo, los individuos de las diferentes especies de murciélagos son escasos, reflejando así, probablemente, el bajo porcentaje de estos mamíferos en el alimento de la lechuza.

Pocos registros existen en la literatura sobre lepóridos que sirven de

alimento a *Tyto alba*. Herrera y Jacksie (1980) registran en Chile y en España a *Tyto* alimentándose de "juveniles" (180 g) de *Oryctolagus cuniculus*, el conejo europeo, y Marti (1988) registra a *Tyto* capturando a un "neonato" de lepórido. El animal que capturó la lechuza de campanario en Santiago Tepalcatlalpan era un juvenil de *Sylvilagus floridanus*, animal ya escaso en la zona por la caza excesiva de la que ha sido objeto en los últimos años.

Considerando al grupo de los roedores exclusivamente, vemos que *Cratogeomys* constituyó 0.47 por ciento, *Liomys* 2.38 por ciento, *Oryzomys* 1.41 por ciento, *Reithrodontomys* 5.23 por ciento, *Peromyscus* 2.85 por ciento, *Baiomys* 0.95 por ciento, *Neotoma* 0.95 por ciento y *Microtus* 53.33 por ciento, lo cual muestra con bastante claridad la abundancia y proporción real de estos mamíferos en la zona.

Es de mucho interés notar el hecho de que *Tyto* haya capturado a una especie de tuza *Cratogeomys merriami merriami*, identificado fácilmente por una mandíbula rota. El ejemplar es joven, y por lo tanto, de menor peso que un adulto, que puede pesar hasta 1 100 g. Es la única especie de tuza representada en la zona, pero es de gran importancia para los campesinos, pues constituye el principal problema de agricultura en toda su área de distribución por sus hábitos hipogeos y por la destrucción que hace de los cultivos de diferentes plantas y árboles frutales (Villa, 1953). Son pocos los autores que han citado, con anterioridad, la presencia de tuzas (Geomyidae) como alimento de las lechuzas de campanario. Banks (1965) reporta a *Tyto* alimentándose de dos individuos de *Thomomys bottae*, y James y Barss (1985) de *Thomomys talpoides*, tuzas mucho más pequeñas que *Cratogeomys merriami*, conocida como la especie de tuza más grande.

Microtus forma la mayor parte de la biomasa de roedores del área. Son varios los autores que hacen mención a este alto porcentaje de microtinos en la alimentación de *Tyto alba*, en Europa y en Norteamérica, preferentemente. Campbell, Manuwal y Harestad (1987), además de mencionar un alto porcentaje de *Sorex* sp. (11.70 por ciento) como alimento de *Tyto* en la Colombia Británica, reportan un 74.6 por ciento de *Microtus* (*M. townsendi* 73 por ciento, *M. longicaudus* 0.30 por ciento y *M. oregoni* 1.3 por ciento). Marti (1988) encuentra en Utah, Estados Unidos, que *M. montanus* y *M. pennsylvanicus* presentes en el 100 por ciento de 28 sitios diferentes de colecta muestreados, forman el 72 por ciento de presas capturadas, y el 84.40 por ciento de la biomasa consumida por esta lechuza.

La escasez de la representación de las otras especies de ratones y ratas en las muestras de ovillos de lechuza probablemente refleja la abundancia real de estas especies en la zona. *Reithrodontomys megalotis*, y varias especies de *Peromyscus*, *Liomys* y *Oryzomys* están presentes en números bajos, y no están especialmente ligados a los cultivos, sino a zonas menos perturbadas por la agricultura, como las que se encuentran al sur de la cueva, a una distancia inmediata de medio kilómetro. Esta zona es muy montañosa y rocosa, y está libre, en gran parte, de cultivos.

Baiomys, con un porcentaje muy bajo entre los roedores, sí está asociado a los cultivos, pero es muy escaso. Cabe mencionar que *Neotoma*, con un porcentaje también muy bajo, se encuentra solamente en áreas donde no existe la perturbación humana, o donde ésta es muy escasa. Esta rata es, asimismo, muy difícil de recolectar en la zona, de donde es erradicada con mayor frecuencia por ser su nido de gran visibilidad, y por ser fácil presa del campesino.

Conclusiones

El comportamiento de la lechuza *Tyto alba*, en cuanto a sus preferencias alimenticias, es muy similar al de individuos de la misma especie en diferentes sitios del planeta. Se puede concluir definitivamente que la lechuza de campanario o lechuza blanca es un animal oportunista. Sin embargo, es de extrañarse que no se hayan encontrado restos óseos de las ratas y ratón de casa (*Rattus rattus*, *R. norvegicus* y *Mus musculus*), teniendo en cuenta que la cueva, y por lo tanto la lechuza, se hallan tan cerca de habitaciones y de cultivos humanos. Esto podría significar que la zona es suficientemente rica en volumen y variedad de presas, y que la lechuza no tiene necesidad de volar a gran velocidad para obtener su alimento.

Bibliografía

- Baker, R. H. y A. A. Alcorn. 1953. Shrews from Michoacan, Mexico, found in barn-owl pellets. *Journal of Mammalogy* 34: 116.
- Banks, R. C. 1965. Some information from barn-owl pellets. *Auk* 82: 506.
- Burton, J. A. (ed.) 1984. *Owls of the World*. Tanager Books, Dover, NH.
- Campbell, R. W., D. A. Manuwal y A. S. Harestad. 1987. Food habits of the common barn-owl in British Columbia (Canada). *Canadian Journal of Zoology* 65: 578-586.
- Cunningham, H. N. 1979. Barn-owls (*Tyto alba*) feeding on starnosed moles (*Condylura cristata*). *Proceedings Pennsylvania Academy of Sciences* 53: 169-171.
- French, T. W. and C. H. Wharton. 1975. Barn-owl as mammal collector in Georgia, Alabama, and South Carolina, *Oriole* 40: 6-10.
- Giger, B. D. 1965. The surface activity of moles as indicators in barn-owl pellets. *Murrelet* 46: 32-36.
- Gorecki, A. 1965. Energy values of body in small mammals. *Acta Theriologica* 10 (23): 333-352.
- Herrera, C. M. y F. M. Jacksie. 1980. Feeding ecology of the barn-owl (*Tyto alba*) in Central Chile and Southern Spain. A comparative study. *Auk* 97: 760-767.

- Hoekstra, B. 1986. *Crocidura russula* (Herman, 1870) as the staple food of the barn-owl on the Isle of Schiermonnikoog (The Netherlands). *Lutra* 29: 238-240.
- James, S. W. and J. M. Barss. 1985. Predation by three owl species on Northern pocket gophers (*Thomomys talpoides*) of different body mass. *Oecologia* 67: 76-81.
- Kare, M. R. 1965. Special senses, pp. 244-268. *In*: Avian Physiology, by P. D. Sturkie (ed.) Ithaca, N. Y.; 450 pp.
- Krzanowsky, A. 1973. Numerical comparison of Vespertilionidae and Rhinolophidae (Chiroptera: Mammalia) in the owl-pellets. *Acta Zoologica Cracoviensia* 18: 133-140.
- López-Forment, W. y G. Urbano. 1977. Restos de pequeños mamíferos recuperados en regurgitaciones de lechuza *Tyto alba* en México. *Anales del Instituto de Biología de la UNAM, Serie Zoología*, 48: 231-242.
- Marti, C. D. 1988. A long-term study of food-niche dynamics in the common barn-owl: comparisons within and between populations. *Canadian Journal of Zoology* 66: 1803-1812.
- Mohr, C. O. 1947. Table of equivalent population of North American small mammals. *American Midland Naturalist* 37: 223-249.
- Portman, A. 1961. Skin, taste and olfaction, pp. 37-48. *In*: Biology and Comparative Physiology of Birds, A. J. Marshall (ed.) New York and London.
- Spitz, F. y M. C. Saint-Girons. 1964. A study of the distribution of some Soricidae and Microtinae in France, by the analysis of pellets of *Tyto alba*. *Terre et Vie* 116: 246-268.
- Twente, J. W. 1954. Predation on bats by hawks and owls. *Wislon Bulletin* 66: 135-136.
- Villa, B. 1953. Mamíferos silvestres del Valle de México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM* 23: 269-492.

Variación no geográfica de *Peromyscus fuvvus* (Rodentia: Muridae)

Matías Martínez Coronel
Alondra Castro Campillo
y José Ramírez Pulido*

Resumen

Se presenta la variación no geográfica, que incluye la relacionada con la edad, la sexual secundaria y la individual, en una muestra de *Peromyscus fuvvus* con base en el análisis estadístico de 20 caracteres morfológicos. Se determinaron cinco clases de edad de acuerdo con el desgaste de la superficie oclusal de los dientes. Las hembras y los machos de la edad 5 se separan del resto por siete y nueve caracteres respectivamente. Se observan diferencias en las edades extremas, pero no así en las intermedias. La especie no presenta dimorfismo sexual secundario. Los coeficientes de variación son mayores en los individuos jóvenes y viejos.

Abstract

Morphological non geographic variation (age, sexual, and individual) of 20 mensural characters of *Peromyscus fuvvus* is presented. Five age classes were determined according to the wear of the occlusal surface of the cheek-teeth. Both females and males of age class 5 are different from the other age classes by seven and nine characters, respectively. Significant differences were observed in the extreme age classes; whereas, intermediate age classes were similar. Secondary sexual variation is absent in the species. Coefficients of variation are greater in the younger and oldest specimens.

Introducción

Cuando se nos invitó a participar en el volumen conmemorativo dedicado al M. en C. Ticul Álvarez, nos encontrábamos en la fase de colecta de material biológico en la Sierra Madre Oriental con el propósito de estudiar, entre otras especies, la variación de *Peromyscus fuvvus*.

Como se había obtenido éxito en la captura de ejemplares de *P. fuvvus* en algunas áreas cercanas a la localidad típica, en otras de Veracruz y en

* Departamento de Biología, División de Ciencias Bioológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa.

algunas más de los estados de Hidalgo y Puebla, se estaba en posibilidad de estudiar la variación no geográfica, pero no así la variación geográfica, por carecer de muestras estadísticamente representativas de los extremos de la distribución, en particular en los estados de Querétaro, San Luis Potosí y Oaxaca. Sin embargo, en un futuro cercano, se asume el compromiso de reunir los ejemplares necesarios procedentes de dichos extremos para completar el estudio de la variación morfológica de la especie.

P. furvus J. A. Allen y Chapman, 1897, es una especie monotípica y endémica de México (Hall, 1968), que junto con *P. mayensis* y *P. ochraventer* forman el grupo *furvus* dentro del subgénero *Peromyscus* (Carleton, 1989). En esta especie los individuos se caracterizan por ser de los de mayor tamaño dentro del género y por presentar los adultos una coloración dorsal que varía de parda oscura a negruzca (Huckaby, 1980), llegando a ser en algunos casos notablemente melánica.

P. furvus se distribuye en una zona reducida de la Sierra Madre Oriental, desde el suroeste de San Luis Potosí hasta las montañas del norte de Oaxaca (Hall, 1981), como se muestra en la figura 1. Dentro de esta distribución, los miembros de la especie se encuentran entre los 1 300 y los 2 950 m en el bosque mesófilo de montaña, bosque de encino y de pino-encino, y llega a penetrar en áreas cultivadas como las plantaciones de café, que son abundantes en algunas áreas. Todas estas asociaciones vegetales se caracterizan por presentar un estrato herbáceo denso (Hall, 1968).

El estudio de la variación no geográfica es de gran relevancia para *P. furvus* por sus características intrínsecas, por la homogeneidad ecológica del hábitat que ocupa, por el desconocimiento de los aspectos básicos de su biología, por lo reducido del área de su distribución geográfica y por razones meramente taxonómicas.

Aunque Hall (1968) estudió la variación intra e interpoblacional de *P. furvus*, no estableció con claridad los criterios que siguió para determinar la variación no geográfica en esta especie; las conclusiones a las que llegó, aun cuando válidas, son apreciaciones más bien de carácter cualitativo.

Con respecto a la variación relacionada con la edad, Hall (1968) distinguió cinco grupos (infantes, juveniles, subadultos, adultos y viejos) con base en el desgaste de la superficie oclusal de los molares. En su análisis pudo comprobar la relación existente entre este criterio y sus grupos de edad, pero no llegó a determinar ni a cuantificar la naturaleza de la variación intrínseca de cada uno.

En cuanto al dimorfismo sexual, Hall (1968) encontró que los machos son más grandes que las hembras "en un cuatro por ciento" en las medidas longitudinales del cráneo, lo cual le pareció una característica importante de la especie. En su trabajo sólo muestra las medidas consideradas (el largo total, la longitud de la cola, la longitud de la pata, la longitud basilar, la longitud del foramen incisivo y la longitud de la diastema) en los machos, mas no presenta la comparación cuantitativa con las hembras.

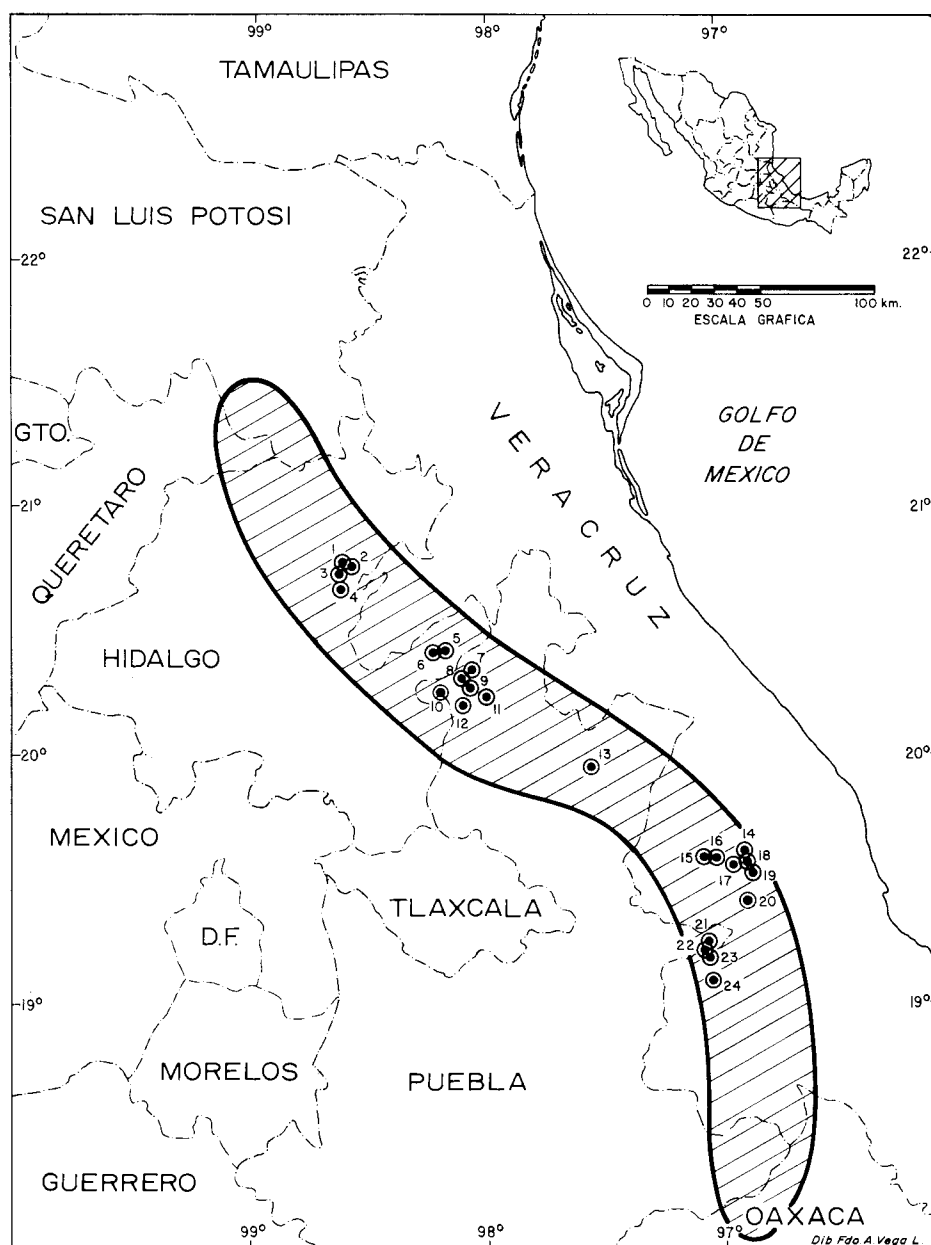


Figura 1. Distribución geográfica de *Peromyscus fuvvus*. Los círculos y los números correspondientes señalan las localidades de procedencia de los ejemplares examinados.

Finalmente, Hall (1968) menciona, en relación con la variación individual, que las poblaciones de *P. furvus* son variables en la anchura y profundidad del primer pliegue secundario del segundo molar inferior, así como en la anchura anterior de los nasales. En este caso hace referencia a un tipo de variación entre poblaciones (variación geográfica) y no analiza otros caracteres externos y óseos, para examinar la variación individual relacionada con la diversidad morfológica de la especie *per se*.

En virtud de la naturaleza de las conclusiones de Hall (1968), decidimos analizar nuevamente la variación no geográfica debida a la influencia de la edad, del sexo y de la variación individual en una muestra representativa de *P. furvus*, pero con un enfoque metodológico y una serie de parámetros distintos. Así, en este trabajo se distinguen cinco grupos de edad establecidos de acuerdo con Hoffmeister (1951) y se examinan los valores de 20 caracteres mensurables por medio de análisis estadísticos.

Consideramos que el uso de técnicas morfométricas permite un análisis mejor y más objetivo de la variación intrapoblacional de la especie y que con ello se pueden comparar los resultados aquí obtenidos con los de otros autores que han usado el mismo enfoque para estudiar otras especies de *Peromyscus* (Diersing, 1976; Genoways, 1973; Schmidly, 1972, 1973; Schmidly *et al.*, 1985).

Material y métodos

Se examinaron la piel y el cráneo de 130 ejemplares de *P. furvus* procedentes de gran parte de su distribución geográfica (fig. 1), a los cuales se les consideró en una sola muestra por tratarse de una especie monotípica (Hall, 1968) que vive en un hábitat muy homogéneo.

Los ejemplares examinados se encuentran depositados en las colecciones de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI), de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional (CB), y del Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Veracruzana (UV).

A continuación se presenta el número de la localidad como aparece en la figura 1, entre paréntesis, seguido por la localidad exacta de procedencia, el número de ejemplares examinados y el museo en donde se encuentran alojados:

Hidalgo (31).- (1) Atezca, 1 250 m, 1 (CB); (1) 1 km SE Atezca, 1 340 m, 3 (CB); (2) 2 km N Xochicoatlán, 10 (CB); (3) 6 km S, 2.7 km E Molango, 1 500 m, 2 (CB); (4) 1.2 km S, 8.4 km E Zacualtipán, 1 680 m, 7 (CB); (5) 3 km N San Bartolo Tutotepec, 1 190 m., 5 (CB); (6) 2 km N, 2 km W San Bartolo Tutotepec, 1 400 m, 3 (CB). Puebla (33).- (7) 1.5 km N Tlacuilotepec, 1 650 m, 2 (UAMI); (8) 4 km NE Pahuatlán, 700 m, 1 (UAMI); (9) 8 km Huauchinango, 1490 m, 5 (UAMI); (10) 200 m N Honey, 2070 m, 1 ((UAMI); (11) 3 km N, 3 km E Huauchinango, 1 410 m, 3 (CB); (12) 2 km SW Huauchinango, 1 860 m, 4 (CB); (13) 5.5 km N Zacapoaxtla, 1 450 m, 2 (UAMI); (21) 1.5 km SE

Quimixtlán, 1 810 m, 12 (UAMI); (22) 1 km SW Huascaleca, 2 950 m, 2 (UAMI); (23) 2 km SW Chinchiguila, 1 640 m, 1 (UAMI). Veracruz (66).- (14) 1 km W Tengenapa, mpio. Tlacolula, 11 (UV); (15) Plan de Sedeño, 1 (UV); (16) El Paisano, mpio. Perote, 3 (UV); (17) 2 km N, 7.5 km W Jalapa, 1 500 m, 10 (CB); (18) Jilotepec, 20 (UV); (18) 1.5 km SE Banderillas, 1 590 m, 11 (UAMI); (19) Teopantitla, 1.5 km E Atotonilco, 5 (CB); (20) Las Limas, Ejido Zonecuantla, mpio. Coatepec, 1 (UV); (24) 6.4 km N, 1.2 km W Coscomatepec, 1 620 m, 4 (CB).

De la etiqueta de la piel se tomaron las cuatro medidas externas convencionales (longitud total del cuerpo, LOTO; longitud de la cola vertebral, LOCA; longitud de la pata, LOPA; longitud de la oreja, OREJA), el sexo, la localidad de procedencia y la fecha de colecta de cada ejemplar.

Del cráneo y de la mandíbula se obtuvieron 13 y tres medidas (fig. 2), respectivamente, con un vernier marca Helios. Todas las medidas, externas y óseas, se consignaron en milímetros (mm) con aproximación de 0.01 mm.

Ocho de las medidas craneales (longitud mayor del cráneo, LOCR; longitud de los nasales, LONA; anchura cigomática, ANCI; anchura de la caja craneana, ANCC; anchura interorbital ANIN; altura del cráneo, ALCR; longitud de la hilera maxilar de dientes, HMXD; anchura a través de los molares, M3M3) y dos de las mandibulares (longitud de la mandíbula, LOMA; longitud de la hilera mandibular de dientes, HMMD) se obtuvieron de acuerdo con Hooper (1952) y Williams y Ramírez-P. (1984). Las medidas restantes fueron obtenidas de la siguiente manera:

Anchura anterior de los nasales (AANA). La distancia mayor en el extremo anterior de los nasales.

Anchura posterior de los nasales (APNA). La distancia mayor en el extremo posterior de los nasales, inmediatamente por delante de los márgenes del canal infraorbital.

Anchura mayor del frontal (ANFO). La distancia máxima en el frontal.

Longitud del frontal (LOFR). La distancia mayor entre los extremos distal y proximal del frontal.

Altura del rostro (ALRO). La distancia mayor entre el margen interno del alveolo del incisivo superior y el extremo anterior de los nasales.

Altura de la mandíbula (ALMA). La distancia mayor entre el extremo del proceso angular y la apófisis coronoides.

Los ejemplares fueron agrupados en una de cinco clases de edad (1-5) tomando como base la erupción y el desgaste de la superficie oclusal de los molares maxilares de acuerdo con Hoffmeister (1951).

En el análisis de los datos se utilizaron técnicas estadísticas univariadas y multivariadas. Todos los análisis se realizaron en una computadora personal con el paquete estadístico SAS (Statistical Analysis System, SAS Institute Inc., 1985).

Con el propósito de estudiar los patrones de variación individual de los caracteres, se empleó la rutina MEANS (SAS) que calcula la estadística descriptiva (tamaño de la muestra, N; la media, X; el valor máximo, MAX; el valor mínimo, MIN; un error estándar a cada lado de la media, EE y el

coeficiente de variación, CV). Los CV obtenidos se compararon para cada carácter por categoría de edad.

En el análisis de la variación ligada con la edad se consideró a los individuos de las clases de edad 2 a 5, ya que los pertenecientes a la edad 1 constituían una muestra muy pequeña ($n < 4$).

Con el objeto de buscar diferencias morfológicas significativas ($p < 0.05$) entre las clases de edad, se realizaron dos análisis de varianza para datos sin balancear (PROC GLM, SAS). El primer análisis de varianza se desarrolló con los sexos por separado y el segundo con ambos sexos. En los dos análisis se utilizó la prueba para múltiples medias de Duncan (PROC GLM, SAS) con el objeto de identificar los grupos de edad con diferencias significativas entre sí. Los resultados de los dos análisis se mencionan en el texto, pero sólo se presentan los resultados del segundo (cuadro 1).

Para el análisis de la variación sexual secundaria se excluyeron las edades 2 y 5 por tener un tamaño de muestra pequeño (cuadro 1), y sólo se incluyeron las hembras y los machos de las clases de edad 3 y 4 por tratarse de las muestras mejor representadas (cuadro 2).

Para determinar si existían caracteres dimórficos ($p < 0.05$), se llevaron a cabo un análisis de varianza para datos sin balancear y otro de varianza múltiple mediante la rutina PROC GLM (SAS). En el análisis múltiple sólo se utilizaron las medidas craneales, con el propósito de homogenizar la naturaleza de los datos y por tanto disminuir la varianza al considerar una sola clase de caracteres.

Resultados

Variación relacionada con la edad

En el análisis de varianza con los sexos separados, las longitudes de la pata (PATA), la oreja, el frontal (LOFR), la hilera maxilar de dientes (HMXD), así como de las anchuras de la caja craneana (ANCC), la constricción interorbitaria (ANIN), el frontal (ANFRO) y la región posterior de los nasales (APNA) no presentan diferencias significativas ($p < 0.05$) en las hembras de las edades 2 a 5. En los machos tampoco existen diferencias entre las edades en cuanto a los caracteres oreJA, ANCC, ANFO, HMXD y LOFR.

El análisis indica, además, que las hembras de la edad 5 se separan ($p < 0.05$) de las hembras de las otras edades en siete caracteres (LOTO, COLA, ANCI, LOMA, AANA, LORC), y que también los machos de la edad correspondiente lo hacen en nueve caracteres (LOTO, COLA, AANA, APNA, ANCI, ANIN, HMMD, ALRO, LOMA). Las hembras de la edad 2 se separan del resto por un carácter (ALRO), y los machos de la misma edad por tres (ALRO, LOMA, LOTO).

En el resto de los caracteres, se observan diferencias globales entre las clases de edad extremas (2 y 5), pero no entre éstas y las edades intermedias

Cuadro 1

VARIACIÓN RELACIONADA CON LA EDAD EN 20 CARACTERES MORFOLÓGICOS DE *PEROMYSCUS FURVUS*. SE PRESENTA EL TAMAÑO DE LA MUESTRA (N), LA MEDIA (MEDIA) DE CADA CARÁCTER Y LA PRUEBA DE DUNCAN (DUNCAN) POR CLASES DE EDAD (E). LA AUSENCIA DE DIFERENCIA SIGNIFICATIVAS ($P < 0.05$) SE DENOTA POR N/S

E	N	MEDIA	DUNCAN	E	N	MEDIA	DUNCAN	E	N	MEDIA	DUNCAN
LOTO				COLA				PATA			
5	15	268.067	I	5	15	132.333	I	5	15	29.067	I
4	55	243.782	I	4	54	122.980	I	3	40	28.625	II
3	42	234.571	II	3	41	117.512	I	4	50	28.560	II
2	10	226.200	I	2	10	113.889	I	2	10	28.000	I
OREJA				LOCR				LONA			
3	40	21.725	n.s.	5	15	34.627	I	5	15	14.053	I
5	15	21.400		4	55	33.229	I	4	56	13.639	I
2	9	21.111		3	38	32.434	I	3	40	12.940	I
4	54	21.111		2	10	32.120	I	2	10	12.430	I
AANA				APNA				ANCI			
5	14	4.200	I	5	15	2.713	I	5	15	16.920	I
4	56	3.734	I	2	10	2.570	II	4	57	15.977	I
3	40	3.525	II	3	43	2.544	I	2	9	15.556	I
2	10	3.410	I	4	57	2.543	I	3	43	15.486	I
ANCC				ANIN				ANFO			
4	56	13.554	n.s.	5	15	5.220	n.s.	2	10	7.710	n.s.
5	15	13.480		4	57	5.114		4	57	7.626	
3	40	13.447		2	10	5.100		3	42	7.562	
2	10	13.420		3	43	5.079		5	15	7.560	
ALCR				HMXD				ALRO			
5	15	11.47	I	5	15	5.026	n.s.	5	15	6.827	I
4	55	11.37	II	4	57	5.010		4	56	6.229	I
3	37	11.20	II	2	10	5.010		3	39	5.964	I
2	10	10.97	I	3	41	4.980		2	10	5.440	I
M3M3				LOFR				LOMA			
5	14	6.121	I	5	15	9.693	I	5	15	16.767	I
4	55	5.895	I	4	57	9.033	I	4	57	16.016	I
3	40	5.732	II	3	41	8.759	II	3	42	15.536	I
2	10	5.680	I	2	10	8.570	I	2	10	15.240	I
ALMA				HMMD							
5	15	8.160	I	2	10	5.400	I				
4	56	7.743	I	4	55	5.230	I				
3	42	7.388	I	3	40	5.210	I				
2	10	7.180	I	5	15	5.200	I				

Cuadro 2

VARIACIÓN SEXUAL SECUNDARIA EN 13 MEDIDAS CRANEALES (VAR) DE *PEROMYSCUS FURVUS*. SE PRESENTAN EL TAMAÑO DE LA MUESTRA (N), LA MEDIA (MEDIA), LOS RESULTADOS DEL ANÁLISIS DE VARIANZA (ANOVA) Y DEL ANÁLISIS MÚLTIPLE DE VARIANZA (MANOVA)

VAR	N	MEDIA	ANOVA		MANOVA	
			F	P _r > F	F	P _r > F
Edad 3						
LOTO						
H	19	225.789	6.18	0.0172	0.9412	0.5338
M	23	241.826				
COLA						
H	19	115.316	3.72	0.0609		
M	22	122.864				
PATA						
H	19	28.263	1.94	0.1714		
M	21	28.952				
OREJA						
H	19	20.947	1.86	0.1811		
M	21	22.429				
LOCR						
H	17	32.153	1.77	0.1924		
M	20	32.870				
LONA						
H	17	12.841	1.10	0.3013		
M	22	13.150				
AANA						
H	18	3.505	0.18	0.6771		
M	22	3.550				
APNA						
H	19	2.521	1.21	0.2785		
M	23	2.587				
ANCI						
H	19	15.416	0.75	0.3916		
M	23	15.600				
ANCC						
H	18	13.439	0.14	0.7141		
M	21	13.495				
ANIN						
H	19	5.089	0.01	0.9141		
M	23	5.095				
ANFO						
H	18	7.567	0.00	0.9750		
M	23	7.574				
ALCR						
H	15	11.273	0.23	0.6368		
M	21	11.181				

Cuadro 2 (continuación)

VAR	N	MEDIA	ANOVA		MANOVA			
			F	$P_r > F$	F	$P_r > F$		
LOMA								
H	18	15.239	8.13	0.0069	1.744	0.0908		
M	23	15.835						
ALMA								
H	18	7.311	1.06	0.3095				
M	23	7.487						
HMMD								
H	16	5.225	0.07	0.7930				
M	23	5.243						
HMDX								
H	17	5.081	0.51	0.4793				
M	23	4.978						
ALRO								
H	16	5.856	2.32	0.1363				
M	22	6.086						
M3M3								
H	16	5.737	0.03	0.8711				
M	23	5.752						
LOFR								
H	17	8.788	0.08	0.7802				
M	23	8.730						
Edad 4								
LOTO								
H	25	238.120	5.57	0.0220				
M	30	248.500						
COLA								
H	24	121.208	1.32	0.2557				
M	30	124.333						
PATA								
H	24	28.417	0.39	0.5329				
M	26	28.692						
OREJA								
H	24	20.333	4.67	0.0354				
M	30	21.733						
LOCR								
H	23	32.804	5.19	0.0269				
M	31	33.548						
LONA								
H	25	13.460	2.53	0.1178				
M	30	13.808						
AANA								
H	25	3.684	0.89	0.3491				
M	31	3.774						

Cuadro 2 (continuación)

VAR	N	MEDIA	ANOVA		MANOVA	
			F	$P_r > F$	F	$P_r > F$
APNA						
H	25	2.532	0.27	0.6080		
M	31	2.531				
ANCI						
H	25	15.908	0.59	0.4457		
M	31	16.026				
ANCC						
H	24	13.562	0.02	0.8790		
M	31	13.542				
ANIN						
H	25	5.100	0.19	0.6653		
M	31	5.122				
AMFO						
H	25	7.640	2.56	0.1153		
M	31	7.510				
ALCR						
H	23	11.487	1.36	0.2482		
M	31	11.268				
LOMA						
H	25	15.776	5.21	0.0264		
M	31	16.203				
ALMA						
H	24	7.700	0.27	0.6028		
M	31	7.768				
HMMD						
H	23	5.234	0.01	0.9432		
M	31	5.238				
HMXD						
H	25	5.028	0.24	0.6254		
M	31	5.000				
ALRO						
H	25	6.172	0.78	0.3809		
M	30	6.280				
M3M3						
H	23	5.991	4.56	0.0374		
M	31	5.832				
LOFR						
H	25	8.956	0.82	0.3705		
M	31	9.084				

(3 y 4). En los dos sexos se presenta el mismo patrón en la longitud de los nasales (LONA), la altura de la mandíbula (ALMA) y la anchura entre los terceros molares maxilares (M3M3). En los machos, esta tendencia se manifiesta además en la longitud y altura del cráneo (LOCR), así como en la longitud de la pata (PATA).

Con base en los resultados descritos, se hizo un segundo análisis de varianza, pero considerando ambos sexos. Los resultados de este análisis (cuadro 1) muestran que 15 de los 20 caracteres presentan diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los grupos de edad. Las excepciones son la longitud de la oreja (OREJA), la anchura de la caja craneana (ANCC), la constricción interorbitaria (ANIN), la anchura del frontal (ANFO) y la hilera maxilar de dientes (HMXD).

En cuanto al valor numérico de los caracteres, se observa una franca tendencia hacia el incremento en el tamaño en 12 de los 15 que distinguen a las clases de edad, los cuales aumentan con el tiempo (cuadro 1), de tal suerte que los individuos más jóvenes (edad 2) presentan menores dimensiones que los individuos de las edades subsecuentes y, por ende, los individuos de la clase de edad 5 son los que tienen las mayores proporciones. Esta tendencia no se presenta en los tres caracteres restantes (PATA, APNA y HMMD), los cuales muestran un patrón de variación ligeramente distinto (cuadro 1).

La prueba de Duncan (cuadro 1) muestra que los individuos de la edad 5 se separan del resto y forman un solo grupo en 12 de los 20 caracteres considerados (LOTO, COLA, LOCR, AANA, APNA, ANCI, LOMA, ALMA, HMMD, ALRO, M3M3 y LOFR). Por su parte, los nasales ya no se alargan (LONA) sustancialmente a partir de la edad 4, mientras que la longitud de la pata (PATA) y la altura del cráneo (ALCR) se mantienen estables a partir de la edad 3.

Variación sexual secundaria

El análisis de varianza para el dimorfismo sexual (cuadro 2) muestra que los machos de la edad 3 fueron de mayor tamaño que las hembras en todos los caracteres externos y óseos, con excepción de la altura del cráneo (ALCR), la hilera maxilar de los dientes (HMXD) y la longitud del frontal (LOFR), en donde sucedió lo contrario. Sin embargo, los únicos caracteres en donde los machos fueron significativamente ($p < 0.05$) más grandes que las hembras fueron la longitud total (LOTO) y la longitud de la mandíbula (LOMA). En el análisis de varianza múltiple para los caracteres del cráneo no se encontró dimorfismo sexual (cuadro 2).

En la edad 4 los machos también son mayores que las hembras en todos los caracteres externos (cuadro 2), pero la diferencia es significativa ($p < 0.05$) solamente en la longitud total (LOTO) y de la oreja (OREJA).

Cuadro 3

VARIACIÓN INDIVIDUAL DE LAS CINCO CLASES DE EDAD DE *PEROMYSCUS FURVUS*. SE PRESENTA LA ESTADÍSTICA BÁSICA DE CUATRO MEDIDAS EXTERNAS Y 16 CRANEALES (MED). LOS PARÁMETROS QUE SE MENCIONAN SON EL TAMAÑO DE LA MUESTRA (N), LA MEDIA Y DOS ERRORES ESTÁNDAR A CADA LADO DE LA MEDIA (MEDIA $\pm$ 2EE), LOS VALORES EXTREMOS (MÍN-MÁX) Y EL COEFICIENTE DE VARIACIÓN (CV)

MED	N	MEDIA $\pm$ 2EE	MÍN.-MÁX.	C V
Edad 1				
LOTO	6	181.83 $\pm$ 16.82	145.0 - 205.0	11.33
COLA	6	97.83 $\pm$ 4.13	90.0 - 105.0	5.19
PATA	6	27.17 $\pm$ 0.96	25.0 - 28.0	4.30
OREJA	6	19.33 $\pm$ 0.66	18.0 - 20.0	4.22
LOCR	6	28.22 $\pm$ 0.34	27.6 - 28.7	1.48
LONA	6	11.18 $\pm$ 0.68	9.5 - 11.7	7.47
AANA	6	3.28 $\pm$ 0.34	2.6 - 3.8	12.98
APNA	6	2.43 $\pm$ 0.28	1.8 - 2.8	14.39
ANCI	4	14.80 $\pm$ 0.70	13.9 - 15.5	4.78
ANCC	6	12.77 $\pm$ 0.66	11.7 - 13.6	6.36
ANIN	6	5.00 $\pm$ 0.12	4.9 - 5.3	3.10
ANFO	6	7.87 $\pm$ 0.52	6.7 - 8.4	8.03
ALCR	6	10.52 $\pm$ 0.16	10.2 - 10.8	1.94
HMXD	5	4.76 $\pm$ 0.18	4.5 - 5.0	4.10
ALRO	6	5.13 $\pm$ 0.66	4.5 - 6.7	15.91
M3M3	5	7.84 $\pm$ 0.22	5.5 - 6.1	4.12
LOFR	6	8.20 $\pm$ 0.54	7.5 - 9.4	8.09
LOMA	5	13.94 $\pm$ 0.58	13.2 - 14.6	4.64
ALMA	5	6.30 $\pm$ 0.30	6.0 - 6.8	5.38
HMMD	4	5.08 $\pm$ 0.38	4.5 - 5.3	7.61
Edad 2				
LOTO	10	226.20 $\pm$ 14.74	188.0 - 265.0	10.31
COLA	10	116.90 $\pm$ 10.56	88.0 - 144.0	14.29
PATA	10	28.00 $\pm$ 0.78	27.0 - 30.0	4.45
OREJA	9	21.11 $\pm$ 2.34	17.0 - 25.0	16.65
LOCR	10	32.12 $\pm$ 1.98	28.0 - 39.0	9.79
LONA	10	12.43 $\pm$ 0.78	10.5 - 14.0	9.88
AANA	10	3.41 $\pm$ 0.26	2.7 - 4.3	12.32
APNA	10	2.57 $\pm$ 0.10	2.3 - 2.9	6.63
ANCI	9	15.56 $\pm$ 0.54	14.3 - 16.8	5.18
ANCC	10	13.42 $\pm$ 0.40	12.4 - 14.3	4.76
ANIN	10	5.10 $\pm$ 0.14	4.8 - 5.5	4.13
ANFO	10	7.71 $\pm$ 0.56	6.7 - 9.2	11.38
ALCR	10	10.97 $\pm$ 0.28	10.4 - 11.6	4.10
HMXD	10	5.01 $\pm$ 0.10	4.7 - 5.2	3.04
ALRO	10	5.44 $\pm$ 0.50	4.3 - 6.5	14.24
M3M3	10	5.68 $\pm$ 0.26	4.7 - 6.1	7.37
LOFR	10	8.57 $\pm$ 0.44	7.4 - 9.7	7.93
LOMA	10	15.24 $\pm$ 0.52	14.0 - 16.4	5.38
ALMA	10	7.18 $\pm$ 0.44	6.0 - 8.1	9.82
HMMD	10	5.40 $\pm$ 0.34	4.9 - 6.8	9.76

Cuadro 3 (continuación)

MED	N	MEDIA $\pm$ 2EE	MÍN.-MÁX.	C V
Edad 3				
LOTO	42	234.57 $\pm$ 6.82	184.0 - 270.0	9.41
COLA	41	119.37 $\pm$ 4.04	86.0 - 139.0	10.81
PATA	42	28.62 $\pm$ 0.50	25.0 - 31.0	5.52
OREJA	40	21.73 $\pm$ 1.10	17.0 - 30.0	15.98
LOCR	37	32.54 $\pm$ 0.54	29.0 - 34.8	5.08
LONA	39	13.02 $\pm$ 0.30	11.0 - 14.8	7.02
AANA	40	3.53 $\pm$ 0.10	2.7 - 4.3	9.57
APNA	42	2.56 $\pm$ 0.06	2.1 - 2.9	7.59
ANCI	42	15.52 $\pm$ 0.22	14.0 - 16.7	4.41
ANCC	39	13.47 $\pm$ 0.16	12.2 - 14.4	3.49
ANIN	42	5.09 $\pm$ 0.06	4.7 - 5.5	3.56
ANFO	41	7.57 $\pm$ 0.22	6.3 - 9.1	9.54
ALCR	37	11.20 $\pm$ 0.18	10.2 - 12.5	5.10
HMXD	41	4.98 $\pm$ 0.06	4.5 - 5.3	3.28
ALRO	38	5.99 $\pm$ 0.16	4.7 - 6.8	7.81
M3M3	39	5.75 $\pm$ 0.08	5.1 - 6.2	4.74
LOFR	40	8.76 $\pm$ 0.20	7.0 - 9.8	7.20
LOMA	41	15.57 $\pm$ 0.22	13.9 - 17.2	4.63
ALMA	41	7.41 $\pm$ 0.16	6.2 - 8.5	7.33
HMMD	39	5.24 $\pm$ 0.06	4.8 - 5.9	4.05
Edad 4				
LOTO	55	243.78 $\pm$ 4.56	205.0 - 277.0	6.94
COLA	54	122.94 $\pm$ 2.72	101.0 - 146.0	8.10
PATA	50	28.56 $\pm$ 0.44	25.0 - 32.0	5.39
OREJA	54	21.11 $\pm$ 0.66	17.0 - 28.0	11.59
LOCR	54	33.23 $\pm$ 0.34	30.0 - 35.5	3.71
LONA	55	13.65 $\pm$ 0.22	11.4 - 15.2	5.98
AANA	56	3.73 $\pm$ 0.10	2.9 - 4.6	9.50
APNA	56	2.55 $\pm$ 0.06	2.1 - 2.9	8.23
ANCI	56	15.97 $\pm$ 0.16	14.7 - 17.4	3.56
ANCC	55	13.55 $\pm$ 0.14	12.0 - 14.5	3.61
ANIN	56	5.11 $\pm$ 0.06	4.7 - 5.7	3.75
ANFO	56	7.62 $\pm$ 0.16	6.3 - 9.7	7.86
ALCR	55	11.37 $\pm$ 0.18	10.3 - 14.4	6.03
HMXD	57	5.01 $\pm$ 0.06	4.4 - 5.4	4.18
ALRO	55	6.23 $\pm$ 0.12	5.0 - 7.4	7.23
M3M3	54	5.90 $\pm$ 0.08	5.0 - 6.5	4.74
LOFR	57	9.03 $\pm$ 0.14	7.9 - 10.3	5.80
LOMA	56	16.01 $\pm$ 0.20	14.5 - 17.9	4.51
ALMA	55	7.74 $\pm$ 0.12	6.6 - 8.7	6.11
HMMD	54	5.24 $\pm$ 0.06	4.8 - 5.7	3.77
Edad 5				
LOTO	15	268.07 $\pm$ 7.18	237.0 - 299.0	5.19
COLA	15	134.67 $\pm$ 4.24	121.0 - 149.0	6.10
PATA	15	29.07 $\pm$ 0.60	27.0 - 31.0	4.09
OREJA	15	21.40 $\pm$ 1.58	17.0 - 30.0	14.22

Cuadro 3 (continuación)

MED	N	MEDIA $\pm$ 2EE	MÍN.-MÁX.	C V
LOCR	15	34.63 $\pm$ 0.62	32.7 - 37.0	3.50
LONA	15	14.05 $\pm$ 0.56	10.7 - 15.4	7.70
AANA	14	4.20 $\pm$ 0.20	3.5 - 5.0	9.05
APNA	15	2.71 $\pm$ 0.18	2.2 - 3.2	12.45
ANCI	15	16.92 $\pm$ 0.32	15.8 - 17.5	3.59
ANCC	15	13.48 $\pm$ 0.26	12.8 - 14.3	3.60
ANIN	15	5.22 $\pm$ 0.14	4.8 - 5.6	5.08
ANFO	15	7.56 $\pm$ 0.32	6.3 - 8.8	8.18
ALCR	15	11.47 $\pm$ 0.24	10.8 - 12.0	3.90
HMXD	15	5.03 $\pm$ 0.18	4.2 - 5.5	6.62
ALRO	15	6.83 $\pm$ 0.16	6.4 - 7.6	4.68
M3M3	14	6.12 $\pm$ 0.20	5.1 - 6.6	6.38
LOFR	15	9.69 $\pm$ 0.38	8.7 - 11.6	7.58
LOMA	15	16.77 $\pm$ 0.30	15.8 - 17.5	3.48
ALMA	15	8.16 $\pm$ 0.18	7.7 - 8.8	4.27
HMMD	15	5.20 $\pm$ 0.14	4.5 - 5.5	4.93

En relación con los 16 caracteres óseos, también los machos de la edad 4 son mayores que las hembras en diez de ellos, pero sólo se encontró variación sexual significativa ($p < 0.05$) en la longitud del cráneo (LOCR) y en la longitud de la mandíbula (LOMA).

Las hembras de esa categoría de edad resultaron con mayores dimensiones que los machos (cuadro 2) en seis caracteres relacionados con la anchura del cráneo (APNA, ANCC, ANFO, ALCR, HMXD y M3M3), pero la diferencia fue significativa ($p < 0.05$) solamente en la anchura a través de los molares (M3M3). Los resultados del análisis múltiple tampoco mostraron diferencias significativas entre los sexos, como se aprecia en la cuadro 2.

Variación individual

En general, se encontró mayor variación en las medidas externas que en las medidas óseas, como lo indican los promedios de los coeficientes de variación ($CV = 8.55$ y $CV = 6.42$, respectivamente) en todos los grupos de edad (cuadro 3).

En el cuadro 3 se observa que los coeficientes de variación de todas las medidas externas fluctuaron entre 4.09 (PATA, edad 5) y 16.5 (OREJA, edad 2); mientras que los CV para las medidas craneales lo hicieron entre 1.94 (ALCR, edad 1) y 14.39 (AANA, edad 1). Finalmente, los CV de las medidas mandibulares oscilaron entre 3.48 (LOMA, edad 5) y 9.76 (HMMD, edad 2).

Los coeficientes de variación son cada vez menores conforme aumenta la edad de los individuos. Así tenemos que en las edades 1 y 2 los promedios de los CV son altos (6.57 y 9.63, respectivamente), mientras que en las otras edades se reducen (3.5) hasta alcanzar un promedio de 6.29 en la edad 5 (cuadro 3).

Las medidas externas muestran coeficientes de variación altos (> 10) en las cinco edades (cuadro 3), con excepción de la PATA cuyo valor fluctúa entre 4.09 y 5.52 (cuadro 3). Entre las medidas externas, la longitud de la oreja (OREJA) resulta con la mayor variación CV = 4.22 a 16.65).

En el cráneo, las anchuras de los huesos nasales (AANA y APNA) y las dimensiones del hueso frontal (ANFO y LOFR) muestran en general (excepto LOFR, edad 4 y APNA, edad 2) un CV mayor de 7.00 en las cinco categorías de edad (cuadro 3), mientras que el resto de las otras estructuras presentan CV menores hasta alcanzar un valor de 1.94 en la altura del cráneo (ALCR).

Discusión y conclusiones

Variación relacionada con la edad

La variación morfológica ligada con la edad se manifiesta en *P. fuvvus*, como en otras especies, por cambios en el tamaño y en las proporciones alométricas que se establecen entre los caracteres.

En el primer análisis de varianza que se hizo con los sexos separados, se advierte que las hembras alcanzan más tempranamente el desarrollo morfológico que los machos en cuanto a la longitud de la pata (PATA), el ensanchamiento de la región proximal de los nasales (APNA), la constricción interorbital (ANIN), la altura del cráneo (ALCR) y la longitud de la hilera mandibular de dientes (HMMD).

En este mismo análisis se observa que las edades intermedias (3 y 4) tienen el mismo patrón de crecimiento y que la edad 5 se separa del resto por un 50 por ciento de los caracteres en ambos sexos. Además, la edad 2 se separa de las otras por la morfología de sus nasales, los cuales se curvan ventralmente en el extremo distal, lo que les confiere un rostro más corto y bajo.

Del segundo análisis de varianza que incluyó a los dos sexos, se desprende que las variables externas que más contribuyen para diferenciar a los juveniles de los adultos en *P. fuvvus* son la longitud total (LOTO) y la longitud de la cola vertebral (COLA).

En esta especie, tanto la longitud total (LOTO) como la longitud de la cola vertebral (COLA), aumentan de tamaño de manera significativa ($p < 0.05$) durante la edad adulta (cuadro 1); mientras que en la longitud de la oreja (OREJA) y la longitud de la pata (PATA) el crecimiento se completa en edades más tempranas. Este patrón de crecimiento es semejante al encontrado en condiciones de laboratorio para *Peromyscus (Neotomodon) alstoni* (Martin

y Álvarez, 1982), *P. truei gilberti* (Hoffmeister, 1951), *P. melanocarpus* y *P. mexicanus* (Rickart, 1977).

Los elementos del cráneo de *P. furvus* que no sufren cambios significativos a lo largo de la vida del individuo son la anchura de la caja craneana (ANCC), la anchura interorbitaria (ANIN), la anchura máxima del frontal (ANFO) y la longitud de la hilera maxilar de dientes (HMXD). De esta manera, es de suponer que no participan en los procesos alométricos que dan lugar a la morfología del cráneo de un adulto y que con excepción de la anchura interorbitaria (ANIN), que puede ser muy variable dentro de un mismo grupo de edad, estos elementos (ANCC, ANFO, HMXD) representan caracteres taxonómicos de gran utilidad para la identificación específica, aun en individuos de diferentes edades.

Los huesos craneales de *P. furvus* que más participan en los cambios morfológicos de los individuos jóvenes a la edad adulta, crecen con diferentes proporciones en longitud, anchura y altura (cuadro 1). Entre los huesos que más contribuyen al alargamiento del cráneo se encuentran los nasales (LONA) y el frontal (LOFR), en tanto que los elementos que se ensanchan para dar mayor volumen al cráneo son los arcos cigomáticos (ANCI) y los nasales en su región anterior (AANA). Esto último resulta en un ensanchamiento particular de la región anterior de los nasales y es un carácter diagnóstico en los individuos adultos. Respecto al crecimiento en dirección vertical, los maxilares y los nasales (ALRO) son los huesos que más contribuyen a conferir su aspecto al rostro del adulto.

La mandíbula también aumenta tanto en altura (ALMA) como en longitud (LOMA) en sincronía con el cráneo (cuadros 1 y 3). Aunque en este trabajo no se consigna la anchura mandibular, es evidente que el proceso coronoide experimenta una mayor osificación y que la mandíbula se ensancha con la edad.

Como consecuencia de la tasa de crecimiento diferencial de los huesos, el cráneo de los individuos jóvenes de *P. furvus* es globoso, la bóveda craneana es alta, los arcos cigomáticos son estrechos y el rostro es corto. A medida que el individuo crece, el cráneo se alarga y se ensancha, de tal manera que el rostro es más voluminoso y mejor proporcionado en relación con la caja craneana. Hoffmeister (1951) observó el mismo patrón de crecimiento y desarrollo en *P. truei*.

Diversos factores tanto intrínsecos como extrínsecos pueden afectar el crecimiento de los miembros del género *Peromyscus*. Entre estos factores se encuentran la edad y la condición de la madre, el hábitat, la alimentación (Rickart, 1977; Martín y Álvarez, 1982; Myers y Masters, 1983), los cuidados maternos (Millar, 1983; Derrickson, 1988), el tamaño de la camada (Martín y Álvarez, 1982) y el sexo del individuo (Derrickson, 1988). En *P. furvus*, el estudio de su biología y genética en condiciones de laboratorio podría aclarar qué factores de los mencionados influyen en su patrón de crecimiento y cuáles otros participan en la expresión de estos caracteres.

Variación sexual secundaria

De acuerdo con Ralls (1977), el dimorfismo sexual secundario en los roedores varía de "pobre a moderado", y por lo general, en las especies donde se presenta, los machos son más grandes que las hembras.

En *P. furvus*, al igual que en otras especies del género *Peromyscus* como *P. boylii* (Schmidly, 1973), *P. hooperi* (Schmidly, et al., 1985), *P. difficilis penicillatus* (Diersing, 1976), *P. maniculatus* (Hall, 1946; Koh y Peterson, 1983) y *P. alstoni* (Williams y Ramírez-P., 1984) no se presenta dimorfismo sexual secundario.

Sin embargo, a diferencia de lo que sucede con cuatro de las especies mencionadas anteriormente, en donde las hembras son generalmente de mayores proporciones que los machos, en *P. alstoni* (Williams y Ramírez-P., 1984) y en *P. furvus* los machos alcanzan mayor tamaño que las hembras (cuadro 2). Esta característica de *P. furvus* fue ya señalada previamente por Hall (1968), pero en términos cualitativos de porcentaje.

La diferencia en tamaño entre las hembras y machos de las especies antes mencionadas y la de *P. furvus* puede estar relacionada con estrategias adaptativas vinculadas con la estacionalidad del hábitat en que viven, estacionalidad que se encuentra ligada, a su vez, con cambios latitudinales (Levenson, 1990).

Las especies *P. boylii*, *P. hooperi*, *P. difficilis*, *P. maniculatus* y *P. alstoni* son de tamaño de pequeño a mediano y habitan principalmente zonas templadas con marcada estacionalidad. En cambio, *P. furvus* es una especie de tamaño grande que habita zonas cálido-húmedas con fluctuaciones estacionales poco evidentes.

En condiciones de cambios estacionales definidos, la estrategia de algunas especies de roedores es hacia el mayor tamaño de las hembras por el gasto energético que suponen la gestación y la lactancia. Lo contrario se observa en las especies que viven en condiciones climáticas estables. En estas especies, el macho puede alcanzar mayores proporciones que la hembra, lo que se supone contribuye a un mejor desempeño en la estrategia reproductora, especialmente en sociedades polígamas o en aquellas sociedades donde la competencia por la pareja es intensa entre los machos (Ralls, 1977; Eisenberg, 1981; Levenson, 1990).

En los caracteres (LOTO, OREJA, LOCR, LOMA y M3M3) de *P. furvus* donde se encontró dimorfismo sexual significativo ($p < 0.05$, cuadro 2), es posible que las diferencias observadas tengan importancia biológica y que pudieran estar relacionadas con la actividad reproductora o con el papel ecológico que desempeña cada sexo en la naturaleza (Bowers y Smith, 1979; Slatkin, 1984; Xia y Millar, 1987).

Es interesante hacer notar que los machos siempre fueron más grandes que las hembras en cuanto a la longitud total (LOTO) en las dos edades utilizadas para el análisis de la variación sexual secundaria, lo cual puede

confirmar los argumentos expuestos respecto de la estrategia de apareamiento. El estudio de la biología, ecología y etología de esta especie, podría esclarecer la importancia del mayor tamaño de los machos con respecto a la dinámica reproductiva de la especie.

Por otra parte, mientras que las diferencias significativas en algunos de los 20 caracteres estudiados (cuadro 1) fueron encontradas con el análisis de varianza, el análisis de varianza múltiple no arrojó ninguna diferencia. Esto sucede con frecuencia por el enfoque de cada análisis y por el manejo que se hace de los datos en cada uno de ellos (Willing *et al.*, 1986; Arita y Humphrey, 1988).

Mientras que el análisis de varianza compara pares de medias entre sí y nos muestra qué variables son las que presentan o no las diferencias, el análisis de varianza múltiple lo hace de manera multidimensional en el espacio (Arita y Humphrey, 1988). Así, las diferencias que resultan en el primero, siempre que en conjunto sean escasas y por ello insignificantes, se ven encubiertas en el segundo (Willig *et al.*, 1986). Pero si la mayoría de los caracteres resultan dimórficos en el análisis de varianza, en el análisis de varianza múltiple se destaca nítidamente la diferencia global entre machos y hembras (Willig *et al.*, 1986).

Variación individual

Como se mencionó anteriormente, en *P. furvus* las variables externas presentan coeficientes de variación (CV) más altos que las variables óseas (cuadro 3). El mismo resultado se ha obtenido en *P. alstoni* (Williams y Ramírez-P., 1984), *P. boylii*, *P. pectoralis*, (Schmidly, 1972, 1973), *P. difficilis penicillatus* (Diersing, 1976) y *P. truei* (Hoffmeister, 1951); sin embargo, los CV de *P. furvus* son ligeramente mayores que los publicados para estas especies. El tamaño de las muestras analizadas por esos autores y el de la población considerada en este trabajo podría explicar estas diferencias (cuadro 3).

En estudios de esta naturaleza donde se examinan ejemplares de museo, los CV altos para las medidas externas suelen deberse a que éstas son obtenidas por diferentes personas en el momento de preparar los ejemplares (Xia y Millar, 1986), lo que no sucede con las craneales, las cuales son obtenidas por la misma persona, con lo que el margen de error se reduce.

En las medidas del cráneo de *P. furvus*, los CV más altos pertenecen a las estructuras más pequeñas (AANA, APNA y ALRO), así como a ANFO (cuadro 3); esto se explica por la dificultad en la obtención de estas medidas, lo cual aumenta la probabilidad de introducir errores y, por ende, de aumentar los CV al no lograrse una repetividad adecuada.

Al igual que en *P. truei gilberti* (Hoffmeister, 1951), los valores de los CV disminuyen a medida que envejecen los individuos de *P. furvus* (cuadros 1 y 3) como resultado de alcanzar la estabilidad en el desarrollo de sus

caracteres. Por su parte, los individuos más jóvenes se encuentran en pleno proceso de desarrollo, y factores intrínsecos y extrínsecos determinan diferentes ritmos de crecimiento que aumentan el valor de los CV para este grupo.

Por otra parte, los números de muestra pequeños limitan la apreciación de la variación de un carácter, ya que aumentan los valores de la varianza, el error estándar y los CV. En el presente, la reducción de los CV puede estar también relacionada con el aumento en el número de individuos en las clases de edad 3 y 4 ($n = 42$ y 57 , respectivamente); mientras que los CV mayores encontrados para las clases de edad 1, 2 y 5 podrían estarlo con el pequeño número de muestra ($n = 6$, 10 y 15 , respectivamente) correspondiente a estas categorías.

Agradecimientos

A los señores Benjamín Vieyra Rosas y Juan Patiño Rodríguez, valiosos y leales colaboradores y amigos, por su trabajo constante en la colecta y preparación de los ejemplares examinados.

Al M. en C. Ticul Álvarez, de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN, y al M. en C. Alvar González Christen, del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Veracruzana, por permitirnos el estudio de los ejemplares de las colecciones bajo su custodia.

A Bárbara Vargas Miranda y José Antonio Santos Moreno, estudiantes de la carrera de biología en esta institución, por el entusiasmo con el que participaron en una fase temprana del trabajo cuando prestaban su servicio social.

A la bióloga Yolanda Hortelano Moncada por sus atinados comentarios cuando se escribía la primera versión del manuscrito.

Al señor Fernando A. Vega L. por la elaboración del mapa de la figura 1.

Este trabajo fue financiado parcialmente por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt núm. P22CCOR88039) y por la Dirección General de Investigación Científica y Superación Académica de la SEP (DGICSA núm. C-90-01-0286).

Los autores desean expresar un agradecimiento muy especial a los doctores Guy G. Musser (AMNH), Don Wilson y Michael D. Carleton (USNM), George D. Baumgardner (TCWC) y Robert M. Timm (KU), quienes gentilmente nos brindaron todas las facilidades para la revisión del material de las colecciones bajo su responsabilidad y que por una omisión involuntaria no aparecen en un trabajo previo sobre *Microtus quasiater*.

Dedicatoria

Por todo lo que significa una personalidad como la de Ticul Álvarez en el medio académico de la mastozoología mexicana, dedicamos este trabajo al

colega, maestro y amigo; persona generosa para compartir sus conocimientos en el campo y en el gabinete; enemigo del halago, de la simulación y de la superficialidad; trabajador exigente y crítico severo con el trabajo propio y con el de los demás; hombre serio y formal, intolerante ante lo corriente y fútil; artista notable con el lápiz y el pincel; profesional distinguido de la sistemática bien hecha, que con humildad acepta sus errores y cuando es necesario no escatima el comentario apropiado y objetivo para reconocer el trabajo bien elaborado.

Bibliografía

- Arita, H. T. y S. R. Humphrey. 1988. Revisión taxonómica de los murciélagos magueyeros del género *Leptonycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 29: 1-60.
- Bowers, M. A. y H. D. Smith. 1979. Differential habitat utilization by sexes of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*. *Ecology*, 60 (5): 869-875.
- Carleton, M. D. 1989. Systematics and evolution, pp. 7-142, en *Advances in the study of Peromyscus* (Rodentia) (Gordon L. Kirkland, Jr. and James N. Layne, eds.). Texas Tech University Press, Lubbock, Texas.
- Derrickson, E. M. 1988. Patterns of postnatal growth in a laboratory colony of *Peromyscus leucopus*. *Journal of Mammalogy*, 69: 57-66.
- Diersing, V. E. 1976. An analysis of *Peromyscus difficilis* from the Mexican-United States boundary area. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 89: 451-466.
- Eisenberg, J. F. 1981. The Mammalian Radiations, an analysis of trends, in: evolution, adaptation, and behavior. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 610 pp.
- Genoways, H. H. 1973. Systematics and evolutionary relationships of spinny pocket mice, genus *Liomys*. *Special Publications of the Museum, Texas Tech University*, 5: 1-368.
- Hall, E. R. 1946. *Mammals of Nevada*. University of California Press, Berkeley, California, XI + 710 pp.
- . 1968. Variation in the blackish deer mouse, *Peromyscus furvus*. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica, México*, 1: 149-154.
- . 1981. The mammals of North America. John Wiley & Sons, New York, vol. 2: VI + 601-1181 + 90.
- Hoffmeister, D. F. 1951. A Taxonomic and evolutionary study of the Piñon mouse, *Peromyscus truei*. *Illinois Biological Monographs*, 21: 1-104.
- Hooper, E. T. 1952. A systematic review of the harvest mice genus *Reithrodontomys* of Latin America. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology University of Michigan*, 77: 1-255.

- Huckaby, D. G. 1980. Species limits in the *Peromyscus mexicanus* group (Mammalia: Rodentia: Muroideae). Contributions in Science, Los Angeles County Museum of Natural History, 326: 1-24.
- Koh, H. S. y R. L. Peterson. 1983. Systematic studies of deer mice *Peromyscus maniculatus* Wagner (Cricetidae, Rodentia): analysis of age and secondary sexual variation in morphometric characters. Canadian Journal of Zoology, 61: 2618-2628.
- Levenson, H. 1990. Sexual size dimorphism in chipmunks. Journal of Mammalogy, 71: 161-170.
- Martin, E. y T. Álvarez. 1982. Crecimiento y desarrollo en el laboratorio de *Neotomodon alstoni* (Rodentia: Cricetidae). Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, 26: 55-84.
- Millar, J. S. 1983. Negative maternal effects in *Peromyscus maniculatus*. Journal of Mammalogy, 64: 540-543.
- Myers, P. y L. L. Masters. 1983. Reproduction by *Peromyscus maniculatus*: size and compromise. Journal of Mammalogy, 64: 1-18.
- Ralls, K. 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. The American Naturalist, 11: 917-938.
- Rickart, E. A. 1977. Reproduction, growth and development in two species of cloud forest *Peromyscus* from southern Mexico. Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas, 67: 1-22.
- SAS Institute Inc. 1985. SAS User's Guide: Basics. Ver. 5 Edition, Cary, North Carolina.
- . SAS User's Guide: Statistics. Ver. 5 Edition. Cary, North Carolina.
- Schmidly, D. J. 1972. Geographic variation in the white-ankled mouse, *Peromyscus pectoralis*. Southwestern Naturalist, 17: 113-138.
- . 1973. Geographic variation and taxonomy of *Peromyscus boylii* from Mexico and the southern United States. Journal of Mammalogy, 54: 111-130.
- Schmidly, D. J., M. R. Lee, W. S. Modi y E. G. Zimmerman. 1985. Systematics and notes on the biology of *Peromyscus hooperi*. Occasional Papers of The Museum, Texas Tech University, 97: 1-40.
- Slatkin, M. 1984. Ecological causes of sexual dimorphism. Evolution, 38: 622-630.
- Williams, S. L. y J. Ramírez-Pulido. 1984. Morphometric variation in the volcano mouse, *Peromyscus (Neotomodon) alstoni* (Mammalia: Cricetidae). Annals of Carnegie Museum of Natural History, 53: 163-183.
- Willig, M. R., R. D. Owen y R. L. Colbert. 1986. Assessment of morphometric variation in natural populations: the inadequacy of the univariate approach. Systematic Zoology, 35: 195-203.
- Xia, X. y J. S. Millar. 1987. Morphological variation in deer mice in relation to sex and habitat. Canadian Journal of Zoology, 65: 527-533.

Los vertebrados mesozoicos del Uruguay y sus relaciones con los de áreas vecinas¹

Álvaro Mones²

Resumen

Se presenta un resumen actualizado del registro de vertebrados fósiles del Mesozoico uruguayo. La información, ordenada estratigráficamente, es complementada por un mapa de localidades fosilíferas, varias de ellas inéditas hasta el momento. Se discuten aspectos sistemáticos y paleobiogeográficos. La presencia de *¿Sebecosuchia* (Crocodylia) en el Uruguay es comunicada aquí por primera vez.

Abstract

Mesozoic vertebrates of Uruguay and their relationship with those from neighboring countries. An up-to-date summary of the Uruguayan Mesozoic vertebrate fossil record is given. This information is stratigraphically arranged and complemented by a map showing the main fossiliferous localities, some of them unknown until now. Systematic and paleobiogeographic subjects are discussed. For the first time the presence of *¿Sebecosuchia* (Crocodylia) is reported.

Introducción

El registro de vertebrados mesozoicos en el Uruguay es relativamente pobre, tanto en número y conservación como en diversidad. Su descubrimiento data de hace casi 70 años. Su presencia fue señalada por primera vez por Kraglievich (1927: 102-103; 1928: 36-40) y Berro (1927: 109, 126, lám. 15 [fig. 10]), aunque en forma muy sumaria e informalmente identificados como "dinosaurios". Luego, diferentes autores se han ocupado esporádicamente sobre hallazgos ocasionales, sin que hasta el momento se hayan encarado estudios sistemáticos detallados sobre la paleontología de este periodo, lo que sin duda no favorece a su mejor conocimiento.

¹ Versión corregida y ampliada del trabajo presentado en el Simposio Cretácico de América Latina, Proyecto 242, IGCP/IUGS/UNESCO, Mendoza, 26. XI. 1986.

² Museo Nacional de Historia Natural, Casilla de Correo 399, 11000 Montevideo, Uruguay. Fax: 598-2-970213.

En este trabajo se ha querido brindar un panorama de lo que se conoce y su discusión en el contexto sudamericano, particularmente con los países vecinos al Uruguay.

Salvo los hallazgos procedentes de los niveles fosilíferos de la Formación Tacuarembó, cuya edad es aún tema de controversia (de Triásico Superior a Cretácico Inferior), todos los restos proceden del Cretácico Superior, Formaciones Guichón (Santoniano-Campaniano?), Mercedes y Asencio (Maastrichtiano). No se entrará en detalles sobre los aspectos descriptivos de estas formaciones por cuanto Sprechmann, Bossi y Silva (1981) hacen un análisis sintético y, a los efectos de este trabajo, actualizado.

Bonaparte y Powell (1980: 26-27, fig. 9) proporcionan un breve resumen sobre algunas localidades fosilíferas portadoras de tetrápodos del Cretácico Superior sudamericano, pero la referencia al Uruguay sólo se hace por medio de un mapa, sin discutir detalles. También Estes y Báez (1985: 148, 181, 182, 184, fig. 3) se refieren escuetamente a nuestros tetrápodos mesozoicos.

Seguidamente, agrupados por su procedencia estratigráfica, se hace una reseña de los hallazgos, incluyéndose en la sinonimia de las especies sólo la complementaria a la indicada por Mones (1972). En el mapa adjunto se señalan todas las localidades conocidas que han proporcionado restos de vertebrados del Mesozoico del Uruguay, incluyendo algunas aún inéditas. Mapas más o menos generalizados de localidades cretácicas de América del Sur, se encuentran en Bonaparte y Powell (1980: 26, fig. 9) y Estes y Báez (1985: 182, fig. 3) y para Bolivia-Perú, en Marshall *et al.* (1985: 275, fig. 1).

Subgrupo Yaguari-Buena Vista
(Pérmico superior-Triásico inferior).

Mapa 1, Localidad 5

Labyrinthodontia

Labyrinthodontia *indet.* Perea & Ubilla, 1994a: 12.

Estos autores dan a conocer un fragmento craneano que atribuyen con dudas a "un probable Anfibio Laberintodonte". La edad de la sedimentita portadora no está bien determinada y el fósil no permite una acotación mayor a la indicada. Sólo nuevos hallazgos podrán permitir determinar si los restos en cuestión pertenecen al Mesozoico o al Paleozoico.

Fm. Tacuarembó (Miembro Inferior, Jurásico Medio-Superior?)

Mapa 1, Localidad 3

Dipnoi

Ceratodontiformes

Neoceratodontidae

?*Neoceratodus* sp.

¿*Ceratodus* sp.: Silva, 1990: 29, 31, figura 1.

Constituye ésta la primera cita del género para el país y, junto con otro hallazgo reciente del Jurásico de Brasil (Silva & Azevedo, 1992), la más antigua para América del Sur. Silva (*op. cit.*) ilustra, lamentablemente sin describir, lo que aquí se interpreta como una placa dentaria superior derecha con siete (?) crestas, procedente del Departamento de Tacuarembó, localidad Los Rosanos (mapa 1, localidad 3).

Existen unas pocas citas de dipnoos fósiles sudamericanos, entre las que se destacan las que siguen. Para la Argentina (provincias de Río Negro y Santa Cruz), se ha mencionado un Ptychoceratodontidae: *?Ptychoceratodus iheringi* (Ameghino, 1899) Martin, 1982 (= "*Ceratodus*" sp. Pascual y Bondesio, 1976, quienes reconocen dos morfotipos) y para el Brasil (Maranhão, Fm. Itapecuru) se ha citado un Neoceratodontidae: "*Ceratodus*" *brasiliensis* Cunha y Ferreira, 1980; ambos del Cretácico Superior. El ejemplar de la Fm. Brejo Santo, Jurásico de Brasil, ha sido atribuido a una nueva especie, *Neoceratodus sulamericanus*, la que, hasta donde conocemos, aún no ha sido descrita y es por lo tanto un *nomen nudum* (Silva & Azevedo, 1992: 419). También se conocen los siguientes registros de Lepidosirenidae: dos Lepidosirenidae indeterminados, referidos por Sigé (1968: 1496) para el Maastrichtiano de Laguna Umayo, Perú; *Lepidosiren paradoxa* Fitzinger, 1837, especie viviente, citada para el Eoceno Inferior de Jujuy, Argentina, por Fernández, Bondesio y Pascual (1973), y *Lepidosiren* sp. del Mioceno tardío de La Venta, Colombia (Bondesio y Pascual, 1977). El resto dado a conocer por Silva (*op. cit.*), siguiendo la propuesta sistemática de Martin (1982a; 1982b), parece más próximo a los Neoceratodontidae que a los Ceratodontidae, por lo que provisoriamente se identifica como *?Neoceratodus* sp. Si bien, por su morfología general, muestra afinidades notorias con "*C.*" *brasiliensis*, seguramente representa un taxón diferente, como lo indican la disposición y número de las costillas dentarias. El material uruguayo es muy diferente de *?Ptychoceratodus iheringi*, especie que ha sido considerada próxima a *?P. madagascariensis* (Priem, 1924) por Martin (1981: 582). Es de desear un estudio comparado de nuestros restos con los de otras áreas gondwánicas, lo que seguramente permitirá extraer importantes conclusiones filogenéticas y paleobiogeográficas. Con respecto a la antigüedad de los yacimientos portadores, ver los comentarios bajo la siguiente especie.

Reptilia

Crocodylia

Mesosuchia incertae sedis.

Meridiosaurus vallisparadisi Mones, 1980.

Meridiosaurus vallisparadisi Mones, 1980: 266-268, lámina 1.

Estes y Báez, 1985: 148, 181. Mones, 1986: 58. Preciozzi *et al.*, 1986: 71. *Meridiosaurus* sp.: Mones y Figueiras, 1981: 50.

El cocodrilo longirostro *M. vallisparadisi*, especie basada en una gran porción rostral, fue originalmente referida al Cretácico Inferior y esto merece una breve discusión. Actualmente se dispone de argumentos sólidos (dataciones radiométricas de las coladas basálticas del Miembro Superior de la Fm. Tacuarembó) que permiten asignar los sedimentos fosilíferos del Miembro Inferior al Jurásico Medio-Superior y en parte podrían ser aún algo más antiguos (Jurásico Inferior) (véase Sprechmann, Bossi y Silva, 1981: 244-251, figs. 1-3, 9-12). Por el grado evolutivo de *Meridiosaurus* no consideramos que la asignación del Miembro Inferior al Triásico Superior (Herbst y Ferrando, 1985: 45-46) sea correcta, por lo menos en lo que concierne a los niveles fosilíferos de donde proviene nuestro ejemplar. Hasta el momento no se conocen cocodrilos Mesosuchia del Triásico en ninguna región del globo. Se estima que tampoco existen argumentos sólidos para asignar al Triásico Superior los niveles superiores del Miembro Inferior, basándose en el conchostráco *Cyzicus ferrandoi* Herbst in Herbst y Ferrando (1985: 36-37, fig. 1), que es una especie endémica del Uruguay. Teniendo en cuenta estos argumentos y que el Miembro Inferior podría haber comenzado a depositarse en el Triásico más superior o en el Liásico (*fide* Sprechmann, Bossi y Silva, 1981: 250-251), parece mucho más razonable atribuir los niveles fosilíferos de la parte superior de dicho Miembro al Jurásico Medio-Superior. El Miembro Superior, hasta el momento estéril desde el punto paleontológico, abarcaría del Jurásico más superior hasta el Cretácico Inferior (Neocomiano). Preciozzi *et al.* (1986: 70-71) le asignan una edad Triásico-Jurásico a toda la Formación, pero sin dar razones.

Naturalmente que estos comentarios son también válidos para los restos de Semionotidae (Walther, 1932; Mones, 1980; Mones y Figueiras, 1981; Sprechmann, Bossi y Silva, 1981; Preciozzi *et al.*, 1986; Wenz, in Goñi y Hoffstetter, 1964: 153; Silva, 1990), cuyo estudio en profundidad lamentablemente aún no se ha llevado a cabo, así como para los de Dipnoi arriba mencionados.

Con respecto a la especie *M. vallisparadisi*, atribuida originalmente con dudas a la Familia Pholidosauridae (Mones, 1980: 266), duda que es reiterada por Estes y Báez (1985: 148, 181), se opta ahora por indicarla como un Mesosuchia *incertae sedis*, hasta que se pueda contar con material más completo.

Fm. Guichon (Santoniano-Campaniano?)

Mapa 1, Localidad 10

Crocodylia

Uruguaysuchidae (Rusconi, 1933) Gasparini, 1971.

Uruguaysuchus Rusconi, 1933.

Uruguaysuchus: Huene, 1956: 585. Müller, 1968: 337. Steel, 1973: 20. Bonaparte, 1978: 541.

Uruguaysuchus aznarezi Rusconi, 1933.

Uruguaysuchus aznarezi: Goñi y Hoffstetter, 1964: 76. Francis, 1975: 552-553. Bonaparte, 1978: 541, fig. 256. Sprechmann, Bossi y Silva, 1981: 263. Estes y Báez, 1985: 181. Mones, 1986: 60. Preciozzi *et al.*, 1986: 75. Tofalo, 1988: 36, 37.

Uruguaysuchus aznarezi (sic): Huene, 1956: 586, figs. a-g. Müller, 1968: 338, figura 398. Steel, 1973: 20-21, figura 10 (1.2).

Uruguaysuchus terrai Rusconi, 1933.

Uruguaysuchus terrai: Huene, 1956: 586, figuras h-i. Goñi y Hoffstetter, 1964: 76. Steel, 1973: 21, figura 10 (7). Francis, 1975: 552. Bonaparte, 1978: 541. Sprechmann, Bossi y Silva, 1981: 263. Estes y Báez, 1985: 181. Mones, 1986: 60. Preciozzi *et al.*, 1986: 75. Tofalo, 1988: 36.

Del género *Uruguaysuchus* sólo se conocen los materiales atribuidos originalmente (gran parte de un esqueleto articulado y varios restos de otros individuos), aunque Lambert (1940a: 39) hace mención a nuevos restos "esqueletógenos" de la Fm. Guichón, cuyo estudio habría sido iniciado por Méndez Alzola, pero si este autor llegó a algún resultado, nunca fue publicado. No se conocen hallazgos posteriores. En la Colección Jorge Aznárez (Uruguay, Maldonado, Bella Vista) sólo se conservan los tipos de *Uruguaysuchus aznarezi* (ejemplar núm. 1 de Rusconi) y de *Uruguaysuchus terrai* (sin núm.), desconociéndose el destino de los otros restos.

Los Notosuchia están integrados por dos Familias: Notosuchidae, Familia monotípica de la Argentina, y Uruguaysuchidae, con dos géneros: *Uruguaysuchus* y *Araripesuchus* Price, 1959 (*vide* Gasparini, 1971: 83, 85). El género *Brasileosaurus* Huene, 1931, a menudo indicado como sinónimo posible de *Uruguaysuchus* (Huene, 1933: 582-583 y autores posteriores), está basado sobre restos no diagnósticos, estimándose incluso imposible su asignación familiar (Gasparini, 1971: 94; Bonaparte, 1978: 547), por lo que debe considerarse un *nomen vanum* (*sensu* Mones, 1989: 232-233). *Sphagesaurus* Price, 1950, género que se ha incluido en una Familia propia, Sphagesauridae Kuhn, dentro de los Notosuchia, según opinión de Gasparini (1971: 94) no pertenece a esta Infraorden.

Tanto *Sphagesaurus* como *Brasileosaurus* proceden de la Fm. Marília (Grupo Baurú, Brasil) de Edad Santoniano-Maastrichtiano (*vide* Soares, 1981: 299-300), mientras que *Notosuchus*, de la Fm. Río Colorado (Argentina), es de Edad Coniaciano-Campaniano (Gasparini, 1982: 182). Por su parte, *Araripesuchus* se conoce del Aptiano de Brasil (Fm. Santana) y de la localidad de Gadoufaoua, en Níger (Aptiano, Fm. Elrhaz) (Buffetaut y Taquet, 1979), siendo el género más antiguo del Infraorden (Cretácico Inferior). Dentro de este esquema, la Edad Santoniano-Campaniano atribuida a la Fm. Guichón parece razonable.

?Sebecosuchia indet.

Esta constituye la primera cita del Infraorden para el Uruguay. Se basa en un diente cefodonto aislado, que si bien no permite una aproximación sistemática mayor, sus características indicarían que se trata de un representante de este grupo de cocodrilos. El fósil procede de la Fm. Guichón y se conserva en la ya mencionada Colección Jorge Aznárez, sin número.

Un resto tan fragmentario como el presente no permite determinar siquiera a qué Familia pertenece, pero no deja de tener interés el hecho de que se trata de uno de los representantes más antiguos, junto con *Cynodontosuchus* y *Baurusuchus* un Sebecosuchia indeterminado del Maastrichtiano (?) de Bolivia (Muizon *et al.*, 1983: 749, 751) probablemente el mismo que luego Buffetaut *in* Marshall *et al.* (1985: 279) identifica como *Cynodontosuchus* cf. *rothi*. Esto podría insinuar una mayor afinidad con los Baurusuchidae, ya que los Sebecidae más antiguos conocidos serían del Paleoceno Medio (Itaboraense, Paula Couto, 1949: 6) del Brasil y del Eoceno Inferior (Casamayorenses, Simpson, 1937: 1-3) de Argentina.

Por último se aconseja cierta cautela, en cuanto a la asignación sistemática del fósil, ya que es sabido que el tipo de dentición cefodonta (dientes comprimidos, lanceolados y aserrados) se ha dado más de una vez dentro de los Crocodylia (Gasparini, 1982b).

Saurischia
Theropoda

?Ornithomimidae *indet.*: Bonaparte, 1978: 484. Sprechmann, Bossi y Silva, 1981: 263.

Ornithischia
Iguanodontidae Cope, 1869.

Iguanodontidae *indet.*: Bonaparte, 1978: 484. Sprechmann, Bossi y Silva, 1981: 263.

Ambas referencias se basan en restos muy fragmentarios dados a conocer por Huene (1934). No conociéndose el paradero de estos restos y no habiéndose producido nuevos hallazgos, es inútil entrar en discusiones que serían estériles.

En conjunto, los fósiles de la Fm. Guichón no permiten una datación certera, pero sus relaciones estratigráficas, así como sus vinculaciones con los fósiles de Brasil y Argentina, hacen plausible una asignación al Santoniano-Campaniano (véase Sprechmann, Bossi y Silva, 1981: 262-263, fig. 9).

Fm. Mercedes (Campaniano?)
Mapa 1, Localidades 11, 17, 18

Saurischia

Faveoololithidae Zhao & Ding, 1976.

Faveoololithidae *indet.* Faccio, 1994a: 52. Faccio, 1994b: 15.

Faccio & Montaña, 1994: 16-17.

En una reciente nota, Ford (1988) informa sobre dos nuevos hallazgos de "huevos de dinosaurios" en el Uruguay, con la novedad de que esta vez se encuentran *in situ*. El primero es identificado como una nidada, procedente del Departamento de Soriano, en un afloramiento en la zona de Palmitas (mapa 1, localidad 17) y es estudiado con mayor detalle, particularmente en lo que se refiere a la microestructura de la cáscara, por Faccio, Ford & Gancio (1990) y Faccio (1994a). El otro se trata de un "nivel de fragmentos de cáscaras fosilizadas de huevos de dinosaurios, muy similares en aspecto a las del primer hallazgo", del Departamento de Paysandú, en la zona de Algorta (mapa 1, localidad 10). La procedencia estratigráfica no es clara ya que Ford (1988) plantea la posibilidad de que pueda representar una nueva unidad (Formación), aún innominada, dentro del paquete sedimentario del Cretácico Superior (i.e. Fm. Mercedes + Fm. Asencio), mientras que Faccio, Ford & Gancio (1990) y Faccio & Montaña (1994) lo asignan a la Fm. Mercedes, que infrayace en concordancia a la Fm. Asencio. Todos los restos son asignados al parataxón Faveoololithidae Zhao & Ding, 1976, por Faccio (1994a) y Faccio & Montaña (1994). Es posible que exista una relación entre estos restos *in situ* y los huevos removidos que hemos atribuido a la Familia Titanosauridae (Mones, 1980; véase Fm. Asencio) y que todos tengan una misma procedencia estratigráfica.

Fm. Asencio (Maastrichtiano)

Mapa 1, Localidades 4, 6-9, 11-16, 18-26

Saurischia

Titanosauridae Lydekker, 1879.

Antarctosaurus wichmannianus Huene, 1929.

Antarctosaurus wichmannianus: Goñi y Hoffstetter, 1964: 31. Steel, 1970: 75. Francis, 1975: 553. Sprechmann, Bossi y Silva, 1981: 266. Estes y Báez, 1985: 184. Preciozzi *et al.*, 1986: 77.

Argyrosaurus Lydekker, 1893.

Argyrosaurus sp. Huene, 1956: 511.

Argyrosaurus superbus Lydekker, 1893.

Argyrosaurus superbus: Goñi y Hoffstetter, 1964: 31. Steel, 1970: 75. Francis, 1975: 553. Sprechmann, Bossi y Silva, 1981: 266. Estes y Báez, 1985: 184. Preciozzi *et al.*, 1986: 77.

Titanosaurus Lydekker, 1877.

Laplatasaurus sp.: Huene, 1956: 510.

Titanosaurus araukanicus (Huene, 1929) Powell, 1986.

Laplatasaurus araukanicus: Goñi y Hoffstetter, 1964: 31. Steel, 1970: 76. Francis, 1975: 553. Sprechmann, Bossi y Silva, 1981: 266. Estes y Báez, 1985: 184. Preciozzi *et al.*, 1986: 77.

Neuquensaurus Powell, 1986.

Titanosaurus sp.: Huene, 1956: 509.

Neuquensaurus australis (Lydekker, 1893) Powell, 1986.

Titanosaurus australis: Goñi y Hoffstetter, 1964: 31. Steel, 1970: 77. Francis, 1975: 553. Sprechmann, Bossi y Silva, 1981: 266. Estes y Báez, 1985: 184. Preciozzi *et al.*, 1986: 77.

Neuquensaurus australis: Perea & Ubilla, 1994b: 13 (atribución dudosa).

Tradicionalmente, desde Huene (1929b: 111), se vienen citando estas cuatro especies de Titanosauridae como presentes en el Cretácico Superior uruguayo, pero merecería realizarse un estudio detallado a los efectos de establecer con certeza que géneros y especies están verdaderamente representados en el país, ya que de acuerdo con Bonaparte (1984: 442) los géneros de Titanosauridae sudamericanos podrían llegar a ocho. Sin duda que para tal estudio nos enfrentamos con un material muy fragmentario y disperso, no articulado, y que requeriría una prospección y colecta minuciosa para poder llevarlo a buen fin. Según Powell (*com. pers.*, 1990) el material uruguayo actualmente disponible es insuficiente para estas identificaciones.

Las cuatro especies citadas se han encontrado en varias localidades de Argentina, particularmente en las Provincias de Neuquén y Río Negro, destacándose, por su proximidad geográfica al Uruguay, el hallazgo de *Argyrosaurus superbus*? por parte de Carles (1912: 414) e identificado por Huene (1929a: 6, 81, lámina 37 [fig. 4]), de las proximidades de la ciudad de Colón, Provincia de Entre Ríos, Argentina. Del Cretácico Superior de São Paulo, Brasil, se ha reportado la presencia de *Antarctosaurus brasiliensis* Arid y Vizotto, 1971, que, como dicen los propios autores, el nombre específico expresa más una identificación de procedencia que una real diferencia con *A. wichmannianus*.

Además de los Dinosauria arriba mencionados, se han citado restos de huevos, atribuidos a ?Titanosauridae y ?Ornithischia, respectivamente, en los siguientes parataxa, los que al haberse hallado removidos de las sedimentitas portadoras asignamos tentativamente a la Fm. Asencio (ver comentarios a Faveoololithidae, más arriba).

?Titanosauridae

Sphaerovum erbeni Mones, 1980.

Mapa 1, Localidades 5, 21

Sphaerovum erbeni Mones, 1980: 269, láminas 2 (figs. A-C), 3 (figs. A-D). Borgomanero y Leonardi, 1981: 217. Mones, 1986: 67.

?Ornithischia

Tacuarembovum oblongum Mones, 1980.

Mapa 1, Localidad 4

Tacuarembovum oblongum Mones, 1980: 271, láminas 2 (fig. D), 3 (fig. E). Borgomanero y Leonardi, 1981: 217. Mones, 1986: 68.

Los hallazgos de huevos de dinosaurios en América del Sur son relativamente poco frecuentes, aunque en los últimos años se han producido varios descubrimientos que comienzan a cambiar esa situación. Borgomanero y Leonardi (1981) hacen un breve resumen sobre esos hallazgos, dando a conocer tres nuevos ejemplares, atribuidos con dudas a Ornithischia (sin descartar la posibilidad de Sebecosuchia), procedentes de la "Fm. Baurú" (Cretácico Superior) de Minas Gerais, Brasil. Campos y Bertini (1985) anuncian un nuevo resumen de los hallazgos previos, citando nuevos restos, presumiblemente de Ceratopia, de la Fm. Uberaba (Cretácico Superior) del "Triángulo Mineiro", Brasil. Fragmentos de cáscaras de huevos del Cretácico Inferior han sido preliminarmente dados a conocer por Vicalvi *et al.* (1993). Por último, Powell (1985, 1987a, 1987b) comunica la existencia de posibles nidadas de Titanosauridae en el Cretácico Superior de Río Negro, Argentina, así como la presencia de huevos en el Grupo Neuquén de ese país (Calvo *et al.*, 1995). Además, estamos en condiciones de informar sobre nuevos ejemplares completos, atribuibles a *Sphaerovum erbeni*, procedentes de la zona de Quebracho, Paysandú (mapa 1, localidad 5).

Apéndice

Procedencia incierta

Ichthyosauria

Mapa 1, Localidades 1-2

La presencia de ictiosaurios (*Ichthyosaurus communis* fide Isabelle, 1835: 333, e *I. platensis* Barriol Posada, 1882: 66, *nomen nudum*), de supuesta edad cretácica inferior, debe desestimarse por cuanto no sólo no se han vuelto a realizar hallazgos, sino que no se conocen depósitos marinos de esa

época en el Departamento de Salto ni en el Uruguay entero (Lambert, 1939a: 39; Mones, 1972: 30-31; Bonaparte, 1978: 483; Sprechmann, Bossi y Silva, 1981: 262). Se plantean tres posibles explicaciones a esta supuesta presencia de ictiosaurios: Se trata, 1) de una fantasía de los autores, 2) de una procedencia equivocada, o 3) de una determinación errónea. Con respecto a esta última opción, no se considera imposible que el fósil en cuestión perteneciera a un cetáceo *Odontoceti longirostro*, quizá Mio-Plioceno, pero la imposibilidad de estudiar los fósiles deja el tema en mera especulación.

Sumario

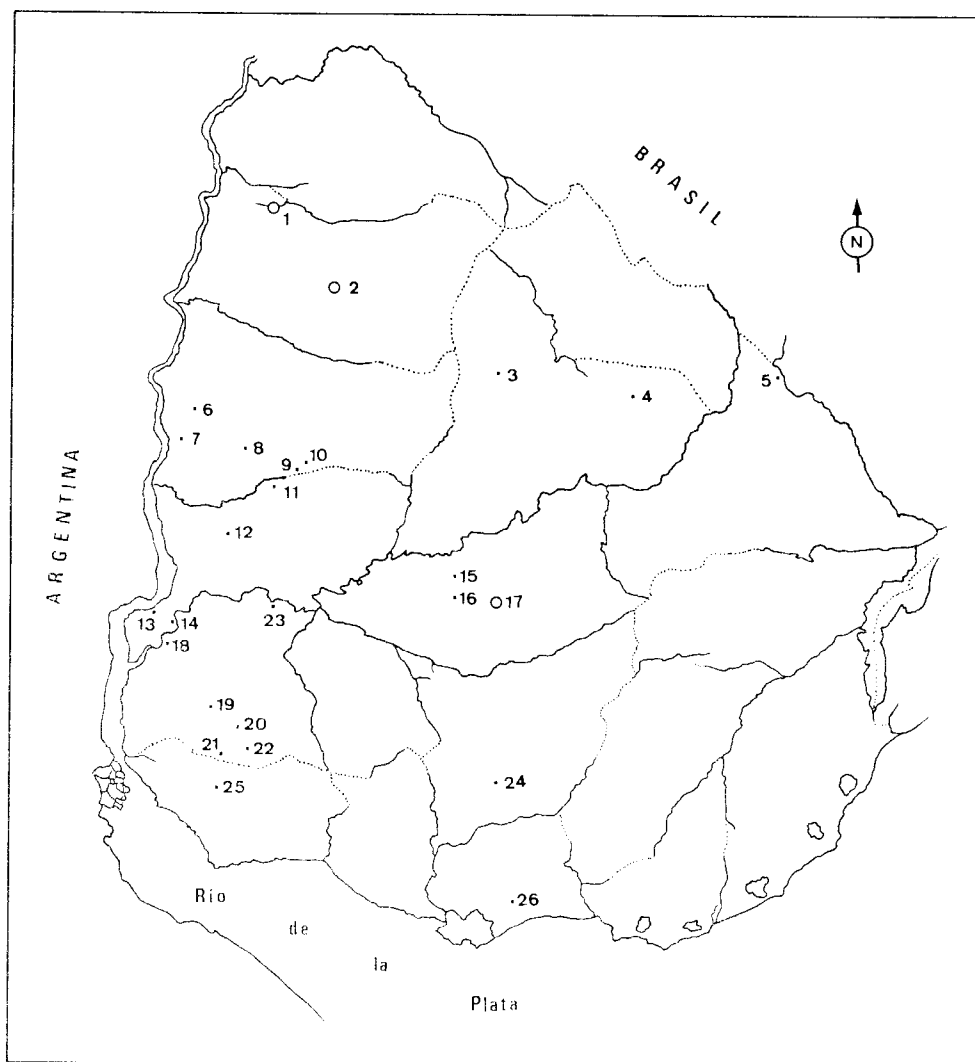
Si bien hasta el momento no existen evidencias confirmadas de la presencia de vertebrados triásicos en el Uruguay, los hallazgos de vertebrados triásicos en Río Grande del Sur, Brasil, a unos 5 km de la frontera con Uruguay (Barberena *et al.*, 1985: 22-23), y la presencia de un supuesto *Labyrinthodontia* en el límite Permo-Triásico del Departamento de Cerro Largo (Perea & Ubilla, 1994a) hacen prever que es sólo cuestión de tiempo su confirmación en territorio uruguayo.

En el Jurásico Medio-Superior? se destaca la presencia de los *Ceratodontiformes* más antiguos hasta ahora hallados en América del Sur, así como la de *Semionotiformes* indeterminados y de un *Mesosuchia*, de afinidades dudosas, de la misma edad.

Se descarta, por no demostrada, la existencia de depósitos marinos del Cretácico Inferior con restos de *Ichthyosauria*.

El Cretácico Superior (Santoniano-Campaniano?) ha proporcionado restos pertenecientes a cocodrilos *Notosuchia* y ?*Sebecosuchia*, éstos citados aquí por primera vez para el Uruguay, y algunas evidencias de saurisquios ?*Ornithomimidae* y ornitisquios *Iguanodontidae*.

En el Cretácico terminal (Campaniano-Maastrichtiano) se han hallado restos óseos de varias especies no bien identificadas de saurisquios *Titano-sauridae*, así como huevos atribuidos a esta Familia y a la Familia *Faveoloolithidae*, así como un huevo de un posible *Ornithischia*.



Mapa 1. Lista de las localidades fosilíferas, por Departamento, indicando las principales fuentes bibliográficas. En algunos casos, los puntos representan áreas con varias localidades próximas.

1. Salto: río Arapey, localidad indeterminada (Isabelle, 1835: 333).
2. Salto: localidad indeterminada (Barrial Posada, 1882: 66), supuesto Cretácico Inferior marino.
3. Tacuarembó: próximo al paso Santander sobre el arroyo Tranqueras (Walther, 1933: 61); zona del Valle Edén (Mones, 1980: 271); Los Rosanos y La Pedrera (Silva, 1990: 29). Fm. Tacuarembó, Miembro inferior; Jurásico Medio-Superior?
4. Tacuarembó: arroyo Cuaró, 7a. Sección Judicial (Mones, 1980: 271). Fm. Asencio?
5. Cerro largo: Ruta núm. 7, al norte de Melo ($32^{\circ}15' S - 54^{\circ} W$) (Perea & Ubilla, 1994a).
6. Paysandú: Quebracho (Lambert, 1940a: 25; Mones, este trabajo).
7. Paysandú: río Queguay a unos 10 km de su desembocadura (Lambert, 1940a: 25).
8. Paysandú: arroyo Nacurutú (Rusconi, 1933: 5, 9).
9. Paysandú: sur de Guichón sobre la Cuchilla de Haedo (Lambert, 1940a: 25).
10. Paysandú: Guichón (Rusconi, 1933: 5, 9; Lambert, 1940a: 25).
11. Río Negro: km 146 de la vía férrea entre estación Menafrá y Algorta, a unos 10 km de esta localidad (Lambert, 1940b: 23; Faccio, 1994a: 50).

12. Río Negro: arroyos Gutiérrez Grande y Chico, próximo a Young (Rusconi, 1933: 5, 9; Lambert, 1940b: 23; Perea y Martínez, 1985: 48; Perea & Ubilla, 1994b).
13. Río Negro: Mbopicuá (Rusconi, 1933: 9).
14. Río Negro: Estancia Nueva Mehlem, frente a Mercedes (Soriano) (Rusconi, 1933: 5, 9).
15. Durazno: arroyo Los Perros (Rusconi, 1933: 9).
16. Durazno: Carlos Reyles (ex-Molles) (Lambert, 1939b: 27).
17. Durazno: localidad no especificada (Faccio, 1994b; Faccio & Montaña, 1994).
18. Soriano: Asencio (Serra, 1942: 21).
19. Soriano: arroyo del Águila al sudoeste de Estación Palmitas (Kraglievich, 1927: 36; Rusconi, 1933: 5, 9; Serra, 1945: 21; Faccio, 1994a: 48).
20. Soriano: arroyos Maciel, La Lancha y Corralito (Kraglievich, 1928: 102; Rusconi, 1933: 5, 9; Serra, 1945: 21).
21. Soriano: arroyo Laureles afluente del río San Salvador (Rusconi, 1933: 5, 9).
22. Soriano: entre el río San Salvador y el arroyo del Medio (Serra, 1945: 21).
23. Soriano: Represa de Palmar (Mones, inédito).
24. Florida: entre los arroyos Inzaurreal y San Gerónimo a unos 40 km de la ciudad de Florida (Mones, inédito).
25. Canelones: arroyo Piedra Sola, próximo a San Jacinto (Mones, inédito).

Cuadro 1

SECUENCIA DE LAS FORMACIONES MESOZOICAS DEL URUGUAY, MENCIONADAS
EN EL TEXTO

Sistema	Serie	Piso	Formación
CRETACICO	Superior	Maastrichtiano	Asencio Mercedes
		Campaniano	
		Santoniano	Guichón
		Coniaciano	
		Turoniano	
	Inferior	Cenomaniano	
		Albiano	
		Aptiano	
		Barremiano	
		Hauteriviano	Arapey
JURASICO	Superior	Valanginiano	
		Berriasiano	
		Tithoniano	
		Kimmeridgiano	
	Medio	Oxfordiano	
		Calloviano	
		Bathoniano	
		Bajociano	Tacuarembó
	Inferior	Aaleniano	
		Toarciano	
Pliensbachiano			
TRIASICO	Superior	Sinemuriano	
		Hettangiano	
		Retiano	?
		Norian	
		Carniano	

Bibliografía

- Arid, F. M. y L. D. Vizotto. 1971. *Antarctosaurus brasiliensis*, um novo saurópode do Cretáceo superior do sul do Brasil. Anais 25 Congresso brasileiro de Geologia: 297: 305, figs. 1-7. São Paulo.
- Barberena, M. C., D. F. Araújo, E. L. Lavina y S. K. Azevedo. 1985. O estado atual do conhecimento sobre os tetrapodes permianos e triássicos do Brasil meridional. Direção Nacional da Produção Mineral, (Série Geologia) 27 (Paleontologia e Estratigrafia, 2): 21-28, figs. 1-4. Brasília.
- Barrial Posada, C. 1882. Naturaleza geológica y contextura orográfica, in F. A. Berra, A. de Vedia y C. M. de Pena (dir.): Album de la República Oriental del Uruguay compuesto para la Exposición Continental de Buenos Aires, pp. 55-72. Rius y Becchi, Montevideo.
- Berro, A. C. 1927. Contribución al conocimiento de los fósiles de la República Oriental del Uruguay. Revista de la Sociedad Amigos de la Arqueología, 1: 71-126, láms. 14-17, Montevideo.
- Bonaparte, J. F. 1978. El Mesozoico de América del Sur y sus tetrápodos. Opera Lilloana, 26: 1-596, figs. 1-284, Tucumán.
- Bonaparte, J. F. 1984. El intercambio faunístico de vertebrados continentales entre América del Sur y del Norte a fines del Cretácico. Memoria 3er. Congreso Latinoamericano de Paleontología, pp. 438-450, fig. 1, UNAM, México.
- Bonaparte, J. F. y J. E. Powell. 1980. A continental assemblage of tetrapods from the upper Cretaceous beds of El Brete, northwestern Argentina (Sauropoda, Coelurosauria, Carnosauria, Aves). Mémoires de la Société Géologique de France, (nouvelle série) 139: 19-28, figs. 1-9. Paris.
- Bondesio, P. y R. Pascual. 1977. Restos de Lepidosirenidae (Osteichthyes, Dipnoi) del Grupo Honda (Mioceno tardío) de Colombia. Sus denotaciones paleoambientales. Revista de la Asociación Geológica Argentina, 32 (1): 34-43, lám. 1, fig. 1. Buenos Aires.
- Borgomanero, G. y G. Leonardi. 1981. Um ovo de dinossaurio de Aix-en-Provence (França) e fragmentos de ovos fósseis de outras procedências conservados em Curitiba, Paraná. Atas 3º Simpósio Regional de Geologia (Curitiba), 2: 213-225. láms. 1-3.
- Buffetaut, E. y P. Taquet. 1979. An early Cretaceous terrestrial crocodilian and the opening of the South Atlantic. Nature, 280 (5722): 486-487, figs. 1-2. London.
- Calvo, J. O., S. Engelland, S. Heredia & L. Salgado. 1995. Primer registro de huevos de dinosaurios en el Grupo Neuquén, Cretácico superior de la Provincia del Neuquén. XI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados (Tucumán, 17-20. 5. 1995), Resúmenes, pág. 28.
- Campos, D. de A. y R. J. Bertini. 1985. Ovos de dinossaurio da Formação Uberaba, Cretáceo superior do Estado de Minas Gerais. IX Congresso brasileiro de Paleontologia, Resumos e Comunicações, pág. 19. Fortaleza.

- Carles, E. de. 1912. Contribución al estudio de las geodas ferruginosas de Entre Ríos, Corrientes, Misiones, etc., a propósito de varias, coleccionadas por la Comisión Exploradora a la Laguna Iberá, bajo los auspicios de la Sociedad Científica Argentina. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, 23: 411-415, lám. 11.
- Cunha, F. L. de S. y C. S. Ferreira. 1980. Um Dipnoi na Formação Itapecuru (Cenomaniano), Maranhão, Brasil. *Actas 2º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1º Congreso Latinoamericano de Paleontología* (Buenos Aires, 1978), 2: 1-9, figs. 1-5.
- Estes, R. y A. M. Báez. 1985. Herpetofauna of North and South America during the late Cretaceous and Cenozoic: Evidence for interchange? *in* F. G. Stehli y S. D. Webb (eds.): *The Great American biotic Interchange*, pp. 139-197, figs. 1-5. Plenum Press, New York.
- Faccio, G. 1992. Huevos de dinosaurios del Cretácico superior del Uruguay. *Résumés des Communications présentés lors de la Table Ronde Européenne: Paléontologie et Stratigraphie en Amérique Latine* (Lyon, 7-9. 7. 1992), pág. 21.
- Faccio, G. 1994a. Dinosaurian eggs from the upper Cretaceous of Uruguay *in* K. Carpenter, J. R. Horner & K. F. Hirsch (eds.): *Dinosaur eggs and babies*, pp. 47-53, figs. 1-5. Cambridge University Press.
- Faccio, G. 1994b. Un inusual huevo multicáscara de dinosaurio. *Paleociencias del Uruguay*, (Serie Didáctica) 2: 15. Montevideo.
- Faccio, G., I. Ford y F. Gancio. 1989. Huevos de dinosaurios del Cretácico superior del Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, (2) 5: 28. Montevideo.
- Faccio, G., I. Ford & F. Gancio. 1990. Primer registro fósil in situ de huevos de dinosaurios del Cretácico superior del Uruguay (Fm. Mercedes). *Facultad de Agronomía, Boletín de Investigaciones*, 26: 1-12, lám. 1, figs. 1-6. Montevideo.
- Faccio, G. & J. Montaña, 1994. Registro fósil in situ de huevos de dinosaurios del Cretácico superior de Durazno y la presencia de Faveoolithidae (Zhao et Ding 1976) en huevos de dinosaurios del Uruguay. *Paleociencias del Uruguay*, (Serie Didáctica) 2: 16-18. Montevideo.
- Fernández, J., P. Bondesio y R. Pascual. 1973. Restos de *Lepidosiren paradoxa* (Osteichthyes, Dipnoi) de la Formación Lumbrera (Eógeno, ¿Eoceno?) de Jujuy. *Consideraciones estratigráficas, paleoecológicas y paleozoogeográficas*. *Ameghiniana*, 10 (2): 152-172, láms. 1-2, figs. 1-3. Buenos Aires.
- Ford, I. 1988. Areniscas con huevos de dinosaurios (biozona informal): posible definición de una nueva formación en la columna estratigráfica uruguaya. *Actas 1a. Reunión de Geología del Uruguay*, pp. 54-58. Salto.
- Francis, J. C. 1975. Esquema bioestratigráfico regional de la República Oriental del Uruguay. *Actas 1º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*. 2: 539-568. Tucumán.

- Gasparini, Z. B. de, 1971. Los Notosuchia del Cretácico de América del Sur como un nuevo infraorden de los Mesosuchia (Crocodylia). *Ameghiniana*, 8 (2): 83-103, láms. 1-4. Buenos Aires.
- Gasparini, Z. 1982a. Los Crocodylia fósiles de la Argentina. *Ameghiniana*, 18 (3-4): 177-205, láms. 1-3, fig. 1. Buenos Aires.
- Gasparini, Z. 1982b. Una nueva familia de cocodrilos zifodontes cretácicos de América del Sur. *Actas 5º Congreso Latinoamericano de Geología*, 4: 317-329, láms. 1-2. Buenos Aires.
- Goñi, J. C. y R. Hoffstetter. 1964. Uruguay. *Lexique Stratigraphique International*, 5 (Amérique Latine, 9a): 1-200, 1 lám., 2 mapas. CNRS, Paris.
- Herbst, R. y L. A. Ferrando. 1985. *Cyzicus (Lioestheria) ferrandoi* n. sp. (Conchostraca, Cyzidae) de la Formación Tacuarembó (Triásico superior) de Uruguay. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*, 16 (1): 29-47, lám. 1, figs. 1-3. Santa Fe.
- Huene, F. v. 1929a. Los saurisquios y ornitisquios del Cretácico argentino. *Anales del Museo de La Plata*, (2) 3: 1-196, láms. 1-41, figs. 1-133.
- Huene, F. v. 1929b. Terrestrische Oberkreide in Uruguay. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, (B) 1929 (4): 107-112, fig. 1. Stuttgart.
- Huene, F. v. 1933. Ein Versuch zur Stammesgeschichte der Krokodile. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, (B) 1933 (11): 577-585, figs. 1-2. Stuttgart.
- Huene, F. v. 1934. Neue Saurier-Zähne aus der Kreide von Uruguay. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, (B) 1934 (4): 182-189, figs. 1-3. Stuttgart.
- Huene, F. v. 1956. *Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden*. Pp. xii + 1-716, figs. 1-690. G. Fischer, Jena.
- Isabelle, A. 1835. Voyage à Buénos Ayres et Porto Alegre, par la Banda Oriental, les missions d'Uruguay et la Province de Rio Grande do Sul (de 1830 à 1834). Pp. 1-618, 1 mapa. Imp. J. Morlent, Le Havre.
- Kraglievich, L. 1927. Catálogo núm. 1, *in* A. C. Berro: Contribución al conocimiento de los fósiles de la República Oriental del Uruguay. *Revista de la Sociedad Amigos de la Arqueología*, 1: 74-103. Montevideo.
- Kraglievich, L. 1928. Apuntes para la geología y paleontología de la República Oriental del Uruguay. *Revista de la Sociedad Amigos de la Arqueología*, 2: 5-61, figs. 1-23. Montevideo.
- Lambert, R. 1939a. Bibliographie géologique de la République Orientale de l'Uruguay (con la colaboración de J. Aznárez). *Boletín del Instituto Geológico del Uruguay*, 26: 1-79. Montevideo.
- Lambert, R. 1939b. Memoria explicativa del mapa geológico de los terrenos sedimentarios y de las rocas efusivas del Departamento de Durazno. *Boletín del Instituto Geológico del Uruguay*, 25b: 1-37, láms. A + 1-14, 1 fig., 1 mapa. Montevideo.

- Lambert, R. 1940a. Memoria explicativa del mapa geológico de reconocimiento del Departamento de Paysandú y de los alrededores de Salto. Boletín del Instituto Geológico del Uruguay, 27b: 1-41, láms. 1-17, 1 fig., 1 mapa. Montevideo.
- Lambert, R. 1940b. Memoria explicativa de un mapa geológico de reconocimiento del Departamento de Río Negro. Boletín del Instituto Geológico del Uruguay, 28: 1-33, láms. 1-4, 1 fig., 1 mapa. Montevideo.
- Marshall, L. G., C. de Muizon, M. Gayet, A. Lavenue y B. Sigé. 1985. The "Rosetta Stone" for mammalian evolution in South America. National Geographic Research, 1 (2): 274-288, figs. 1-7. Washington.
- Martin, M. 1981. Les dipneustes mésozoïques malgaches, leur affinités et leur intérêt paléogéographique. Bulletin de la Société géologique de France, (7) 23 (6): 579-585, figs. 1-4. Paris.
- Martin, M. 1982a. Nouvelles données sur la phylogénie et la systématique des dipneustes postpaléozoïques. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, (II) 294: 611-614, 1 lám. Paris.
- Martin, M. 1982b. Nouvelles données sur la phylogénie et la systématique des dipneustes postpaléozoïques, conséquences stratigraphiques et paléogéographiques. Geobios, mémoire spécial, 6: 53-64, figs. 1-8, Lyon.
- Mones, A. 1972. Lista de los vertebrados fósiles del Uruguay. I. Chondrichthyes, Osteichthyes, Reptilia, Aves. Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo, 1 (3): 23-36, 1 mapa.
- Mones, A. 1980. Nuevos elementos de la paleoherpetofauna del Uruguay (Crocodilia y Dinosauria). Actas 2º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1º Congreso Latinoamericano de Paleontología, 1: 265-277, láms. 1-3. Buenos Aires.
- Mones, A. 1986. Palaeovertebrata Sudamericana. Catálogo sistemático de los vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I. Lista preliminar y bibliografía. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 82: iii + 1-625. Frankfurt am Main.
- Mones, A. 1989. Nomen dubium vs. nomen vanum. Journal of Vertebrate Paleontology, 9 (2): 232-234.
- Mones, A. y A. Figueiras. 1981. A geo-paleontological synthesis of the Gondwana formations of Uruguay, in M. M. Cresswell y P. Vella (eds.): Gondwana Five (Proceedings of the 5th International Gondwana Symposium, Wellington, 1980): 47-52. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Muizon, C. de, M. Gayet, A. Lavenue, L. G. Marshall, B. Sigé y C. Villarroel. 1983. Late Cretaceous vertebrates, including mammals, from Tiupampa, southcentral Bolivia. Geobios, 16 (6): 747-753, figs. 1-2. Lyon.
- Müller, A. H. 1968. Lehrbuch der Paläozoologie, 3 (2): xiii + 1-656, figs. 1-728. G. Fischer, Jena.
- Pascual, R. y P. Bondesio. 1976. Notas sobre vertebrados de la frontera cretácica-terciaria. III. Ceratodontidae (Peces Osteichthyes, Dipnoi) de la Formación Coli-Toro y de otras unidades del Cretácico tardío de Patagonia

- y sur de Mendoza. Sus implicancias paleobiogeográficas. Actas del Sexto Congreso Geológico Argentino (Bahía Blanca, 21-27. 9. 1975), 1: 565-577, lám. 1. Buenos Aires.
- Paula Couto, C. de, 1949. Novas observações sobre a paleontologia e geologia do depósito calcáreo de São José de Itaboraí. Notas Preliminares e Estudos, DNPM, (49): 1-13, figs. 1-6, 1 mapa. Rio de Janeiro.
- Perea, D. y S. Martínez. 1985. La fauna fósil (Mammalia, Reptilia y Mollusca) de los arroyos Gutiérrez Grande y Chico, Depto. de Río Negro, Uruguay. Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay, (2) 2: 47-53, fig. 1. Montevideo.
- Perea, D. & M. Ubilla. 1994a. Tetrápodos pre-cenozoicos del Uruguay, I: Un probable anfibio laberintodonte del Subgrupo Yaguarí-Buena Vista (Pérmico superior-Triásico inferior). Paleociencias del Uruguay, (Serie Didáctica) 2: 12. Montevideo.
- Perea, D. & M. Ubilla. 1994b. Tetrápodos pre-cenozoicos del Uruguay, II: Comentarios sobre nuevos restos de Titanosauridae (Depto. de Río Negro). Nota. Paleociencias del Uruguay, (Serie Didáctica) 2: 13-14. Montevideo.
- Powell, J. E. 1985. Hallazgo de nidadas de huevos de dinosaurios (Sauropoda, Titanosauridae) del Cretácico superior del Salitral Ojo de Agua, Provincia de Río Negro. Segundas Jornadas argentinas de Paleontología de Vertebrados, Resúmenes: 15. Tucumán.
- Powell, J. E. 1987a. Hallazgo de huevos asignables a dinosaurios (Saurischia, Sauropoda) en la Provincia de Río Negro, Argentina. Primer Congreso Argentino y Congreso Sudamericano de Herpetología, Resúmenes: 29. Tucumán.
- Powell, J. E. 1987b. Nuevas evidencias de huevos de dinosaurios en el Cretácico superior Salitral Ojo de Agua, Provincia de Río Negro, Argentina. IV Jornadas argentinas de Paleontología de Vertebrados, Resúmenes: 8-9. Comodoro Rivadavia.
- Preciozzi Porta, F., J. Spoturno Pioppo, W. Heinzen Marziotto y P. Rossi Kemps. 1986. Carta geológica del Uruguay a escala 1: 500.000. Texto explicativo. Pp. 1-90, 1 carta (1985). DINAMIGE, Montevideo.
- Rusconi, C. 1933. Sobre reptiles cretáceos del Uruguay (*Uruguaysuchus Aznarezii* n.g., n.sp.) y sus relaciones con los notosúquidos de Patagonia. Boletín del Instituto de Geología y Perforaciones del Uruguay, 19: 3-64, láms. 1-8, figs. 1-53. Montevideo.
- Serra, N. 1945. Memoria explicativa del mapa geológico del Departamento de Soriano. Boletín del Instituto Geológico del Uruguay, 32: 1-42, láms. 1-4, figs., 1 mapa. Montevideo.
- Sigé, B. 1968. Dents de micromammifères et fragments de coquilles d'oeufs de dinosauriens dans la fauna de vertébrés du Crétacé supérieur de Laguna Umayo (Andes péruviennes). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, (D) 267: 1495-1498. Paris.

- Silva, J. S. da, 1990. Paleontología de la Formación Tacuarembó (Uruguay) Avance 1989. Resúmenes Ampliados del Primer Congreso Uruguayo de Geología (Montevideo, 25-27. 4. 1990), 2: 27-31, fig. 1.
- Silva, V. G. da & S. A. K. de Azevedo. 1992. Um dipnóico da Formação Brejo Santo, Jurássico da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 64 (4): 419-420. Rio de Janeiro.
- Simpson, G. G. 1937. New reptiles from the Eocene of South America. American Museum Novitates, (927): 1-3. New York.
- Soares, P. C. 1981. Estratigrafia das formações jurássico—cretáceas na bacia do Paraná, Brasil, in W. Volkheimer y E. A. Musacchio (eds.): Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur, 1: 272-302, figs. 1-6. Buenos Aires.
- Sprechmann, P., J. Bossi y J. da Silva, 1981. Cuencas del Jurásico y Cretácico del Uruguay, in W. Volkheimer y E. A. Musacchio (eds.): Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur, 1: 239-270, figs. 1-14. Buenos Aires.
- Steel, R. 1970. Saurischia. Handbuch der Paläoherpetologie, 14: v + 1-87, figs. 1-23. G. Fischer, Stuttgart.
- Steel, R. 1973. Crocodylia. Handbuch der Paläoherpetologie, 16: vii + 1-116, figs. 1-33. G. Fischer, Stuttgart.
- Tofalo, O. R. 1988. Consideraciones sedimentarias del Cretácico superior del Uruguay occidental. Actas 1a. Reunión de Geología del Uruguay, pp. 35-37. Salto.
- Vicalvi, M. A., C. S. Ferreira, I. de S. Carvalho & S. M. dos Anjos, 1993. Fragmentos de ovos de dinossauros na Formação Itepecuru, Maranhão: uma discussão. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 65 (2): 218. Rio de Janeiro.
- Walther, K. 1932. Über Reste eines grossen Ganoidfisches aus dem Obergondwana von Uruguay. Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, (B) 1932 (10): 530-538, 1 fig. Stuttgart.
- Walther, K. 1933. Restos de un pez ganoide de gran tamaño, proveniente del Neogondwana uruguayo. Boletín del Instituto de Geología y Perforaciones, 19: 65-72, lám. 1. Montevideo.

Relación roedor-vegetación en el sureste del estado de Durango, México

Raúl Muñiz Martínez*

Resumen

Este estudio se realizó en el sureste del estado de Durango, México, colectándose 528 ejemplares que corresponden a 26 especies y cuatro familias, donde Muridae tiene 17 especies. Se trabajó en seis tipos de vegetación y en zonas agrícolas, para conocer la distribución de los roedores se utilizó la Afinidad Faunística y un Índice de Similitud. El resultado obtenido fue de cuatro grupos en donde el bosque tropical presentó un porcentaje bajo entre los demás tipos. *Peromyscus boylii* es el roedor que se presentó en todos los tipos y siete especies de roedores sólo se presentaron en un tipo de vegetación.

Abstract

This study was carried out in the southeastern of Durango State. 528 specimens were collected representing 26 species and four families, where Muridae has 17 species. This field research was conducted in six types of vegetation and farming areas. Faunistic affinity and Similarity Index was used to analyze the data. The results indicated four groups, Bosque tropical presented a lower percentage between them. *Peromyscus boylii* species was found in all vegetation types, and seven rodents species only in one type.

Introducción

Varios estudios se han realizado sobre la mastofauna del estado de Durango; sin embargo, la mayoría de los trabajos se refieren a aspectos taxonómicos y son pocos los que tratan la ecología y zoogeografía de los mamíferos. Baker y Greer (1962) publicaron *Los mamíferos del estado de Durango*, para lo cual realizaron colectas y una recopilación de los trabajos hechos, asimismo, dan un listado de la fauna mastozoológica y mencionan las zonas más estudiadas, que son la parte Norte, Oeste y Este del estado.

El presente trabajo se realizó en el sureste del estado, tanto porque ha sido poco estudiado como por ser de gran interés debido a lo variado de las

* CIIDIR-IPN Unidad Durango, Zarco núm. 106, Vicente Guerrero, Durango, C.P. 34890, México.

comunidades vegetales, consecuencia de la orografía accidentada, lo que resulta en una gran diversidad de ecosistema. Se encuentra enfocado a la distribución de los roedores de acuerdo con los tipos de vegetación.

Trabajos similares que mencionan estos dos aspectos y con los cuales es factible comparar resultados son los siguientes:

Crossin *et al.* (1973) realizaron un recorrido en el cañón del río El Mezquital, en donde estudiaron la relación de los vertebrados con la vegetación.

Petersen (1973, 1978, 1985) trabajó en el rancho "Atotonilco de Campa" al Este de Durango sobre la fauna del lugar, enfocándose principalmente a los roedores. Sus estudios incluyeron la dinámica poblacional, hábitos alimenticios y la competencia por alimento. El tipo de vegetación en la que trabajó es el matorral xerófilo y pastizal.

Stephen *et al.* (1975), realizaron un estudio sobre pequeños mamíferos en el rancho "Playa Azul", situado al Suroeste de Durango, en una vertiente montañosa con bosque de pino-encino.

Finalmente, Álvarez y Polaco (1984), trabajaron en la Reserva de la Biosfera "La Michilía" en la parte sureste de Durango, estudiando los mamíferos, de los cuales dan un listado, e indican el estado reproductivo y hábitos alimenticios. La reserva presenta cuatro tipos de vegetación y en unos corrales que forman parte de un pequeño caserío llamado "Piedra Herrada", Álvarez y Arroyo-C. (1990) estudiaron los movimientos, actividad diaria, densidad y ámbito hogareño de *Eutamias bulleri*, *Peromyscus boylii* y *Sigmodon leucotis*.

Métodos

El estudio se basó en 528 ejemplares de roedores colectados durante el periodo 1984-1989 en 45 localidades del sureste de Durango. Para la captura se utilizaron trampas de golpe marcas Victor y Museum Special, así como ceos especiales para tuza y ocasionalmente se colectó de forma manual o con rifle de aire. La duración de las colectas fue de una a cuatro noches.

Para la determinación del material se emplearon las claves de Álvarez (1961), Anderson (1972) y Hall (1981). Algunas especies fueron corroboradas por comparación con el material depositado en la colección mastozoológica de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional. El arreglo de las especies sigue el propuesto por Hall (1981).

Las localidades de colecta fueron ubicadas por medio de mapas a escala 1: 50 000 y 1: 250 000, editados por el Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Cabe aclarar que algunas localidades quedan fuera de los límites del estado, ya que la división política en estos mapas no ha sido comprobada. En el apéndice, se señalan las localidades de colecta; los números corresponden a los marcados en la figura 2.

Se colectó en seis tipos de vegetación y en zonas agrícolas (cultivos). Los tipos se compararon con el trabajo de Rzedowski (1978) y por consulta con la doctora Socorro González, quien está a cargo del Herbario del CIIDIR-IPN Unidad Durango.

Para conocer la relación roedor-vegetación se usaron varios índices estadísticos, la afinidad faunística se calculó con la fórmula de Burt (1958), para muestras no uniformes, donde se consideran las especies en común entre dos comunidades. Para corroborar esta afinidad, se utilizó el coeficiente de Jaccard (UPGMA), el cual indica la similitud de las especies de roedores en común entre dos comunidades vegetales (Muller-Dombois y Ellenberg, 1974).

Con base en los datos del cuadro 5, se construyó un dendrograma, utilizando para ello la fórmula de Sokal y Michener (1958), la cual emplea la presencia-ausencia de las especies de roedores en los diferentes tipos de vegetación y forma grupos por grados de similitud. Para estos análisis se empleó una microcomputadora IPN.

El material está depositado en la Colección Científica del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR) del Instituto Politécnico Nacional, Unidad Durango.

Área de estudio

El área de estudio comprende el sureste del estado de Durango, en particular los municipios de Poanas (A), Nombre de Dios (B), Vicente Guerrero (C), Súchil (D) y El Mezquital (E), (fig. 2). González (1984) indica varios tipos de vegetación en la parte sur del estado (fig. 1). Las comunidades vegetales dominantes son: bosque de coníferas, bosque de encinos, matorral xerófilo, bosque tropical (en la región de las cañadas) y las zonas agrícolas.

La orografía se compone de valles, cañadas y montañas. Las altitudes que se registraron en este trabajo van de 980 a 2 900 m. La Sierra Madre Occidental, la Sierra de Urica y la de Santa Lucía son las principales elevaciones del área. En cuanto a su Hidrografía, el Río El Mezquital y el Río de Santa María son los principales con corrientes permanentes.

Resultados

Ramírez-Pulido *et al.* (1986), indican que en el estado de Durango se encuentran 46 especies de roedores. En este trabajo se colectaron 26 de ellas, que representan el 55.3 por ciento del total reportado.

Las localidades de colecta se agruparon por su semejanza florística y presentan un número que indica su localización (fig. 2). En la cuadro 1 se indica en forma de resumen los tipos de vegetación con el número de localidades y las especies de roedores.

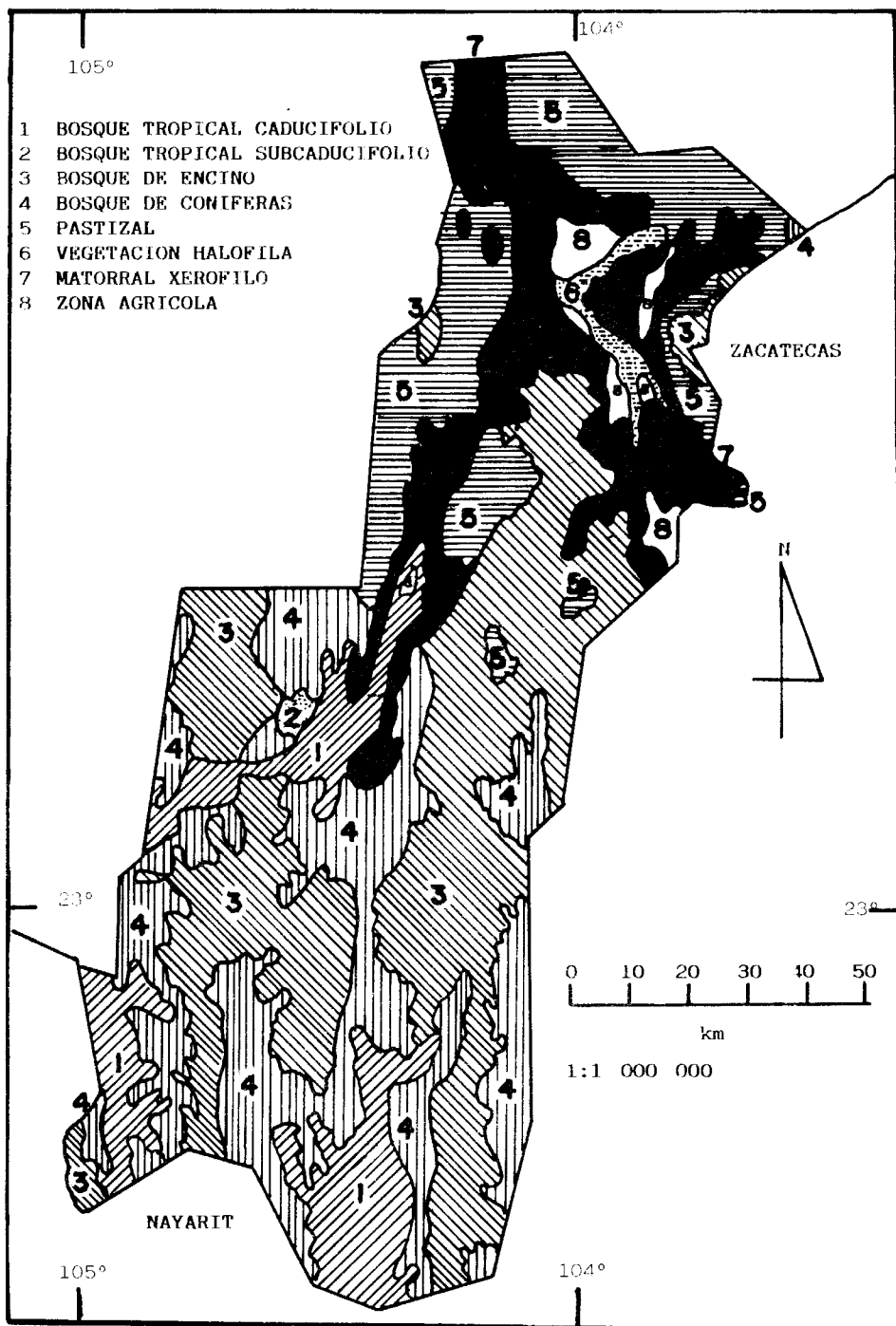


Figura 1. Tipos de vegetación que se localizan en la parte sureste de Durango.

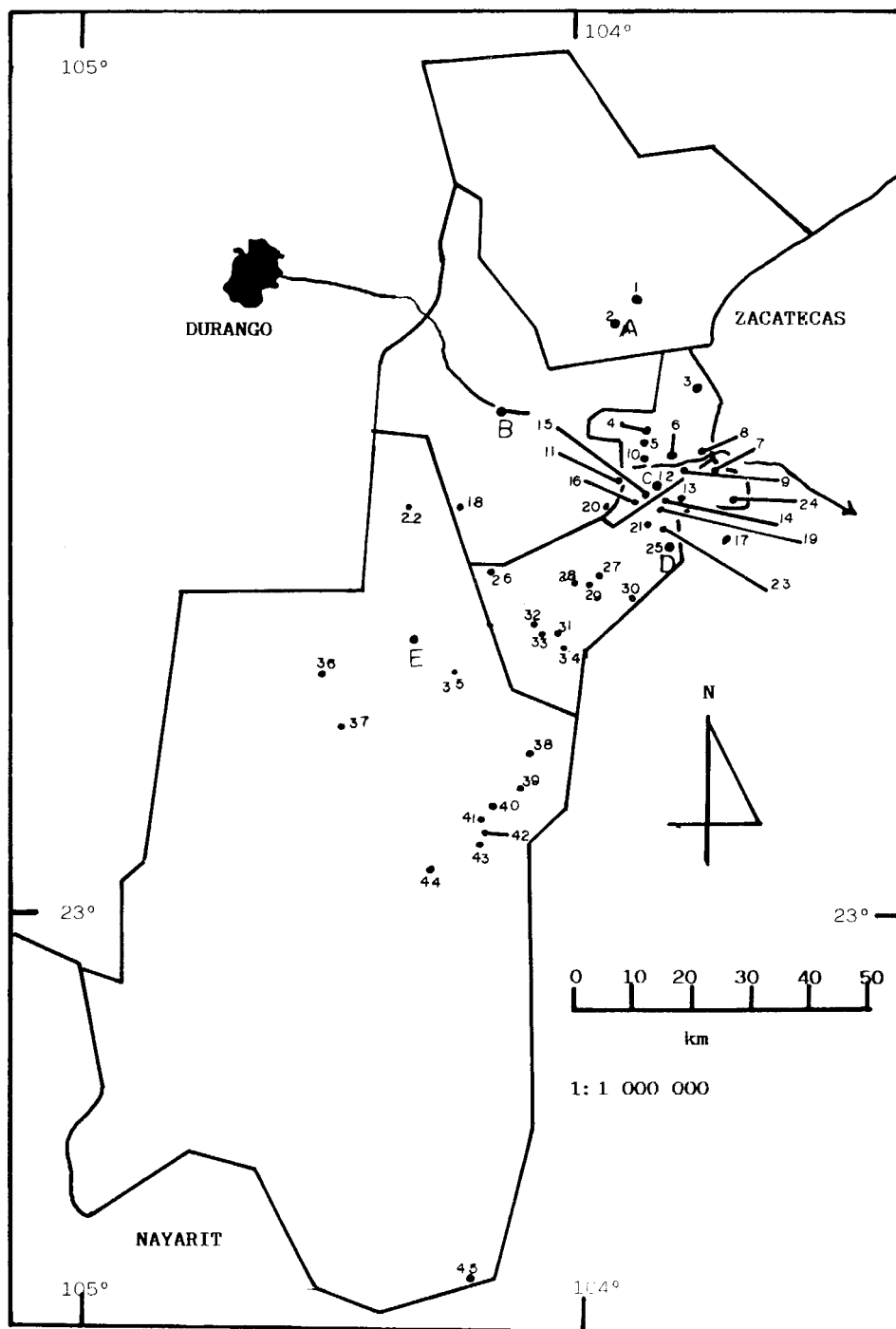


Figura 2. Mapa de localidades de colecta en la parte sureste de Durango.

Cuadro 1

NÚMERO DE LOCALIDADES DE COLECTA DE ESPECIES Y DE EJEMPLARES POR TIPO DE VEGETACIÓN

<i>Tipos de vegetación</i>	<i>Loc.</i>	<i>Núm. especies</i>	<i>%</i>	<i>Núm. ejemp.</i>	<i>%</i>
Bosque de pino (BP)	7	13	50.0	136	25.6
Bosque de pino-encino (BPE)	3	7	26.9	29	5.4
Bosque de encino (BE)	7	7	26.9	34	6.4
Pastizal (PA)	3	10	38.4	53	10.0
Matorral xerófilo (MX)	6	16	61.5	106	20.3
Bosque tropical caducifolio (BTC)	2	7	26.9	37	6.9
Cultivos (C)	17	13	50.0	133	25.0
Total	45	26	—	528	99.6

Bosque de pino. Es una de las comunidades vegetales más importantes del estado por su extensión y explotación. Los géneros y especies que se presentan son: pino (*Pinus* spp.), encino (*Quercus* spp.), madroño (*Arbutus* sp.), cedro (*Juniperus depeanna*), compuestas arbustivas y gramíneas. Se colectó en un total de siete localidades (38, 39, 41, 42, 43, 44, 45). El intervalo de altitud va de 2 190 a 2 900 m. Las especies de roedores encontradas son 13; la especie más abundante es *Peromyscus difficilis* con 42.6 por ciento; las menos abundantes *Sigmodon leucotis* y *Peromyscus maniculatus* con 0.7 por ciento.

Bosque de pino-encino. Este tipo de vegetación es una mezcla de pino y encino, donde el dominante fisonómico son los pinos. Se puede considerar como una transición entre bosques. Algunos géneros y especies encontrados en este tipo de vegetación son: pino (*Pinus cooperi*, *Pinus leiophylla*, *Pinus cembroides*); encino (*Quercus rugosa*, *Quercus siderxyla*, *Quercus eduardii*, *Quercus arizona*, *Quercus grisea*); además hay madroño (*Arbutus tessellata*, *A. xalapensis*); manzanita (*Arcostaphyllum* sp.); compuestas, leguminosas y gramíneas (*Muhlenbergia* sp. y *Bouteloua* sp.). Se colectó en un total de 3 localidades (26, 34, 40). El intervalo de altitud va de 980 a 2 240 m. Las especies de roedores encontradas son siete; la especie más abundante es *Peromyscus difficilis* con 44.8 por ciento; las menos abundantes *Neotoma mexicana* y *Thomomys umbrinus* con 3.4 por ciento.

Bosque de encino, González (1984) menciona que este bosque se localiza en los ramales de la Sierra Madre Occidental, así como en las estribaciones de la misma. Los géneros y especies dominantes en este tipo son: encino (*Quercus grisea*, *Quercus* spp.), pino (*Pinus cembroides*), cedro (*Juniperus depeanna*), manzanita (*Arctostaphyllum* sp.), mezquite (*Prosopis* sp.), maguey (*Agave* sp.), bisnagas, compuestas y gramíneas. Se colectó en un total de siete localidades (3, 17, 27, 28, 29, 33, 36). El intervalo de altitud va de 2 000

a 2 240 m. Las especies de roedores encontradas son siete; la especie más abundante es *Peromyscus boylii* con 67.6 por ciento; las menos abundantes son *Peromyscus difficilis*, *Tamias bulleri*, *Thomomys umbrinus*, *Neotoma albigula* y *Spermophilus variegatus* con 2.9 por ciento.

Pastizal. González (1984) y Gentry (1957) coinciden en que este tipo de comunidad se asocia a bosques de encino y pino-encino, y dominan los géneros *Bouteloua* y *Muhlenbergia*. Se colectó en un total de tres localidades (31, 32, 35). El intervalo de altitud va de 2 100 a 2 570 m. Las especies de roedores encontradas son 10; la especie más abundante es *Peromyscus maniculatus* con 26.4 por ciento; la menos abundante es *Reithrodontomys megalotis* con 1.8 por ciento.

Matorral xerófilo. Este tipo de vegetación es propio de lugares semiáridos, domina principalmente el mezquite (*Prosopis laevigata*), huizache (*Acacia* sp.) asociado con nopal (*Opuntia* sp.), garambullo (*Myrtillocactus* sp.), yuca (*Yucca* sp.), maguey (*Agave* sp.); compuestas y gramíneas como *Bouteloua* sp. y *Aristida* sp. Se colectó en seis localidades (1, 8, 13, 22, 25, 30). El intervalo de altitud va de 1 700 a 2 190 m. Las especies de roedores encontradas son 16; la especie más abundante es *Reithrodontomys fulvescens* con 22.2 por ciento; las menos abundantes *Spermophilus variegatus*, *Spermophilus spilosoma*, *Onychomys torridus* y *Sigmodon ochrognathus* con 0.9 por ciento.

Bosque tropical caducifolio. Este tipo de vegetación se localiza principalmente en las cañadas. Se compone de los siguientes géneros y especies: tempizque (*Acacia* sp.), palo bobo (*Ipomaea muracoides*), lezcalame (*Ficus* sp.), huehuencho (*Bumelia* sp.), arbustos espinosos y garambullos (*Myrtillocactus* sp.). Se colectó en dos localidades (18, 37). El intervalo de altitud va de 1 500 a 1 650 m. Las especies de roedores encontradas son siete; la especie más abundante es *Perognathus nelsoni* con 37.8 por ciento; la menos abundante *Sigmodon leucotis* con 2.7 por ciento.

Cultivo (zonas agrícolas). Los cultivos principales son: maíz (*Zea mays*), chile (*Capsicum* sp.), frijol (*Phaseolus* sp.); la vegetación cercana a éstos es huizache (*Acacia* sp.), nopal (*Opuntia* sp.) y gramíneas. Se colectó en 17 localidades (2, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 19, 20, 21, 23, 24). El intervalo de altitud va de 1 850 a 2 040 m. Las especies de roedores encontradas son 13; la especie más abundante es *Peromyscus maniculatus* con 40.6 por ciento; las menos abundantes son *Liomys pictus*, *Sigmodon leucotis* y *Neotoma albigula* con 0.7 por ciento.

Con la información de cada tipo de vegetación se obtiene una lista de los roedores colectados, en el cuadro 2 se indican las especies de roedores, el número de ejemplares, el porcentaje total y su distribución.

Se observa que el género con mayor número de especies, de mayor distribución y número de ejemplares es *Peromyscus*, de las diferentes especies, *Peromyscus boylii* está presente en todos los tipos de vegetación, le sigue *Peromyscus difficilis* y *Peromyscus truei* en cinco tipos.

Cuadro 2

DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES DE ROEDORES POR TIPO DE VEGETACIÓN.
SE DA EL NÚMERO DE EJEMPLARES

	BTC	C	MX	BE	BPE	PA	BP	N	%
<i>Tamias bulleri</i>	—	—	—	1	—	2	8	11	2.08
<i>Spermophilus spilosoma</i>	—	2	1	—	—	—	—	3	0.56
<i>Spermophilus variegatus</i>	—	4	1	1	—	—	—	6	1.13
<i>Sciurus nayaritensis</i>	—	—	—	—	—	—	2	2	0.37
<i>Thomomys umbrinus</i>	—	4	—	1	1	—	—	6	1.13
<i>Perognathus nelsoni</i>	14	—	3	—	—	—	—	17	3.20
<i>Dipodomys phillipsii</i>	—	3	3	—	—	—	—	6	1.13
<i>Liomys irroratus</i>	3	17	13	—	—	—	—	33	6.25
<i>Liomys pictus</i>	—	1	—	—	—	—	—	1	0.18
<i>Reithrodontomys fulvescens</i>	—	—	22	—	—	—	—	22	4.16
<i>Reithrodontomys megalotis</i>	—	2	2	—	—	1	—	5	0.94
<i>Peromyscus boylii</i>	2	3	6	23	5	9	15	63	11.93
<i>Peromyscus difficilis</i>	—	—	2	1	13	10	58	84	15.90
<i>Peromyscus leucopus</i>	5	—	—	—	4	—	8	17	3.21
<i>Peromyscus maniculatus</i>	—	54	11	—	—	14	1	80	15.15
<i>Peromyscus pectoralis</i>	10	—	—	—	3	2	5	20	3.78
<i>Peromyscus spicilegus</i>	—	—	—	—	—	—	5	5	0.94
<i>Peromyscus truei</i>	—	—	11	6	2	7	21	47	8.90
<i>Baiomys taylori</i>	—	36	6	—	—	—	—	42	7.95
<i>Onychomys torridus</i>	—	—	1	—	—	—	—	1	0.18
<i>Sigmodon fulviventer</i>	—	5	3	—	—	4	—	12	2.27
<i>Sigmodon leucotis</i>	1	1	—	—	—	2	1	5	0.94
<i>Sigmodon ochrognathus</i>	—	—	1	—	—	—	—	1	0.18
<i>Neotoma albigula</i>	—	1	20	1	—	—	2	24	4.59
<i>Neotoma mexicana</i>	2	—	—	—	1	2	5	10	1.89
<i>Nelsonia neotomodon</i>	—	—	—	—	—	—	5	5	0.94
	37	133	106	34	29	53	136	528	

Siete especies son características de un sólo tipo de vegetación: *Sciurus nayaritensis*, *Peromyscus spicilegus* y *Nelsonia neotomodon* se encuentran en el bosque de pino, *Reithrodontomys fulvescens*, *Onychomys torridus* y *Sigmodon ochrognathus* en el matorral xerófilo, y *Liomys pictus* en las áreas agrícolas. Las demás especies se presentan en dos o más tipos de vegetación.

Con estos datos se elaboró una matriz de presencia-ausencia, la cual se utilizó para la afinidad faunística y el índice de similitud, para conocer que tanto se relacionan estos tipos de vegetación con los roedores. En el cuadro 3 se muestra la matriz y el número de especies en común de roedores entre las comunidades vegetales estudiadas.

En el cuadro 4 se indican los porcentajes de afinidad que se obtienen entre los tipos de vegetación. El mayor es entre el bosque de pino y el pastizal (53.3); el matorral xerófilo con los cultivos (52.6) y el bosque de pino con pino-encino (42.9). Valores similares ocurren entre el bosque de pino-encino

Cuadro 3

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0
P-E	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
E	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Pa	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1
MX	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0
BTC	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

Significado de las abreviaturas y numeración:

P: Bosque de pino
P-E: Bosque de pino-encino
E: Bosque de encino

Pa: Pastizal
MX: Matorral Xerófilo
BTC: Bosque Tropical Caducifolio
C: Cultivos

1. <i>Eutamias bulleri</i>	12. <i>Peromyscus maniculatus</i>
2. <i>Spermophilus spilosoma</i>	13. <i>Peromyscus pectoralis</i>
3. <i>Spermophilus variegatus</i>	14. <i>Peromyscus truei</i>
4. <i>Thomomys umbrinus</i>	15. <i>Baiomys taylori</i>
5. <i>Perognathus nelsoni</i>	16. <i>Onychomys torridus</i>
6. <i>Dipodomys phillipsii</i>	17. <i>Sigmodon fulviventer</i>
7. <i>Liomys irroratus</i>	18. <i>Sigmodon leucotis</i>
8. <i>Reithrodontomys fulvescens</i>	19. <i>Sigmodon ochrognathus</i>
9. <i>Reithrodontomys megalotis</i>	20. <i>Nelsonia neotomodon</i>
10. <i>Peromyscus boylii</i>	21. <i>Neotoma albigula</i>
11. <i>Peromyscus difficilis</i>	22. <i>Neotoma mexicana</i>

Cuadro 4

PORCENTAJES DE AFINIDAD FAUNÍSTICA, EMPLEANDO LA FÓRMULA DE BURT (1958), ENTRE LOS TIPOS DE VEGETACIÓN

	P	PE	E	Pa	MX	BTC	C
P	0.0	42.9	33.3	53.3	20.8	33.3	18.2
PE		0.0	40.0	41.7	15.0	40.0	11.1
E			0.0	30.8	27.8	7.7	25.0
Pa				0.0	30.0	30.8	27.8
MX					0.0	15.0	52.6
BTC						0.0	17.6
C							0.0

Significado:

P: Bosque de pino
P-E: Bosque de pino-encino
E: Bosque de encino
Pa: Pastizal

MX: Matorral Xerófilo
BTC: Bosque Tropical Caducifolio
C: Cultivos

con el de encino y aquel con el bosque tropical caducifolio, ambos pares con 40.0 por ciento de afinidad. Los menos afines son el bosque de encino y el bosque tropical caducifolio, con tan sólo 7.7 por ciento.

El coeficiente de Jaccard (UPGMA) corrobora esta afinidad (cuadro 5). En la figura 3 se muestra el dendrograma en donde se observan varios grupos. El primero que se separa es el bosque tropical caducifolio con 23.1 por ciento de similitud; con 28.0 por ciento de similitud se separan tres grupos, en el primero están el matorral xerófilo y los cultivos con una similitud de 69.0 por ciento, con 38.0 por ciento de similitud están los dos grupos restantes, los de mayor porcentaje de similitud son el bosque de pino y el pastizal, con 69.6 por ciento y el bosque de pino-encino con encino con el 57.1 por ciento.

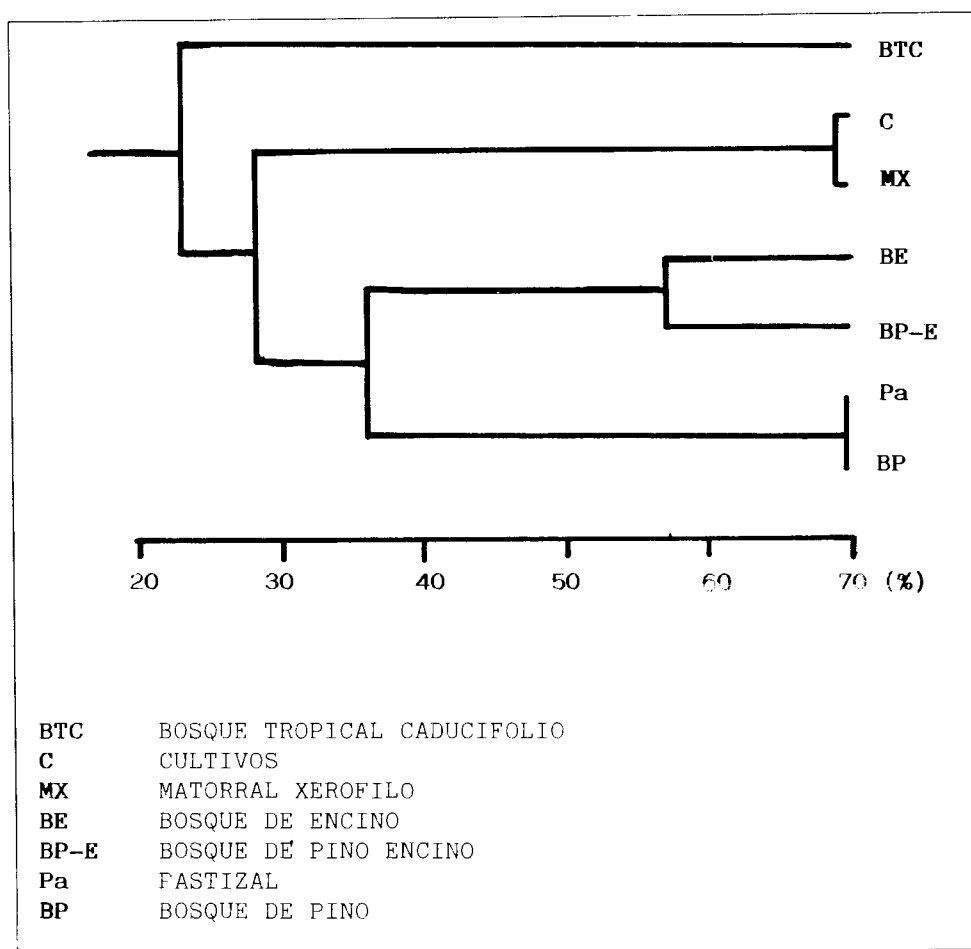


Figura 3. Dendrograma de similitud, entre los tipos de vegetación. Se marcan los porcentajes de similitud en la gráfica.

Cuadro 5

PORCENTAJES DE SIMILITUD EMPLEANDO EL ÍNDICE DE JACCARD (UPGMA),
ENTRE LOS TIPOS DE VEGETACIÓN

	<i>P</i>	<i>PE</i>	<i>E</i>	<i>Pa</i>	<i>MX</i>	<i>BTC</i>	<i>C</i>
P	0.0	60.0	50.0	69.6	34.5	50.0	30.8
PE		0.0	57.1	58.8	26.1	57.1	20.0
E			0.0	47.1	43.5	14.3	40.0
Pa				0.0	46.2	47.1	43.5
MX					0.0	26.1	69.0
BTC						0.0	30.0
C							0.0

Significado:

P = Bosque de Pino
PE = Bosque de Pino-Encino
E = Bosque de Encino
Pa = Pastizal

MX = Matorral Xerófilo
BTC = Bosque Tropical Caducifolio
C = Cultivos

Discusión

Los roedores colectados en los diferentes tipos de vegetación sugieren la preferencia a un hábitat determinado, lo cual determina la distribución que estos presentan al sureste del estado; la excepción es *Peromyscus boylii*, que se presentó en todos los tipos. Al comparar nuestros datos con los de Álvarez y Polaco (1984), los roedores coinciden en los tipos de vegetación, con excepción de *Nelsonia neotomodon* y *Sciurus nayaritensis*, que ellos colectaron en el bosque de pino y pino-encino; en este estudio únicamente se capturaron en el bosque de pino.

Stephen *et al.* (1975) colectaron en bosque de pino-encino y las especies por ellos colectadas u observadas coinciden con la mayoría de las obtenidas durante este estudio.

Crossin *et al.* (1973) encontraron que el cañón del Río El Mezquital presenta una transición de vegetación semiárida a bosque tropical deciduo. Las especies colectadas en este lugar son *Perognathus nelsoni*, *Liomys pictus*, *Peromyscus boylii*, *Peromyscus melanophrys* y *Sigmodon arizonae*, coincidiendo en tres especies: *Peromyscus boylii*, *Prognathus nelsoni* y *Liomys pictus*; las otras no se colectaron, lo que sugiere la posibilidad de subdivisiones dentro de los tipos de vegetación.

Petersen (1978) trabajó en dos comunidades, matorral xerófilo y pastizal asociado con huizache, en los que identifica 17 especies de roedores, de las cuales en el presente estudio se colectaron once en los mismos tipos de vegetación.

Conclusión

En este estudio se muestra como se distribuyen los roedores en los tipos de vegetación de acuerdo con su afinidad y similitud. Las 26 especies de roedores colectadas corresponden a cuatro familias, donde Muridae presenta 17 especies y es la más abundante en proporción. Le siguen las familias Sciuridae y Heteromyidae con cuatro especies cada una; y finalmente, la familia menos representada es Geomyidae, con una especie.

Los resultados sugieren que es necesario realizar más estudios sobre la distribución y preferencia de hábitat por los roedores; también es necesario estudiar los hábitos alimenticios y requerimientos ecológicos pertinentes, para así conocer mejor las actividades de las especies de roedores y lograr un conocimiento más amplio sobre la ecología y distribución de los mismos en el sureste de Durango.

Agradecimientos

Dedico el presente trabajo al M. en C. Ticul Álvarez, por su dedicación y ardua labor en el estudio de la fauna mastozoológica de México.

Deseo manifestar mi reconocimiento a la doctora Socorro González, quien proporcionó los datos de vegetación; al M. en C. Salvador Sánchez Colón, quien colaboró con los paquetes estadísticos; a la Unidad Secretarial y de Cómputo del CIIDIR-IPN, unidad Durango, por su valiosa colaboración; asimismo, agradezco a SEDUE por otorgar el permiso de colecta correspondiente y a todas aquellas personas que de una manera u otra ayudaron en las colectas de mamíferos en el sureste de Durango. Así como a dos revisores anónimos por sus críticas, comentarios y sugerencias que mejoraron en mucho el presente trabajo.

Este estudio es parte del proyecto "Inventario de los vertebrados terrestres en el sureste del estado de Durango", con clave 843253 y financiado por la DEPI, IPN.

Bibliografía

- Álvarez, T. 1961. Sinopsis de las ardillas arbóreas del género *Sciurus* en México (Mamm. Sciuridae). Anales Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, 10: 123-148.
- Álvarez, T. y J. Arroyo-Cabrales. 1990. Cálculos de captura, densidad y ámbito hogareño de tres especies de roedores en un área de influencia humana en el sureste de Durango, México, Anales Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, 33: 185-210.

- Álvarez, T. y O. J. Polaco, 1984. Estudio de los mamíferos capturados en La Michilía, Sureste de Durango, México. *Anales Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 28: 99-148.
- Anderson, S. 1972. Mammals of Chihuahua, taxonomy and distribution. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 148 (2): 149-410.
- Baker, R. H. y K. J. Greer, 1962. Mammals of the Mexican state of Durango, Mexico. *Publ. Michigan State Univ., Biol. Ser.*, 2: 29-154.
- Burt, H. W. 1958. The history and affinities of the recent land mammals of western North America. *Amer. Association for the Advancement of Science.*, cap. 5: 131-154.
- Crossing, F. S., H. O. Soule, R. G. Webb y R. H. Baker. 1973. Biotic relationships in the Canyon The Rio Mezquital, Durango, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 18 (2): 187-200.
- Gentry, H. S. 1957. Los pastizales de Durango, estudio ecológico, fisiográfico y florístico. IMERNAR, A. C. 361 pp.
- González, E. S. 1984. La vegetación de Durango. *Cuadernos de Investigación Tecnológica*, 1 (1): 1-114.
- Hall, R. E. 1981. The mammals of North America, John Wiley and Sons, Inc. New York, vol. 1: XV + 1-600; vol 2: XVI + 601-1181.
- Muller-Dombois, D. y H. Ellemberg, 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley and Sons, Inc. New York.
- Petersen, M. K. 1973. Interaction between the cotton rats, *Sigmodon fulviventer* and *S. hispidus*. *American Midland Naturalist*, 17: 301-302.
- Petersen, M. K. 1978. Rodent ecology and natural history, observations on the mammals of Atotonilco de Campa, Durango, México. Carter Press Inc. and Iowa State University, copy center.
- Petersen, M. K. 1980. The taxonomic status of a dusky-colored population of *Peromyscus* of Atotonilco, Durango, Mexico. *Occasional Paper in Zoology of Michel K. Petersen*, (5): 1-19.
- Petersen, M. K. 1985. Food habits in dietary overlap in two sympatric species of *Sigmodon* from Durango, Mexico. *Occasional Papers in Zoology of Michel K. Petersen*, (6): 1-23.
- Ramírez-Pulido, J., M. C. Britton, A. Perdomo y A. Castro. 1986. Guía de los mamíferos de México, referencias hasta 1983. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. 720 pp.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa, México. 420 pp.
- Sokal, R. R. y C. D. Michener. 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. *University of Kansas Science Bulletin*, 38: 1409-1438.
- Stephen, F. C., C. Sánchez-Hernández, M. K. Shump, R. W. Tesca y R. H. Baker, 1975. Algunas características poblacionales demográficas de pequeños mamíferos en dos hábitats mexicanos. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 46: 101-124.

Apéndice

Lista de localidades trabajadas en el sureste de Durango

1. 1.5 Km N, 0.3 Km W San Atenógenes, 1900 m.
2. Villa Unión, 1900 m.
3. 4.0 Km N, 7.8 Km E La Joya, 2017 m.
4. 1.0 Km N, 1.5 Km E Gabriel Hernández, 1850 m.
5. 2.3 Km S Gabriel Hernández, 1850 m.
6. 5.8 Km N, 2.1 Km E Vicente Guerrero, 1937 m.
7. 3.5 Km N, 9.0 Km E Vicente Guerrero, 2040 m.
8. 4.9 Km N, 7.8 Km E Vicente Guerrero, 2040 m.
9. 2.0 Km N, 4.3 Km E Vicente Guerrero, 1985 m.
10. 1.0 Km W Ancón, 1900 m.
11. Graceros, 1900 m.
12. Vicente Guerrero, 1920 m.
13. 1.9 Km S, 4.8 Km E Vicente Guerrero, 1980 m.
14. 2.0 Km S, 1.5 Km W Vicente Guerrero, 1920 m.
15. 2.0 Km S, 1.0 Km E Vicente Guerrero, 1910 m.
16. 2.8 Km S, 3.8 Km W Vicente Guerrero, 1900 m.
17. 9.7 Km S, 15.6 Km E Vicente Guerrero, 2260 m.
18. 16.4 Km S, 5.8 Km W Nombre de Dios, 1650 m.
19. San José el Molino, 1930 m.
20. 1.3 Km N, 1.0 Km W San Isidro de Murillos, 2000 m.
21. 6.5 Km S, 2.0 Km W Vicente Guerrero, 2010 m.
22. 6.0 Km N, 5.0 Km W Paura, 700 m.
23. 3.2 Km N, 1.3 Km W Súchil, 2000 m.
24. La Soledad, 1970 m.
25. Súchil, 2010 m.
26. 14.9 Km S, 11.6 Km W San José de la Parrilla, 980 m.
27. San Miguel de la Michilía, 2000 m.
28. 0.7 Km S, 4.6 Km W San Miguel de la Michilía, 2020 m.
29. 1.8 Km S, 1.9 Km W San Miguel de la Michilía, 2100 m.
30. 8.8 Km S, 6.7 Km W Súchil, 2190 m.
31. 9.3 Km S, 7.5 Km W San Miguel de la Michilía, 2100 m.
32. 6.7 Km N, 2.4 Km W San Juan de Michis, 2570 m.
33. 5.2 Km N, 1.2 Km W San Juan de Michis, 2220 m.
34. 2.6 Km N, 5.3 Km E San Juan de Michis, 2240 m.
35. 3.5 Km S, 15.5 Km W San Juan de Michis, 2570 m.
36. 9.8 Km N, 1.5 Km E San Miguel de Temohaya, 2400 m.
37. 1.5 Km N, 3.8 Km E San Miguel de Temohaya, 1500 m.
38. 15.0 Km S, 14.5 Km W San Juan de Michis, 2560 m.
39. 20.1 Km S, 4.1 Km W San Juan de Michis, 2190 m.

- 40. 4.7 Km S, 4.5 Km E Xoconostle, 1900 m.
- 41. 8.8 Km N, 3.6 Km E Charcos, 2670 m.
- 42. 6.2 Km N, 4.8 Km E Charcos, 2890 m.
- 43. 1.5 Km N, 3.8 Km E Charcos, 2900 m.
- 44. 2.9 Km S, 5.8 Km W Charcos, 2720 m.
- 45. 16.6 Km S, 0.2 Km W Canoas, 2430 m.

El estudio de los mamíferos del Templo Olvidado, Palenque, Chiapas

Aurelio Ocaña Marín*

Resumen

El material estudiado se recuperó en 1988 durante las excavaciones del Templo Olvidado en Palenque, Chiapas. Se practicaron cinco pozos, los huesos de animales proceden de tres de ellos (1, 4 y 5), de los que el 4 y 5 corresponden a tumbas.

Se identificaron 2 025 elementos óseos de mamíferos que pertenecen a 25 *taxa* de 12 familias, 22 a nivel de especie, uno a género y dos a orden. La mayoría pertenecen a murciélagos y roedores, de los primeros hay ocho especies de tres familias, destaca por su número el murciélago frugívoro *Artibeus jamaicensis*.

Los restos de roedores son los más numerosos, se identificaron diez especies y un género dentro de cinco familias, los mejor representados son *Ototylomys phyllotis* y *Peromyscus mexicanus*. Se identificaron además restos de ratón tlacuache (*Marmosa mexicana*), de musaraña (*Cryptotis nigrescens*), de armadillo (*Dasypus novemcinctus*) y de jabalí (*Tayassu tajacu*) pero en menor número.

El análisis de la fauna indica que no se usó con fines culturales. Su presencia probablemente se debe a que el templo estuvo abandonado un tiempo, siendo utilizado como refugio por murciélagos y roedores, así como lechuzas y tecolotes que con sus regurgitaciones contribuyeron a formar el depósito; algunos otros posiblemente fueron acarreados. Finalmente cabe señalar que la fauna identificada se distribuye actualmente en el área de estudio.

Abstract

The studied material was obtained in 1988 during the excavations in the Templo Olvidado, Palenque, Chiapas. Five pits were dug. The animal remains are from three pits (1, 4 and 5). Pit numbers 4 and 5 are tombs.

Overall 2025 bones were identified, these elements pertained to 25 *taxa* from 12 families: 22 of them to species level, one to genus and two order. Most of the remains are from bats and rodents. There are eight

* Subdirección de Servicios Académicos, INAH.

species from three families; the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis* is most abundant both in the excavation and in the tropical zones in Mexico.

The rodent remains are the most abundants. Ten species and one genus within five families were identified. The best represented ones are *Ototylomys phyllotis* and *Peromyscus mexicanus* which are found in large quantities in the region. Also remains of the tlacuache mouse (*Marmosa mexicana*), the shrew (*Cryptotis nigrescens*), the armadillo (*Dasypus novemcinctus*) and the peccary (*Tayassu tajacu*) were identified although in a short quantities.

The analysis of the fauna indicates that it wasn't used with a cultural objective, this kind of fauna (bat, rodents, owls) was probably found there because it used the temple as a refugee. The owls pellets contribute to form the deposit, some other might be carried.

Finally I would like to point out that nowadays the fauna which has been identified in the area of study.

Introducción

La zona arqueológica de Palenque, Chiapas, ha sido objeto de diversas exploraciones y excavaciones desde 1784 (Bernal, 1979; García-Moll, 1991).

Este proyecto arqueológico en la zona ha estado a cargo de la arqueóloga Rosalba Nieto Calleja y de Humberto Schiavon. Se realizaron excavaciones en diversos sitios, tal es el caso del Templo Olvidado, uno de los edificios más importantes que quizá debe su nombre a su ubicación, ya que se localiza en el extremo poniente de la ciudad arqueológica de Palenque, aproximadamente a 2 km del área monumental denominada "El Palacio".

El Templo Olvidado corresponde a una primera época del periodo Clásico temprano y quizá en su nivel anterior, el Protoclásico, con un florecimiento del sitio en los siglos VII y VIII. Asimismo, con base en la información del texto que aparece en los glifos del templo, aunque incompleta, permite suponer que equivale al año 647 de nuestra era (Nieto-Calleja y Schiavon-Signoret 1989).

Este trabajo tiene como objeto conocer la fauna que se depositó en el Templo Olvidado y tratar de inferir el motivo de su presencia y su posible relación con el hombre.

Material y métodos

Las excavaciones en el Templo Olvidado se realizaron de octubre a noviembre de 1988, como es común en Palenque (Ruz-Luhillier, 1968) en el interior se encontraron tres tumbas localizadas bajo los dinteles (orientadas norte-sur), son diferentes entre sí y ocupan casi todo el piso del Templo,

corresponden a tres de los cinco pozos que se excavaron (fig. 1). De cada pozo se tomaron muestras para estudio zoológico, mismas que fueron enviadas al Laboratorio de Paleozoología de la Subdirección de Servicios Académicos (SSA), Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH), bajo la orden de entrada 8 (89).

Las muestras fueron desempacadas y limpiadas, después de lo cual se hizo una separación inicial de moluscos y vertebrados, de estos últimos se separaron restos pertenecientes a reptiles, aves y mamíferos. El presente análisis se dedica exclusivamente a éstos últimos, los demás grupos serán objeto de otros trabajos.

La determinación del material, sean huesos completos o fragmentos con las partes diagnósticas que permiten efectuar con certeza su identificación genérica o específica, se realizó por comparación utilizando como referencia los esqueletos de la Colección Osteológica del Laboratorio de Paleozoología.

El material estudiado procede de los pozos 1, 4 y 5, de cinco pozos excavados. Los dos últimos corresponden a las tumbas 2 y 3 respectivamente. Con los datos obtenidos se elaboró el cuadro 1 en donde aparecen los *taxa* identificados, el número de restos de cada uno por pozo y capa, así como el porcentaje representado. Se presenta un análisis por pozo y el tratamiento taxonómico, en donde se da el tipo y número de huesos encontrados, en primer término los identificados únicamente a orden, para seguir con los géneros y después las especies. También se dan los nombres comunes, mismos que se obtuvieron de Ramírez-Pulido *et al.* (1983), los datos sobre su distribución actual en México tomados de Hall, 1981 y el número de individuos representados. Finalmente se presenta la discusión y conclusiones.

Nota: Tanto las capas como los metacarpales se designan con números romanos, sin embargo son independientes.

Resultados

Se estudiaron 2025 elementos pertenecientes a 25 *taxa*, entre los que tenemos 22 especies pertenecientes a doce familias, un género y dos órdenes (cuadro 1).

Análisis por pozo

Los datos de las muestras analizadas son los siguientes:

Pozo 1. Se localiza en la crujía Sur del Templo (fig. 1).

Capa I, F1, bolsa 495, muestra 1. Relleno constructivo, 0.55 m de profundidad. Se rescataron cinco restos pertenecientes a cuatro especies (cuadro 1), de donde destaca la presencia del único hueso de jabalí (*Tayassu tajacu*) que se encontró en el templo.

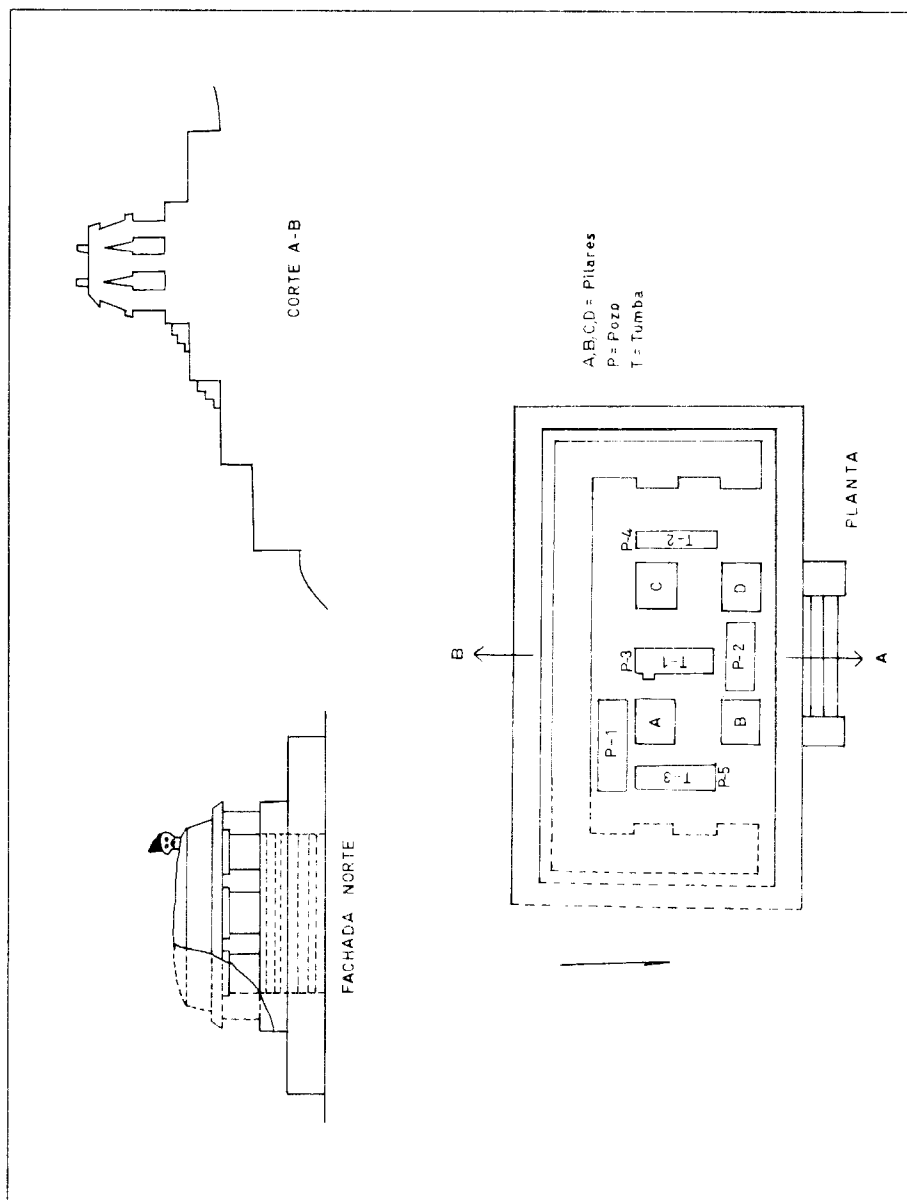


Figura 1. Fachada Norte, Corte y planta del Templo Olvidado, Palenque, en esta última se observa la posición de los pilares, pozos y tumbas (tomado de Nieto-Calleja y Schiavon-Signoret, 1989).

Cuadro 1

NÚMERO DE ELEMENTOS ÓSEOS DE MAMÍFEROS ENCONTRADOS EN EL TEMPLO OLVIDADO, POR POZO Y CAPA

Pozos	1	4					5		Total	%
Capas	I	I	II	III	IV alfa	IV beta	II	IV beta		
Taxa										
<i>Marmosa mexicana</i>			1	15	6	1	1		24	1.2
<i>Cryptotis nigrescens</i>				6	3				9	0.4
<i>Saccopteryx bilineata</i>					1				1	0.05
<i>Pteronotus parnellii</i>			1						1	0.05
<i>Tonatia evotis</i>					1				1	0.05
<i>Chrotopterus auritus</i>				2					2	0.1
<i>Carollia brevicauda</i>			2	23	6				31	1.5
<i>Carollia perspicillata</i>			1	17	3				21	1.0
<i>Artibeus jamaicensis</i>	2	18	11	123	13	10			177	8.7
<i>Centurio senex</i>				5					5	0.2
<i>Dasyopus novemcinctus</i>				2	1				3	0.1
<i>Sciurus deppei</i>		3							3	0.1
<i>Orthogeomys hispidus</i>				1					1	0.05
<i>Heteromys</i>										
<i>desmarestianus</i>				4					4	0.2
<i>Oryzomys alfaroi</i>				6					6	0.3
<i>Tylomys</i> sp.	1			1					2	0.1
<i>Ototylomys phyllotis</i>	1	4	13	141	20	37	4	8	228	11.3
<i>Peromyscus mexicanus</i>			31	22	18	64			135	6.7
<i>Sigmodon hispidus</i>					2	1			3	0.1
<i>Neotoma mexicana</i>			4						4	0.2
<i>Agouti paca nelsoni</i>				4					4	0.2
<i>Dasyprocta punctata</i>			2						2	0.1
<i>Tayassu tajacu</i>	1								1	0.05
Chiroptera		14	31	421	50	49	7		572	28.3
Rodentia		6	32	269	200	278			785	38.8
Total	5	45	129	1062	324	440	12	8	2025	99.7
Total por Pozo	5			2000				20	2025	99.7

Pozo 4. Se ubica en el corredor poniente entre los pilares C y D, corresponde a la Tumba 2 (fig. 1).

Capa I, cuadros A1 y B1, bolsa 513, muestra 2. Material de derrumbe de paredes y bóvedas, 0.05 m de profundidad. Se rescataron 45 huesos, 18 pertenecen al murciélago frugívoro *Artibeus jamaicensis*, tres se asignaron a la ardilla arbórea *Sciurus deppei* y cuatro a la rata arborícola *Ototylomys phyllotis*.

Asimismo, se identificaron 14 restos de Chiroptera (murciélagos) y 6 de Rodentia (roedores).

Capa II, cuadros A1 y B1, bolsa 514, muestra 5. Piso de estuco, 0.22 m de profundidad, 9 cm de espesor. En esta capa se identificaron 129 elementos pertenecientes a nueve especies y dos órdenes (cuadro 1).

Es pertinente señalar que sólo en esta capa se encontraron restos de *Pteronotus parnellii* (murciélago bigotudo), *Neotoma mexicana* (rata magueyera) y *Dasyprocta punctata* (cuatuza).

Capa III, Relleno constructivo, 0.31 m de profundidad, 9 cm de espesor.

Esta capa es la más rica tanto en número de restos como de especies, habiéndose identificado 1062 pertenecientes a 15 especies y 2 órdenes (cuadro 1).

En esta capa se rescató el mayor número de restos (15) del ratón tlacuache *Marmosa mexicana* y de la musaraña *Cryptotis nigrescens* (6), además de que sólo aquí aparecen las siguientes especies: los murciélagos falso vampiro, *Chrotopterus auritus* (2) y el cara de viejo, *Centurio senex* (5); la tuza, *Orthogeomys hispidus* (1); el ratón *Heteromys desmarestianus* (4); el ratón *Oryzomys alfaroi* (6); y el tepezcuintle *Agouti paca* (4).

Capa IV. Esta se localiza dentro de la tumba 2 y se dividió en alfa y beta de acuerdo al siguiente contexto:

IV alfa, bolsa 523, muestra 4, corresponde al sedimento acumulado del desprendimiento de las paredes y cubierta de la tumba. De aquí se rescataron 324 elementos pertenecientes a 11 especies y 2 órdenes (cuadro 1). Aquí es conveniente señalar la presencia de los murciélagos *Saccopteryx bilineata* y *Tonatia evotis*, un elemento de cada especie.

IV beta, bolsa 526, muestra 5. El material procedente de esta capa corresponde al lecho de la tumba, de aquí se rescataron 440 huesos pertenecientes a cinco especies y dos órdenes.

Pozo 5. Se excavó en el corredor oriente entre los pilares A y B, en donde se localizó la Tumba 3 (fig. 1), en este caso se analizaron muestras procedentes de las capas II y IV beta.

Capa II, bolsa 521, muestra 6. Profundidad 0.28 m, espesor 4 cm.

De esta capa proceden 13 elementos, uno del ratón tlacuache *Marmosa mexicana*; cuatro del ratón *Ototylomys phyllotis* y siete de Chiroptera.

Capa IV. Esta capa corresponde al lecho de la tumba, en este caso se dividió en alfa y beta. El material analizado procede de la porción beta, propiamente el lecho de la tumba y lo forman ocho huesos del ratón *Ototylomys phyllotis*.

Tratado taxonómico

Orden Marsupialia

Familia Didelphidae

Marmosa mexicana Merriam (ratón tlacuache)

Material examinado. Pozo 4, Capa III: un maxilar derecho con un premolar y 4 molares; 6 mandíbulas izquierdas y dos derechas; tres fémures derechos y uno izquierdo; parte proximal de tibia derecha; una fíbula, parte distal de un húmero.

Pozo 4, Capa IV alfa: dos mandíbulas izquierdas; una fíbula; una parte distal del húmero; dos molares inferiores.

Pozo IV, Capa IV beta: una mandíbula izquierda.

Pozo 5, Capa II: un fémur izquierdo.

Esta especie se distribuye en México por la vertiente del Golfo, así como el sur y sureste del país. Nueve ejemplares.

Orden Insectívora

Familia Soricidae

Cryptotis nigrescens (J. A. Allen) (musaraña)

Material examinado. Pozo 4, Capa III: tres mandíbulas izquierdas y tres derechas.

Pozo 4, Capa IV alfa: una mandíbula derecha y una izquierda; un premaxilar.

La distribución de esta musaraña abarca el sureste del país, con un registro aislado de Guerrero. Cuatro ejemplares.

Orden Chiroptera

Material examinado. Pozo 4, Capa I: 14 fragmentos (metapodiales y costillas).

Capa II: 31 fragmentos, entre radios y metapodiales.

Capa III: 421 elementos, metapodiales, falanges, radios y costillas.

Capa IV alfa: 50 fragmentos de varios huesos, entre los que encontramos: radios, metapodiales, falanges y fragmentos craneales.

Capa IV beta: 49 elementos entre vértebras, metapodiales y falanges; 18 huesos no definidos.

Pozo 5, Capa II: 7 huesos no definidos.

Familia Emballonuridae

Saccopteryx bilineata (Temminck) (murciélago)

Material examinado. Pozo 4, Capa IV alfa: un radio sin epífisis.

Este murciélago se distribuye desde el sureste de México hacia Sudamérica. Un ejemplar.

Familia Mormoopidae

Pteronotus parnellii (Gray) (murciélago bigotudo)

Material examinado. Pozo 4, Capa II: una mitad distal de radio derecho.

El murciélago bigotudo ocupa ambas vertientes costeras de México, así como la península de Yucatán. Un ejemplar.

Familia Phyllostomatidae
Subfamilia Phyllostomatinae

Tonatia evotis Davis y Carter (murciélago)

Material examinado. Pozo 4, Capa IV alfa: un radio izquierdo.

Este murciélago se distribuye en Campeche, Chiapas, Tabasco y Veracruz. Un ejemplar.

Chrotopterus auritus Peters (falso vampiro)

Material examinado. Pozo 4, Capa III: dos metacarpales III, izquierdo y derecho.

Esta especie se distribuye en los estados de Chiapas y Quintana Roo y parte de Veracruz, Tabasco, Campeche y Yucatán (Hall, 1981). Un ejemplar.

Subfamilia Carollinae

Carollia brevicauda (Schinz) (murciélago)

Material examinado. Pozo 4, Capa II: un fragmento distal de radio izquierdo; una mandíbula derecha incompleta.

Capa III: tres mandíbulas izquierdas; una mitad proximal de radio izquierdo y cuatro distales izquierdos; una mitad distal de radio derecho; dos metacarpales II, uno izquierdo y uno derecho; dos metacarpales III izquierdos; dos fragmentos proximales de metacarpal III derecho; un metacarpal IV izquierdo; parte proximal de metacarpal IV izquierdo; un metacarpal IV derecho; parte proximal de metacarpal V derecho; cuatro fragmentos de metacarpal V izquierdos.

Capa IV alfa: una mitad distal de radio izquierdo; parte proximal de metacarpal III izquierdo; parte proximal de metacarpal IV izquierdo; parte proximal de metacarpal V derecho; dos radios derechos.

Esta especie se distribuye por la vertiente del Golfo, así como la península de Yucatán. Siete ejemplares.

Carollia perspicillata (Linnaeus) (murciélago)

Material examinado. Pozo 4, Capa II: una mandíbula derecha sin dientes.

Capa III: una mandíbula derecha; dos radios derechos; dos fragmentos proximales de radio derecho; un fragmento distal de radio derecho; un fragmento proximal de radio izquierdo; dos fragmentos distales de radio izquierdo; cuatro fragmentos distales de húmero derecho; un fragmento distal de húmero izquierdo; un fragmento proximal de húmero derecho; un fémur derecho; una tibia.

Capa IV alfa: un radio izquierdo; una mandíbula izquierda sin molares; una parte distal de húmero izquierdo.

Esta especie de murciélago presenta una distribución semejante a la anterior, siguiendo la vertiente costera del Golfo. Cinco ejemplares.

Subfamilia Stenoderminae

Artibeus jamaicensis Leach (murciélago frugívoro)

Material examinado. Pozo 1, Capa I: un metacarpal III izquierdo; un metacarpal IV derecho.

Pozo 4, Capa I: un par de mandíbulas; una escápula derecha; un esternón; dos clavículas, izquierda y derecha; dos metacarpales II derechos; un metacarpal II izquierdo; dos fragmentos proximales de metacarpal III izquierdos; parte proximal de metacarpal III izquierdo; un metacarpal V derecho; fragmento distal de un metacarpal III; ulna derecha; dos tibias, izquierda y derecha.

Capa II: dos escápulas incompletas izquierda y derecha; parte proximal de húmero derecho; dos clavículas, izquierda y derecha; una pelvis izquierda; parte proximal de radio izquierdo; parte proximal de un metacarpal II izquierdo; parte proximal de un metacarpal III derecho; un metacarpal V derecho; un fémur izquierdo.

Capa III: un cráneo; siete pares de mandíbulas de individuos adultos; seis mandíbulas derechas y tres izquierdas, y un par más de individuos probablemente nonatos; un atlas; cinco fémures derechos y cinco izquierdos; nueve radios derechos (5 completos y 4 incompletos) y siete izquierdos (3 completos y cuatro incompletos); tres pelvis izquierdas y dos derechas; un húmero completo y dos incompletos izquierdos; cuatro húmeros derechos incompletos; una escápula derecha; dos clavículas derechas y dos izquierdas; dos esternones; un metacarpal II derecho; siete metacarpales III derechos; cinco metacarpales III izquierdos; diez metacarpales IV derechos; dos metacarpales IV izquierdos; cuatro metacarpales V derechos; cinco metacarpales V izquierdos; tres metacarpales II izquierdos; una ulna izquierda; 14 costillas; cuatro tibias.

Capa IV alfa: dos fragmentos de cráneo con M1 y M2 izquierdo y derecho; dos mandíbulas incompletas con pm2; dos mandíbulas izquierdas y una derecha de individuos juveniles; una clavícula derecha; un húmero izquierdo; una escápula derecha; un metacarpal II derecho; dos metacarpales V izquierdo y derecho.

Capa IV beta: dos mandíbulas izquierdas, una de adulto y una de juvenil; un radio izquierdo; dos fragmentos proximales de radio, izquierdo y derecho; parte proximal de un metacarpal V derecho; parte distal de un metacarpal V izquierdo; una tibia izquierda.

Este murciélago frugívoro ocupa ambas vertientes costeras y la península de Yucatán. Diecisiete ejemplares.

Centurio senex Gray (murciélago cara de viejo)

Material examinado. Pozo 4, Capa III: una parte proximal de metacarpal II derecho; dos fragmentos proximales de metacarpal III izquierdos; un fragmento proximal de metacarpal IV izquierdo; un metacarpal IV derecho.

Esta especie no es muy común, se le encuentra en ambas vertientes costeras del país, con registros aislados en la península de Yucatán. Un ejemplar.

Esta especie se distribuye en las tierras bajas y cálidas del este y sur de México. Tres ejemplares.

Tylomys Peters (ratas arborícolas)

Material examinado. Pozo 1, Capa I: un fémur derecho.

Pozo 4, Capa III: una ulna derecha.

Las especies de este género se distribuyen en los estados de Veracruz, Guerrero, Oaxaca y Chiapas. La identificación logró hacerse sólo a nivel genérico debido a que los restos no presentan características que permitieran distinguir entre las especies que existen en la zona. Dos ejemplares.

Ototylomys phyllotis Merriam (rata arborícola)

Material examinado. Pozo 1, Capa I: un fémur derecho.

Pozo 4, Capa I: dos fragmentos distales de tibia, derecho e izquierdo.

Capa II: dos maxilares izquierdos; un par de maxilares; tres mandíbulas derechas y dos izquierdas; una escápula derecha; dos fragmentos distales de tibia izquierda; una tibia derecha; una ulna izquierda.

Capa III: un maxilar con molares; cuatro mandíbulas derechas y ocho izquierdas; un fragmento de maxilar con cinco molares; tres molares libres; 37 fémures derechos y 45 izquierdos; nueve pelvis derechas y nueve izquierdas; 11 tibias derechas y 12 izquierdas. De fragmentos: 30 de tibia, 1 de radio, 3 de mandíbula, 2 de pelvis, 3 de húmero, 5 no definidos.

Capa IV alfa: tres mandíbulas izquierdas y cuatro derechas; dos maxilares, uno con las dos hileras de molares y el otro con sólo una; siete fémures, dos izquierdos y cinco derechos; un astrágalo.

Capa IV beta: siete mandíbulas derechas; cuatro mandíbulas izquierdas; tres maxilares izquierdos; dos maxilares, uno izquierdo y uno derecho; dos pelvis derechas y una izquierda; dos fémures derechos y cuatro izquierdos; dos fragmentos distales de tibia izquierda; tres fragmentos distales de tibia derecha; una tibia derecha; dos húmeros izquierdos y tres derechos; una escápula izquierda.

Pozo 5, Capa II: una mandíbula derecha; dos fémures, uno izquierdo y uno derecho; un húmero.

Pozo 5, Capa IV beta: una mandíbula izquierda; un húmero derecho; tres incisivos superiores; dos ulnas derechas; un radio.

Esta rata se conoce del sureste de México y un registro aislado de Guerrero. Sesenta y siete ejemplares.

Peromyscus mexicanus (Saussure) (ratón)

Material examinado. Pozo 4, Capa II: siete mandíbulas derechas y cuatro izquierdas; cinco tibias izquierdas; un fémur izquierdo; cuatro húmeros izquierdos y dos derechos; cuatro ulnas izquierdas y una derecha; una escápula derecha; dos radios derechos.

Capa III: ocho pelvis izquierdas y nueve derechas; cinco fémures izquierdos.

Capa IV alfa: una mandíbula derecha; dos fémures izquierdos; dos húmeros, uno derecho y uno izquierdo; cuatro pelvis, dos derechas y dos izquierdas; tres astrágalos, un calcáneo y cinco tibias.

Capa IV beta: cuatro mandíbulas derechas y cuatro izquierdas; tres húmeros derechos; cinco fémures izquierdos y cinco derechos; ocho ulnas derechas y cinco izquierdas; nueve tibias derechas y cuatro izquierdas; tres radios derechos; tres pelvis derechas y dos izquierdas; una escápula derecha; dos calcáneos.

Este ratón se distribuye en el este y sur de México, por las vertientes del Golfo y Pacífico. Catorce ejemplares.

Sigmodon hispidus Say y Ord (rata jabalina)

Material examinado. Pozo 4, Capa IV alfa: una mandíbula derecha; un fragmento de mandíbula izquierda.

Capa IV beta: un maxilar derecho.

La rata jabalina tiene una amplia distribución en México, excepto el noroeste del país. Dos ejemplares.

Neotoma mexicana Baird (rata magueyera)

Material examinado. Pozo 4, Capa II: un fémur izquierdo; un radio derecho; dos radios izquierdos.

Esta especie se distribuye desde Colorado, U.S.A., en México en el Altiplano Central y por la vertiente del Pacífico, llegando hasta Honduras. Dos ejemplares.

Familia Dasyproctidae

Agouti paca nelsoni Goldman (tepezcuintle)

Material examinado. Pozo 4, Capa III: un metapodial; dos falanges II; una falange III.

El tepezcuintle se distribuye por la vertiente costera del Golfo hacia Centroamérica. Un ejemplar.

Dasyprocta punctata Gray (cuatuzá)

Material examinado. Pozo 4, Capa II: un calcáneo; una falange.

La cuatuzá se encuentra en México en la península de Yucatán y sur de Chiapas. Un ejemplar.

Orden Artiodactyla

Familia Tayassuidae

Tayassu tajacu (Linnaeus) (pecari, jabalí o jabalí de collar)

Material examinado. Pozo 1, Capa I: un fragmento de tibia (lado derecho).

El jabalí se distribuye en toda la República excepto en Baja California. Es raro en los desiertos de la Mesa Central. Un ejemplar.

Discusión y conclusiones

La fauna identificada en las excavaciones del Templo Olvidado, en su mayoría formada por pequeños mamíferos, actualmente se distribuye en la zona de estudio, es decir es fauna local.

Son tres las especies más numerosas y frecuentes en el sitio, a saber: la rata arborícola (*Ototylomys phyllotis*) de la cual se recuperaron 228 restos de éstos, 141 se encontraron en la Capa II del Pozo 4; el murciélago *Artibeus jamaicensis* con 177 restos, se encontraron 123 en la Capa II del Pozo 4; y el ratón *Peromyscus mexicanus*, del que se estudiaron 135 huesos, siendo más abundante en la capa IV beta del Pozo 4. Los restos de las demás especies representadas son pocos.

En el caso de las capas más profundas (IV alfa y beta) y que corresponden al lecho de las tumbas, se considera que los restos presentes en la Tumba 3 proceden exclusivamente de fauna intrusiva; para la Tumba 2 en la cual hubo desprendimiento tanto de las paredes como de la cubierta, es posible que se haya producido algún orificio por el cual pudieron penetrar roedores y murciélagos que usaron la misma como refugio.

La acumulación de restos que procede de la Capa III sugiere que durante algún tiempo el Templo fue abandonado, convirtiéndose en refugio de diversos animales, tales como murciélagos y aves como las lechuzas y tecolotes.

La presencia de estas aves en el Templo, aunque no existen restos de las mismas se infiere a partir de las acumulaciones de roedores que se encontraron en el sitio, y que se presume fueron originadas en parte por estas aves, las cuales son depredadoras de pequeños vertebrados entre ellos los mamíferos, a los cuales engullen completos o casi completos, los digieren en parte y con el hueso, pelo y plumas de sus presas forman bolos que después regurgitan en los sitios que usan como refugio (Andrews, 1990).

Otra de las razones que apoyan la suposición de que se trata de regurgitaciones, es el hecho de que las especies que son más abundantes en la excavación, lo son también en la zona de Palenque, y por tanto probablemente más accesibles para el ave, aunque entra en juego la preferencia de la misma.

La ubicación de la mayor concentración de restos (Capa III, Pozo 4) indican que el lugar de reposo más probable de estas aves, se encontraba justo entre los pilares C y D del corredor poniente.

Asimismo, no podemos descartar el que algunos ejemplares hayan muerto en el sitio, tal es el caso de los murciélagos pues la mayoría de las especies identificadas, se sabe que suelen utilizar las construcciones prehispánicas abandonadas como refugio. Algunos otros elementos pudieron

ser acarreados por algunos roedores, principalmente en el caso de los restos del armadillo (*Dasypus novemcinctus*), del tepezcuintle (*Aquiti paca*), de la cuatruza (*Dasypus punctata*) y del jabalí (*Tayassu tajacu*), de los que se rescató uno o dos fragmentos.

Aun cuando resulta claro que después volvió a ocuparse el templo, suponemos que el relleno constructivo fue depositado encima de estas acumulaciones, para después construir el piso de estuco que corresponde a la Capa II, los restos presentes en esta capa son pocos, lo que sugiere que en este caso el periodo de abandono fue menor, encima se colocó la última capa de relleno arquitectónico, en donde los restos son ya escasos. La fauna rescatada del Templo Olvidado fue depositado de forma natural, es decir, no tiene implicaciones de tipo alimenticio, suntuario o religioso.

Agradecimientos

Agradezco a la P. de Arqueología Rosalba Nieto Calleja la oportunidad de haberme permitido estudiar los restos de mamíferos del Templo Olvidado. Asimismo, agradezco al M. en C. Joaquín Arroyo Cabrales y al Biol. Óscar J. Polaco quienes fueron los revisores del trabajo. Finalmente hago patente mi agradecimiento de manera especial a la P. Bióloga Ma. Teresa Olivera Carrasco por las sugerencias y el asesoramiento que me brindó.

Bibliografía

- Andrews, P. 1990. Owls, Caves and Fossils. The University Chicago Press, 231 pp.
- Bernal, I. 1979. Historia de la Arqueología en México. Editorial Porrúa, S. A., 109 pp., 103 figuras.
- Hall, E. R. 1981. The Mammals of North America. 2a. Edición, John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto. Vol. I: 1-600, Vol. II: 601-1181 + Index to vernacular names: 1-10 + Index to technical names: 11-90.
- García-Moll, R. (compilador). 1991. Palenque 1926-1945. Antologías, Serie Arqueología Instituto Nacional de Antropología e Historia, Segunda Edición, pp. 1-463.
- Nieto-Calleja, R. y H. Schiavon-Signoret. 1989. El Templo Olvidado de Palenque, Chiapas. Arqueología 5: 191-210, Dirección de Monumentos Prehispánicos, INAH.
- Ramírez-Pulido, J., R. López-Wilchis, C. Müdspacher Ziehl e I. E. Lira. 1983. Lista y Bibliografía de los Mamíferos de México. Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa, México, D. F., pp. 1-363.
- Ruz-Luhillier, A. 1968. Costumbres funerarias de los antiguos mayas. Seminario de Cultura Maya, Universidad Nacional Autónoma de México.

ser acarreados por algunos roedores, principalmente en el caso de los restos del armadillo (*Dasypus novemcinctus*), del tepezcuintle (*Aquiti paca*), de la cuatruza (*Dasyprocta punctata*) y del jabalí (*Tayassu tajacu*), de los que se rescató uno o dos fragmentos.

Aun cuando resulta claro que después volvió a ocuparse el templo, suponemos que el relleno constructivo fue depositado encima de estas acumulaciones, para después construir el piso de estuco que corresponde a la Capa II, los restos presentes en esta capa son pocos, lo que sugiere que en este caso el periodo de abandono fue menor, encima se colocó la última capa de relleno arquitectónico, en donde los restos son ya escasos. La fauna rescatada del Templo Olvidado fue depositado de forma natural, es decir, no tiene implicaciones de tipo alimenticio, suntuario o religioso.

Agradecimientos

Agradezco a la P. de Arqueología Rosalba Nieto Calleja la oportunidad de haberme permitido estudiar los restos de mamíferos del Templo Olvidado. Asimismo, agradezco al M. en C. Joaquín Arroyo Cabrales y al Biol. Óscar J. Polaco quienes fueron los revisores del trabajo. Finalmente hago patente mi agradecimiento de manera especial a la P. Bióloga Ma. Teresa Olivera Carrasco por las sugerencias y el asesoramiento que me brindó.

Bibliografía

- Andrews, P. 1990. Owls, Caves and Fossils. The University Chicago Press, 231 pp.
- Bernal, I. 1979. Historia de la Arqueología en México. Editorial Porrúa, S. A., 109 pp., 103 figuras.
- Hall, E. R. 1981. The Mammals of North America. 2a. Edición, John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto. Vol. I: 1-600, Vol. II: 601-1181 + Index to vernacular names: 1-10 + Index to technical names: 11-90.
- García-Moll, R. (compilador). 1991. Palenque 1926-1945. Antologías, Serie Arqueología Instituto Nacional de Antropología e Historia, Segunda Edición, pp. 1-463.
- Nieto-Calleja, R. y H. Schiavon-Signoret. 1989. El Templo Olvidado de Palenque, Chiapas. Arqueología 5: 191-210, Dirección de Monumentos Prehispánicos, INAH.
- Ramírez-Pulido, J., R. López-Wilchis, C. Müdspacher Ziehl e I. E. Lira. 1983. Lista y Bibliografía de los Mamíferos de México. Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa, México, D. F., pp. 1-363.
- Ruz-Luhillier, A. 1968. Costumbres funerarias de los antiguos mayas. Seminario de Cultura Maya, Universidad Nacional Autónoma de México.

La arqueofauna de Palenque, Chiapas, México

Ma. Teresa Olivera Carrasco*

Resumen

En la ciudad de Palenque, Chiapas, se excavaron 41 pozos ubicados en los Templos Norte I y II, en el Montículo del Museo y en el Palacio. De 38 muestras procedentes de 21 pozos se recuperaron y estudiaron un total de 1 979 restos de peces, no fue posible identificar el 19.4 por ciento (385), y el resto, 80.5 por ciento (1 594), pertenece a 12 *taxa*: dos de tiburones, uno de ellos fósil, y diez de peces óseos; de estos últimos ocho fueron identificados hasta especie.

Los peces proceden de dos ambientes: uno dulceacuícola y local y otro salobremarino, alóctono. Los huesos presentes muestran que el recurso fue usado principalmente con fines alimenticios, aunque hay restos que se emplearon con fines ceremoniales.

Las especies más abundantes son la tenguayaca (*Petenia splendida*) y el robalo blanco (*Centropomus undecimalis*). El conjunto íctico y sus hábitos sugieren que la pesca fue principalmente diurna con el probable uso de anzuelos, nazas y trasmallos. La información no puede asociarse con sitios de uso o consumo, pues gran parte del material procede de rellenos arquitectónicos; sin embargo, indican que el recurso local y foráneo era conocido y utilizado con amplitud por los pobladores de Palenque.

Abstract

In Palenque, Chiapas, 41 pits were excavated those were placed in the North Temples I and II, in the Museum's monticle and in the Palace.

Overallly, 1979 fish remains were recuperated and studied from 38 samples out of 21 wells. From the total number of specimens, it was not posible to identified 19.4% (385), the quantity left 80.5% (1594) pertained to 12 *taxa*: two from sharks, one of them is a fossil, and ten of bony fishes, eight of those were identificated to species level.

The *taxa* come from two environments: a local, freshwater, and local and a brakishmarine foreign. The present bones show that the resource was

* Subdirección de Servicios Académicos-INAH.

mainly used with feeding purposes, even though there are remains which were employed in ceremonial purposes.

The vast majority of the species are the tenguayaca (*Petenia splendida*) and the snook (*Centropomus undecimalis*).

The fish as a whole and its habits, suggest that fishing was a diurnal activity with the probable use of fish-hooks, nazas and trammel nets. The information can't be associate neither with using sites nor consuming sites because a large number of the material comes from architectural stuff; however, they indicate that the local and foreign resources were known and used widely by the Palenque's people.

Introducción

En México, el estudio de las relaciones que se han establecido en diferentes culturas a través del tiempo entre el hombre y la fauna, con base en los restos zoológicos provenientes de contextos arqueológicos, es relativamente pobre.

En este ámbito, el grupo zoológico mejor conocido es el de los mamíferos, por su relación con el hombre y porque los restos son más evidentes; en contraste, los peces son el *taxa* menos estudiado, aun siendo el grupo vertebrado más numeroso (18 818 especies vivientes, Nelson, 1976) y un valioso elemento en el desarrollo humano, en especial de las culturas ribereñas y costeras que han utilizado la ictiofauna como alimento, adorno, materia prima y símbolo, entre otros (Benson, 1977).

Al respecto, Guzmán-Camacho (1992), en el análisis bibliográfico que llevó a cabo sobre la arqueoictiofauna mexicana, encuentra 98 *taxa* que de una u otra forma han sido utilizados, un número alto si se considera que los restos de peces tradicionalmente no han sido estudiados, y nos indican que en el pasado se explotaba gran diversidad de especies.

El estudio de restos arqueológicos de fauna requiere en primer lugar su identificación hasta el nivel de especie o el más cercano posible a éste, siempre que las características diagnósticas que el material exhibe lo permitan. De esta forma, los restos pueden asociarse con un nombre que nos da acceso a la información bibliográfica biológica y cultural existente: la forma y aspecto del animal vivo, su talla, peso, hábitat, distribución, y en ocasiones su osteología, variación poblacional, ciclo de vida, etología, importancia económica el manejo que se le da como recurso, entre otros (Casteel, 1976).

El presente estudio comprende el análisis de la ictiofauna proveniente de las excavaciones realizadas durante 1984 y 1985 como parte del Proyecto Arqueológico Palenque que el Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH) efectuó en esta zona arqueológica de Chiapas, y que estuvo a cargo de la P. de Arqueología Rosalba Nieto Calleja.

Sitio de estudio

La ciudad de Palenque, Chiapas, se localiza a los 17°29'30" de latitud norte y 92°5'20" de longitud oeste, a 143 msnm y 8 km al sur del pueblo de Santo Domingo de Palenque. Uno de los afluentes del río Michol, el Otolum, pasa por una angosta garganta, a cuyos lados se encuentran los edificios más importantes de la ciudad (Blom, 1923); el clima es cálido húmedo y la vegetación es de bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 1978).

Sobre el descubrimiento de la zona, Noguera Auza (1991) menciona: "algunos autores afirman que Palenque fue descubierta en 1746, por un sobrino del padre Antonio de Solís, residente de Santo Domingo"; para otros fue descubierta por un grupo de españoles en 1750. En todo caso, Ramón Ordóñez, en 1773, organiza la primera expedición para visitar las ruinas, y en 1784 José Antonio Calderón realiza el primer estudio netamente arqueológico (Bernal, 1979).

Desde entonces, muchos han sido los trabajos que instituciones nacionales y extranjeras han llevado a cabo en Palenque; sin embargo, los análisis sobre fauna arqueológica de este sitio son escasos (Borhegy, 1961; Ruz-Lhuillier, 1958), y es ahora cuando por primera vez se considera el estudio biológico-cultural de los restos animales.

Las exploraciones se realizaron en los Templos I y II del Grupo Norte (material de derrumbe), en el Montículo del Museo (basurero) y en varios sitios del conjunto estructural denominado Palacio (fig. 1), en donde se excavaron un total de 41 pozos; de cada uno de ellos se tomaron muestras especiales que contenían los restos aquí considerados y los pertenecientes a vertebrados terrestres y moluscos, los cuales se revisarán en otros trabajos. En la figura 2 se ubican los pozos del Palacio de donde proceden los restos de peces analizados. Siguiendo las anotaciones del arqueólogo, las muestras provienen de cuatro contextos: a) derrumbe; b) relleno arquitectónico (material de desecho o escombros que se emplea para rellenar espacios y nivelar pisos en obras de remodelación de nuevas etapas constructivas); c) basurero; y d) asociado a ofrendas. Las muestras se ubicaron espacialmente por elementos arquitectónicos, sean pisos, canales o muros, entre otros, y se les denominó capas. Hasta el momento se desconoce la relación estratigráfica.

Material y métodos

Los restos que forman parte de este trabajo provienen de 38 muestras extraídas de 21 de los 41 pozos excavados; se obtuvieron por el lavado de matriz usando como tamiz bolsas elaboradas con malla de nylon y agua (Nieto-Calleja com. pers.). Sin embargo, es pertinente aclarar que la recuperación ideal de los elementos de peces se realiza empleando tamices de mallas con

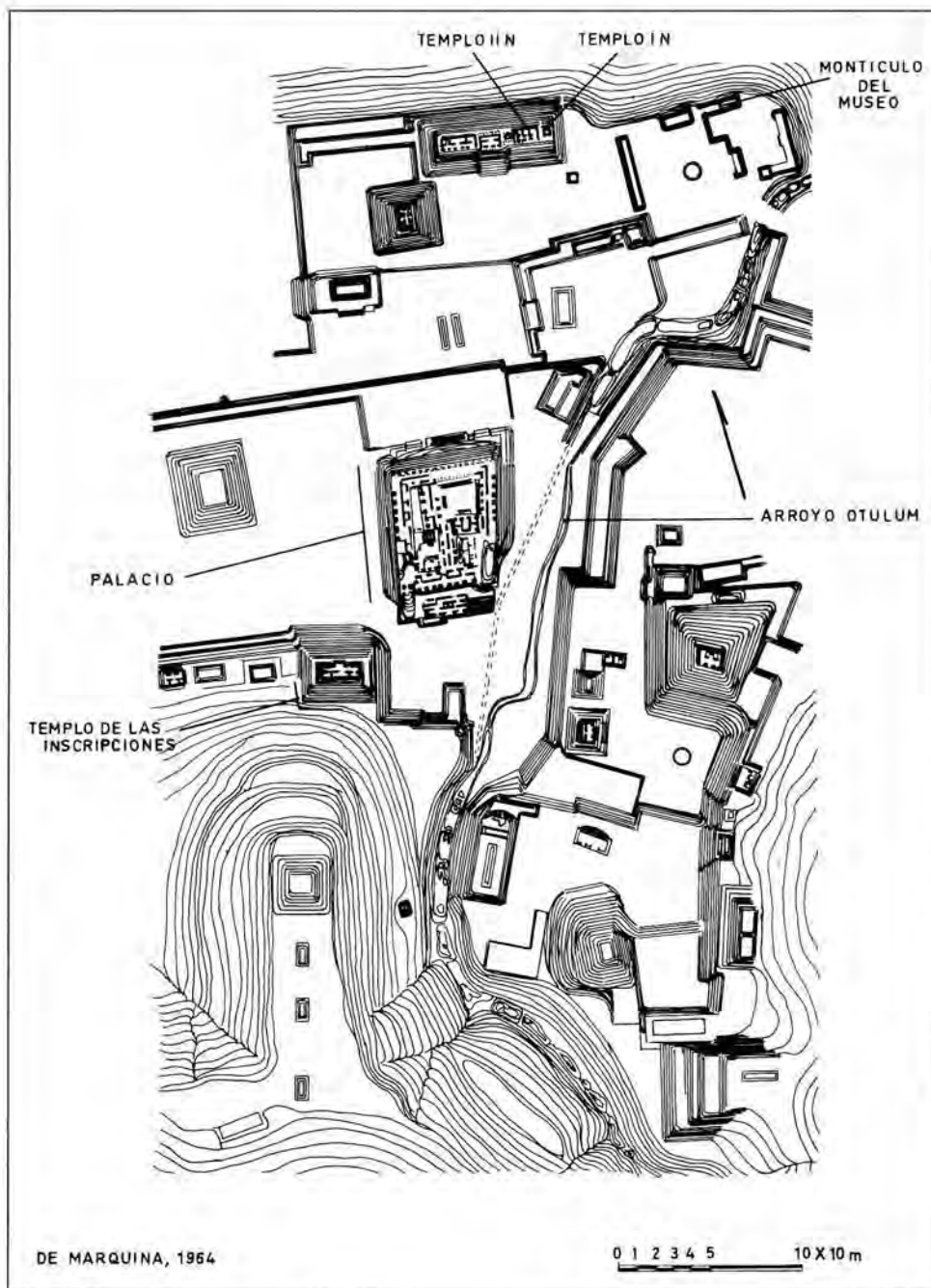


Figura 1. Plano de la ciudad arqueológica de Palenque, Chiapas. Se marcan los sitios de estudio.

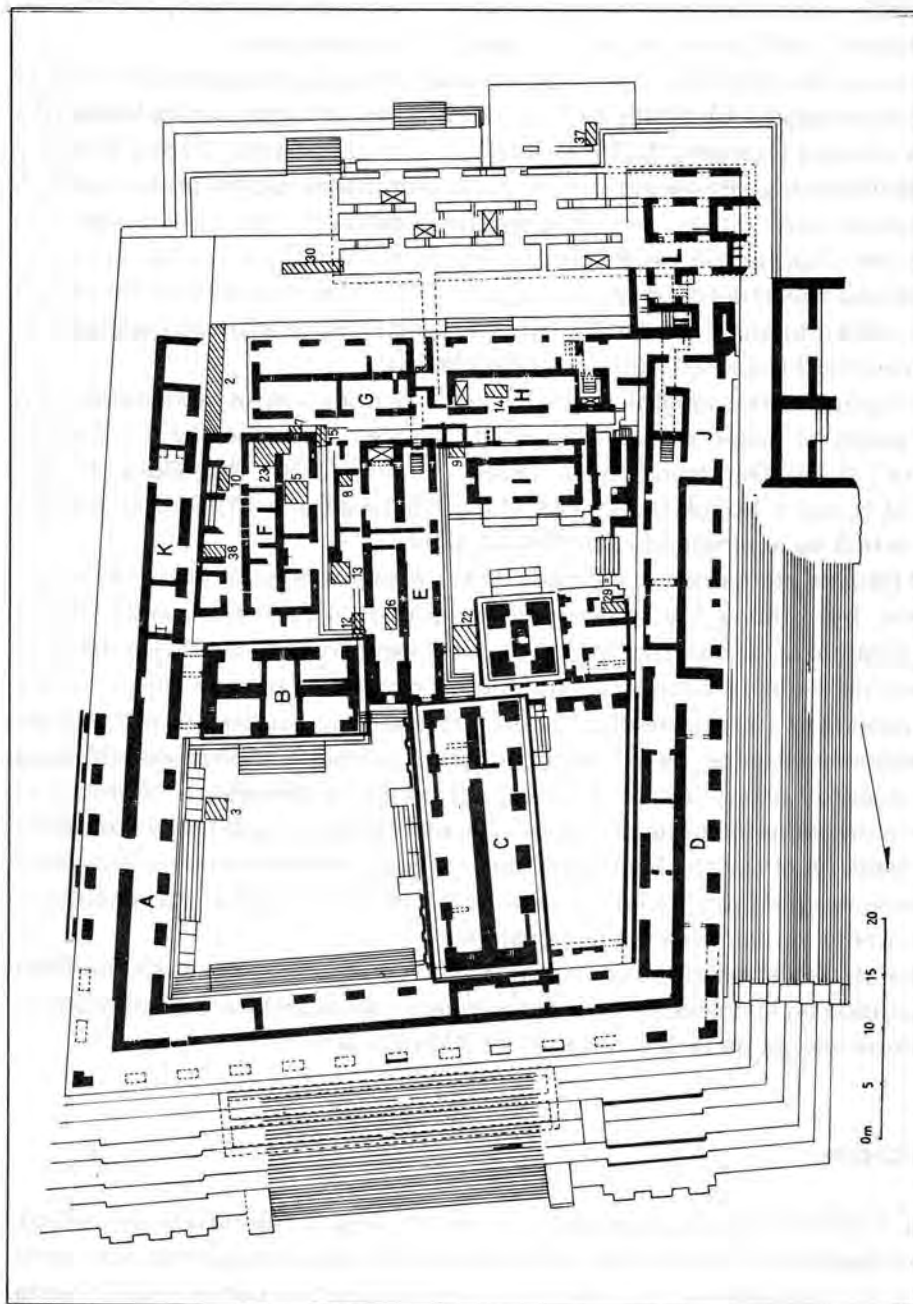
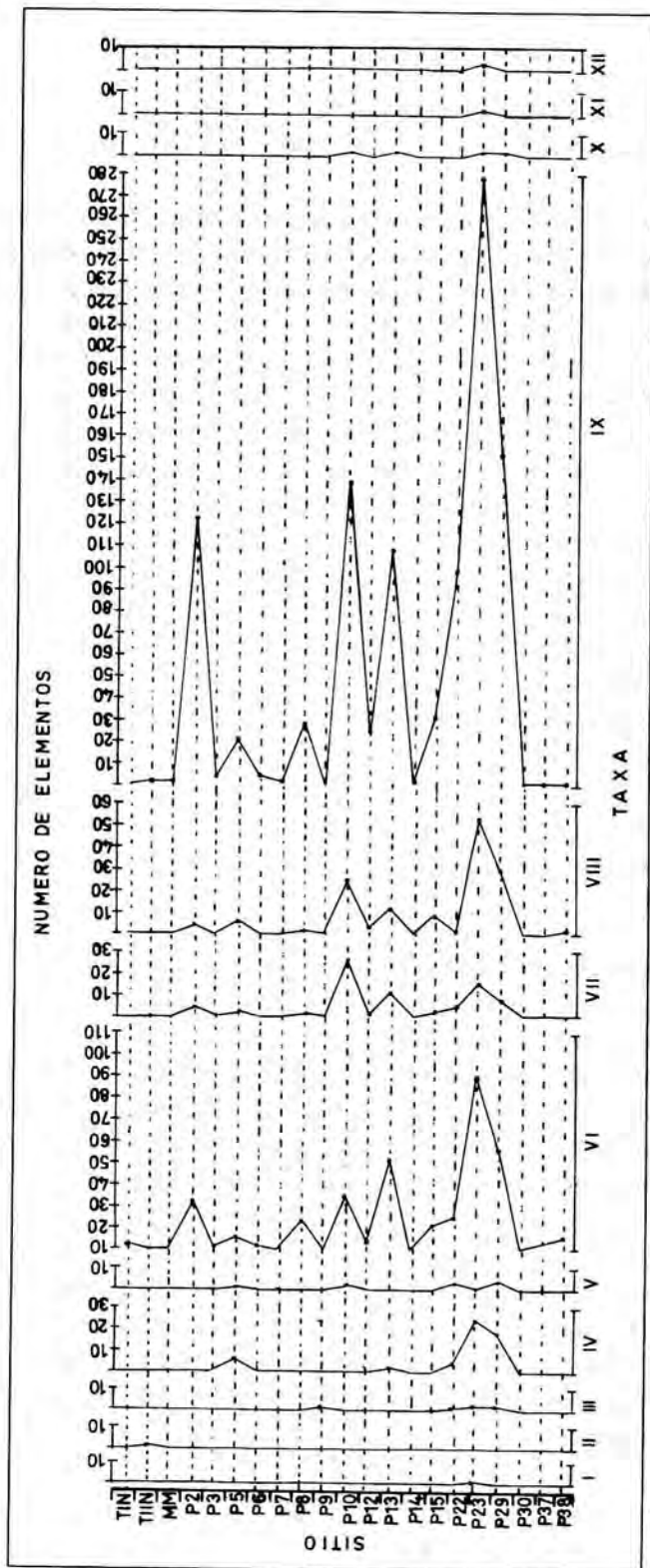


Figura 2. Plano del conjunto arquitectónico conocido como El Palacio, donde se localizan los pozos excavados (tomado de Robertson, 1985).



Reino Animal
Phylum Chordata
Clase Chondrichthyes (Peces cartilaginosos)
Subclase Elasmobranchii

Esta subclase la integran organismos típicamente predadores (tiburones y rayas) que habitan en aguas tropicales y subtropicales; en México se distribuyen a lo largo de ambas costas, y algunas especies llegan a penetrar en aguas salobres. Este grupo forma parte de la pesca y consumo tradicional subsistencial de los grupos humanos costeros y continentales (Borhegyi, 1961; Hamblin, 1984). Está entre los diez animales totémicos más importantes y es un recurso que puede aprovecharse totalmente, ya que además de su carne, es posible emplear la piel, aletas, hígado, vísceras y elementos de desecho (Estrada San Miguel y Espinosa-Arrubarena, 1984).

Debido a su esqueleto cartilaginoso, sus restos difícilmente se conservan, con excepción de los dientes y denticulos dérmicos, mismos que poseen características diagnósticas específicas; también se conservan las espinas caudales y placas dentales en el caso de las rayas, y cuando están calcificadas, las vértebras.

En el pozo 23 se encontró una vértebra de tiburón, 0.05 por ciento del total de piezas identificadas.

Orden Lamniformes
Suborden Lamnoidei
Familia Lamnidae

Carcharodon megalodon (Tiburón blanco fósil)

Especie extinta de 13 a 15 m de longitud total, con distribución cosmopolita, siempre se le encuentra asociado con enormes cetáceos. Tiene un alcance estratigráfico del Mioceno medio al Plioceno tardío, es decir, de 15 a 2 millones de años a. p. (Espinosa-Arrubarena y Applegate, 1981).

Se encontró en el Templo II Norte un diente con una rotura reciente en la base; probablemente corresponde a un diente lateral inferior derecho (Applegate, *com. pers.*). López Ramos (1979) menciona que existen afloramientos del Mioceno tardío-Plioceno en la región de Vernet, Morales y Tequila, al N y NW de Macuspana (hasta 25 km en esas direcciones), Tabasco. Indica que es difícil calcular la extensión superficial y subsuelo de esta formación (Grupo Belem) porque se sabe que rellenó la cuenca de Macuspana, podría abarcar 600 km² y es posible que también se encuentre en la cuenca de Comalcalco, Tabasco.

Clase Osteichthyes (Peces óseos)

En el pozo 23 se encontraron tres otolitos correspondientes a dos especies distintas no identificadas, Especie 1 y Especie 2; dos pertenecen a un mismo ejemplar.

Orden Siluriformes

Familia Ictaluridae

Ictalurus meridionalis (Bagre o Bobo liso)

Es la única especie de la familia presente en Chiapas; se le localiza en la cuenca de los ríos Grijalva y Usumacinta y es abundante en el Vaso de Malpaso (Velasco-Colín, 1976). Vive principalmente en ríos y arroyos, durante el día se oculta en oquedades y cuevas del fondo o en las márgenes del río y por la noche sale a buscar alimento. Son comestibles y actualmente tienen gran importancia comercial. Los bagres se distinguen por carecer de escamas, tienen la cabeza ancha y plana, poseen espinas duras y agudas en las aletas pectorales y en la aleta dorsal. Su carne es suave y con muy pocas espinas (Secretaría de Pesca, 1985).

Se encontraron seis huesos (0.3 por ciento) procedentes de los pozos 9, 22, 23 y 29, cuatro de ellos corresponden a la región craneal.

Familia Ariidae

Arius felis (Bagre espinudo, corucos o bobos)

Esta especie es eurihalina, pertenece al grupo de los bagres marinos (Álvarez del Villar, 1970), es de hábitos nocturnos y una de las más abundantes en nuestras costas de la vertiente del Atlántico de México (Velasco-Colín, 1976). Los individuos jóvenes permanecen parte de su vida en aguas dulces o en las zonas menos saladas de los estuarios; los adultos prefieren aguas más saladas y emigran al mar. Son comestibles, pero de poco consumo.

Se analizaron 54 elementos (3.5 por ciento), 45 de ellos son del neurocráneo, y provienen de los pozos 5, 13, 22, 23 y 29.

Familia Pimelodidae

Rhamdia guatemalensis (Bagres, juiles, chipo)

Este género se distribuye desde la cuenca del río Papaloapan hasta Guatemala y la península de Yucatán. Se encuentran tres especies en Chiapas, siendo *Rhamdia guatemalensis* la más numerosa y la que se distribuye más ampliamente en ríos y arroyos del estado (Velasco-Colín, 1976). Alcanza una longitud de 46 cm como máximo y es de consumo local. Se identificaron 11 elementos (0.69 por ciento) procedentes de los pozos 5, 10, 22, 23 y 29, siete de ellos (63.6 por ciento) son del neurocráneo, siendo más abundantes el cleitro, el frontal y el supraoccipital.

Orden Perciformes
Suborden Percoidei
Familia Centropomidae
Centropomus undecimalis (Robalo blanco)

De la familia es el único género que penetra en las aguas dulces; la especie es eurihalina y está en estrecha relación con la presencia de lagunas costeras y estuarios con marcada fluctuación de salinidad, con fondos someros arenosos o fangosos (Castro-Aguirre, 1978). Penetra en los ríos para desarrollarse, y cuando alcanza la madurez regresa al mar para reproducirse; permanece la mayor parte de su vida en ambientes estuarinos (Ruiz-Durá, 1978). En Chiapas habita en los ríos Usumacinta y Grijalva, en algunos ríos de la costa del Atlántico y en lagunas del norte del estado en donde se capturan ejemplares de 1 m o más de longitud. Es comestible; su carne es abundante, blanca y con grasa suave, jugosa y por sabor sumamente apreciada; es común que se le sale o ahúme (Faith y Lomelí, 1985).

Se identificaron un total de 276 elementos (17.3 por ciento) en 14 de los 21 pozos (cuadro 8); están representadas 31 estructuras anatómicas, de las cuales 104 (37.7 por ciento) son craneales y 172 (62.3 por ciento) del esqueleto poscraneal (cuadro 9).

Familia Cichlidae
Cichlasoma meecki (Mojarra boca de fuego)

Esta especie habita en el norte de Chiapas en lagunas y ríos de aguas tranquilas y transparentes en donde abunda la vegetación sumergida y flotante. Alcanza sólo 15 cm de longitud y, aunque es comestible, no tiene actualmente importancia alimenticia y sí ornamental, ya que sobresale entre todas las especies del género por sus colores llamativos y brillantes (Velasco-Colín, 1976).

Está presente en 11 pozos (tabla 8) y de los 143 (8.97 por ciento) restos determinados 112 (85.31 por ciento) son de la región craneal, siendo más abundantes el cleitro y las placas faríngeas; de la región poscraneal, las vértebras componen la mayor parte (cuadro 9).

Cichlasoma sp. (Mojarras)

De este género han sido reportadas para Chiapas hasta el momento 16 especies que viven en ríos de aguas lentas, lagos y lagunas en donde abundan plantas acuáticas; algunas especies viven en agua salobre (Velasco-Colín, 1976). Los 74 huesos (4.6 por ciento) proceden de diez pozos (cuadro 8), entre ellos se encontraron 15 elementos anatómicos distintos siendo 51 (69.9 por ciento) craneales (cuadro 9).

Petenia splendida (Tenguayaca)

Mojarra que habita en la porción norte de los ríos Grijalva y Usumacinta. Es relativamente fácil de pescar; alcanza una longitud de 37 a 40 cm y un peso aproximado de 1 a 1.5 kg, es comestible y en la actualidad comercialmente importante (Velasco-Colín, 1976).

Es la especie mejor representada en el sitio, pues se identificaron 1 017 elementos (63.8 por ciento) localizados en 19 pozos (cuadro 8), entre ellos 27 estructuras diferentes de las que 280 son de la región craneal (27.5 por ciento), siendo particularmente abundantes las siguientes: cleitro, premaxilares y preopérculos, de la región poscraneal se identificaron 737 elementos (72.5 por ciento) de los cuales los axonostes y vértebras son los mejor representados en el sitio (cuadro 9).

Suborden Gobioidi

Familia Eleotridae

Gobiomorus maculatus (Guavina)

Esta especie se distribuye en aguas someras de ríos de la costa y estuarios de la vertiente occidental de América (Álvarez del Villar, 1970). Son abundantes en la desembocadura de arroyos y en los manglares, llegan a medir de 30 a 35 cm de longitud y, aunque no es una especie comercial, se consumen localmente.

Se encontraron ocho elementos (0.5 por ciento) de este taxón en los pozos 10, 13, 23 y 29, en total cinco estructuras distintas, todas de la región craneal.

Análisis por sitio

Los elementos de peces rescatados en los Templos I, II y el Montículo del Museo son escasos (cuadro 1), de ellos se destaca el diente de tiburón fósil que se encontró en el Templo II N.

En relación con El Palacio (fig. 2), los pozos se ubican principalmente en la zona SE del conjunto, específicamente en la porción frontal del edificio K, en el edificio F y en los cuartos anexos al edificio E; en la zona SW se localizan en el Patio de la Torre. Además, hay restos de peces en los edificios I, H, en el frente sur del conjunto y en el patio NE, junto a las escalinatas del edificio A.

El análisis que se presenta, se basa en las tablas elaboradas para las siguientes estructuras: edificio K y estructuras adyacentes (cuadro 2); edificio F (cuadro 3); Edificio E y estructuras adyacentes (cuadro 4); Patio de la Torre (cuadro 5); la unión entre los Edificios G, E y F (cuadro 6). Los pozos que se ubican en los edificios H e I y en los extremos del Palacio se concentraron en el cuadro 7.

Cuadro 1

ICTIOFAUNA LOCALIZADA EN LOS TEMPLOS I (TI) Y II (TII) NORTE Y EN EL MONTÍCULO DEL MUSEO (MM). NÚM. DE RESTOS - NÚM. DE INDIVIDUOS. D = DERRUMBE

<i>Pozo</i>	<i>TIN</i>	<i>TIIN</i>	<i>MM</i>	
Muestras	114	120	121	
Capa	-	-	-	
Contexto	D	D	D	
<i>Taxa</i>				Total
<i>Carcharodon megalodon</i>		1-1		1-1
<i>Centropomus undecimalis</i>	2-1			2-1
<i>Petenia splendida</i>		1-1	1-1	2-2
Total	2-1	2-2	1-0	5-4
Elementos no identificados	-	-	-	-

Edificio K y estructuras adyacentes (cuadro 2)

De las cinco muestras provenientes de los pozos 2, 10 y 38, tres de ellas son de relleno y dos de basurero, siendo el material del basurero del pozo 10 más abundante y diverso.

En el material de relleno hay restos de robalo, mojarra y tenguayaca; en el basurero del Pozo 10 encontramos, además de estas especies, un bagre y la guavina. La especie mejor representada es *Cichlasoma meecki* con 13 individuos. Aunque se desconoce la correlación de capas, tanto en el Pozo 10 como en el 38 la Capa IIB corresponde a basureros.

Cuadro 2

ICTIOFAUNA LOCALIZADA EN LA ZONA DEL EDIFICIO K DEL PALACIO.
NÚM. DE RESTOS - NÚM. DE INDIVIDUOS
CONTEXTO: R = RELLENO ARQUITECTÓNICO; B = BASURERO

<i>Pozo</i>	<i>2</i>		<i>10</i>		<i>38</i>	
Muestras	119,192-3	147	145,148	430-1	467	
Capa	-	I	II	IIB	IV	
Contexto	R	R	B	B	R	
<i>Taxa</i>						Total
<i>Rhamdia guatemalensis</i>			2-1			2-1
<i>Centropomus undecimalis</i>	22-1		25-2	5-1	1-1	53-5
<i>Cichlasoma meecki</i>	4-1		25-11	1-1		30-13
<i>Cichlasoma</i> sp.	4-2		26-2			30-4
<i>Petenia splendida</i>	122-1	2-1	137-4	1-1		262-7
<i>Gobiomorus maculatus</i>			2-1			2-1
Total	152-5	2-1	217-21	7-3	1-1	379-31
Elementos no identificados	26	-	40	6	-	72

Edificio F (cuadro 3)

De este edificio se analizaron tres muestras del Pozo 5 y seis del Pozo 23. En cada pozo se encontró material asociado a posibles ofrendas: en el Pozo 5 en la Capa VI (elemento 20) y en el Pozo 23 en el límite entre las capas VI-VII (elemento 25). Las demás muestras provienen de un contexto secundario, siendo la Capa VI del Pozo 23 la más rica en número y diversidad (9 *taxa*).

En el caso de los restos asociados a ofrendas, Nieto-Calleja *et al.* (1985) mencionan que el elemento 20 del Pozo 5 se encontró en el denominado piso de estuco 6, el cual está formado por una capa de ceniza asociada directamente a gran cantidad de tiestos pertenecientes a un mínimo de 14 vasijas, algunas casi completas, que en parte o en la mayoría de los casos denotan un calentamiento excesivo (están calcinadas) que no corresponde a su cocción original, lo que sugiere que este evento formó parte de alguna ceremonia, quizá como ofrenda de renovación arquitectónica del Palacio en ese sector. Este elemento contenía, además de los restos óseos (algunos de ellos calcinados), lítica y fragmentos de figurillas de barro. Por lo que respecta a los peces, se tiene por lo menos un ejemplar de bagre espinudo, robalo (un fragmento de axonoste quemado), mojarra boca de fuego y tenguayaca.

El elemento 25 del Pozo 23 se encontró entre el límite de las capas VI y VII. La Capa VI corresponde al piso de estuco 5; su preparado y relleno arquitectónico forma una depresión rectangular en los cuadros B1, C1 y C2 cuyo fondo lo conforma una losa de piedra caliza; tiene función de desagüe, y el vertedor intruye hasta la Capa VII. Se encontró cerámica, figurillas de barro y hueso entre el material asociado. La Capa VII corresponde al denominado piso de estuco 6, su preparado y relleno arquitectónico. Sobre este piso se encontró el elemento 25 formado por gran cantidad de vasijas fracturadas y semicompletas, muchas de ellas quemadas y en asociación con navajillas de obsidiana y hueso (Nieto-Calleja *et al.*, 1985). En cuanto a los restos de peces, encontramos un ejemplar del bobo liso, juil, robalo, mojarra boca de fuego y la mojarra, y dos ejemplares del bagre espinudo y la tenguayaca.

En general en este edificio se encontró el mayor número de restos (502) y diversidad (11 *taxa*); en particular, la especie más abundante es la tenguayaca; le siguen la mojarra boca de fuego, el bagre espinudo, el robalo, la mojarra, el bobo liso, el juil y la guavina, la especie 2; el tiburón y la especie 1. Los restos poscraneales son más numerosos que los craneales, con excepción de la Capa VIII del Pozo 23, en donde el 86.6 por ciento corresponde al cráneo.

Cuadro 3

ICTIOFAUNA LOCALIZADA EN EL EDIFICIO F DEL PALACIO.
NÚM. DE RESTOS - NÚM. DE INDIVIDUOS
CONTEXTO: R = RELLENO ARQUITECTÓNICO; AO = ASOCIADO A OFRENDA

Pozo	5					23			Total
Muestra	172	121, 169	176	315	316, 359	322-3	365	368	370
Capa	V	VI	?	IV	V	VI	VI-VII	VII	VIII
Contexto	R	AO	R	R	R	R	AO	R	R
Taxa									
Elasmobranchii						1-1			1-1
<i>Ictalurus meridionalis</i>						1-1	1-1		2-2
<i>Arius felis</i>		3-1	3-1			15-2	7-2	1-1	30-8
<i>Rhamdia guatemalensis</i>			1-1				1-1		2-2
<i>Centropomus undecimalis</i>		6-1		6-1		40-2	26-1	5-1	86-7
<i>Cichlasoma mееcki</i>		2-1	4-1	6-2	8-5	32-4	2-1		59-14
<i>Cichlasoma</i> sp.			2-1		3-2	9-1	1-1	1-1	17-7
<i>Petenia splendida</i>	1-1	13-1	7-1	27-2	59-3	153-6	24-2	11-1	300-18
<i>Gobiomorus maculatus</i>				1-1		1-1			2-2
Especie 1					1-1				1-1
Especie 2						2-1			2-1
Total	1-1	24-4	17-5	40-6	71-11	254-19	62-9	18-4	502-65
No identificados	-	9	8	9	10	86	18	6	146

Edificio E y estructuras adyacentes (cuadro 4)

En este sitio se encontraron restos de peces en los pozos 6, 8, 12 y 13; con excepción de este último, donde hay restos de relleno y asociados a ofrendas, las demás muestras son material de relleno arquitectónico.

En los pozos 6, 8 y 12 los restos son escasos y pertenecen al robalo (dos fragmentos de espina quemadas), mojarra y tenguayaca.

En la Capa IV del Pozo 13 se encontró material asociado a una posible ofrenda como parte del elemento 19 que Nieto-Calleja *et al.* (1985) describen como un conjunto de figurillas de cerámica completas y fragmentadas antropomorfas y zoomorfas, cuatro vasijas semicompletas y gran cantidad de tiestos, hueso labrado, restos óseos, fragmento de pirita, concha marina, una cuenta de jadeíta y carbón. Se analizaron 224 restos, de los que 177 (80.7 por ciento) pudieron identificarse dentro de seis *taxa*: el bagre espinudo, el robalo, las dos mojarra, la tenguayaca y la guayina. Están representados cuatro individuos de la mojarra boca de fuego y ocho de la tenguayaca, aunque el número total de restos es de 12 para la primera (la mayoría craneales) y 109 para la segunda (la mayoría poscraneales); de las demás especies está representado un individuo en cada caso. Los huesos poscraneales son más abundantes.

Cuadro 4

ICTIOFAUNA LOCALIZADA EN EL EDIFICIO E Y ESTRUCTURAS ADYACENTES
NUM. DE ELEMENTOS - NÚM. DE INDIVIDUOS
CONTEXTO: R = RELLENO ARQUITECTÓNICO; AO = ASOCIADO A OFRENDA

Pozo	6	8	12	13	
Muestra	135	194	158-9	220	222, 227
Capa	IV	?	IV	III	IV
Contexto	R	R	R	R	AO
<i>Taxa</i>					
<i>Arius felis</i>					2-1
<i>Centropomus undecimalis</i>	2-1	14-1	4-1		41-1
<i>Cichlasoma meecki</i>		1-1	3-1		12-4
<i>Cichlasoma</i> sp.		1-1	1-1	1-1	11-1
<i>Petenia splendida</i>	4-1	28-1	24-2		109-8
<i>Gobiomorus maculatus</i>					2-1
Total	6-2	44-4	32-5	1-1	177-16
Elementos no identificados	3	3	9	-	47
					62

Patio de la Torre (cuadro 5)

En esta zona del Palacio, del Pozo 22 se analizaron restos de tres capas, dos de ellas (II y IV) de contexto secundario y una (V alfa) de basurero; en el Pozo 29 el material es de basurero, de un ducto entre el edificio K y los anexos de la Torre.

En ambos pozos el material de relleno es escaso: cuatro restos de robalo y uno de tenguayaca; en contraste, los materiales del basurero son ricos en número y diversidad. Con excepción de la guavina, los *taxa* de ambos pozos coinciden; el número de individuos es mayor en el Pozo 29. La especie más abundante es la tenguayaca. Aun cuando no se tiene la correlación de capas, las correspondientes a basureros son muy semejantes.

Cuadro 5

ICTIOFAUNA LOCALIZADA EN EL PATIO DE LA TORRE, DENTRO DEL PALACIO.
NÚM. DE ELEMENTOS – NÚM. DE INDIVIDUOS
CONTEXTO: R = RELLENO ARQUITECTÓNICO; B = BASURERO

Pozo	22			29	
Muestra	322	338-9	340-1	424	
Capa	II	IV	V alfa	IV	
Contexto	R	R	B	B	
<i>Taxa</i>					Total
<i>Ictalurus meridionalis</i>			1-1	2-1	3-2
<i>Arius felis</i>			4-1	18-4	22-5
<i>Rhamdia guatemalensis</i>			3-1	4-1	7-2
<i>Centropomus undecimalis</i>	1-1	3-1	11-1	46-3	61-6
<i>Cichlasoma meecki</i>			1-1	29-4	30-5
<i>Cichlasoma</i> sp.			4-1	8-1	12-2
<i>Petenia splendida</i>		1-1	98-7	151-7	250-15
<i>Gobiomorus maculatus</i>				2-1	2-1
Total	1-1	4-2	122-13	260-22	387-38
Elementos no identificados	–	–	12	80	92

Unión entre los edificios G, E y F (cuadro 6)

En esta zona se ubican los pozos 7 y 15, y en el primero sólo se encontró un resto de tenguayaca; en el caso del Pozo 15 las muestras provienen de las capas II y III y se desconoce el contexto; la especie más abundante es la tenguayaca y en particular los restos del cráneo son los más abundantes.

Edificios H, I y pozos 3, 30 y 37 (cuadro 7)

El material localizado en los edificios H e I así como en otros tres pozos que no

Cuadro 6

ICTIOFAUNA LOCALIZADA EN LA UNIÓN DE LOS EDIFICIOS G, E Y F DEL PALACIO.
 NÚM. DE ELEMENTOS – NÚM. DE INDIVIDUOS
 CONTEXTO: B = BASURERO

<i>Pozo</i>	<i>7</i>	<i>15</i>	
Muestra	142	267	270-271
Capa	IV	III	II
Contexto	B	?	?
<i>Taxa</i>			
<i>Centropomus undecimalis</i>		4-1	7-2
<i>Cichlasoma meecki</i>			8-1
<i>Cichlasoma</i> sp.			2-1
<i>Petenia splendida</i>	1-1	2-1	29-2
Total	1-1	6-2	46-6
Elementos no identificados	–	–	11
			11

se encuentran en la zona de edificios es sumamente escaso; excepto una muestra del Pozo 3 que es de basurero, las demás proceden de material de relleno.

Discusión y conclusiones

Al comparar los contenidos generales de cada contexto, es evidente que gran parte del material procede del relleno arquitectónico el cual probablemente se obtenía de lugares en los que también se arrojaba basura; esto es más notorio en los edificios K, E y F. En el caso de material de relleno y basureros no es posible asociar los elementos estudiados a los sitios y actividades de uso primario; sin embargo, el estudio es válido para conocer la ictiofauna y la proporción en que se usaba.

Los pozos excavados en el Patio de la Torre indican que en determinado momento funcionaron principalmente como basurero, siendo los restos de contexto secundario escasos.

En el cuadro 8 se presenta el número de restos y el número mínimo de individuos por pozo sin considerar capas y contextos; aquí se observa claramente que el mayor número de restos analizados (588, 29.7 por ciento), el mayor número de elementos determinados (460, 23.2 por ciento), el mayor número de individuos (55, 31.7 por ciento) y la mayor diversidad (11 *taxa*) corresponden al Pozo 23 (gráfica 1).

En el total vertical del cuadro 8 se observa que a mayor número de restos no necesariamente corresponde mayor número de individuos. El caso extremo lo tenemos en *Ictalurus meridionalis*, ya que de seis restos, cinco son de ejemplares distintos; en contraste, de la tenguayaca se tienen 1 017 restos y 60 ejemplares.

Cuadro 7

ICTIOFAUNA LOCALIZADA EN DIVERSOS PUNTOS DE EL PALACIO.
NÚM. DE ELEMENTOS – NÚM. DE INDIVIDUOS
CONTEXTO: R = RELLENO ARQUITECTÓNICO; B = BASURERO

<i>Pozo</i>	3	9	14	30	37
Ubicación	Patio NE	Edif. I	Edif. H	Extremo SE	Extremo SW
Muestra	124	125, 128	210	417	484
Capa			XI	II	II
Contexto	R	B	R	R	R
<i>Taxa</i>					<i>Total</i>
<i>Ictalurus meridionalis</i>			1-1		1-1
<i>Centropomus undecimalis</i>		2-1			2-1
<i>Petenia splendida</i>	1-1	2-1	1-1	1-1	6-5
Total	1-1	4-2	1-1	1-1	9-7
Elementos no identificados	3	-	-	-	3

Cuadro 8

NÚMERO DE RESTOS E INDIVIDUOS POR TAXA PARA CADA POZO

Taxa	TIN	TIIN	MM	2	3	5	6	7	8	9	10	12	13	14	15	22	23	29	30	37	38	Total
Elasmobranchii																						
<i>Carcharodon</i>	1-1																1-1					1-1
<i>megalodon</i>																						1-1
<i>Ictalurus</i>										1-1						1-1	2-2	2-1				6-5
<i>meridionalis</i>																						
<i>Arius felis</i>					6-2								2-1			4-1	24-6	18-4				54-14
<i>Rhamdia</i>					1-1						2-1					3-1	1-1	4-1				11-5
<i>guatemalensis</i>																						
<i>Centropomus</i>	2-1			22-1	2-1	6-1	2-1		14-1		25-2	4-1	41-1		11-3	15-3	80-6	46-3			6-2	276-27
<i>undecimalis</i>																						
<i>Cichlasoma mieeki</i>				4-1		6-2			1-1		25-11	3-1	12-4		8-1	1-1	53-17	29-4			1-1	143-44
<i>Cichlasoma</i> sp.				4-2		2-1			1-1		26-2	1-1	11-1		2-1	4-1	15-6	8-1				74-17
<i>Petenia splendida</i>	1-1	1-1	1-1	122-1	3-2	21-3	4-1	1-1	28-1		139-5	24-2	109-8	1-1	31-3	99-8	279-15	151-7	1-1	1-1	1-1	1017-63
<i>Gobiomorus</i>											2-1		2-1				2-2	2-1				8-5
<i>maculatus</i>																						
Especie 1																	1-1					1-1
Especie 2																	2-1					2-1
Total	2-1	2-2	1-1	152-5	5-3	42-10	6-2	1-1	44-4	1-1	219-22	32-5	177-16	1-1	52-8	127-16	460-58	260-22	1-1	1-1	8-4	1594-184
Elementos																						
no identificados	-	-	-	26	3	17	3	-	3	-	40	9	47	-	11	12	128	80	-	-	6	385

En general, los restos craneales son más abundantes, y sin considerar los peces cartilaginosos, los datos indican que para las especies de menor talla (mojarras y guavina) y los peces bentónicos (bagres) los elementos craneales son más abundantes; en los casos del robalo y la tenguayaca la relación se invierte (cuadro 9).

En el caso de los bagres, mojarras y guavina, es posible que el uso culinario de la cabeza y el cuerpo fuera distinto, de manera que los restos craneales se desecharan en momentos y tal vez sitios distintos a los utilizados para desechar restos del cuerpo.

Asimismo, debemos considerar que la conservación de los huesos es diferencial, ya que depende de las condiciones de deposición y de la naturaleza de cada hueso, de manera que contamos con lo que logró rescatarse de lo que se conservó, y no con el total de lo que se depositó; más en nuestro caso, pues el contexto en que se localizaron la mayor parte de los restos es secundario, de manera que no tenemos ningún ejemplar completo.

Considerando las especies encontradas, su hábitat y algunas de sus costumbres, se elaboró el cuadro 10, y con base en él podemos inferir que los palencanos explotaban principalmente las especies de ambientes dulceacuícolas, entre las que están la tenguayaca y la mojarra boca de fuego; las demás especies se encuentran también en estuarios; el robalo y bagre espinado habitan en los tres ambientes en diferentes épocas de su ciclo de vida. Los tiburones son marinos, pero algunas especies penetran a los estuarios.

Recordando la ubicación geográfica e hidrografía de la zona en que se encuentra Palenque y revisando la distribución de las especies, resulta comprensible que las formas dulceacuícolas sean las más explotadas; sin embargo, también es evidente que llegaban a desplazarse a los estuarios, desembocaduras de los ríos y hasta el mar, principalmente de la costa del Atlántico, aunque la presencia de la guavina demuestra que también llegaron al Pacífico. No debe descartarse la posibilidad de que las especies procedentes de zonas lejanas a la ciudad se hayan obtenido por comercio o intercambio.

En relación con los hábitos de las especies analizadas, con excepción del bagre espinado (juvenil) y el juil que abundan en los ríos de Chiapas y son nocturnas, las demás especies son diurnas, por lo que es posible suponer que pescaran preferentemente durante el día; asimismo, encontramos que salvo los bagres, cuyos restos son pocos en el material analizado, el resto de las especies no habitan en el fondo, lo que sugiere las artes de pesca empleadas en la captura de estas especies: para los ejemplares grandes probablemente usaron arpones y mazos (Borhegyi, 1961), arcos y flechas (Wing, 1975; Hamblin, 1984); para los de menor talla y más abundantes, anzuelos, nasas o trampas y atarrayas; sin embargo, la presencia de peces bentónicos, sugiere la pesca ocasional con trasmallo y redes de arrastre.

En cuanto al uso que se le dio a esta fauna en Palenque, los contextos de donde se rescataron y la ausencia de modificación en los huesos indican un uso básicamente alimenticio, y puesto que en la mayoría de los casos se

Cuadro 9

NÚMERO DE RESTOS CRANEALES Y POSCRANEALES POR POZO

Taxa	TIN	TIIN	MM	2	3	5	6	7	8	9	Pozos										37	38	Total				
											10	12	13	14	15	22	23	29	30								
Elasmobranchii																											
<i>Carcharodon</i>																											
<i>megalodon</i>	1-0																										
<i>Ictalurus</i>										1-0																	
<i>meridionalis</i>																											
<i>Arius felis</i>						6-0																					
<i>Rhamdia</i>						1-0					2-0																
<i>guatemalensis</i>																											
<i>Centropomus</i>	0-2			18-4	0-2	1-5	0-2		0-14		10-15	0-4	10-31		6-5	10-5	25-55	22-24									
<i>undecimalis</i>																											
<i>Cichlasoma</i>				3-1		4-2			1-0		24-1	2-1	10-2		7-2	1-0	39-14	20-9									
<i>meecki</i>																											
<i>Cichlasoma</i> sp.				3-1		2-0			0-1		13-13	1-0	3-8		2-0	4-0	15-0	8-0									
<i>Petenia splendida</i>	1-0	1-0	14-108	0-3	3-18	3-18	2-2	1-0	4-24		47-92	3-21	53-55	0-1	20-11	19-80	73-206	37-114	1-0	0-1	1-0						
<i>Gobiomorus</i>											2-0		2-0				2-0	2-0									
<i>maculatus</i>																											
Especie 1																	1-0										
Especie 2																	2-0										
Total	0-2	2-0	1-0	38-114	0-5	17-25	2-4	1-0	5-39	1-0	98-121	6-26	80-97	0-1	35-17	40-87	176-284	108-152	1-0	0-1	4-4						

Cuadro 10

TAXA LOCALIZADOS EN LA ZONA ARQUEOLÓGICA DE PALENQUE, CHIAPAS, EN RELACIÓN CON EL AMBIENTE QUE OCUPAN Y EL NÚMERO DE RESTOS LOCALIZADOS.
* = PRESENTE

<i>Taxa</i>	<i>Marino</i>	<i>Estuario</i>	<i>Agua dulce</i>	<i>Número de Restos</i>
<i>Elasmobranchii</i>	*	*	-	1
<i>Ictalurus meridionalis</i>	-	-	* nocturno bentónico	6
<i>Arius felis</i>	* adulto	* nocturno juvenil bentónico	* nocturno juvenil bentónico	54
<i>Rhamdia guatemalensis</i>	-	-	* bentónico	11
<i>Centropomus undecimalis</i>	* adulto	* adulto	* juvenil	276
<i>Cichlasoma meecki</i>	-	-	*	143
<i>Cichlasoma sp.</i>	-	-	*	74
<i>Petenia splendida</i>	-	-	*	1017
<i>Gobiomorus maculatus</i>	-	*	*	8

cuenta con elementos craneales y poscraneales, podemos suponer que los individuos eran transportados completos del sitio de captura al lugar de procesamiento o consumo, sobre todo en el caso de las especies que se encuentran en los alrededores del sitio.

Los resultados concuerdan con los obtenidos por Guzmán-Camacho (1992), quien apunta que las familias Carcharhinidae, Aridae, Centropomidae y Cichlidae están entre las más empleadas como alimento en la época prehispánica, y menciona que para los Ictaluridae y Eleotridae es el único uso que hasta el momento se ha registrado.

Del total de restos analizados sólo cuatro elementos están quemados, pero es posible que los hayan cocinado a fuego directo, aunque el salado, ahumado o secado de los ejemplares era práctica frecuente en los pueblos mayas (Vargas, 1984), principalmente para conservarlos y transportarlos. Landa (1982), en su *Relación de las Cosas de Yucatán* afirma que "acostumbran salar, asar y secar al sol sin sal, lo asado se conserva varios días y lo transportan de 20 a 30 leguas".

A partir de las vértebras de tiburón resulta difícil evaluar con claridad la presencia y el uso de este taxón, ya que suponiendo que se hayan depositado en mayor cantidad, su naturaleza cartilaginosa impide la mayoría de las veces que los restos permanezcan en el registro arqueológico.

Probablemente los palencanos llegaron a desplazarse a las costas o estuarios para capturar estos animales, y es también posible que con objeto de transportar el alimento en buenas condiciones hayan fileteado y procesa-

do allí mismo al animal, ya que si la preservación no es efectiva se produce una descomposición muy rápida de la carne por el exceso de urea en los tejidos, producida por el desdoblamiento del ácido úrico que inicia en cuanto muere el organismo (Estrada San Miguel y Espinosa-Arrubarena, 1984), además de que los mayas acostumbraban hervir el hígado en ollas de barro para obtener el aceite (Borhegyi, 1961).

Palenque se encuentra aproximadamente a 100 km de la costa atlántica y a 300 km de la del Pacífico, en una zona calurosa y húmeda donde los alimentos no procesados se descomponen rápidamente, por lo que tanto el tiburón, la guavina y probablemente el robalo y el bagre espinado debieron de ser procesados antes de su transporte.

Otro uso que se dio a los restos fue como ofrendas; tal es el caso del Pozo 5-Capa VI, Pozo 13-Capa IV y Pozo 23-Capa VI-VII, donde los restos se encontraron junto con otros elementos culturales y tiestos quemados, casi calcinados (en el Pozo 5 un fragmento de axonoste quemado) y, como ya se mencionó, quizá formaron parte de alguna ceremonia como ofrenda de renovación arquitectónica del Palacio en esos sectores. No tenemos información sobre el significado particular que guardaban los restos de peces con los demás elementos, pero hasta el momento se muestra que no se ofrendaron completos, ya que fue común que aparecieran uno o varios huesos del neurocráneo de individuos distintos, inclusive del mismo lado, pero pocas veces se encontró el correspondiente; asimismo, el número de vértebras y restos de elementos poscraneales no corresponden al número de individuos cuantificados.

En el caso del diente de tiburón fósil que se localizó en el Templo IIN en material de derrumbe, su presencia no obedece a fines subsistenciales, pero por el contexto en que se encontró tampoco se puede asegurar que formara parte de una ofrenda. No obstante, es pertinente señalar que en las excavaciones realizadas en Palenque por Ruz-Lhuillier (1958) de 1953 a 1956, se encontró en ofrendas o entierros en el Templo de la Cruz, en el Templo de la Cruz Foliada, en el Templo V Norte y en el Templo del Conde un total de tres dientes y siete vértebras fósiles de tiburón identificadas como *Carcharodon megalodon*, así como un diente de tiburón reciente de *Carcharinus lamia* y dos espinas de raya del género *Myliobatis* sp., siempre en asociación con otros materiales entre los que se encuentran elementos marinos (conchas, corales, galletas de mar, etcétera).

Los cuatro dientes fósiles hasta ahora recuperados no presentan las perforaciones que se observan cuando son empleados como dije, y el contexto del que provienen les confiere una importancia especial. Borhegyi (1961) realizó un estudio detallado de la relevancia de los dientes de tiburón y las espinas de raya en México y Centroamérica prehispánicos: analiza los materiales procedentes de sitios mayas en México y encuentra que generalmente están asociados a materiales marinos, ya sean conchas, galletas de mar, corales o espinas de raya que forman parte de ofrendas o entierros. Revisa el fechamiento de cada sitio y encuentra que los dientes de tiburón

recientes y fósiles empezaron a emplearse en estos contextos desde el periodo Preclásico tardío y que continuaron utilizándose probablemente hasta la conquista (de 500 a 1520 d.C.).

En relación con la importancia general de los tiburones, Estrada San Miguel y Espinosa-Arrubarena (1984) mencionan representaciones que semejan cabezas o mandíbulas de tiburón en algunas columnas del Templo de las Inscripciones, lo cual, según dicen, podría tratarse de un símbolo de familia. Su obtención pudo deberse a la actividad comercial o de intercambio con otros pueblos, o bien los pobladores de Palenque conocían sedimentos fosilíferos en zonas relativamente cercanas a esta ciudad.

Aun cuando para este caso sólo tres muestras están asociadas a ofrendas, no es raro que se haya dado a los peces un uso ceremonial, ya que existe evidencia de su uso simbólico por grupos ubicados en el continente durante los últimos dos mil años, como sucede en México Tenochtitlan (Díaz-Pardo y Teniente-Nivón, 1991; Teniente-Nivón, 1986; Wing, 1977).

Sobre el particular, Guzmán-Camacho (1992) encuentra que 82 de los 98 *taxa* registrados son peces marinos, la mayoría habitantes de la franja costera, lo que indica una mayor utilización de esta zona, algo obvio en sitios cercanos al mar, pero en 17 lugares apartados de la línea costera resulta que su ictiofauna es total o parcialmente marina, lo que deja sin duda su importación. Los resultados de este análisis indican que los habitantes de Palenque conocían y utilizaban la ictiofauna presente en el ambiente que les rodea, así como de otros ambientes lejanos, en este caso principalmente como recurso alimenticio.

Agradecimientos

Agradezco a la P. de Arqueología Rosalba Nieto Calleja la información proporcionada sobre las excavaciones realizadas en Palenque y el permitirme revisar el material.

Al doctor Shelton P. Applegate, del Instituto de Geología de la UNAM, por su invaluable ayuda en la identificación e información del tiburón fósil.

Asimismo, agradezco a Óscar J. Polaco su valiosa colaboración en el desarrollo del trabajo, así como sus comentarios y sugerencias a los que se suman los de Joaquín Arroyo Cabañas, Norma Valentín y dos revisores anónimos, quienes con sus críticas y observaciones enriquecieron el presente trabajo.

Bibliografía

Álvarez del Villar, J. 1970. Peces mexicanos (claves). Instituto Nacional de Investigaciones Biológico Pesqueras. Comisión Nacional Consultiva de Pesca, 1: 1-166.

- Benson, E. P. (ed.). 1977. *The Sea in the Pre-Columbian World* Dumbarton Oaks Research Library and Collections. Trustees for Harvard University, Washington, D. C. pp. i-x; 1-188.
- Bernal, I. 1979. *Historia de la Arqueología en México*. Porrúa, pp. 1-209, 103 figuras.
- Blom, F. 1923. *Las Ruinas de Palenque, Xupá y Finca Encanto*.
- Borhegyi, S. F. 1961. Shark teeth, stingray spines, and shark fishing in ancient Mexico and Central America. *Southwestern Journal of Anthropology*, 17 (3): 273-296.
- Casteel, R. W. 1976. *Fish Remains in Archaeology and Paleo-environmental Studies*. Academic Press, Londres. pp. i-x, 1-180.
- Castro-Aguirre, J. L. 1978. Catálogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México con aspectos zoogeográficos y ecológicos. Dirección General, Instituto Nacional de Pesca, México, Serie Científica núm. 19, i-xi, 1-298.
- Courtemanche, M. y V. Legendre, 1985. Os de poissons: nomenclature codifié, noms français et anglais. *Repport Technique 06-38*, Québec, Montreal, pp. 1-61.
- Díaz-Pardo, E., E. Teniente-Nivón. 1991. Aspectos biológicos y ecológicos de la ictiofauna rescatada en el Templo Mayor, México. En: *La Fauna en el Templo Mayor*, Ó. J. Polaco (coord.), Instituto Nacional de Antropología e Historia, GV Editores y Asociación de Amigos del Templo Mayor A. C., Colección Divulgación, pp. 33-104.
- Espinosa-Arrubarena, L. y S. P. Applegate. 1981. Selacifauna Pliocénica de Baja California Sur, México y sus problemas de correlación regional. *Anais do II Congresso Latino Americano de Paleontologia Porto Aleghre-Brasil*, II: 667-681.
- Estrada San Miguel, S. y L. Espinosa-Arrubarena. 1984. La pesquería del tiburón en México. *Raíces*, septiembre 1984: 24-27.
- Faith, B. y L. Lomeli (coords.). 1985. *Pescados y mariscos de las aguas mexicanas*. Secretaría de Pesca, México, pp. 1-519.
- Goodson, G. 1976. *Fishes of the Atlantic Coast*. Stanford University Press, Stanford, California, pp. 1-203.
- . 1988. *Fishes of the Pacific Coast*. Stanford University Press, Stanford, California, pp. 1-267.
- Gregory, W. K. 1959. Fish skull. Eric Lundberg, Laurel, Florida, pp. i-iv; 1-481.
- Guzmán-Camacho, F. 1992. Arqueoictiofauna mexicana: un análisis bibliográfico. Ensayo bibliográfico, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, pp. 1-68.
- Hamblin, N. L. 1984. *Animal Use by the Cozumel Maya*. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona, pp. 1-206.
- Landa, Fray Diego de. 1982. *Relación de las Cosas de Yucatán*. 12a. ed., Porrúa, 252 pp.
- López Ramos, E. 1979. *Geología de México*, t. III. Tesis Reséndiz, 446 pp.

- Marquina, I. 1964. Arquitectura prehispánica. Instituto Nacional de Antropología e Historia, Secretaría de Educación Pública, México, pp. 1-1055.
- Morales, A. y K. Roselund, 1979. Fish Bone Measurements. Zoological Museum, Copenhagen, pp. 1-48.
- Mundell, R. L. 1975. An Illustrated Osteology of the Channel Catfish (*Ictalurus punctatus*). National Park Service. Midwest Archaeological Center. Lincoln, Nebraska, pp. 1-11.
- Nelson, J. S. 1976. Fish of the World. John Willey & Sons, pp. i-ix, 1-416.
- Nieto-Calleja, R., H. Schiavon-Signoret y A. Tovalín-Ahumada, 1985. Informe de la 3a. Temporada del Proyecto Palenque, Chiapas, 1984. Archivo Técnico de la Dirección de Monumentos Prehispánicos del INAH.
- Noguera Auza, E. 1991. La ciudad arqueológica de Palenque, Chiapas. pp. 15-84. En: García Moll, R. (comp.). Palenque 1926-1945. Antologías, Serie Arqueología, Instituto Nacional de Antropología e Historia, 463. pp.
- Robertson, M. G. 1985. The sculpture of Palenque, vol. III. The Late Buildings of the Palace, Princeton University Press, Princeton, New Jersey. Published in association with the J. Paul Getty, 131 pp., 435 figs.
- Ruiz-Durán, M. F. 1978. Recursos Pesqueros de las Costas de México. Limusa, 2a. ed., pp. 1-208.
- Ruz-Lhuillier, A. 1958. Exploraciones arqueológicas en Palenque; 1953-56. Anales del Instituto Nacional de Antropología e Historia, Colección México 10 (39).
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, 432 pp.
- Secretaría de Pesca. 1985. La pesca en México, desarrollo y perspectivas. Talleres Gráficos de la Nación, 81 pp.
- Teniente-Nivón, E. 1986. Análisis ictiofaunístico de los restos encontrados en el Templo Mayor. Tesis profesional, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, pp. 1-127.
- Torres-Orozco, R. y A. Kobelkowsky. 1991. Los peces de México. AGT Editor.
- Vargas, L. A. 1984. La alimentación de los mayas antiguos. En: Historia General de la Medicina en México, t. I. México Antiguo, Austin, A. L. y C. Viesca-Treviño (coords.). Universidad Nacional Autónoma de México. México, pp. 277-282.
- Velasco-Colín, R. 1976. Los peces de agua dulce del estado de Chiapas. Ediciones del Gobierno del Estado de Chiapas, México, pp. 1-143.
- Wing, E. S. 1975. VI. Vertebrate faunal remains. In: Archaeological Investigations on the Yucatan Peninsula, E. W. Andrews IV, G. E. Stuart, I. Rovner, R. E. W. Adams, M. P. Simmons, E. S. Wing, E. W. Andrews V., J. M. Andrews, T. D. Stewart and J. W. Ball. Middle American Research Institute, Tulane University Publication, 31: 186-188.
- . 1977. Factors Influencing Exploitation of Marine Resources. Dumbarton Oaks Conference on the Sea in the Pre-Columbian World. Trustees for Harvard University, Washington, D. C., pp. 47-66.

Mamíferos pleistocénicos de la cueva La Presita, San Luis Potosí, México

*Óscar J. Polaco
y Ligia Butrón M.**

Resumen

La cueva La Presita, San Luis Potosí, México, es una cavidad formada por la disolución de calizas cretácicas; actualmente tiene dos aberturas que poseen un tiro de 6 m de profundidad y comunican con un pasaje principal de dirección norte-sur. En el lado norte del túnel se encontraron capas bien estratificadas e interdigitadas, con depósitos fosilíferos que sugieren la presencia de entradas ahora cegadas.

De estas capas se tomó una muestra de 3 kg de matriz que aportó alrededor de 300 huesos y conchas, además de otros restos que se recuperaron directamente del piso del pasaje norte.

La fauna fósil representada por estos elementos incluye cinco grupos: moluscos, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. De estos últimos se identificaron 35 *taxa*, diez de los cuales corresponden a formas extintas, seis de ellas de megafauna y cuatro de pequeños mamíferos; asimismo, un carnívoro es descrito como nueva especie.

El conjunto indica que el depósito corresponde al Pleistoceno tardío; además, lo fragmentario y las fracturas observadas en los restos sugieren que la cueva funcionó como trampa natural para la megafauna.

Abstract

La Presita Cave, in San Luis Potosi, Mexico, was formed by the dissolution of Cretacic limestones. At present, it has two vertical entrances six meters deep, which lead to a main passage directed north-south.

Fossiliferous deposits were found at the north side. They are formed by stratified and interdigitated layers indicating entrances closed now. From these layers, a sample of 3 kg of the matrix was taken. The sample was washed and shifted.

About 300 bones and shells were drawn from the matrix or taken from the cave floor. Five animal groups are represented: mollusks, amphibians, reptiles, birds, and mammals; from the last group, 35 *taxa* were identified.

* Laboratorio de Paleozoología, Subdirección de Servicios Académicos, Instituto Nacional de Antropología e Historia.

Ten are extinct forms; from them, six are megafauna and four are micromammals. A new species of carnivore is described. The fauna from La Presita deposits analyzed belongs to the late Pleistocene.

Fragmented and fractures remains suggest that La Presita Cave was a natural trap for the megafauna.

Introducción

En las últimas décadas el conocimiento del Pleistoceno en México se ha visto notablemente incrementado con el descubrimiento de un número considerable de localidades; de ellas, las cuevas son particularmente interesantes, especialmente aquellas que fueron trampas naturales de megafauna. En estos sitios, además de existir una gran acumulación de restos, los materiales y sedimentos suelen presentar poca perturbación, de forma tal que las interpretaciones que resultan de su análisis permiten contar con una buena aproximación paleoecológica.

En las cuevas, los factores que pueden contribuir a la formación de depósitos son de diferente naturaleza, entre ellos los siguientes: poseer una entrada vertical poco visible, lo que favorece el entrampamiento de los animales y la acumulación de sus restos; los hábitos de aves depredadoras, que con sus egagrópilas forman grandes acumulaciones de material óseo; el uso de la cueva como refugio de animales; la concentración de restos como resultado de la actividad de ratas monteras o puercos espines y la deposición de restos arrastrados por el agua, entre otros. Asimismo, las características peculiares de cada cueva, como son las condiciones microambientales, su topografía o la presencia de varias entradas, son elementos que pueden favorecer la acumulación de sedimentos y la conservación de los materiales.

En México existen pocas cuevas con depósitos de vertebrados fósiles. Sin embargo, su conocimiento data del siglo pasado, cuando Weber (1867) reportó el hallazgo de restos de mamut en las cuevas Del Padre, Nuevo León (*vide* Álvarez, 1965). Desde entonces, se han dado a conocer 13 cuevas más (fig. 1): San Josecito, Nuevo León (Stock, 1943); Cueva Encantada de Chimalacatlán, Morelos (Arellano y Muller, 1948); Actún Spukil y Actún Lara, en Yucatán (Hatt *et al.*, 1953); Monte Flor, Oaxaca (Álvarez, 1963); Cueva de las Iglesias, Durango (Aveleyra, 1964); Cueva de Abra, Tamaulipas (Dalquest y Roth, 1970); San Agustín, Oaxaca, y las de Bustamante y La Mina, en Nuevo León (Kurtén, 1975); Gruta de Loltún, Yucatán (Velázquez, 1980); Grutas de Coconá, Tabasco (Polaco-Ramos, 1981); y la Cueva de Jiménez, Chihuahua (Messing, 1986).

Con excepción de la Cueva de Monte Flor, Oaxaca, cuyo material Álvarez (1963) considera arqueológico, en todas las demás se ha registrado la presencia de restos de fauna del Pleistoceno o Pleistoceno tardío-Reciente.

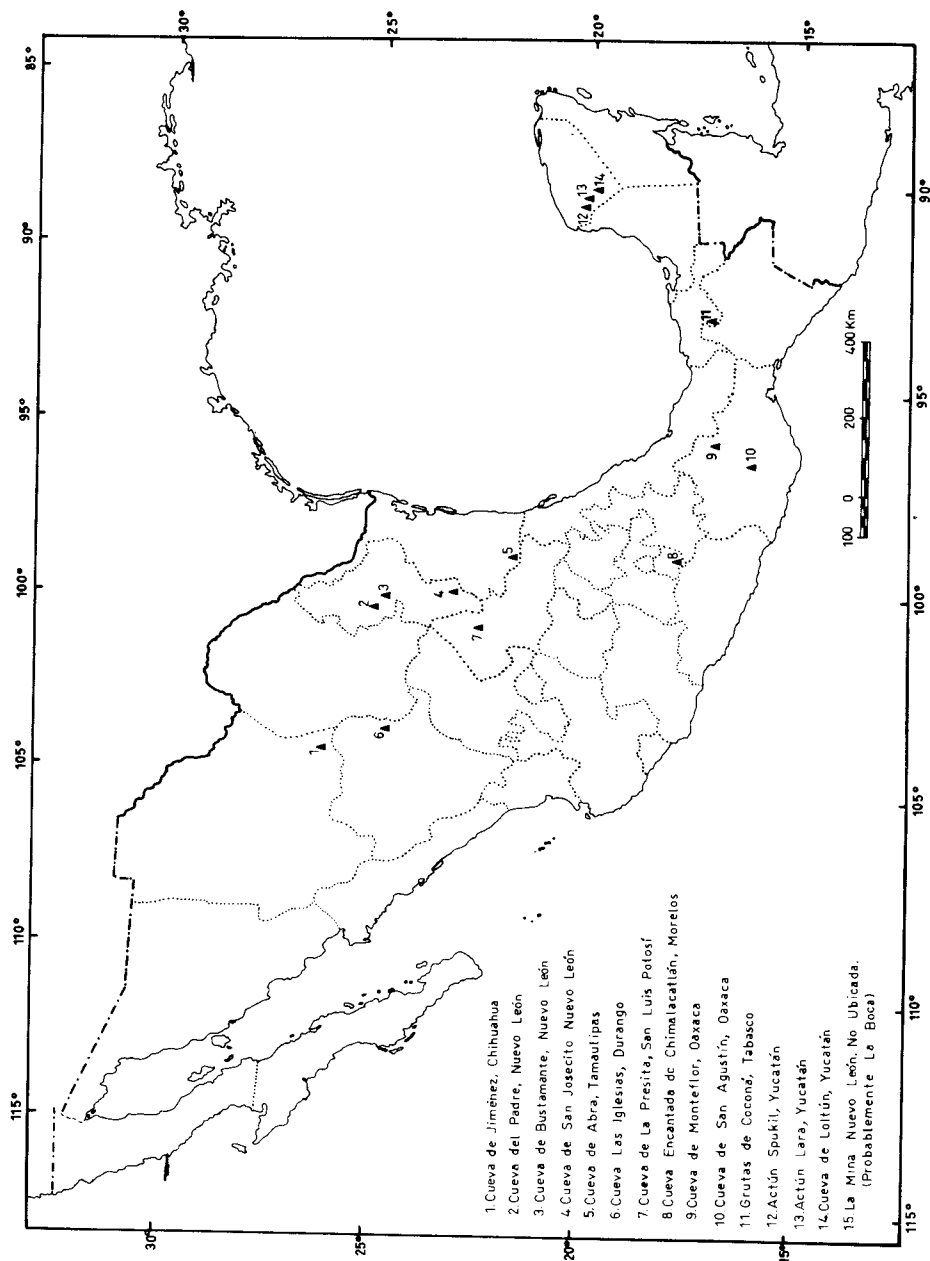


Figura 1. Distribución de cuevas con restos fósiles en México (elaborado por Ma. Teresa Olivera).

De las 14 cuevas conocidas, solamente las de San Josecito, Jiménez, Spukil y Loltún funcionaron como trampas naturales. De ellas, la de San Josecito es la mejor conocida por la abundancia y diversidad de *taxa* de vertebrados (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1989). Sin embargo, la gruta de Loltún es la única que ha sido excavada sistemáticamente y por ello cuenta con un registro estratigráfico detallado (Velázquez, 1980).

En 1980 se visitaron varias cuevas en la región norte de San Luis Potosí, y en una de ellas, localizada sobre un cerro conocido con el nombre de La Presita, cerca del poblado de Matehuala, se descubrieron restos fósiles de moluscos y vertebrados.

Hasta el momento esta cueva cuenta únicamente con dos referencias en la literatura científica: la primera es el trabajo de Ray *et al.* (1988); posteriormente Butrón-M. y Polaco (1989) dieron a conocer el sitio con el nombre de cueva de Matehuala.

En el presente trabajo se describe completamente la cueva y se da a conocer parte de la fauna encontrada durante las exploraciones. Asimismo, los autores renombran el sitio como cueva La Presita, debido a que Reddell (1981) ha reportado la existencia de una cueva cercana que, aunque se desconoce si contiene restos fósiles, ha sido ya denominada cueva o sumidero de Matehuala.

Descripción de la cueva

La cueva La Presita se localiza 21.4 km al sur de Matehuala, San Luis Potosí, sobre el flanco oriental de una loma baja conocida localmente como cerro La Presita (fig. 2) aproximadamente 150 m al poniente de la carretera federal México-Nuevo Laredo y cerca del poblado La Bonita. La vegetación característica de la zona es el matorral micrófilo típico del desierto chihuahuense.

Se trata de una cueva formada a partir de la disolución de rocas cretácicas. Superficialmente se conocen dos entradas muy cercanas entre sí, una mayor de aproximadamente 10 m de diámetro y con un tiro vertical de 6 a 8 m (fig. 3); la segunda entrada se localiza escasos metros al norte de la anterior y cuenta con un diámetro de aproximadamente 4 m, es una boca que hasta hace algunos años permanecía cerrada y que recientemente fue abierta por la acción de las lluvias.

Ambas bocas comunican con un pasaje principal que se extiende en dirección norte-sur, con una longitud conocida de aproximadamente 230 m, y a una distancia de la superficie que oscila entre los 10 y 40 m de profundidad (fig. 4).

Las dimensiones del túnel varían entre los 5 y 8 m de altura y 10 m de ancho. Hacia el norte, en donde el pasaje presenta poca pendiente, se encontraron los depósitos fosilíferos, cubriendo el piso y rellenando las grietas; el final de esta rama es una pared de sedimentos, de espesor desconocido, en

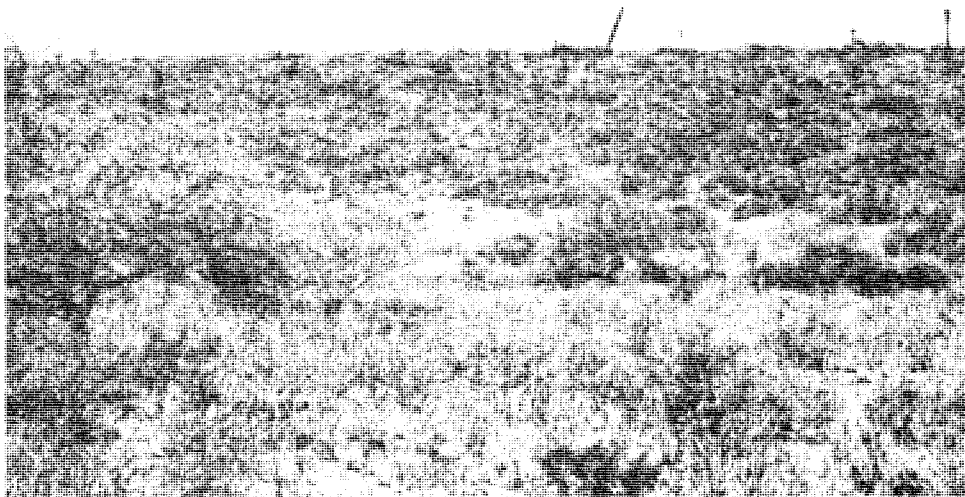


Figura 2. Vista Este del cerro La Presita, la flecha indica la entrada a la cueva.

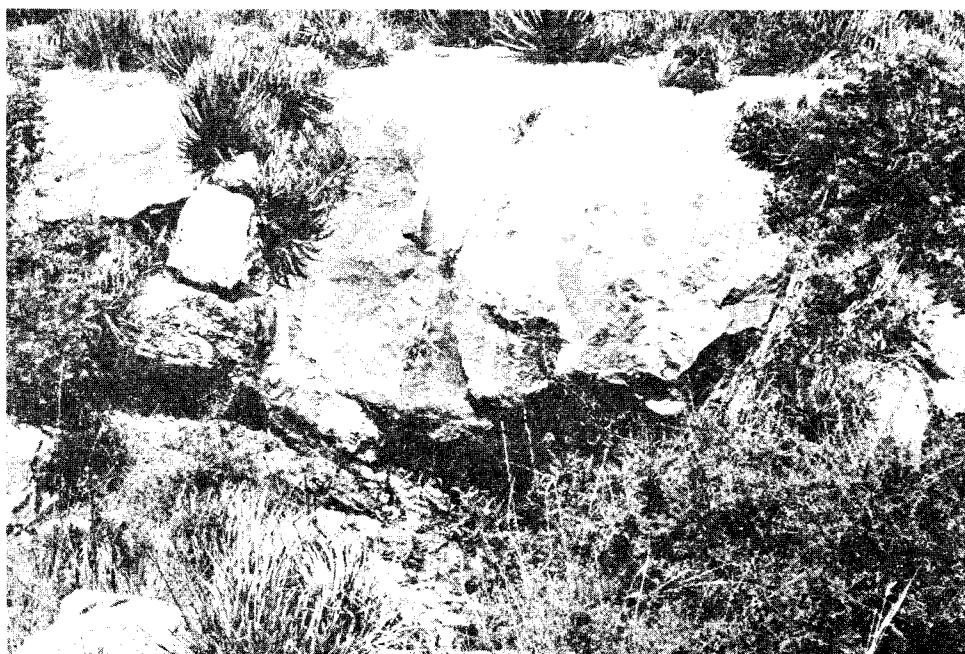


Figura 3. Entrada principal de la cueva La Presita.

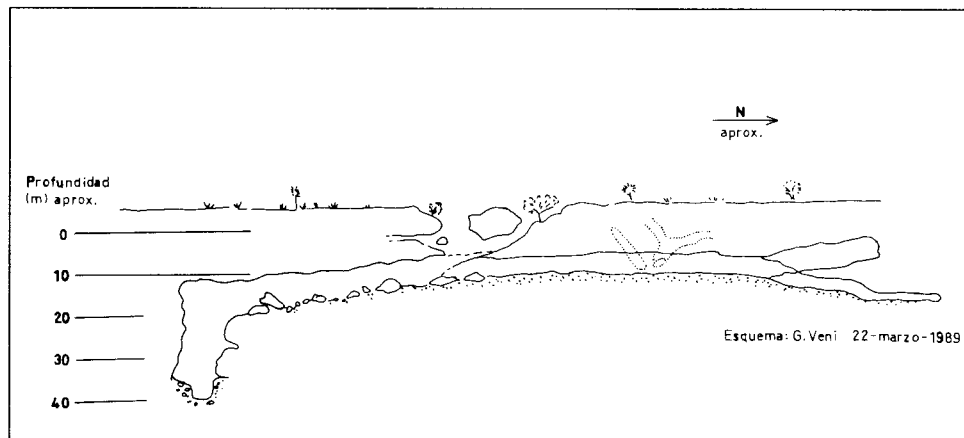


Figura 4. Perfil del pasaje principal de la cueva La Presita; se aprecian las dos entradas actuales y en líneas punteadas, pasajes que posiblemente comuniquen con la superficie.

la que los lugareños han excavado un pequeño túnel para la obtención de fosforita (fig. 5).

Hacia el sur la cueva se extiende con una pendiente de 50 a 60 grados a partir de la entrada, hasta desembocar en un tiro casi vertical que alcanza los 40 m de profundidad y que es accesible aun sin equipo; éste comunica con una cámara localizada a 100 m de profundidad que es habitada por una colonia de murciélagos. En todo este sector no se encontraron restos fósiles (fig. 6).

Los sedimentos que recubren el piso y paredes del lado norte son limo-arcillosos, de color café claro y con pequeñas proporciones de grava; en las grandes bolsas de matriz que se encuentran entre las grietas de las paredes se observan capas bien definidas (fig. 7); sin embargo, hasta el momento no se conoce la estratigrafía de los sedimentos. La mayor parte de los restos muestran una capa de calcita adherida a su superficie, lo que indica que esa zona ha estado bajo la influencia del agua.

Material y métodos

El material de estudio se obtuvo durante dos visitas realizadas en 1980 y 1987, en las que solamente se colectó material de superficie y pequeños bloques de matriz que se encontraban en las salientes de caliza.

Las muestras colectadas consisten en aproximadamente 3 kg de sedimento, los cuales fueron transportados para su estudio al Laboratorio de Paleozoología de la Subdirección de Servicios Académicos (SSA), del Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH).

Los sedimentos fueron disgregados con agua y cernidos con tamices de diferentes tamaños; los restos más grandes y en mejor estado de conserva-

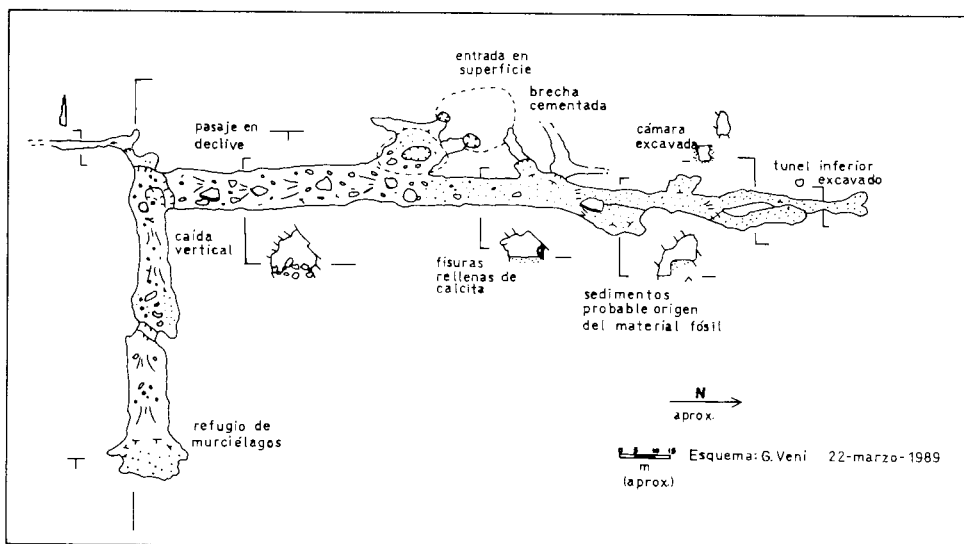


Figura 5. Planta de la cueva La Presita; en la zona norte del pasaje los sedimentos pleistocénicos y el túnel excavado en ellos (redibujado por Ma. Teresa Olivera).

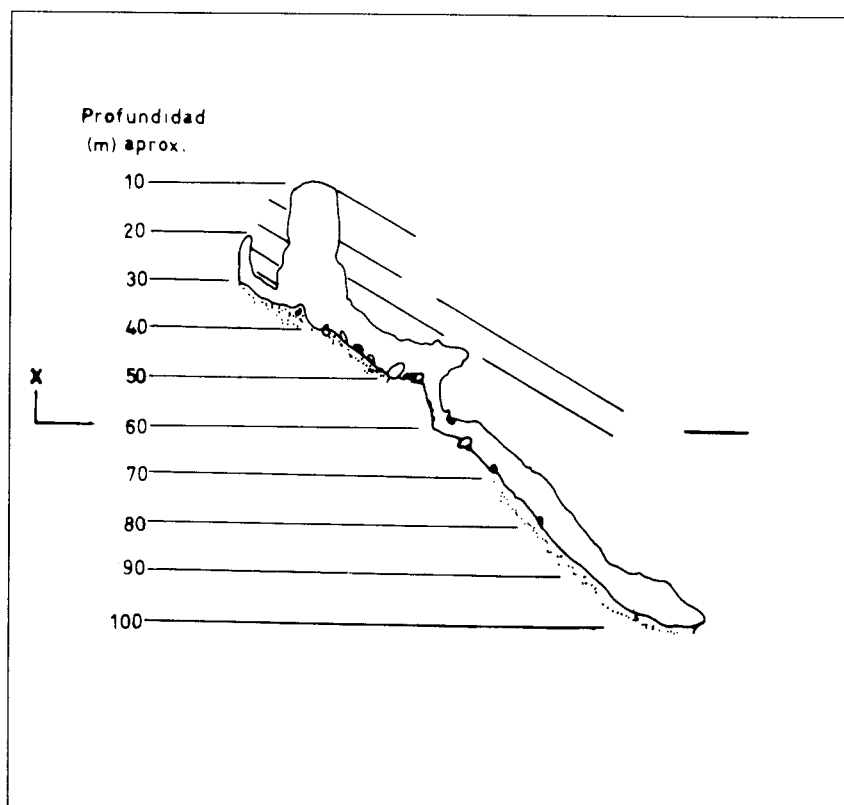


Figura 6. Corte transversal de la cámara más profunda; al fondo habita una colonia de murciélagos (redibujado por Ma. Teresa Olivera).



Figura 7. Fotografía en el interior del pasaje norte mostrando los sedimentos estratificados; las rocas a la izquierda son calizas cretácicas.

ción se lavaron con agua corriente; los más pequeños, y aquellos que mostraban fracturas y deterioro, fueron limpiados manualmente.

Concluida la limpieza de los restos y la consolidación de aquellos que lo requirieron, el material identificable se separó por grupos zoológicos: moluscos, anfibios, reptiles, aves y mamíferos; estos últimos son los más numerosos y los únicos que se reportan en este trabajo.

Una vez separados los restos se realizó la identificación de cada pieza, para lo cual se utilizó la bibliografía correspondiente, material fósil de diferentes localidades mexicanas y esqueletos de ejemplares recientes de la colección osteológica de referencia del Laboratorio de Paleozoología (INAH), entre los cuales destaca una serie de especímenes colectados en los alrededores y dentro de la cueva, expresamente para contar con material de comparación de la zona.

Todas las medidas se dan en milímetros (mm) y se tomaron de acuerdo con Von Den Driesch (1976). Para otros registros en México de las especies identificadas consultar los trabajos de Álvarez (1965) y Silva-Bárcenas (1969).

El material analizado se encuentra depositado en la colección paleontológica de la SSA del INAH.

A continuación se listan los mamíferos identificados; en el tratado taxonómico se hacen comentarios sobre algunas especies de interés y únicamen-

te se mencionan las que son mejor conocidas o que se distribuyen hasta el Reciente.

Clase Mammalia

Mormoops megalophylla

Macrotus cf. *californicus*

Leptonycteris curasoae

* *Desmodus stocki*

Myotis sp.

* *Nothrotheriops* cf. *shastensis*

Sylvilagus audubonii

Sylvilagus ca. *cunicularius*

Sylvilagus floridanus

* *Sylvilagus* sp.

Lepus californicus

Spermophilus cf. *spilosoma*

Cynomys sp.

Perognathus flavus

Perognathus sp.

Dipodomys sp.

Peromyscus difficilis

Peromyscus eremicus

Peromyscus maniculatus

Peromyscus cf. *pectoralis*

Sigmodon hispidus

Neotoma albigula

* *Neotoma* (*Paraneotoma*) sp.

Erethizon dorsatum

Canis latrans

Urocyon cinereoargenteus

* *Bassariscus* sp. nov.

Mustela sp.

Spilogale putorius

* *Equus* sp.

* *Camelops traviswithe*

* *Hemiauchenia* sp.

Odocoileus virginianus

* *Stockoceros conklingi*

* *Capromeryx* sp.

* extintos

Tratado taxonómico

Orden Chiroptera

Familia Phyllostomidae

Macrotus cf. *californicus* Baird, 1858

Material examinado. Rama mandibular izquierda con pm4-m3, rota en la parte posterior justo atrás del m3.

Éste es el segundo registro fósil conocido para la especie y el primero en México. Anteriormente, Ray y Wilson (1979) identificaron como *M. californicus* la mitad anterior de un cráneo y restos poscraneales procedentes de Terlingua, Texas; la ausencia de mandíbulas en sus materiales no permiten compararlo con el material que aquí se registra.

Al comparar las mandíbulas de La Presita con ejemplares recientes de *M. californicus* y *M. waterhousii*, se observaron diferencias en la morfología del m1 y m2, que permiten separar ambas especies. El material de la cueva es similar a *M. californicus*; sin embargo, los molares son ligeramente más grandes; las medidas del ejemplar más completo son: longitud total de la rama mandibular, 14.6; longitud pm4-m3, 6.6; longitud del borde anterior del alveolo del canino al borde posterior del m3, 9.3.

En la cueva se ha registrado la presencia actual de *M. californicus* por un cráneo colectado en su interior.

Leptonycteris curasoae Miller, 1900

Material examinado. Tres húmeros: uno completo, dos extremos distales; tres radios: dos fragmentos proximales, un fragmento distal; una mitad proximal de tibia; una mitad proximal de metacarpal.

De este género solamente se conocía como fósil *L. nivalis*, el cual ha sido registrado por Jones (1958) en la cueva de San Josecito, Nuevo León, con materiales cuyas medidas confirman que se trata de esta especie; asimismo, Dalquest y Roth (1970) reportaron una mandíbula de la cueva de Abra, Tamaulipas, pero no dieron sus medidas.

El material examinado corresponde en características y medidas a *L. curasoae*, y constituye el primer registro fósil de la especie en México. El único húmero completo con que se cuenta tiene una longitud mayor de 29.9, lo que lo ubica dentro de la variación normal de esta especie, ya que en una muestra de 17 individuos la media es de 30.7 (29.1-32.5); la misma medida en seis ejemplares de *L. nivalis* fue de 33.5 (32.1-34.5).

Leptonycteris curasoae es una especie que en la actualidad reside temporalmente en la cueva, donde forma una colonia de varios miles de individuos durante los meses de abril a junio, época en que ha sido colectado.

* *Desmodus stocki* Jones, 1958

La mayor parte del material fue mencionado por Ray *et al.* (1988),

quienes citan las localidades de donde es conocido este vampiro pleistocénico. En este mismo volumen, Arroyo-Cabrales y Ray analizan el material de La Presita junto con ejemplares de otros sitios mexicanos.

Orden Edentata

Familia Megatheriidae

* *Nothrotheriops* cf. *shastensis* (Sinclair, 1905)

Material examinado. Molariforme superior.

De este edentado fósil solamente se recuperó un molar perteneciente a un individuo muy pequeño. Las medidas, tomadas a la altura de la corona, son: diámetro antero-posterior, 8.8; diámetro transversal, 12.0.

Orden Lagomorpha

Familia Leporidae

* *Sylvilagus* sp.

Material examinado. Tres fragmentos de fémur: un extremo proximal derecho, un extremo proximal izquierdo y un extremo distal.

Los dos extremos proximales de fémur muestran las epífisis totalmente fusionadas y los trocánteres bien desarrollados y sin suturas visibles, lo que indica que se trata de ejemplares adultos de talla más pequeña que *S. audubonii*.

La asignación específica de los restos es incierta, debido tanto a la ausencia de material craneal como al hecho de que en localidades relativamente cercanas a la cueva han sido registradas dos especies extintas de conejos de talla similar: *Sylvilagus leonensis* de la cueva de San Josecito, Nuevo León (Cushing, 1945), distante de La Presita escasos 100 km; y *Aztlanolagus agilis* de la cueva de Jiménez, Chihuahua (Russell y Harris, 1986), aproximadamente a 550 km de este sitio.

Las únicas medidas que se tomaron en los dos extremos proximales de fémur son, respectivamente: ancho proximal, 10.5, 10.5; ancho trocánter tertius, 9.4, —. Ambas medidas se encuentran ligeramente por debajo de las dadas por Russell y Harris (1986) para el mismo elemento de *Aztlanolagus agilis*, quienes además indican que *Sylvilagus leonensis* es significativamente más pequeño; sin embargo, ni Russell y Harris (1986) ni Cushing (1945) señalan las medidas para esta última especie que permitan hacer las comparaciones correspondientes.

Orden Rodentia

Familia Cricetidae

* *Neotoma* (*Paraneotoma*) sp.

Material examinado. Un fragmento de maxilar derecho, con M1-M3; una

rama mandibular derecha, con m1-m3, sin incisivo ni proceso angular y coronoide; la porción ventral de la rama horizontal deja al descubierto el alveolo del incisivo; un m3 derecho; un atlas completo.

El material examinado corresponde a una rata muy pequeña; sus terceros molares inferiores forman una "S" al desgastarse; la mandíbula y la maxila son de un animal viejo y con mucho desgaste de los molares; el molar aislado pertenece a un ejemplar joven. En general, los dientes son de coronas bajas, no tan hipsodontos como en las especies actuales, y con esmalte comparativamente grueso.

Siguiendo la terminología y medidas dadas por Harris (1984), la mandíbula presenta la cápsula del incisivo agrandada, ya que en vista oclusal sobresale notablemente del perfil de la rama angular; el foramen mandibular se encuentra ligeramente orientado ventralmente, y prácticamente no presenta dentina entre el esmalte de la cara anterolateral del primer molar inferior.

Las medidas del maxilar son: longitud alveolar M1-M3, 7.1; longitud oclusal M1-M3, 6.8; longitud-ancho del M1, 2.7 X 2.0. Mandíbula: longitud alveolar m1-m3, 7.2; longitud oclusal m1-m3, 7.2; longitud desde el cóndilo articular hasta el borde posterior del alveolo del incisivo, 20.1; longitud-ancho del m1, 2.8 X 1.8; longitud-ancho del m3, 1.9 X 1.5. Longitud-ancho del m3 aislado, 1.8 X 1.6.

El subgénero *Paraneotoma* fue propuesto por Hibbard (1967), para incluir ratas fósiles cuyo patrón de desgaste del tercer molar inferior se resuelve en forma de "S", de manera similar al del subgénero *Hodomys* (el cual únicamente incluye a la especie *Neotoma alleni*) y se distingue de éste en que el esmalte del m3 es más grueso y los ángulos reentrantes más anchos y más suaves. Los restos hallados en La Presita se refieren al subgénero *Paraneotoma*, tanto por el patrón del tercer molar inferior como por poseer dientes de coronas bajas y esmalte grueso; sin embargo, la asignación específica no es posible por el momento.

Orden Carnivora

Familia Procyonidae

* *Bassariscus ticuli* sp. nov. (fig. 8)

Holotipo. Rama mandibular izquierda rota a la altura del borde posterior del alveolo del canino; con solamente m1.

Material Referido. Canino derecho completo; calcáneo izquierdo completo; un metapodial.

Localidad típica. Cueva La Presita; 21.4 km S Matehuala, San Luis Potosí, México.

Edad. Probablemente Pleistoceno tardío.

Etimología. Nombrado en reconocimiento al profesor Ticul Álvarez por sus contribuciones a la mastozoología y paleomastozoología mexicana.



A



B

Figura 8. *Bassariscus ticuli* sp. nov. A. Vista labial del Holotipo. B. Vista oclusal del Holotipo (fotografías del señor Víctor Lagarde).

Diagnosis. Especie de *Bassariscus* de mayor tamaño que las actuales y fósiles conocidas (excepto *B. rexroadensis*); con los premolares muy apretados, el segundo dispuesto oblicuamente al eje de la mandíbula. Primer molar casi cuadrangular, el trigónido de forma triangular por la posición equidistante del paraconidio respecto del protoconidio y metaconidio, las tres cúspides de tamaño similar y formando valles cerrados. Con un cíngulo labial desde el paraconidio al hipoconidio, que forma un escudo visible en vista oclusal; talónido corto, con hipoconulidio y entoconulidio apenas marcados y con el hipoconidio situado más posteriormente que en las otras especies.

Descripción. El holotipo es una rama mandibular izquierda; la rama horizontal bien conservada del lado labial, astillada y fragmentada del lado lingual afecta toda la superficie; porción anterior rota, conserva el borde y pared posterior del alveolo del canino, porción posterior rota al inicio de la rama angular, conserva el borde anterior y ventral de la fosa masetéica, la cual es profunda y bien marcada.

Sólo presenta el m1 y los alveolos del m2 y de los cuatro premolares, el primero con una raíz y los demás con dos; sin diastema entre el canino y el pm1, ni entre los premolares que se encuentran en contacto. El alveolo

anterior del pm2 está situado labialmente, de modo que el diente queda oblicuo con respecto a los otros; con excepción del pm1 los premolares son casi del mismo tamaño y menores que los molares.

El primer molar ligeramente mayor que el segundo y casi cuadrangular, con desgaste avanzado en las cúspides del trigónido e incipiente en las del talónido, que es más corto. Trigónido triangular por la disposición equidistante del paraconidio con el protoconidio y el metaconidio; éstos con un desarrollo semejante y formando valles cerrados; sin embargo, se conserva el valle carnasial y la carnasia formada por el paraconidio y el protoconidio; el metaconidio es posterior a este último.

En el talónido, el hipoconidio y el entoconidio son muy bajos; el entocónulido e hipoconulido apenas marcados, sin muescas entre las crestas que los unen con el metaconidio y el protoconidio; la última cresta es paralela al eje del diente, el cual tiene un cóngulo entre el paraconidio y el hipoconidio que forma un escudo labial, visible en vista oclusal, y que contribuye a la mayor anchura del molar.

El canino y el calcáneo son similares a las piezas correspondientes de *Bassariscus astutus*, pero más grandes.

Medidas. Holotipo: longitud alveolar p1-m2, 35.4; altura de la mandíbula en m1, 14.6; altura de la mandíbula en p3, 12.0; longitud antero-posterior del m1, 8.2; ancho mayor del m1, 5.0; longitud del trigónido, 4.3; longitud del talónido, 3.9.

Calcáneo: longitud mayor, 25.6; ancho mayor, 13.0.

Comparaciones. *Bassariscus ticolli* difiere de las especies actuales y fósiles del género en el mayor tamaño de todas sus medidas y en las características del m1, con excepción de *B. rexroadensis* (Hibbard, 1950), en el cual el m1 mide 8.5 contra 8.2 de *B. ticolli*, pero es más angosto que en este último, 4.4 contra 5.0; tiene el trigónido más largo, los valles más abiertos, carece de cóngulo y el metaconidio es más bajo. Es similar a *B. parvus* en lo apretado de los premolares, pero difiere en el tamaño y en los caracteres ya señalados.

Orden Artiodactyla

Familia Camelidae

* *Camelops traviswhitei* Mooser y Dalquest, 1975

Material examinado. Un fragmento de molar superior; una primera falange sin la epífisis proximal.

Aunque el material analizado es escaso, resulta distintivo de la especie determinada. El fragmento de molar muestra la foseta en forma de "V", muy marcada, sin cemento, con el esmalte de la cara labial grueso y el de la cara lingual ausente. Estas características permiten separar a *Camelops traviswhitei* de *C. hesternus*, el cual presenta las fosetas rellenas de cemento, con bordes de esmalte gruesos y de forma oval.

Entre el material fósil de otras localidades utilizado en la comparación

de los restos, existen molares que poseen el mismo patrón en la cara oclusal, lo cual indica que esta especie tuvo una distribución más amplia que la que actualmente se le conoce, y posiblemente sea contemporánea de *C. hesternus*.

*cf. *Hemiauchenia* sp.

Material examinado. Tres molares: uno derecho fragmentado, dos inferiores juveniles; una primera falange completa.

El material de llama es insuficiente para identificar la especie y tentativamente la asignamos al género siguiendo a Webb (1974).

La primera falange tiene una longitud total de 80.7, el ancho proximal de 20.8, el ancho transversal de la diáfisis de 12.0, y el ancho distal de 18.6.

Familia Antilocapridae

* *Capromeryx* sp.

Material examinado. Dos molares superiores, uno de ellos juvenil; un fragmento proximal de radio; un fragmento distal de metacarpo; un calcáneo derecho; un fragmento de diáfisis de metatarso; dos primeras falanges; dos segundas falanges; dos terceras falanges.

El material corresponde a un antilocáprido muy pequeño, de tamaño similar a *Capromeryx minor* y *C. mexicana*; la diferencia entre estas especies se encuentra en las astas, por lo que la determinación final dependerá de que éstas se encuentren entre los depósitos fósiles de la cueva.

El molar tiene una longitud anteroposterior de 10.1; el ancho proximal del radio es de 21.8 y el anteroposterior de 11.8; el ancho distal del metacarpo es de 18.0; el calcáneo tiene una longitud total de 55.9, y las dos primeras falanges de 36.7 y 34.6, respectivamente.

* *Stockoceros conklingi* (Stock, 1930)

Material examinado. Ocho premolares y molares superiores; dos incisivos; un fragmento de rama mandibular derecha con el tercer molar, rota al nivel del borde anterior del alveolo del segundo molar, sin proceso coronoide ni articular, y con el angular ligeramente dañado; dos terceros molares; un fragmento anterior de rama mandibular derecha, rota un centímetro atrás del foramen mentoniano, con alveolos de los incisivos; un fragmento de escápula con la porción proximal; cuatro fragmentos de radio: tres proximales, uno distal; un fragmento distal de metacarpo; dos fragmentos de fémur; uno proximal, uno distal; una epífisis proximal de tibia; una mitad proximal de metatarso; tres fragmentos de la tróclea de metapodial; cuatro primeras falanges, una de ellas deformada por crecimiento irregular del hueso; una tercera falange; tres tarsales.

El material de este antilocáprido es el más abundante de toda la muestra analizada, y, aunque fragmentario, la rama mandibular muestra los caracteres distintivos entre *Antilocapra* y este género (Skinner, 1942): en *Stockoceros*

el borde ventral de la rama horizontal es menos curvo, el borde angular está más pronunciado, el ángulo que forman la rama angular y la horizontal es más cerrado, y la rama horizontal es más gruesa a la altura del tercer molar, el cual muestra claramente un cuarto lóbulo bien desarrollado y no es tan hipsodonto como en el berrendo. Aunque en general los restos poscraneales son más pequeños que en *Antilocapra*, la mandíbula en particular es más grande que el material de comparación usado.

La mayoría de los huesos se encuentran fragmentados y en el caso del fragmento de tibia y el fragmento distal de fémur muestran fracturas, posiblemente producto del entrapamiento de estos animales; asimismo, una falange se encuentra quemada y una segunda falange muestra crecimiento anormal en la porción distal, como resultado de alguna enfermedad.

Conclusiones

De los 35 *taxa* identificados, seis de las formas extintas corresponden a animales de gran talla; ello, sumado al estado fragmentario y las huellas evidentes de fracturas en los huesos, sugiere que la cueva La Presita fue una trampa natural de megafauna pleistocénica, en donde los animales quedaban atrapados en fisuras que impedían su liberación.

La acumulación de pequeños mamíferos probablemente se deba a la actividad de lechuzas y búhos, a ratas magueyeras del género *Neotoma*, o al uso de la cueva por puercos espines (estos dos últimos presentes en el registro); sin embargo, por el momento no es posible dar una explicación completa.

La presencia de huesos quemados puede explicarse por el hecho de que los sedimentos alguna vez fueron considerados fuente de fósforo y por ello se desarrolló una actividad minera incipiente que, además, dejó un túnel que atraviesa los sedimentos por más de 20 metros y que revela el potencial paleontológico del sitio.

Aunque el número de elementos analizados es muy bajo (aproximadamente 300), es notable la variedad de *taxa* representados. De mamíferos se identificaron un total de 35 *taxa*, diez de los cuales corresponden a formas extintas, que son indicadoras de un clima más bien seco y que en conjunto sugieren que se trata de una fauna del Pleistoceno tardío.

Agradecimientos

Deseamos hacer patente nuestro reconocimiento al señor George Vení, de la National Speleological Society, EUA, quien colaboró con el reconocimiento topográfico y esquemas de la cueva. Al doctor Jon A. Baskin de Texas A & I University, por sus comentarios a la descripción de la nueva especie de

Bassariscus. Finalmente al M. en C. Joaquín Arroyo Cabrales y a dos revisores anónimos, por sus críticas, comentarios y sugerencias al manuscrito.

Bibliografía

- Álvarez, T. 1963. Restos de mamíferos encontrados en una cueva de Valle Nacional, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 11: 57-61.
- . 1965. Catálogo Paleomastozoológico Mexicano. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México. Departamento de Prehistoria, 17: 1-70.
- Arellano, A. R. V. y F. Muller. 1948. La Cueva Encantada de Chimalacatlán, Morelos. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística*, 66 (3): 481-491.
- Arroyo-Cabrales, J., E. Johnson y R. W. Ralph. 1989. An Initial Reappraisal of San Josecito Cave and its late Pleistocene Fauna. *Current Research in the Pleistocene*, 6: 63-65.
- Aveleyra, A. L. 1964. El Sacro de Tequixquiac. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México. Cuadernos del Museo Nacional de Antropología, 2: 1-52.
- Butrón-M., L. y Ó. J. Polaco. 1989. La Cueva de Matehuala, San Luis Potosí, trampa del Pleistoceno Final. Resúmenes del II Congreso Nacional de Paleontología, México, 50-51.
- Cushing, J. E., Jr. 1945. Quaternary Rodents and Lagomorphs of San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 26: 182-185.
- Dalquest, W. W. y E. Roth. 1970. Late Pleistocene Mammals from a cave in Tamaulipas, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 13 (2): 217-230.
- Harris, A. H. 1984. *Neotoma in the Late Pleistocene of New Mexico and Chihuahua*. Special Publications, Carnegie Museum of Natural History, 8: 164-178.
- Hatt, R. T., H. I. Fisher, D. A. Langebartel y G. W. Brainerd. 1953. Faunal and Archaeological Researches in Yucatan Caves. *Cranbrook Institute of Science Bulletin*, 33.
- Hibbard, C. W. 1950. Mammals of the Rexroad Formation from Fox Canyon, Kansas. University of Michigan Press. Ann Arbor, 7 (6): 113-192.
- Hibbard, C. W. 1967. New Rodents from the late Cenozoic of Kansas. *Papers of the Michigan Academy of Sciences, Arts, and Letters*, 52: 115-131.
- Jones, J. K., Jr. 1958. Pleistocene bats from San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 9: 389-396.
- Kurtén, B. 1975. A new Pleistocene genus of american mountain deer. *Journal of Mammalogy*, 56 (2): 507-508.
- Messing, H. J. 1986. A late Pleistocene-Holocene fauna from Chihuahua, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 31 (3): 277-288.

- Polaco-Ramos, Ó. J. 1981. Restos fósiles de *Glossotherium* y *Eremotherium* (Edentata) en México. Anais II Congreso Latinoamericano de Paleontología, Porto Alegre, Brasil, 2: 819-833.
- Ray, C. E y D. E. Wilson. 1979. Evidence for *Macrotus californicus* from Terlingua, Texas. Occasional Papers, The Museum Texas Tech University, 57: 1-10.
- Ray, C. E., O. J. Linares y G. S. Morgan. 1988. Paleontology. /n: Natural History of Vampire Bats (A. M. Greenhall y Uwe Schmidt, eds.). CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida, 19-30.
- Reddell, J. R. 1981. A Review of the Cavernicole fauna of Mexico, Guatemala, and Belize. Bulletin of the Texas Memorial Museum, The University of Texas at Austin, 327 pp.
- Russell, B. D. y A. H. Harris. 1986. A new leporine (Lagomorpha: Leporidae) from Wisconsinan deposits of the Chihuahuan desert. Journal of Mammalogy, 67 (4): 632-639.
- Silva-Bárcenas, A. 1969. Localidades de vertebrados fósiles en la República mexicana. Paleontología Mexicana, 28: 1-34.
- Skinner, M. F. 1942. The fauna of Papago Springs Cave, Arizona, and a study of *Stockoceros*. Bulletin of the American Museum of Natural History, 80 (6): 143-220.
- Stock, C. 1943. The Cave of San Josecito. New discoveries of the Vertebrate Life of the Ice Age. Balch Graduate School of the Geological Sciences, California Institute of Technology Contributions, 361: 1-5.
- Velázquez-V., R. 1980. Recent discoveries in the caves of Loltun, Yucatan, Mexico. Mexican, 2 (4): 53-55.
- Von Den Driesch, A. 1976. A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. Peabody Museum Bulletins, Harvard University, ix + 137 pp.
- Webb, S. D. 1974. Pleistocene llamas of Florida, with a brief review of the Lamini. /n: Pleistocene Mammals of Florida (S. D. Webb, ed.). Gainesville, Florida, 170-213.

Modelos de captura y recaptura en cinco especies de roedores

Víctor Sánchez Cordero,
Gloria Magaña Cota
y Miguel A. Briones*

Resumen

Este estudio determinó los modelos de captura y recaptura más adecuados para estimar el tamaño poblacional de *Peromyscus mexicanus*, *Heteromys desmarestianus* y *Oryzomys alfaroi* en una selva húmeda, y *Neotomodon alstoni* y *Peromyscus melanotis* en un bosque de pino y zacatón. El índice mínimo de trampeo fue el más adecuado para estimar la proporción capturable de la población en todas las especies sobre los índices máximos, de Krebs y de Jolly. Los modelos de captura y recaptura para poblaciones "demográficamente cerradas" (PDC) como el Lincoln-Petersen, Petersen modificado, binomial de Schnabel y de regresión de Hayne, subestimaron el tamaño poblacional de *N. alstoni*, *P. melanotis* y *P. mexicanus*, probablemente por no cumplir adecuadamente con los supuestos que contienen estos modelos. Al efectuar simulaciones considerando estos supuestos, todos los modelos para PDC estimaron adecuadamente el tamaño real de la población, excepto el de regresión de Hayne. Los modelos para poblaciones "demográficamente abiertas" (PDA) como el Jolly-Seber y Fisher-Ford, sobrestimaron el tamaño poblacional de todas las especies, excepto el modelo Jolly-Seber que subestimó el tamaño poblacional en *P. melanotis*. Probablemente la sobre y subestimación del tamaño poblacional se debió a las diferencias en la probabilidad de captura entre individuos. *O. alfaroi* mostró un porcentaje de recaptura menor al 15 por ciento, por lo que no se pudo estimar el tamaño poblacional en la mayoría de los modelos de captura y recaptura. El modelo de Fisher-Ford sobrestimó el tamaño poblacional en esta especie. El método del número mínimo de individuos vivos (NMIV) estimó adecuadamente el tamaño poblacional de *N. alstoni*, *P. melanotis*, *P. mexicanus* y *O. alfaroi*. El modelo binomial de Schnabel estimó adecuadamente el tamaño poblacional en *H. desmarestianus*. Se concluye que es necesario efectuar estudios previos que cuantifiquen la probabilidad de captura e índice de trampeo, para determinar el modelo más adecuado en la estimación del tamaño poblacional de una especie.

* Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Abstract

The present study determined the most adequately capture-recapture model for estimating the population size of *Peromyscus mexicanus*, *Heteromys desmarestianus* and *Oryzomys alfaroi* in a tropical rain forest, and *Neotomodon alstoni* and *Peromyscus melanotis* in a pine forest intermixed with tussock grassland. The minimum trappability index estimated more adequately the catchable proportion of the population for all species over the maximum, Jolly, and Krebs indices. The "demographically closed" models (PDC), such as the Lincoln-Petersen, modified Petersen, Schnabel binomial and Hayne's regression models, underestimated the population size in *N. alstoni*, *P. melanotis* and *P. mexicanus*, due perhaps to violations of the models assumptions. Computer simulations adequately estimated the real population size when the assumptions were met for all models, except in the case of Hayne's regression model. The "demographically open" models (PDA), such as the Jolly-Seber and Fisher-Ford models, overestimated the population size in all species, except the Jolly-Seber model, which underestimated the population size in *P. melanotis*. The over and underestimation of the population size could have resulted from violating the assumption of equal catchability of individuals. *O. alfaroi* showed a trappability of 15% and thus, no estimates for most PDC and PDA models could be calculated for this species. The Fisher-Ford model overestimated the population size in this species. The minimum number of individual known to be alive (MNA), adequately estimated the population size in *N. alstoni*, *P. melanotis*, *P. mexicanus* and *O. alfaroi*. The Schnabel binomial model adequately estimated the population size in *H. desmarestianus*. We recommend conducting pilot studies to evaluate if model assumptions are properly met, and determine the best capture-recapture model for estimating the population size of a given species.

Introducción

El estudio de la dinámica poblacional en los roedores ha sido un tema que ha cobrado gran interés por la facilidad de obtener información demográfica y reproductiva, indispensable para desarrollar o evaluar modelos poblacionales en mamíferos. Sin embargo, uno de los problemas cotidianos que se presentan se refiere a determinar el tamaño poblacional. Generalmente, no es posible efectuar censos o conteos visuales directos, por lo que se emplean modelos matemáticos diseñados para estimar el tamaño poblacional, y que se basan en métodos de captura de individuos. El método más empleado es el de captura, marcaje y recaptura de individuos durante sesiones de trampeo consecutivas. Estos modelos matemáticos, referidos como modelos de captura y recaptura, se dividen en tres grupos de acuerdo con los supuestos que contienen (Begon, 1979; apéndice I). Los modelos matemáticos para po-

blaciones “demográficamente cerradas” (PDC) incluyen aquellos que asumen que, durante las sesiones de trampeo, no se presentan muertes, nacimientos, inmigraciones ni emigraciones de individuos. Los modelos para PDC se enfocan a dar una estimación instantánea del tamaño de la población en tiempo y espacio (White *et al.*, 1982). Los modelos para PDC comúnmente empleados son el de Lincoln-Petersen (Lincoln, 1930), el de Petersen modificado (Begon, 1979), el binomial de Schnabel (Schnabel, 1938), el de regresión de Hayne (De Lury, 1958; Hayne, 1949; Schumacher y Eschmeyer, 1943), el de máxima verosimilitud (Bailey, 1951; Chapman, 1952; Darroch, 1958, 1959) y los modelos enfocados a validar los supuestos de los PDC (Burnham y Overton, 1969; Carothers, 1973; Cormarck, 1966; Leslie, 1958; Manly, 1971; Marten, 1970; Robson y Young, 1971; Seber, 1962, 1965, 1982, 1986; Tanaka y Kanamouri, 1967).

Los modelos matemáticos para poblaciones “demográficamente abiertas” (PDA) asumen que durante las sesiones de trampeo se presentan nacimientos, inmigraciones, muertes y emigraciones de individuos. Los PDA son matemáticamente más complejos, ya que incorporan variaciones en la probabilidad de captura de individuos en las sesiones de trampeo (Pollock *et al.*, 1989). Algunos de los modelos para PDA más empleados son el de Jackson, que incorpora el cálculo de las tasas de inmigración y emigración de individuos (Jackson, 1933, 1940), el de Jolly-Seber (Jolly, 1965; Seber, 1965, 1986), el de Fisher-Ford (Fisher y Ford, 1947), y los modelos enfocados a evaluar los supuestos de los PDA (Bailey, 1951; Burnham y Overton, 1979; Jolly, 1965, 1982; Leslie, 1952; Leslie y Chitty, 1951; Manly y Parr, 1968; Nichols y Pollock, 1983; Pollock, 1975; Pollock y Otto, 1983; Robson 1969; Seber, 1965, 1982, 1986; Skalski *et al.*, 1983; Wilson y Anderson, 1985).

Los métodos de enumeración no son propiamente modelos matemáticos, y consisten en un conteo progresivo del número de individuos capturados y recapturados en las sesiones de trampeo. El primer método fue sugerido por Krebs (1966), en donde propone el cálculo del número mínimo de individuos vivos (NMIV) en la población. El método del NMIV es extensamente utilizado en estudios poblacionales de pequeños mamíferos (Nichols y Pollock, 1983). Otro método similar menos empleado es el de calendarización de capturas (Newson y Chitty, 1962).

Los modelos y métodos de captura y recaptura han sido ampliamente utilizados sólo en algunas especies de pequeños mamíferos distribuidos en hábitat templados o boreales de Estados Unidos de Norteamérica, Canadá y Europa (Krebs y Boonstra, 1984; Montgomery, 1987). Esto ha resultado en que algunos modelos sean preferidos sobre otros, debido a las respuestas de trampeo particulares que presentan las especies en estos hábitat. Por tanto, es indispensable evaluar qué modelos y métodos son los más indicados para estimar el tamaño poblacional de diferentes especies distribuidas en diversos hábitat (Montgomery, 1987). Esta premisa adquiere particular relevancia si

el propósito del investigador se enfoca a estudios poblacionales comparativos (O'Connell, 1982; Sánchez-Cordero y Fleming, 1993).

El objetivo de este trabajo es determinar los modelos y métodos más adecuados para estimar el tamaño poblacional de tres especies de roedores de una selva húmeda y dos especies de un bosque de pino y zacatón.

Métodos y áreas de estudio

Localización de las áreas de estudio e itinerario de trampeo. El área de estudio que comprende la selva húmeda se localizó en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (Los Tuxtlas), ubicada a una altitud de 200 m en la Sierra de Los Tuxtlas (95°04' N y 95°09' W) en el estado de Veracruz. La información detallada en la vegetación se puede consultar en Gómez-Pompa *et al.* (1976). Las especies de roedores capturadas en Los Tuxtlas fueron los cricetinos *Peromyscus mexicanus* y *Oryzomys alfaroi*, y el heterómido *Heteromys desmarestianus*. Se realizaron un total de 17 sesiones de trampeo mensuales con tres o cuatro noches de trampeo por cada sesión. Se utilizaron 144 trampas tipo Sherman colocadas en tres cuadrantes cubriendo un área total de 1.40 ha. El itinerario de las sesiones de trampeo en Los Tuxtlas se detalla en Sánchez-Cordero (1993).

El área de estudio que comprende el bosque de pino y zacatón se localizó cerca del poblado de Parres (Parres), ubicado a una altitud de 3 000 m al sur de la ciudad de México (19°06'08" N y 19°09'23" W), dentro del Distrito Federal. La información detallada de la vegetación se puede consultar en Benítez (1986). Las especies de roedores capturadas en Parres fueron los cricetinos *Neotomodon alstoni* y *Peromyscus melanotis*. Se realizaron un total de 23 sesiones de trampeo quincenales con dos noches de trampeo por cada sesión (cuatro noches de trampeo al mes). Se utilizaron un total de 150 trampas tipo Sherman en tres cuadrantes cubriendo un área total de 0.54 ha. El itinerario de las sesiones de trampeo en Parres se detalla en Magaña (1987). En ambas áreas de estudio las trampas fueron cebadas con hojuelas de avena y los individuos marcados por el método de ectomización de falanges (Martof, 1953).

Modelos y métodos para estimar el tamaño poblacional. Se calcularon los índices de trampeo mínimo, máximo, de Krebs y de Jolly, para determinar y comparar la proporción capturable de las especies en ambas áreas de estudio (Krebs y Boonstra, 1984). Se consideraron los siguientes modelos para PDC: el modelo de Lincoln-Petersen, el modelo de Petersen modificado, el modelo binomial de Schnabel y el modelo de regresión de Hayne. Por el itinerario de trampeo, estos dos últimos modelos sólo se emplearon en las especies de Los Tuxtlas. Se consideraron los siguientes modelos para PDA: el modelo de Fisher-Ford y el modelo de Jolly-Seber. El método de enumeración del NMIV se calculó para todas las especies. Los parámetros pobla-

cionales empleados en los modelos para PDC, PDA y el método del NMIV, así como las ecuaciones para calcular el tamaño poblacional y los supuestos que contienen los modelos de captura y recaptura, se indican en el cuadro 1 y en el apéndice I.

Se realizaron simulaciones para contrastar el tamaño real de población con el tamaño poblacional estimado con los modelos de Lincoln-Petersen y Petersen modificado, binomial de Schnabel y de regresión de Hayne, utilizando el método de Monte Carlo (Otis *et al.*, 1978). En las simulaciones se consideraron tres noches por cada sesión de trampeo, siendo cada noche y cada sesión un evento independiente. La probabilidad de captura en cada simulación se determinó arbitrariamente como 0.3. Se ejecutaron 500 réplicas para cada simulación del tamaño poblacional, calculándose la media, mediana y desviación estándar. El tamaño real de la población varió de 20 a 100 individuos, con incrementos consecutivos de cinco individuos, dando un total de 17 simulaciones.

La comparación entre los índices de trampeo entre las especies se efectuó con la prueba de Kruskal-Wallis (K-W). El tamaño poblacional estimado para cada especie con los modelos para PDC y PDA se comparó empleando un análisis de varianza (ANOVA). Las pendientes de la regresión del tamaño poblacional entre los modelos obtenidos de la simulación, se compararon con un análisis de covarianza (ANCOVA) y se utilizó una correlación lineal simple entre los valores de las medias y medianas con los modelos para PDC con el tamaño real de la población. En todas las pruebas se consideró el nivel de significancia con un $\alpha = 0.05$ (Zar, 1984).

Resultados

Se observaron diferencias significativas en los porcentajes de los índices de trampeo entre algunas especies. *O. alfaroi* y *H. desmarestianus* mostraron los valores más alto y bajo con el índice de trampeo máximo (K-W; $P < 0.001$ y $P < 0.0001$, respectivamente), aunque no se observaron diferencias significativas en *N. alstoni* y en *P. mexicanus*. *N. alstoni* y *P. mexicanus* mostraron los valores más altos, en tanto *O. alfaroi* y *H. desmarestianus* mostraron los más bajos en el índice de trampeo mínimo (K-W; $P < 0.0001$, en ambos casos). Los porcentajes del índice de trampeo de Jolly alcanzaron valores mínimos sin diferencias significativas entre las especies, excepto en *O. alfaroi* (K-W; $P < 0.0001$). Los porcentajes del índice de Krebs fueron mayores al de Jolly en *N. alstoni* y *P. melanotis* (K-W; $P < 0.001$, en ambos casos) y en *P. mexicanus* y *H. desmarestianus* (K-W; $P < 0.0001$, en ambos casos). No se observaron diferencias significativas en *O. alfaroi* (cuadro 2).

El tamaño poblacional estimado con el modelo de Lincoln-Petersen fue mayor al número total de individuos capturados en *N. alstoni* y *P. melanotis*, (ANOVA; $P < 0.01$, en ambos casos), aunque en *P. melanotis* los valores fueron

Cuadro 1

SUMARIO DE LOS PARÁMETROS EMPLEADOS PARA ESTIMAR EL TAMAÑO POBLACIONAL EN CADA SESIÓN DE TRAMPEO, CON LOS MODELOS DE CAPTURA Y RECAPTURA PARA POBLACIONES "DEMOGRÁFICAMENTE CERRADAS" (PDC), DE LINCOLN-PETERSEN, PETERSEN MODIFICADO, BINOMIAL DE SCHNABEL, Y DE REGRESIÓN DE HAYNE, Y POBLACIONES "DEMOGRÁFICAMENTE ABIERTAS" (PDA), DE JOLLY-SEBER Y FISHER-FORD. LAS SIGLAS INDICAN EL NÚMERO TOTAL DE INDIVIDUOS CAPTURADOS (N), NÚMERO DE INDIVIDUOS LIBERADOS EN LA SESIÓN DE TRAMPEO I (R), NÚMERO DE INDIVIDUOS MARCADOS Y CAPTURADOS EN LA SESIÓN DE TRAMPEO I (M), NÚMERO DE INDIVIDUOS MARCADOS Y LIBERADOS EN LA SESIÓN DE TRAMPEO I, Y CAPTURADOS EN SESIONES SUBSECUENTES (Y), NÚMERO DE INDIVIDUOS MARCADOS ANTES DE LA SESIÓN DE TRAMPEO I, NO CAPTURADOS EN LA SESIÓN I, PERO CAPTURADOS EN SESIONES SUBSECUENTES (Z). EL ASTERISCO INDICA LA OPERACIÓN REQUERIDA PARA CALCULAR EL TAMAÑO POBLACIONAL CON EL MODELO DE FISHER-FORD. LAS ESPECIES INCLUIDAS SON *N. ALSTONI* (A), *P. MELANOTIS* (B), *P. MEXICANUS* (C), *H. DESMARESTIANUS* (D) Y *O. ALFARO* (E)

A

Sesiones Trampeo	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>m</i>	<i>y</i>	<i>z</i>	* <i>m</i> (<i>i-j</i>)
1	5	4		6		0
2	9	7	3	29	3	4
3	9	6	6	8	26	8
4	15	14	4	55	30	5
5	29	28	15	68	70	20
6	28	28	19	28	119	33
7	31	29	19	37	128	55
8	28	27	25	11	140	71
9	26	26	23	0	128	84
10	19	19	16	0	112	89
11	25	25	19	13	93	120
12	17	17	14	11	92	87
13	29	29	20	26	83	132
14	21	21	18	12	91	103
15	31	31	21	26	82	97
16	43	39	28	5	80	183
17	23	21	16	11	69	99
18	24	18	20	0	60	113
19	25	25	18	3	42	129
20	22	20	19	6	26	143
21	16	16	12	2	20	98
22	19	17	13	1	9	119
23	14	13	10			107

Cuadro 1 (continuación)

B

<i>Sesiones Trampeo</i>	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>m</i>	<i>y</i>	<i>z</i>	<i>* m (i-j)</i>
1	1	1		1		0
2	8	5	1	13	0	1
3	5	4	4	5	9	4
4	10	9	4	23	10	7
5	9	9	7	1	26	11
6	11	11	7	3	20	21
7	22	21	8	25	15	23
8	17	17	11	4	29	24
9	13	13	7	7	26	23
10	9	9	6	0	27	16
11	13	13	7	1	20	26
12	5	4	4	0	17	17
13	5	4	3	4	14	19
14	2	2	2	0	16	17
15	3	3	2	0	14	10
16	10	10	3	1	11	24
17	4	3	4	0	8	28
18	3	2	1	2	7	9
19	8	7	4	2	5	31
20	3	3	2	0	5	14
21	3	3	2	0	3	16
22	5	5	1	3	2	15
23	11	8	5			24

C

<i>Sesiones Trampeo</i>	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>m</i>	<i>y</i>	<i>z</i>	<i>* m (i-j)</i>
1	25	25		62		0
2	38	38	16	34	46	16
3	39	39	21	41	59	35
4	61	60	34	49	66	65
5	77	75	40	27	75	86
6	54	53	43	7	59	104
7	38	36	26	10	40	85
8	22	22	19	0	31	81
9	16	16	7	10	24	35
10	25	25	11	16	23	41
11	26	26	12	14	27	29
12	24	24	12	11	29	24
13	28	28	13	0	27	42
14	21	21	8	12	19	37
15	30	30	15	12	16	48
16	30	30	20	3	8	88
17	17	16	11			45

Cuadro 1 (continuación)

D

<i>Sesiones Trampeo</i>	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>m</i>	<i>y</i>	<i>z</i>	<i>* m (i-j)</i>
1	3	3		1		0
2	15	14	0	14	1	0
3	14	14	4	12	11	4
4	10	10	2	6	21	3
5	19	17	3	23	24	7
6	11	11	1	6	46	4
7	38	38	5	30	47	14
8	36	34	14	16	63	27
9	20	20	7	12	72	18
10	61	60	14	30	70	63
11	60	58	28	27	72	105
12	56	56	30	8	69	194
13	56	56	34	9	43	150
14	30	30	16	4	36	79
15	24	24	17	0	23	78
16	24	24	16	1	7	102
17	11	11	8			57

E

<i>Sesiones Trampeo</i>	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>m</i>	<i>y</i>	<i>z</i>	<i>* m (i-j)</i>
1	1	1		2		0
2	1	1	0	0	2	0
3	1	1	1	0	1	2
4	6	6	1	1	0	3
5	2	2	0	0	1	0
6	7	7	1	1	0	2
7	2	2	1	0	0	1
8	3	3	0	0	0	0
9	1	1	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0
12	2	2	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0	0
15	18	18	0	1	0	0
16	9	9	1	0	0	1
17	1	0	0	0		0

Cuadro 2

SUMARIO DEL PORCENTAJE DE RECAPTURA, PROBABILIDAD DE CAPTURA Y EL ERROR ESTÁNDAR(ES) PARA CADA SESIÓN DE TRAMPEO (A), Y PROMEDIOS DE LOS ÍNDICES DE TRAMPEO DE JOLLY, KREBS, MÁXIMO Y MÍNIMO (B) EN *N. ALSTONI* (NAL), *P. MELANOTIS* (PML), *P. MEXICANUS* (PMX), *H. DESMARESTIANUS* (HDE) Y *ORYZOMYS ALFARO* (OAL). LA PROBABILIDAD DE CAPTURA Y SU ERROR ESTÁNDAR SE CALCULARON PARA TODAS LAS ESPECIES, EXCEPTO EN *O. ALFARO*, EMPLEANDO EL PROGRAMA JOLLY (POLLOCK ET AL., 1989)

A

Sesiones Trampeo	Recapturas (%)			Probabilidad de captura					ES (probabilidad)						
	Nal	Pml	Pmx	Hde	Oal	Nal	Pml	Pmx	Hde	Oal	Nal	Pml	Pmx	Hde	Oal
1															
2	33	12	42	0	0	0.78		0.23	0.00		0.12		0.05		
3	66	80	53	28	100	0.22	0.33	0.27	0.23		0.07	0.20	0.04	0.10	
4	26	40	55	20	16	0.33	0.80	0.20	0.05		0.10	0.17	0.05	0.04	
5	51	77	51	15	0	0.30	0.66	0.22	0.14		0.05	0.19	0.05	0.07	
6	67	63	79	9	14	0.14	0.44	0.19	0.01		0.03	0.16	0.07	0.01	
7	61	36	68	13	50	0.15	0.77	0.32	0.07		0.03	0.13	0.10	0.03	
8	83	64	86	38	0	0.07	0.44	0.08	0.09		0.02	0.16	0.17	0.03	
9	88	53	43	35	0	0.01	0.44	0.79	0.05			0.16	0.17	0.02	
10	84	66	44	22	0	0.01	0.51	0.86	0.09			0.17	0.12	0.02	
11	76	53	46	43	0	0.08	0.12	0.57	0.15		0.02	0.11	0.13	0.03	
12	82	80	50	53	0	0.10	0.37	0.45	0.06		0.03	0.17	0.13	0.02	
13	66	60	46	60	0	0.17	0.55	0.06	0.12		0.04	0.15	0.04	0.02	
14	85	100	38	53	0	0.10	0.50	2.2	0.06		0.03	0.17	0.04	0.04	
15	67	66	50	70	0	0.19	0.32	1.6	0.02		0.04	0.17	0.03	0.03	
16	65	30	66	66	11	0.06	0.12		0.15		0.03	0.11	0.15	0.14	
17	69	100	64	72	0	0.12	0.55				0.04	0.15	0.17	0.14	
18	83	33				0.03	0.62				0.08	0.20			
19	72	50				0.14	0.51								
20	86	66													
21	75	66													
22	68	20													
23	71	45													

Cuadro 2 (continuación)

B

	<i>I. T. Máximo (%)</i>	<i>I. T. Mínimo (%)</i>	<i>I. T. Jolly (%)</i>	<i>I. T. Krebs (%)</i>
Nal	85.10	85.4	17.9	30.3
Pml	78.53	69.85	26.52	40.0
Pmx	85.23	89.86	18.13	49.9
Hde	70.76	52.39	9.29	47.3
Oal	96.6	50.0	100.0	63.2

menores en tres sesiones de trampeo. En *P. mexicanus*, el tamaño poblacional fue menor al número total de individuos capturados (ANOVA; $P < 0.01$). En *H. desmarestianus* no fue posible estimar el tamaño poblacional en seis sesiones de trampeo, aunque en las demás, los valores fueron mayores al número total de individuos capturados (ANOVA; $P < 0.001$).

El tamaño poblacional estimado con el modelo de Petersen modificado fue similar al número total de individuos capturados en *N. alstoni* y *P. melanotis*. En *P. mexicanus* y *H. desmarestianus*, el tamaño poblacional fue menor al número total de individuos capturados en ocho y seis sesiones de trampeo, respectivamente (ANOVA; $P < 0.01$, en ambos casos); en las demás sesiones de trampeo, el tamaño poblacional fue mayor (ANOVA; $P < 0.01$ y $P < 0.001$, respectivamente).

El tamaño poblacional estimado con los modelos binomial de Schnabel y de regresión de Hayne fueron mayores al número total de individuos capturados en *P. mexicanus* y *H. desmarestianus* (ANOVA; $P < 0.001$, en ambos casos). En *O. alfaroi* pudo estimar el tamaño poblacional con ambos modelos sólo en dos sesiones de trampeo debido a la baja tasa de recaptura; el tamaño poblacional fue mayor al número total de individuos capturados en ambas sesiones de trampeo (figs. 1A-D).

El tamaño poblacional estimado con el modelo de Jolly-Seber fue mayor al número total de individuos capturados en *N. alstoni*, *P. mexicanus* y *H. desmarestianus* (ANOVA; $P < 0.0001$, en todos los casos), aunque no fue posible estimar el tamaño poblacional en todas las sesiones de trampeo. En *P. melanotis*, el tamaño poblacional fue menor al número total de individuos capturados (ANOVA; $P < 0.001$). En *O. alfaroi*, el tamaño poblacional fue menor al número total de individuos capturados, aunque se estimó sólo para dos sesiones de trampeo, debido a la baja recaptura de individuos.

El tamaño poblacional estimado con el modelo de Fisher-Ford fue mayor al número total de individuos capturados para todas las especies (ANOVA; $P < 0.0001$, en todos los casos). En *N. alstoni*, *P. melanotis* y *P. mexicanus*, el tamaño poblacional también fue mayor que los estimados con el modelo de Jolly-Seber (ANOVA; $P < 0.001$, en todos los casos) (figs. 2A-E).

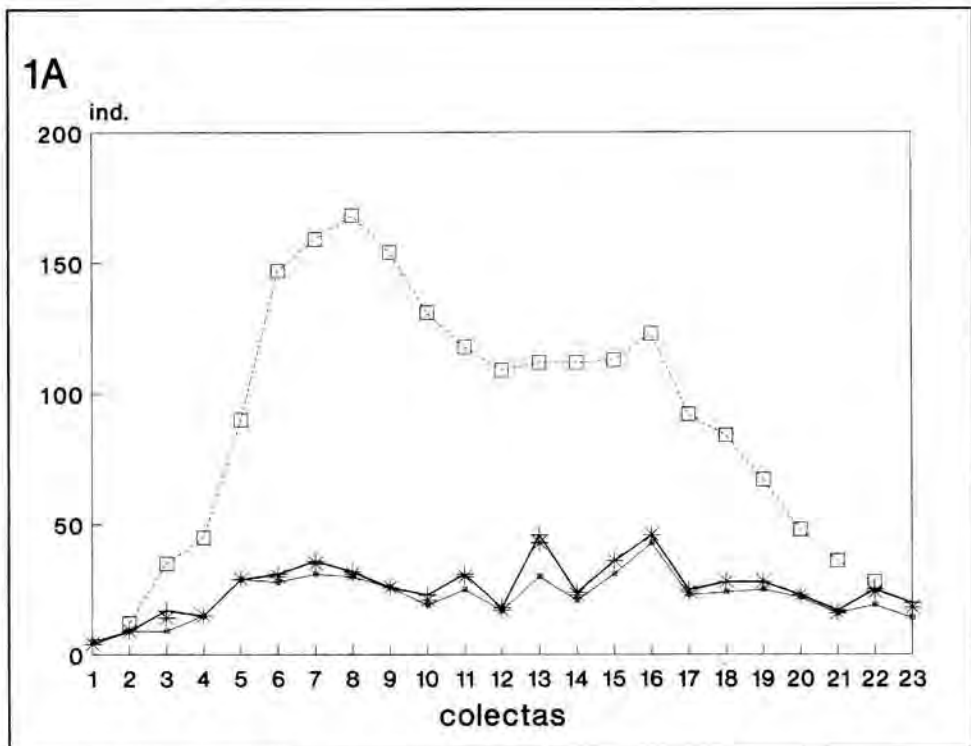
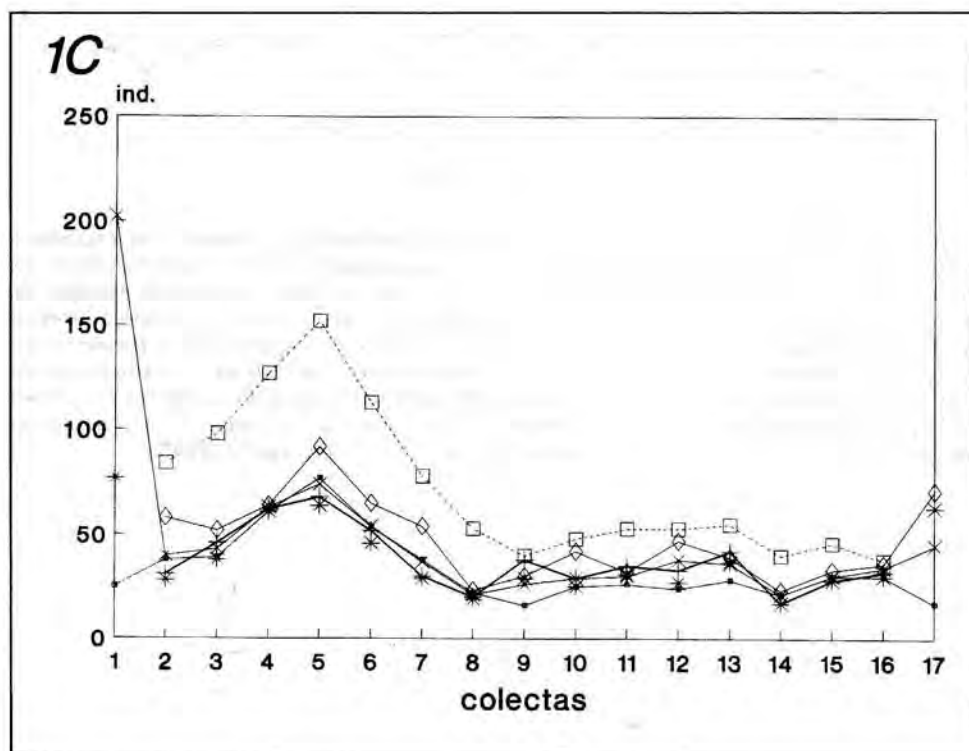
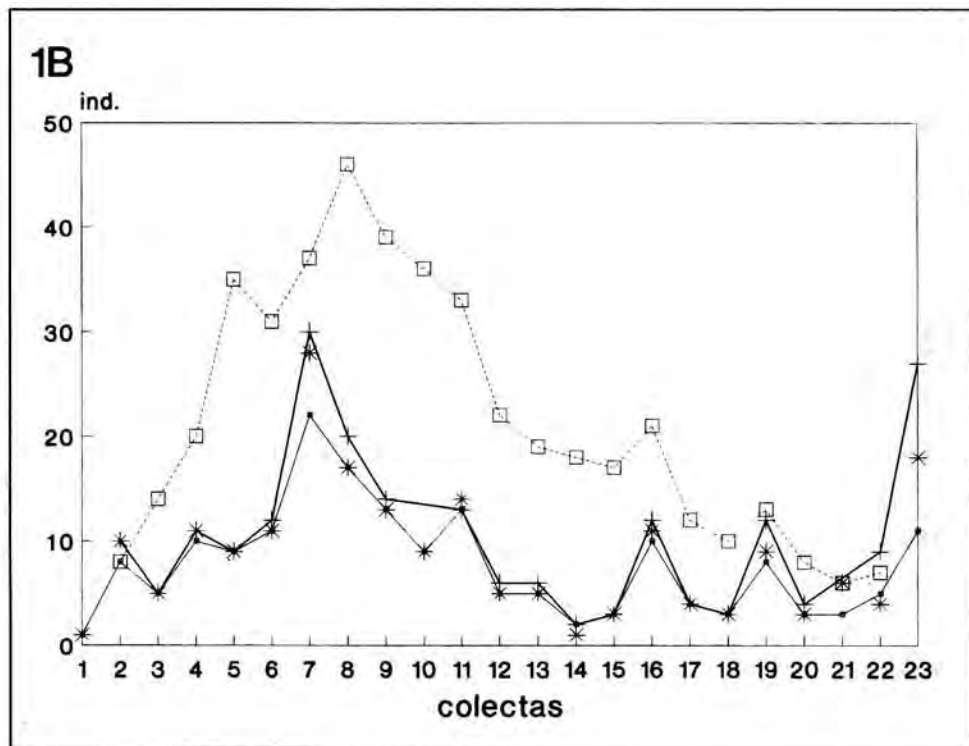
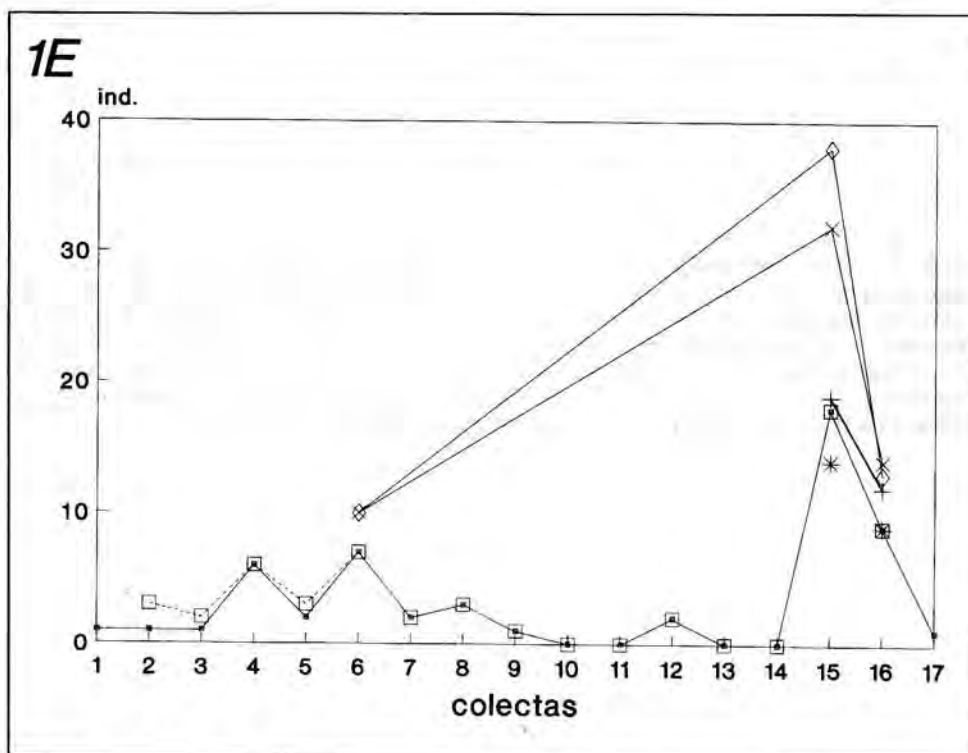
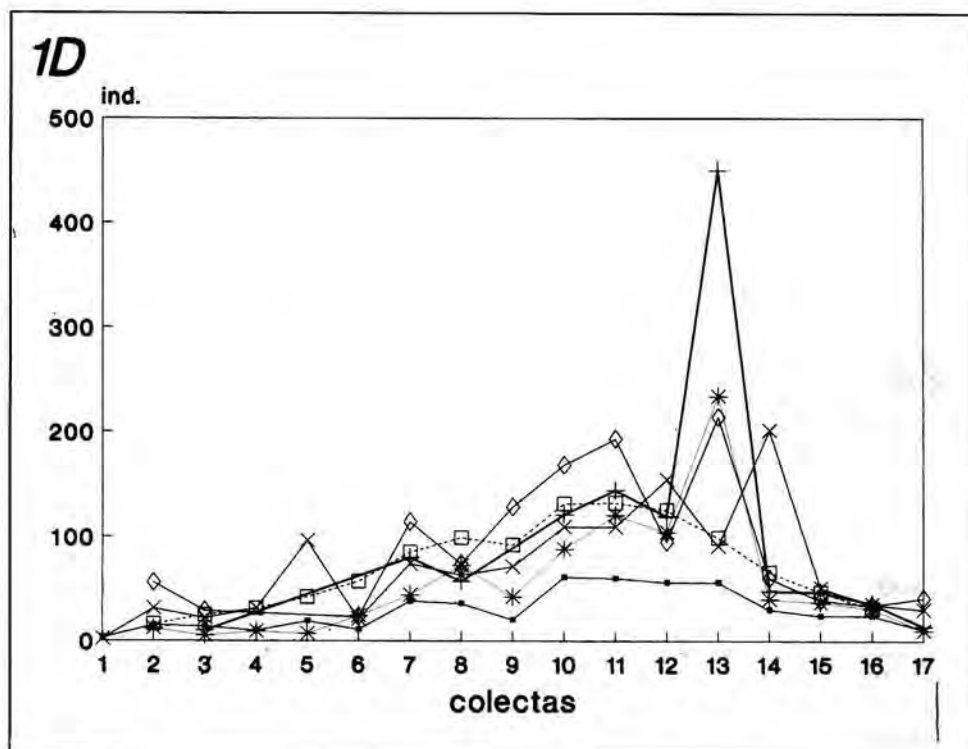


Figura 1. Estimación del tamaño poblacional empleando los modelos de captura y recaptura que consideran a la población como "demográficamente cerrada" (PDC). Se incluyen los modelos de Lincoln-Petersen (línea gruesa discontinua), el modelo de Petersen modificado (línea delgada punteada con asterisco), el modelo binomial de Schnabel (línea delgada continua con cruz), el modelo de regresión de Hayne (línea delgada continua con rombo), el método del número mínimo de individuos vivos (línea discontinua con cuadros) y el número total de individuos capturados (línea delgada continua con puntos). Los modelos para PDC se estimaron en las especies *N. alstoni* (A), *P. melanotis* (B), *P. mexicanus* (C) y *H. desmarestianus* (D).





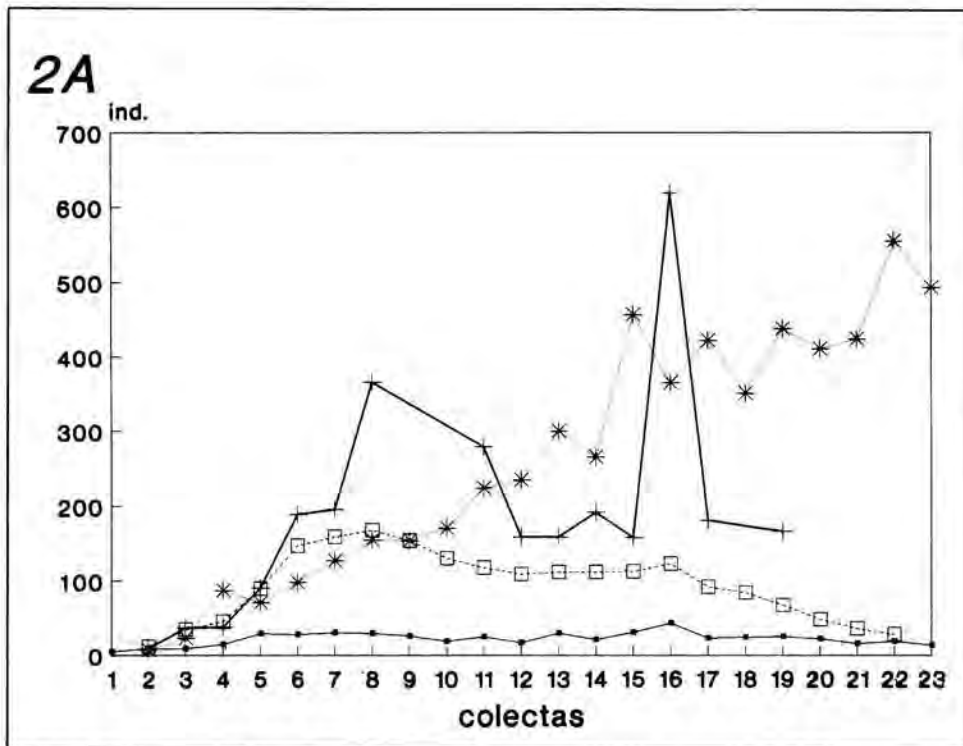
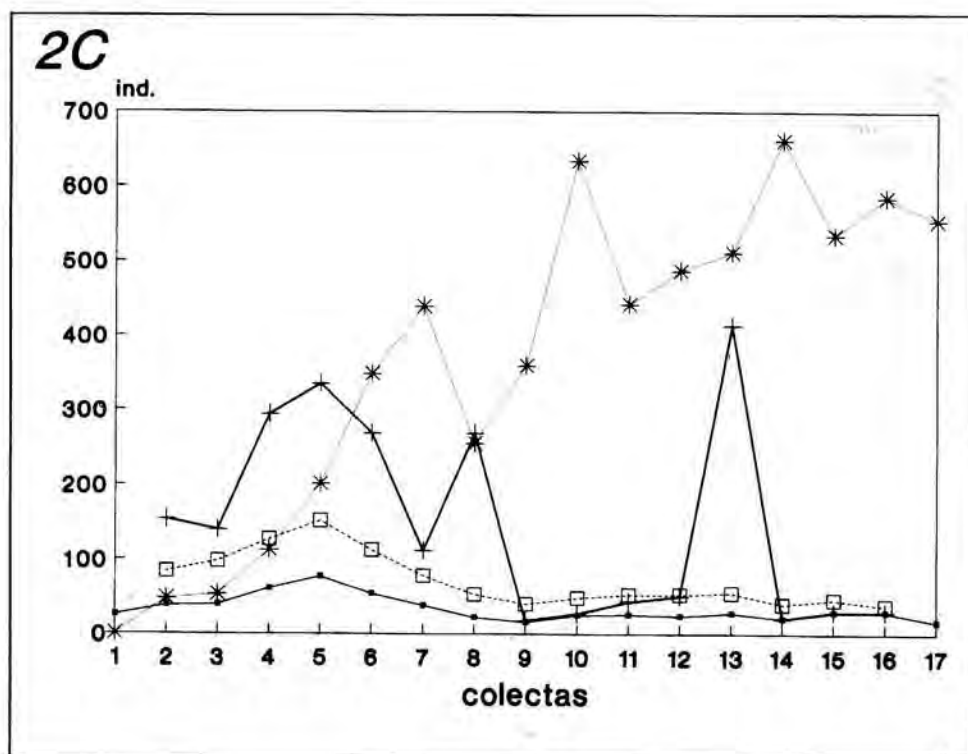
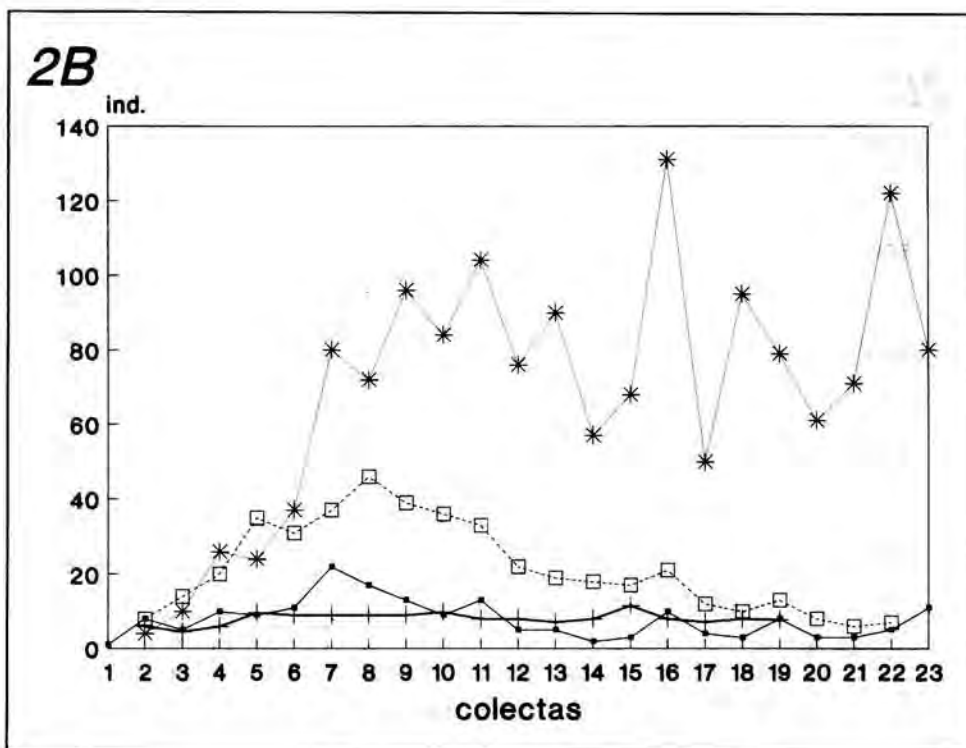
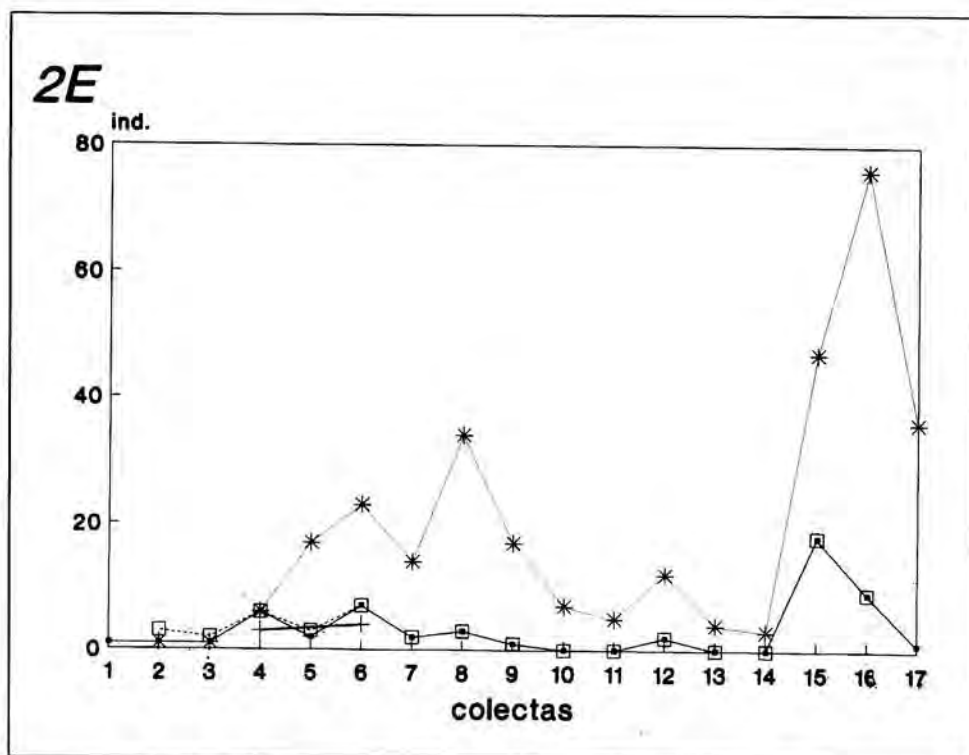
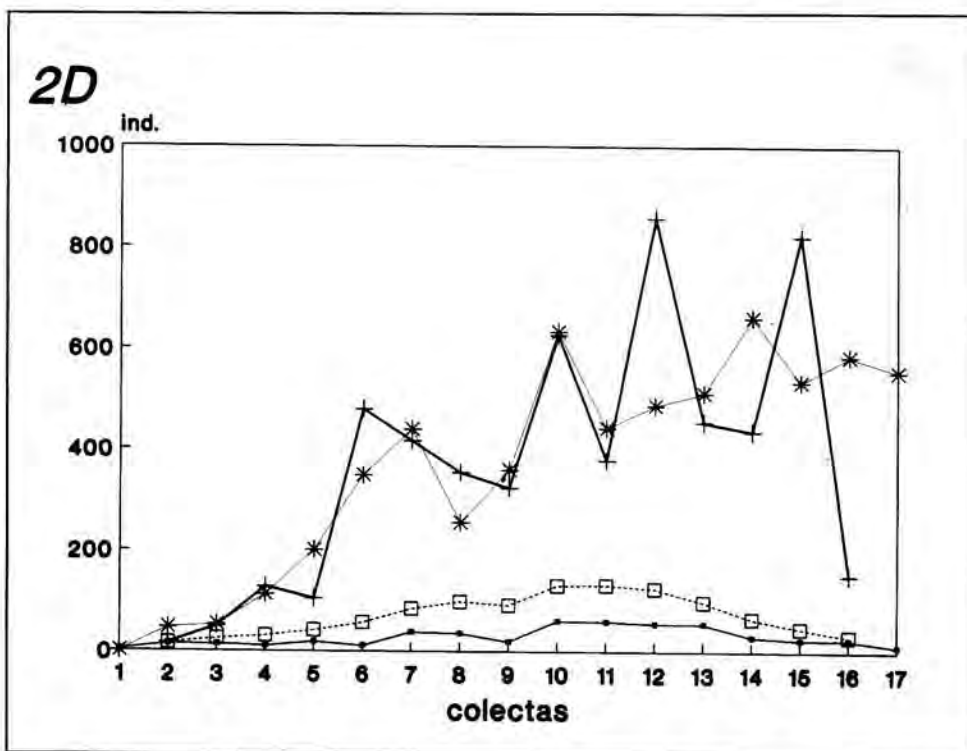


Figura 2. Estimación del tamaño poblacional empleando los modelos de captura y recaptura que consideran a la población como “demográficamente abierta” (PDA). Se incluyen los modelos de Jolly-Seber (línea gruesa continua) y Fisher-Ford (línea punteada con asteriscos) y el método del número mínimo de individuos vivos (línea discontinua con cuadros) y el número total de individuos capturados (línea delgada continua). Los modelos para PDA se estimaron en las especies *N. alstoni* (A), *P. melanotis* (B), *P. mexicanus* (C) y *H. desmarestianus* (D) y *O. alfaroi* (E).





El tamaño poblacional calculado con el método del NMIV fue mayor al número total de individuos capturados y al estimado con los modelos de Lincoln-Petersen y Petersen modificado en *N. alstoni*, *P. melanotis* y *P. mexicanus* (ANOVA; $P < 0.0001$, en todos los casos), y menor al estimado con los modelos de Jolly-Seber y Fisher-Ford (ANOVA; $P < 0.001$ a $P < 0.0001$, en todos los casos). En *H. desmarestianus*, el tamaño poblacional fue mayor al número total de individuos capturados (ANOVA; $P < 0.001$), aunque fue menor al estimado con los modelos para PDC y PDA (ANOVA; $P < 0.0001$, en todos los casos). En *O. alfaroi*, el tamaño poblacional fue similar al número total de individuos capturados para todas las sesiones de trampeo (figs. 1A-E y 2A-E).

Las pendientes de las medias en los modelos de Lincoln-Petersen y binomial de Schnabel, se ajustaron significativamente al tamaño real de la población calculado con las simulaciones (ANCOVA; $P < 0.0001$). El modelo de Petersen modificado mostró una pendiente significativamente menor del tamaño real de la población (ANCOVA; $P < 0.001$). El modelo de regresión de Hayne mostró una diferencia mayor a la pendiente del tamaño real de la población (ANCOVA; $P < 0.0001$) (fig. 3). La correlación de las medias y las medianas con el tamaño real de la población fue significativa ($r = 0.99$, $P < 0.001$).

Discusión

Los modelos de captura y recaptura asumen que una proporción capturable mayor al 50 por ciento de la población es indispensable para obtener valores que no sobrestimen o subestimen significativamente al tamaño poblacional. En caso de obtener porcentajes menores, o bien, tasas de recaptura menores al 50 por ciento, es recomendable utilizar los métodos de enumeración (Krebs y Boonstra, 1984). Los porcentajes obtenidos en los índices de trampeo máximo y mínimo indican que todas las especies mostraron valores mayores al 50 por ciento, excepto con el índice de trampeo de Jolly. *O. alfaroi* fue la única especie que mostró un alto porcentaje debido a la baja tasa de recaptura, menor al 15 por ciento. Krebs y Boonstra (1984) sugieren que los índices de trampeo de Jolly y mínimo son los más adecuados y encuentran diferencias menores al 4 por ciento entre ambos índices en cuatro especies de *Microtus* en Canadá. Las diferencias encontradas entre ambos índices en este estudio contrastan notablemente con Krebs y Boonstra (1984). Tal vez esto se deba a las marcadas diferencias en la probabilidad de captura entre las cinco especies, factor conocido como heterogeneidad de captura (cuadro 2) (Carothers, 1973; Otis *et al.*, 1978). Esto sugiere que el índice mínimo de trampeo es el más adecuado para estimar la proporción capturable de la población en las cinco especies (ver Krebs y Boonstra, 1984).

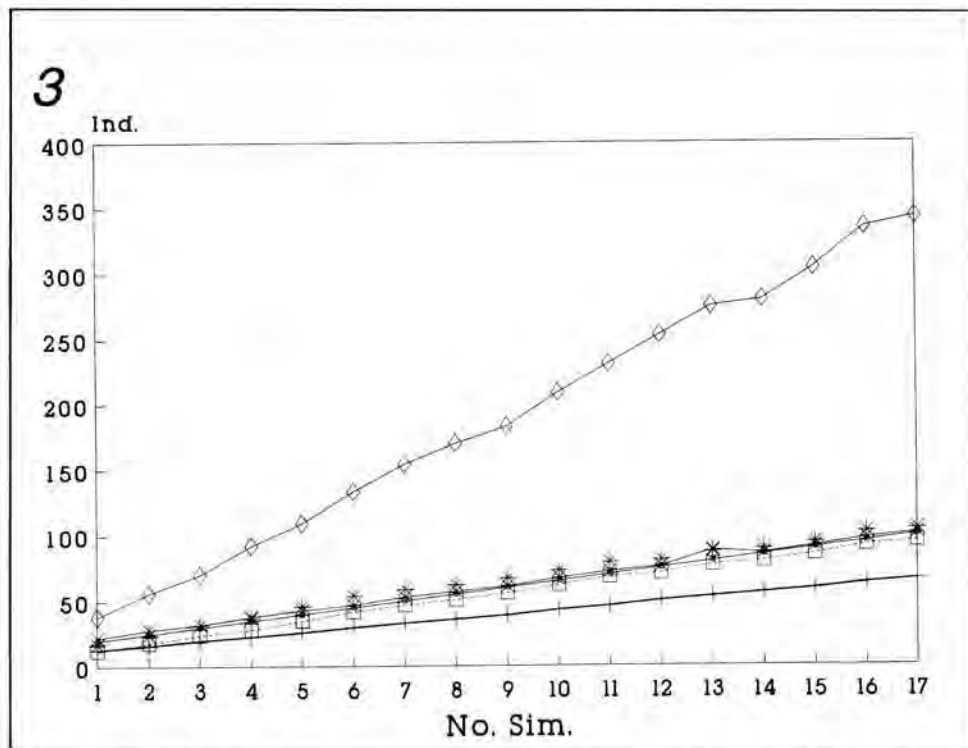


Figura 3. Simulación para estimar el tamaño poblacional empleando los modelos de captura y recaptura que consideran a la población como "demográficamente cerrada" (PDC). En las simulaciones se consideraron tres noches por cada sesión de trampeo y la probabilidad de captura se determinó como 0.3. Se ejecutaron 500 réplicas para cada simulación del tamaño poblacional, y el tamaño real de la población varió de 20 a 100, con incrementos consecutivos de cinco individuos, dando un total de 17 simulaciones. Se indican las medias de los modelos de Lincoln-Petersen (línea con asterisco), de Petersen modificado (línea discontinua con cuadros), de Schnabel (línea continua con cruz) y el de regresión de Hayne (línea continua con rombo). También se indican el tamaño real de la población (línea continua con puntos) y el número total de individuos capturados (línea gruesa continua). Véase la Sección de Métodos para mayores detalles.

El tamaño poblacional estimado con los modelos de Lincoln-Petersen y Petersen modificado para PDC mostró valores similares al número total de individuos capturados en *N. alstoni*, *P. melanotis* y *P. mexicanus*. Sin embargo, en varias sesiones de trampeo se observa que el tamaño poblacional es menor al número total de individuos capturados. Esto indica claramente que ambos modelos subestimaron el tamaño poblacional, ya que el número total de individuos capturados marca el límite inferior del tamaño real de la población en una sesión de trampeo (Begon, 1979; Seber, 1982).

Es probable que los valores del tamaño poblacional que resultaron menores al número total de individuos capturados en ambos modelos, se deba a que algunos supuestos no se cumplieron satisfactoriamente. Por ejemplo, ambos modelos asumen igual probabilidad de captura entre individuos,

además de la ausencia de inmigración y emigración de individuos en las sesiones de trampeo, lo que no sucede en estas especies (cuadro 1; Sánchez-Cordero, en prensa; Sánchez-Cordero y Canela, 1991). El supuesto de que la segunda ocasión de trampeo debe ser un evento independiente no se pudo comprobar, debido a que las sesiones de trampeo requieren más de cinco noches de trampeo (Otis *et al.*, 1978). Los modelos de Lincoln-Petersen y Petersen modificado no mostraron valores menores al número total de individuos capturados en *H. desmarestianus*, lo que sugiere que ambos modelos pueden estimar adecuadamente el tamaño poblacional en esta especie.

El tamaño poblacional estimado con el modelo binomial de Schnabel fue mayor al número total de individuos capturados en *P. mexicanus* y *H. desmarestianus* y al estimado con los modelos de Lincoln-Petersen y Petersen modificado. El tamaño poblacional estimado con el modelo de regresión de Hayne también fue mayor al número total de individuos capturados, pero similar al estimado con el modelo binomial de Schnabel en *P. mexicanus* y *H. desmarestianus*. Sin embargo, el tamaño poblacional se calculó considerando sólo tres observaciones, que corresponden a las noches de trampeo, por lo que su estimación con este modelo no es tan confiable. Esto sugiere que el modelo binomial de Schnabel puede ser adecuado para estimar el tamaño poblacional de estas especies en los modelos para PDC.

La comparación entre el tamaño real de la población y el tamaño poblacional, estimado por medio de la simulación que considera a los supuestos de los modelos para PDC, fueron consistentemente mayores al número mínimo de individuos capturados. Además, no se observaron diferencias significativas entre el tamaño poblacional estimado con la simulación, de los modelos de Lincoln-Petersen, Petersen modificado y binomial de Schnabel (fig. 3). Esto demuestra que si el trampeo de individuos se ajusta adecuadamente a los supuestos que tienen los modelos (apéndice I), la estimación del tamaño de la población es confiable. En contraste, el modelo de regresión de Hayne mostró un tamaño poblacional que sobrestimó el tamaño real de la población. Es probable que esta diferencia se deba a que este modelo se basa en una regresión del número acumulado de individuos marcados, por lo que cada noche de trampeo equivale a un punto en la recta. Dado que se consideraron tres noches de trampeo, es posible que el sesgo en la pendiente de la recta, se deba a la estimación con sólo tres puntos.

El modelo de Petersen modificado mostró un tamaño poblacional ligeramente menor al tamaño real de la población. Es probable que esta diferencia se deba a que este modelo está diseñado para un número de recapturas menor a diez individuos (Begon, 1979; Seber, 1982); en la simulación las recapturas fueron de 13 a 66 individuos (fig. 3). La correlación significativa entre el tamaño poblacional y el tamaño real de la población demuestra que éstos no dependen del número total de individuos capturados.

El tamaño poblacional estimado con los modelos de Jolly-Seber y Fisher-Ford para PDA mostraron valores notablemente mayores al número de individuos capturados en *N. alstoni*, *P. mexicanus*, *H. desmarestianus* y *O. alfaroi*, lo que sugiere que estos modelos sobrestimaron el tamaño poblacional. En contraste, los modelos de Jolly-Seber y Fisher-Ford subestimaron y sobrestimaron el tamaño poblacional de *P. melanotis*, respectivamente. Ambos modelos son altamente sensibles a variaciones en la probabilidad de captura en los individuos (Manly, 1970). Algunos factores que influyen en la probabilidad de captura (mayor contra menor) entre individuos son la estructura de edades (adultos contra jóvenes), el estado reproductivo (individuos reproductivos contra no reproductivos) y las condiciones ambientales (época de lluvias contra secas) (Krebs y Boonstra, 1984; Montgomery, 1987; White *et al.*, 1982). Además, los modelos para PDA pueden sobrestimar el tamaño poblacional cuando existe una alta tasa de mortalidad juvenil, o cuando la tasa de mortalidad es dependiente de la edad (Manly, 1970; Seber, 1982, 1986). Tal parece ser el caso en las especies de Los Tuxtlas y Parres (Sánchez-Cordero, en prensa; Sánchez-Cordero y Canela, 1991). El modelo de Fisher-Ford presenta una complicación adicional. Un supuesto importante de este modelo asume que la tasa de sobrevivencia de los individuos es constante a lo largo del año, lo que aparentemente no sucede en las especies de Los Tuxtlas y Parres (Sánchez-Cordero, en prensa; Sánchez-Cordero y Canela, 1991).

Algunos trabajos de simulación utilizando los modelos para PDA demuestran que el modelo de Jolly-Seber ofrece una mejor estimación del tamaño poblacional que el método de enumeración (Nichols y Pollock, 1983; Montgomery, 1987). Manly (1970) indica que el modelo de Jolly-Seber y el Fisher-Ford brindan una estimación confiable del tamaño poblacional si los supuestos de estos modelos se cumplen satisfactoriamente (apéndice I). Sin embargo, el modelo de Jolly-Seber sobrestima el tamaño de la población cuando el tamaño real de la población es menor a diez individuos (Manly, 1970). Carothers (1973) demuestra la sensibilidad del modelo de Jolly-Seber a la heterogeneidad de captura en los individuos.

El tamaño poblacional calculado con el método del NMIV fue mayor al número total de individuos capturados y al estimado con los modelos para PDC en *N. alstoni*, *P. melanotis* y *P. mexicanus*. Esto apoya la hipótesis de que los modelos para PDC subestimaron el tamaño poblacional de estas especies. En contraste, el tamaño poblacional calculado con el método del NMIV fue menor al estimado con los modelos para PDA, lo que apoya la hipótesis de que los modelos para PDA sobrestimaron el tamaño poblacional de estas especies. Este patrón contrasta con otros estudios, donde los valores poblacionales obtenidos por el método del NMIV son similares a los estimados por los modelos para PDA (Nichols y Pollock, 1983). En estos casos, es más conveniente emplear modelos estocásticos (*e.g.*, modelo de Jolly-Seber; Seber, 1982) al método del NMIV (Nichols y Pollock, 1983; Montgomery, 1987).

En *H. desmarestianus*, el método del NMIV mostró un tamaño poblacional similar al estimado con los modelos para PDC y, en algunas sesiones de trampeo, a los modelos para PDA. Esto apoya la hipótesis de que el modelo binomial de Schnabel es el más adecuado y no subestimó el tamaño poblacional de esta especie. En *O. alfaroi*, el tamaño poblacional obtenido con el método del NMIV fue similar al número total de individuos capturados. Debido a la imposibilidad de emplear los modelos de captura y recaptura en esta especie, el método del NMIV es el más adecuado para estimar el tamaño poblacional en esta especie.

El método del NMIV es empleado frecuentemente en el cálculo del tamaño poblacional en estudios de pequeños mamíferos, aunque su uso como modelo de captura y recaptura ha sido cuestionado (Nichols y Pollock, 1983; Montgomery, 1987). Sin embargo, ante la dificultad de cumplir con los supuestos de los modelos para PDC y PDA (Carothers, 1973; Cormack, 1972; Gilbert, 1973; Tanaka, 1980), el método del NMIV representa una alternativa adecuada (Hilborn *et al.*, 1976). Se ha demostrado que el método del NMIV muestra valores similares al tamaño real de la población cuando los índices de trampeo son menores al 15 por ciento (Hilborn *et al.*, 1976). Una segunda alternativa es el empleo de modelos que incluyen modificaciones al de Jolly-Seber, con supuestos menos rígidos, aunque aún no han sido extensamente elaborados (Jolly, 1979, 1982; Pollock, 1975, 1982; Robson, 1969).

En conclusión, es necesario efectuar estudios previos que cuantifiquen la probabilidad de captura e índices de trampeo, los cuales permitirán determinar el modelo de captura y recaptura más adecuados para estimar el tamaño poblacional de cada especie (Montgomery, 1987). En este estudio, el método del NMIV fue el más adecuado para *N. alstoni*, *P. malanotis*, *P. mexicanus* y *O. alfaroi*, en tanto que el binomial de Schnabel fue el más adecuado para *H. desmarestianus*.

Agradecimientos

Dedicamos este trabajo respetuosamente al maestro Ticul Álvarez Solórzano, quien ha contribuido notablemente al conocimiento de los mamíferos en México. Agradecemos a J. Soberón por su apoyo y asistencia en las diferentes etapas del trabajo, y en particular, en la elaboración del programa de simulación. El doctor W. Cornelius envió los programas JOLLY y CAPTURE para los análisis de los datos. J. Soberón, B. Kohlmann, L. Íñiguez, L. Heaney, T. Peterson, B. Patterson y dos árbitros anónimos leyeron críticamente el manuscrito y aportaron valiosos comentarios. Damos las gracias especialmente a la División de Mastozoología del Field Museum of Natural History, por las facilidades y apoyo otorgados a Víctor Sánchez-Cordero para concluir el trabajo. Este estudio fue apoyado por la Dirección General del Personal Académico, Universidad Nacional Autónoma de México (Sánchez-Cordero)

y por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Gloria Magaña-Cota). Nuestro agradecimiento a J. Arroyo-Cabral y Ó. Polaco por la invitación a participar en este homenaje al maestro Ticul Álvarez y a M. Canela y J. L. Aguilera por su paciencia y apoyo.

Apéndice

Modelos de captura y recaptura para poblaciones cerradas (PC)

Supuestos

1. La población debe ser "demográficamente cerrada", es decir, no debe haber nacimientos, migraciones, muertes ni emigraciones, durante el estudio.
2. Las marcas deben ser permanentes, fáciles de identificar y no deben de afectar el comportamiento de los animales.
3. Tanto las trampas como el manejo de los individuos no deben afectar la probabilidad de captura.
4. La población se debe de muestrear al azar, es decir, todos los individuos de la población deben tener la misma probabilidad de ser capturados.
5. El evento de captura debe de ser independiente de cada recaptura.

A. Índice de Lincoln-Petersen (Lincoln, 1930):

$$\hat{N} = \frac{n_1 \cdot n_2}{m_2}$$

B. Petersen modificado (Begon, 1979):

$$\hat{N} = \frac{n_1 (n_2 + 1)}{(m_2 + 1)}.$$

$$SE_{N_i} = \sqrt{\frac{(n_i)^2 (n_2 + 1) (n_2 - m_2)}{(m_2 + 1)^2 (m_2 + 2)}}$$

C. Método binomial de Schnabel (Schnabel, 1938):

$$N = \frac{\sum_{i=2}^s n_i M_i}{\left(\sum_{i=2}^s m_i + 1 \right)} \quad M_i = \sum_{j=1}^{i-1} (n_{i-1} - m_{i-1})$$

D. Método de regresión de Hayne (Hayne, 1949):

$$\hat{N} = \frac{\sum n_i (M_i)^2}{\sum n_i M_i P_i} \quad P_i = m_i / n_i$$

Modelos de captura y recaptura para poblaciones abiertas

Supuestos

1. Las poblaciones deben ser "demográficamente abiertas", es decir, puede haber nacimientos, inmigraciones, muertes y emigraciones, durante el estudio.
2. Todos los supuestos para poblaciones cerradas se consideran válidos en los modelos para poblaciones abiertas.

A. Modelo de Fisher-Ford (Fisher y Ford, 1947):

$$\hat{N} = \left[\frac{(n_i + 1)}{(m_i + 1)} \right] M_i$$

El cálculo de M_i es lo que distingue a este modelo. Primero se deben calcular las $m_i = \sum_j m_{ij}$, en seguida $\sum_j m_{ij} (i-j)$ y $\sum_j \sum_{ij} m_{ij} (i-j)$ que es el total de individuos que sobreviven (TDS-Total Days Survived).

día	n_i	r_i	marcas liberadas
			j
			marcas recapturadas m_{ij}

1
2
3
.

día	m_i	$\sum_j m_{ij} (i-j)$
1		
2		
3		
.		$\sum_j \sum_{ij} m_{ij} (i-j) = \text{TDS observado}$

Posteriormente se estima el valor de M_i con una tasa de sobrevivencia arbitraria, por ejemplo $\emptyset=0.8$ o 0.5 , $M_1=0$ $M_{i+1}=\emptyset(M_i+r_i)$, después se calcula el valor de A_i , con lo que se obtendrá el valor de TDS estimado $A_2=1$ $A_{i+1}=(A_i M_i/M_i+r_i)+1$

día	M_i	A_i	$A_i M_i$
1			
2			
3			

$$\sum A_i M_i = \text{TDS estimado}$$

Es necesario calcular por lo menos cuatro veces el valor del TDS estimado con diferentes valores de $\emptyset$ para obtener una gráfica en donde se pueda localizar el verdadero valor de $\emptyset$ correspondiente al TDS observado. Begon (1979) desarrolla y ejemplifica este modelo con mayor detalle.

B. Modelo de Jolly-Seber (Jolly, 1965; Seber, 1965):

$$\hat{N}_i = \left[M_i(n_i+1) \right] / (m_i+1) \quad M_i = m_i + \left[\frac{(z_i r_i)}{y_i} \right]$$

$$SE_{N_i} = \sqrt{N_i (N_i - n_i) \left[\frac{M_i - m_i + r_i}{M_i} \left(\frac{1}{y_i} - \frac{1}{r_i} \right) + \frac{1}{m_i} - \frac{1}{n_i} \right]}$$

C. Método de enumeración (MNIV) (Krebs, 1966):

$$\hat{N}_i = n_i + z_i$$

Literales:

$\hat{N}_i$ = Tamaño de la población en la iésima sesión de trampeo
 n_i = Número de individuos capturados en la iésima sesión de trampeo
 m_i = Número de individuos marcados capturados en la iésima sesión de trampeo
 M_i = Número de marcas disponibles en la sesión de trampeo i
 P_i = Proporción de recapturados
 z_i = Número de individuos marcados antes del día i, no capturados el día i, pero capturados subsecuentemente

y_i = Número de individuos marcados y liberados en el día i capturados de nuevo subsecuentemente

SE_{Ni} = Error estándar del tamaño de la población estimado.

Nota: Estas literales se han uniformado, por lo que puede existir modificaciones a las fórmulas originales.

Bibliografía

- Bailey, N. T. J. 1951. On estimating the size of mobile population from recapture data. *Biometrika*, 38: 293-306.
- Begon, B. 1979. Investigating animal abundance: capture-recapture for biologist. Eduard Arnold. Great Britain. 97 p.
- Benítez, B. G. 1986. Árboles y flores del Ajusco. Instituto de Ecología, publicación núm. 17. Museo de Historia Natural, México, D. F., 83 pp.
- Burnham, K. P. y W. S. Overton. 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology*, 60: 927-936.
- Carothers, A. D. 1973. The effects of unequal catchability on Jolly-Seber estimates. *Biometrics*, 29: 79-100.
- Chapman, D. G. 1952. Inverse, multiple and sequential sample censuses. *Biometrics*, 1: 131-180.
- Cormack, R. M. 1966. A test of equal catchability. *Biometrics*, 22: 330-342.
- . 1972. The logic of capture-recapture estimates. *Biometrics*, 28: 337-343.
- Darroch, J. N. 1958. The multiple capture-recapture census: I. Estimation of a closed population. *Biometrika*, 45: 343-359.
- . 1959. The multiple capture-recapture census: II. Estimation when there is immigration or death. *Biometrika*, 46: 343-359.
- De Lury, D. B. 1958. The estimation of population size by working on recapture procedures. *Journal Fisheries Research Bd. Canada*, 15: 19-25.
- Fisher, R. A., y E. B. Ford. 1947. The spread of gene in a colony of the moth *Panaxia doninula*. *Journal of Heredity*, 1: 143-174.
- Gilbert, R. O. 1973. Approximation of the bias in the Jolly-Seber capture-recapture model. *Biometrics*, 29: 501-526.
- Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yáñez, S. Del Amo R., y A. Butanda. 1976. Investigación sobre regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Editorial Alhambra Mexicana. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Jalapa, Veracruz, México. 412 pp.
- Hayne, D. W. 1949. Two methods for estimating population from trapping records. *Journal of Mammalogy*, 30: 399-411.
- Hilborn, R., J. A. Redfield y C. J. Krebs. 1976. On the reliability of enumeration for mark and recapture census of voles. *Canadian Journal of Zoology*, 54: 1019-1024.

- Jackson, C. H. N. 1933. On the true density of tsetse flies. *Journal of Animal Ecology*, 2: 204-209.
- . 1940. The analysis of tsetse-fly population: I. *Ann. Eugen. London*, 10: 332-369.
- Jolly, G. M. 1965. Explicit estimate from capture-recapture data with both death and imigration stocastic model. *Biometrika*, 52: 255-247.
- . 1979. A unified approach to mark-recapture stochastic model, exemplified by a constant survival rate model. Pp. 277-282, *en: Sampling Biological Populations. Statistical Ecology series* (R. Cormarck, G. P. Patil y D. S. Robson, eds.). International Cooperative Publ. House, Burtonsville, Maryland, 5: 1-392.
- . 1982. Mark-recapture models with parameters constant in time. *Biometrics*, 38: 301-321.
- Krebs, C. J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecological Monographs*, 36: 239-273.
- Krebs, C. J., y R. Boonstra. 1984. Trappability estimates for mark-recapture data. *Canadian Journal of Zoology*, 62: 2440-2444.
- Leslie, P. H. 1952. The estimation of population parameters from data obtained by means of capture-recapture method. II. The estimation of total numbers. *Biometrika*, 39: 363-388.
- . 1958. Statistical appendix. *Journal of Animal Ecology*, 27: 84-86.
- Leslie, P. H., y D. Chitty. 1951. The estimation of population parameters from data obtained by means of capture-recapture method. I The maximum likelihood equations for estimating the death-rate. *Biometrika*, 40: 137-169.
- Lincoln, F. C. 1930. Calculating waterfowl abundance on the basis of bounding returns. *Circus Department of Agriculture*, 118: 1-4.
- Magaña, C. G. 1987. Análisis de modelos de captura y recaptura para pequeños mamíferos. Tesis de licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales-Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Los Reyes, Estado de México. 120 pp.
- Manly, B. F. 1970. A simulation study of animal population estimation using the capture-recapture method. *Journal of Applied Ecology*, 7: 13-29.
- . 1971. A simulation of selective values from recaptures of marked animals when selection. *Biometrics*, 27: 415-424.
- Manly, B. F., y M. J. Parr. 1968. A new method of estimating population size, survivorship, and birth-rate from capture-recapture data. *Transactions Society Britain Entomology*, 18: 81-89.
- Marten, G. G. 1970. A regression method for mark-recapture estimation of population size with unequal catchability. *Ecology*, 51: 291-295.
- Martof, B. S. 1953. Territoriality in the green frog *Rana clamitans*. *Ecology*, 34: 165-174.
- Montgomery, W. I. 1987. The application of capture-mark-recapture methods to enumeration of small mammal populations. Pp. 25-57, *en: Mammal*

- Population Studies. (E. Harris, ed.). Zoological Society of London Symposia. núm. 58.
- Newson, J., y D. Chitty. 1962. Haemoglobin levels, growth and survival in two *Microtus* populations. *Ecology*, 43: 733-738.
- Nichols, J. D., y K. H. Pollock. 1983. Estimation methodology in contemporary small mammals capture-recapture studies. *J. Mamm.* 64: 253-260.
- O'Connell, M. 1982. Population biology of North and South American grassland rodents: A comparative review. Pp. 167-185, *en*: *Mammalian Biogeography in South America*. (M. A. Mares y H. H. Genoways, eds.). Volume 6, Special Publication Series. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Linesville.
- Otis, D. L., K. P. Burnham, G. C. White y D. R. Anderson. 1978. Statical inference from capture-data on closed animal population *Wildlife Monographs*, 62: 1-135.
- Pollock, K. H. 1975. A K-sample tag-recapture model allowing for unequal survival and catchability. *Biometrika*, 37: 521-529.
- . 1982. A capture-recapture sampling design robust to unequal catchability. *Journal of Wildlife Management*, 46: 752-757.
- Pollock, K. H., y M. C. Otto. 1983. Robust estimation of population size in closed animal population from capture-recapture experiments. *Biometrics*, 39: 1035-1040.
- Pollock, K. H., J. D. Nichols, C. Brownie y J. E. Hines. 1989. Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs*, 107: 1-97.
- Robson, D. B. 1969. Mark-recapture methods of population estimation. Pp. 120-140, *en*: *New Developments in Survey Sampling* (L. Johnson y H. Smith, eds.). John Wiley and Sons, Inc. Nueva York, 723 pp.
- Robson, D. B., y W. D. Young. 1971. Statistical analysis of reported tag-recaptures in the harvest from an exploited population. *Biometrics Unit Report BU-369-M*, Cornell Univ. Ithaca, N. Y. 15 pp.
- Sánchez-Cordero, V. 1993. Estudio poblacional de la rata espinosa *Heteromys desmarestianus* en una selva húmeda de Veracruz, México. Págs. 301-316, *en*: *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México* (R.A. Medellín y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. México, D. F.
- Sánchez-Cordero, V., y M. Canela-Rojo. 1991. Estudio poblacional de roedores en un bosque de pino del Eje Transversal Mexicano, *en*: *Contribuciones Mastozoológicas: Volumen en Honor a Bernardo Villa Ramírez* (F. A. Cervantes, ed.). Anales Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ser. Zool., 62: 319-340. México, D. F.
- Sánchez-Cordero, V., y T. H. Fleming. 1993. Ecology of tropical heteromyids. Págs. 596-617, *en*: *Biology of the Family Heteromyidae* (H. H. Genoways y J. H. Brown, editores). Special Publ. American Society of Mammalogists, 10: 1-719.

- Schnabel, Z. E. 1938. The estimation of the total fish population of the lake. The Amer. Math. Mon., 45: 348-352.
- Schumacher, F. X., y R. N. Eschmeyer. 1943. The estimates of the size of a population. Ann. Math. Stat., 39: 1057-1068.
- Seber, G. A. F. 1962. The multi-sample single recapture census. Biometrika, 49: 339-49.
- . 1965. A note on a multiple recapture census. Biometrika, 52: 249-259.
- . 1982. The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters. Griffin and Company, Ltd, London, 506 pp.
- . 1986. A review of estimating animal abundance. Biometrics, 42: 267-292.
- Skalski, J. R., D. S., Robson, y M. A. Simmons. 1983. Comparative census procedures using single mark-recapture methods. Ecology, 64: 752-760.
- Tanaka, R. 1980. Controversial problems in advanced research on estimating populations densities of small rodents. Research Population Ecology Suppl., 2: 1-67.
- Tanaka, R., y M. Kanamori. 1967. New regression formula to estimate the whole population for recapture-addicted small mammals. Research Population Ecology, 9: 83-94.
- White, G. C., D. R. Anderson, K. P. Burnham y D. L. Otis. 1982. Capture recapture and removal methods for sampling closed population report. LA-8787-ERP. Los Alamos National Laboratory, Los Alamos. Nuevo México. 235 pp.
- Wilson, K. R., y D. R. Anderson. 1985. Evaluation of a density estimator based on a trapping web and distance sampling theory. Ecology, 66: 1185-1194.
- Zar, J. H. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall. Englewood Cliffs, Nueva Jersey. 620 pp.

Observaciones sobre mamíferos terrestres de algunas islas del Golfo de California

Cornelio Sánchez Hernández*
Salvador Santillán Alarcón**
e Ismael Anaya Calvo**

Resumen

El trabajo aporta observaciones de 287 ejemplares de mamíferos, de 23 *taxa* endémicos, obtenidos durante dos expediciones realizadas en mayo de 1975 y junio y julio de 1979 a nueve islas del Golfo de California. Las islas son de origen volcánico y topografía accidentada, con clima desértico y régimen de lluvias de verano; la vegetación es de matorral desértico espinoso con cactáceas. Para los mamíferos se indican observaciones sobre su hábitat y sus condiciones reproductoras. En la isla San José no logramos capturar *Dipodomys insularis*, probablemente debido a su extinción. Se registra por primera vez la presencia de *Bassariscus astutus insulicola* en la isla Santa Catalina.

Abstract

287 specimens of 23 endemic *taxa* were captured in May, 1975, and June and July, 1979, on some Islands in the Gulf of California. The Islands are of volcanic origin, and variable in topography. The climate is typical of arid deserts with summer rainy seasons, and the vegetation is desert thorny shrub, dominated by cacti. Dates on habitat, and reproductive activity during spring and summer are reported for each taxon. The absence of *Dipodomys insularis* on San Jose Island may be due to its extinction. The presence of one skull of *Bassariscus astutus* is the first report from Saint Catalina Island.

Las islas del Golfo de California se caracterizan por el alto endemismo de numerosas especies o subespecies de mamíferos, a pesar de lo cual el conocimiento se limita a su descripción taxonómica y al establecimiento de sus relaciones con las especies de la península o del continente, y se desconocen por completo aspectos básicos de su reproducción y biología.

Por lo anterior, el objetivo de este trabajo es aportar información descriptiva y algunos aspectos ecológicos de los mamíferos terrestres de nueve islas del Golfo de California.

* Instituto de Biología-UNAM.

** Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Facultad de Ciencias.

Material y métodos

Las observaciones se basan en 287 especímenes obtenidos durante dos expediciones que se realizaron del 9 al 21 de mayo de 1975, y del 26 de junio al 10 de julio de 1979. Las islas visitadas son: Cerralvo, Carmen, Danzante, Espíritu Santo, Monserrat, San José, San Esteban, Santa Catalina y San Ildefonso, aunque en esta última no se capturó ningún ejemplar, por lo que no se considera en los análisis.

Los especímenes se capturaron con trampas Sherman, Victor, y armas de fuego. Fueron medidos, pesados, y preparados para colección científica. Cuando sólo se tuvo un ejemplar las medidas se citan en el texto, y de dos a más en el cuadro 1, se miden en milímetros y se pesan en gramos. La edad se estableció por la coloración del pelo, el tamaño y la condición reproductora. En las hembras, se consideró el desarrollo de las glándulas mamarias y la presencia o ausencia de embriones; en los machos, el tamaño y posición de los testículos. Del saco embrionario y de los testículos, se da el promedio de la longitud y la anchura, y entre paréntesis el valor mínimo y máximo. La asignación sistemática de las especies es acorde con Hall (1981) y Lawlor (1971b).

Aspectos biogeográficos: La teoría de biogeografía de islas, de Mac Arthur y Wilson (1967), está relacionada con: 1) la dinámica natural del equilibrio; 2) la relación entre el número de especies y el tamaño de la isla; 3) el efecto de distancia desde la fuente de inmigrantes. En esta parte del trabajo hacemos referencia a las dos últimas características. Para el cálculo de la relación de especies y el área se utilizó la ecuación

$$S = CA^z$$

donde S es el número de especies, A es el área de la isla, C es una constante que varía entre los *taxa* y de acuerdo con la unidad de área medida; z es un parámetro que establece la pendiente de la recta de regresión, ajustada a datos logarítmicos.

Para el cálculo de la relación entre el número de especies y la distancia de la isla con respecto al continente, se utilizó el método de regresión lineal y análisis de varianza.

La información sobre el área y la distancia de las islas con respecto a la península se obtuvo del trabajo de Soule y Sloan (1966) y se muestra en el cuadro 2; la lista de especies de cada isla se recopiló de Hall (1981) y de literatura especializada (cuadro 3).

Descripción del área de estudio

Las islas del Golfo de California se encuentran entre los 24°10' de latitud norte y los 109°50' de longitud oeste (Cerralvo), y los 28°10' de latitud norte,

Cuadro 1

MEDIDAS SOMÁTICAS Y CRANEALES DE LOS ESPECÍMENES

Var	Pro	Des Est	Min	Max	N	Pro	Des Est	Min	Máx	N
		Hembras						Machos		
<i>Sylvilagus mansuetus</i>										
LM	63.2	1.4	62.2	64.2	2					
AC	31.2	0.7	30.7	31.7	2					
ACC	22.9	0.9	22.3	23.6	2					
HMD	11.5	0.5	11.2	11.9	2					
LN	26.4	0.4	26.2	26.7	2					
<i>Lepus californicus sheldoni</i>										
LT						476.5	4.9	473.0	480.0	2
CV						78.5	4.9	75.0	82.0	2
CV						108.0	2.8	106.0	110.0	2
O						120.0	1.4	119.0	121.0	2
<i>Lepus insularis</i>										
LT	585.0	21.2	570.0	600.0	2	571.3	24.6	550.0	595.0	4
CV	76.5	14.8	66.0	87.0	2	77.5	16.2	64.0	98.0	4
CV	112.5	3.5	110.0	115.0	2	122.3	2.5	120.0	125.0	3
O	115.0	1.4	114.0	116.0	2	117.5	6.4	110.0	125.0	4
LM	96.3	1.6	95.1	97.4	2	96.0	1.2	95.1	96.8	2
AC	43.1	0.4	42.8	43.4	2	44.1	1.3	42.9	45.5	2
AI	26.9	0.1	26.8	27.0	2	24.6	1.5	23.1	26.0	2
ACC	30.2	0.3	30.0	30.4	2	30.9	0.2	30.7	31.0	2
HMD	16.6				1	15.6	1.4	14.1	16.8	2
LN	39.5	0.8	38.9	40.0	2	38.2	1.7	36.3	39.2	2
<i>Perognathus baileyi fornicatus</i>										
LT	192.7	4.6	190.0	198.0	3	196.7	7.6	185.0	210.0	7
CV	106.7	9.0	98.0	116.0	3	106.6	4.0	103.0	115.0	7
PT	25.7	0.6	25.0	26.0	3	25.1	0.9	24.0	26.0	7
O	10.0	0.0	10.0	10.0	3	9.6	0.5	9.0	10.0	7
P	22.7	2.1	21.0	25.0	3	22.6	1.9	21.0	26.0	7
LM	29.2	0.5	29.0	30.0	3	29.2	0.8	28.0	31.0	7
AC	15.4	0.2	15.0	16.0	3	15.2	0.4	15.0	16.0	4
AI	6.7	0.1	7.0	7.0	3	6.7	0.1	7.0	7.0	6
ACC	14.5	0.1	14.0	15.0	3	14.4	0.3	14.0	15.0	7
HMD	4.0	0.1	4.0	4.0	3	4.1	0.1	4.0	4.0	7
LN	11.2	0.1	11.0	11.0	3	11.1	0.6	10.0	12.0	7

Cuadro 1 (continuación)

Var	Pro	Des Est	Mín	Max	N	Pro	Des Est	Mín	Máx	N
		Hembras						Machos		
<i>Perognathus arenarius siccus</i>										
LT	167.3	1.5	166.0	169.0	4	182.8	7.1	174.0	189.0	4
CV	92.8	3.5	91.0	98.0	4	97.6	6.1	92.0	105.0	5
PT	22.5	0.6	22.0	23.0	4	22.8	0.7	22.0	23.0	6
O	6.8	0.5	6.0	7.0	4	6.8	0.4	6.0	7.0	5
LM						25.8	0.7	25.1	26.5	3
CI						6.0	0.3	5.6	6.3	4
ACC						13.0	0.2	12.9	13.3	3
HMD						3.3				1
LN						9.8	0.6	9.3	10.4	3
<i>Perognathus spinatus occultus</i>										
LT	174.3	7.6	160.0	182.0	9	168.1	11.9	146.0	185.0	11
CV	97.6	4.6	90.0	104.0	9	96.4	9.1	85.0	110.0	11
PT	21.8	1.4	20.0	25.0	9	21.5	1.5	19.0	24.0	13
O	7.9	1.1	7.0	10.0	9	8.2	1.0	7.0	10.0	12
P	13.3	2.4	9.0	17.0	9	12.8	2.5	8.0	19.0	13
LM						25.2	0.4	25.0	26.0	4
AC						12.6	0.4	12.0	13.0	4
AI						6.6	0.4	6.0	7.0	5
ACC						12.3	0.3	12.0	13.0	5
HMD						3.6	0.2	3.0	4.0	6
LN						9.2	0.6	8.0	10.0	5
<i>Perognathus s. seorsus</i>										
LT	176.4	7.6	163.0	184.0	11	181.0	11.7	155.0	200.0	18
CV	96.9	8.6	74.0	107.0	11	100.0	6.7	87.0	115.0	18
PT	28.2	18.9	21.0	91.0	13	23.0	1.0	21.0	25.0	22
O	8.8	1.1	6.0	10.0	12	8.8	0.9	7.0	10.0	21
P	12.9	2.0	10.0	17.0	13	14.5	2.2	9.0	17.0	22
LM	24.6	1.1	23.0	26.0	7	25.7	0.4	25.0	26.0	7
AC	12.2				1	12.8				1
AI	6.4	0.4	6.0	7.0	7	6.5	0.1	6.0	7.0	9
ACC	12.2	0.3	12.0	13.0	7	12.5	0.1	12.0	13.0	8
HMD	3.6	0.1	3.0	4.0	6	3.8	0.2	4.0	4.0	9
LN	9.6	0.2	9.0	10.0	7	9.3	0.3	9.0	10.0	9
<i>Perognathus s. bryanti</i>										
LT	197.5	3.5	195.0	200.0	2	207.2	15.1	178.0	230.0	9
CV	115.0	7.1	110.0	120.0	2	119.7	11.7	97.0	133.0	9
PT	22.5	0.7	22.0	23.0	2	23.2	3.5	15.0	26.0	9
O	10.5	0.7	10.0	11.0	2	9.1	0.9	7.0	10.0	9
P	18.5	0.1	18.0	19.0	2	19.3	3.3	16.0	25.0	9

Cuadro 1 (continuación)

Var	Pro	Des Est Hembras	Mín	Max	N	Pro	Des Est Machos	Mín	Máx	N
<i>Perognathus s. lambi</i>										
LT	182.3	2.5	180.0	185.0	3	185.7	17.6	152.0	196.0	6
CV	97.3	10.8	85.0	105.0	3	104.8	11.0	86.0	114.0	6
PT	21.0	1.0	20.0	22.0	3	20.8	1.0	19.0	22.0	8
O	9.0	0.0	9.0	9.0	2	9.4	0.9	8.0	11.0	7
<i>Peromyscus eua carmeni</i>										
LT	190.9	10.8	172.0	210.0	23	187.7	7.5	173.0	200.0	37
CV	108.1	6.3	98.0	120.0	23	107.4	5.2	94.0	117.0	38
PT	20.7	1.3	19.0	24.0	23	20.6	1.7	19.0	28.0	40
O	17.7	1.3	15.0	21.0	21	18.1	2.1	13.0	28.0	39
P	14.7	2.4	11.0	21.0	23	14.2	2.1	10.0	18.0	40
LM	25.2	1.7	24.0	29.0	9	24.6	0.7	24.0	26.0	16
AC	12.3	0.3	12.0	13.0	7	12.4	0.4	12.0	13.0	14
AI	3.9	0.1	4.0	4.0	10	4.0	0.1	4.0	4.0	17
ACC	11.2	0.3	11.0	12.0	10	11.3	0.3	11.0	12.0	16
HMD	3.8	0.1	4.0	4.0	10	3.7	0.1	3.0	4.0	17
LN	8.9	0.4	8.0	9.0	10	9.0	0.3	8.0	10.0	17
<i>Peromyscus eremicus cinereus</i> [*]										
LT	185.5	2.1	184.0	187.0	2					
CV	109.5	3.5	107.0	112.0	2					
PT	17.0	0.0	17.0	17.0	2					
O	17.0	1.4	16.0	18.0	2					
P	12.6	3.4	10.0	15.0	2					
<i>Peromyscus e. insulicola</i>										
LT	176.7	11.4	162.0	196.0	6	177.4	5.7	170.0	185.0	5
CV	94.7	8.9	87.0	112.0	6	94.8	3.1	91.0	98.0	5
PT	17.5	1.1	16.0	19.0	6	18.2	0.8	17.0	19.0	5
O	18.7	0.8	18.0	20.0	6	18.0	0.7	17.0	19.0	5
LM	24.8	0.2	25.0	25.0	2					
AC	12.1	0.1	12.0	12.0	2					
AI	3.8	0.1	4.0	4.0	4					
ACC	11.7	0.3	11.0	12.0	3					
HMD	3.4	0.2	3.0	4.0	4					
LN	9.0	0.1	9.0	9.0	4					

Cuadro 1 (continuación)

Var	Pro	Des Est Hembras	Mín	Max	N	Pro	Des Est Machos	Mín	Máx	N
<i>Peromyscus e. avius</i>										
LT	189.8	11.3	176.0	202.0	5	180.0	14.7	162.0	192.0	5
CV	98.2	5.1	92.0	104.0	5	94.0	11.3	81.0	106.0	5
PT	19.0	1.0	18.0	20.0	5	19.6	1.1	18.0	21.0	5
O	17.0	1.2	16.0	19.0	5	15.4	1.9	12.0	17.0	5
LM	25.1	0.1	25.0	25.0	2	25.4	0.4	25.0	26.0	2
AI	3.8	0.1	4.0	4.0	3	3.9	0.3	4.0	4.0	3
ACC	11.3				1	11.8	0.4	12.0	12.0	2
HMD	3.6	0.1	4.0	4.0	3	3.8	0.2	4.0	4.0	3
LN	8.4	0.5	8.0	9.0	3	8.5	0.7	8.0	9.0	3
<i>Peromyscus caniceps</i>										
LT	198.5	10.5	180.0	220.0	16	197.2	11.9	170.0	210.0	13
CV	110.3	6.8	100.0	124.0	16	107.0	7.3	87.0	115.0	13
PT	20.4	0.6	20.0	22.0	17	20.5	0.7	20.0	22.0	14
O	18.0	0.8	16.0	20.0	16	17.9	0.7	17.0	19.0	14
P	21.1	2.8	16.0	25.0	17	21.4	2.5	15.0	24.0	14
LM	25.9	0.6	25.0	27.0	17	25.8	0.7	25.0	27.0	12
AC	13.1	0.2	13.0	14.0	16	13.2	0.3	13.0	14.0	12
AI	4.1	0.1	4.0	4.0	17	4.0	0.1	4.0	4.0	13
ACC	11.7	0.4	11.0	13.0	17	11.6	0.2	11.0	12.0	12
HMD	3.7	0.1	4.0	4.0	17	3.7	0.2	3.0	4.0	13
LN	9.3	0.4	9.0	10.0	17	9.4	0.4	9.0	10.0	13
<i>Peromyscus stephani</i>										
LT	201.0	8.5	195.0	207.0	2	193.5	2.1	192.0	195.0	2
CV	105.0	7.1	100.0	110.0	2	122.5	10.6	115.0	130.0	2
PT	21.5	0.7	21.0	22.0	2	21.0	1.4	20.0	22.0	2
O	18.0	0.0	18.0	18.0	2	14.5	0.7	14.0	15.0	2
P	31.0				1					
<i>Neotoma lepida nudicauda</i>										
LT	267.5	24.8	250.0	285.0	2					
CV	113.5	9.2	107.0	120.0	2					
PT	35.0	0.0	35.0	35.0	2					
O	29.5	0.7	29.0	30.0	2					
P	113.0	35.4	88.0	138.0	2					

Cuadro 1 (continuación)

Var	Pro	Des Est	Mín	Max	N	Pro	Des Est	Mín	Máx	N
			Hembras					Machos		
<i>Neotoma l. latirostra</i>										
LT	299.3	9.8	288.0	305.0	3	328.7	13.3	314.0	340.0	3
CV	140.0	7.9	131.0	146.0	3	37.7	1.2	37.0	39.0	3
PT	35.7	1.2	35.0	37.0	3	148.0	2.7	145.0	150.0	3
O	28.3	0.6	28.0	29.0	3	31.0	2.7	29.0	34.0	3
P	150.1	2.7	147.0	152.0	3	206.9	50.3	153.0	253.0	3
LM	40.9	0.8	40.0	42.0	3	44.0	1.5	43.0	46.0	3
AC	21.4	0.5	21.0	22.0	3	22.5	0.9	22.0	23.0	3
AI	5.2	0.2	5.0	5.0	3	5.7	0.2	6.0	6.0	3
ACC	16.9	0.5	16.0	17.0	3	17.1	0.1	17.0	17.0	3
HMD	8.7	0.2	9.0	9.0	3	9.2	0.6	9.0	10.0	2
LN	15.6	0.3	15.0	16.0	3	16.8	0.9	16.0	18.0	3
<i>Neotoma l. perpallida</i>										
LT	341.0	2.7	339.0	344.0	3					
CV	169.0	4.6	164.0	173.0	3					
PT	34.7	1.5	33.0	36.0	3					
O	32.0	2.6	29.0	34.0	3					
P	179.4	4.6	176.7	184.8	3					
LM	43.3	1.2	42.0	44.2	3					
AC	22.0	1.1	20.7	22.7	3					
ACC	17.2	0.2	17.0	17.4	3					
HMD	8.6	0.2	8.4	8.8	3					
LN	17.1	1.6	15.5	18.7	3					
<i>Neotoma l. vicina</i>										
LT	303.2	17.9	275.0	335.0	11	319.1	22.2	295.0	365.0	9
CV	136.6	8.7	123.0	150.0	11	147.8	12.2	135.0	173.0	9
PT	32.2	1.3	30.0	34.0	12	33.8	1.4	31.0	36.0	9
O	29.2	1.5	27.0	32.0	12	30.6	1.9	29.0	34.0	9
LM	40.9	1.8	39.0	44.0	4	41.4	1.6	40.0	43.0	3
AC	20.4	0.7	20.0	22.0	7	21.3	1.1	20.0	23.0	6
AI	5.5	0.3	5.0	6.0	7	5.8	0.2	6.0	6.0	6
ACC	16.9	0.4	17.0	17.0	4	17.2	0.8	17.0	18.0	3
HMD	8.4	0.1	8.0	9.0	7	8.5	0.2	8.0	9.0	6
LN	14.9	0.9	14.0	17.0	7	15.3	0.9	14.0	17.0	6

Var (variable); Pro (promedio); Des Est (desviación estándar); Mín (mínimo); Máx (máximo); N (número). Longitud total (LT); cola vertebral (CV); pata trasera (PT); oreja desde la escotadura (O) y peso, (P); longitud mayor del cráneo (LM); anchura cigomática (AC); constricción interorbital (CI); anchura caja craneal (ACC); hilera mandibular de dientes (HMD); longitud de los nasales (LN).

Cuadro 2

CARACTERÍSTICAS Y NÚMERO DE ESPECIES DE ALGUNAS ISLAS DEL GOLFO DE CALIFORNIA

<i>Isla</i>	<i>Área km²</i>	<i>Distancia a la península (km)</i>	<i>Número de especies</i>
San Ildefonso	2.6	10.186	0
Danzante	4.9	4.630	2
Montserrat	19.4	12.964	2
San Esteban	43.0	34.262	1
Santa Catalina	43.0	24.076	2
Espíritu Santo	99.0	7.40	6
Carmen	151.0	5.556	4
Cerralvo	163.0	9.260	2
San José	194.0	5.556	7

Cuadro 3

MAMÍFEROS TERRESTRES DE ALGUNAS ISLAS DEL GOLFO DE CALIFORNIA

<i>Especie</i>	<i>Est</i>	<i>Car</i>	<i>Dan</i>	<i>Mon</i>	<i>Cat</i>	<i>Jos</i>	<i>Esp</i>	<i>Cer</i>
<i>Sylvilagus mansuetus</i>						X		
<i>Lepus californicus sheldoni</i>		X						
<i>Lepus insularis</i>							X	
<i>Ammospermophilus insularis</i>							X	
<i>Perognathus baileyi fornicatus</i>				X				
<i>Perognathus arenarius siccus</i>								X
<i>Perognathus spinatus occultus</i>		X						
<i>Perognathus spinatus seorsus</i>			X					
<i>Perognathus spinatus bryanti</i>						X		
<i>Perognathus spinatus lambi</i>							X	
<i>Dipodomys insularis</i>						X		
<i>Peromyscus eva carmeni</i>		X						
<i>Peromyscus eremicus cinereus</i>						X		
<i>Peromyscus eremicus insulicola</i>							X	
<i>Peromyscus eremicus avius</i>								X
<i>Peromyscus caniceps</i>				X				
<i>Peromyscus slevini</i>					X			
<i>Peromyscus stephani</i>	X							
<i>Neotoma lepida nudicauda</i>		X						
<i>Neotoma lepida latirostra</i>			X					
<i>Neotoma lepida perpallida</i>						X		
<i>Neotoma lepida vicina</i>							X	
<i>Bassariscus astutus insulicola</i>					X	X		
<i>Bassariscus astutus saxicola</i>								X
<i>Odocoileus hemionus peninsulæ</i>						X		

Est = San Esteban; Car = Carmen; Dan = Danzante; Mon = Montserrat; Cat = Santa Catalina; Jos = San José; Esp = Espíritu Santo; Cer = Cerralvo.

y los 112°56' de longitud oeste (San Esteban). Son de origen volcánico, con topografía accidentada, en algunas partes alcanzan hasta los 760 msnm. Se cree que algunas islas estuvieron unidas por un puente terrestre en el pospleistoceno, y que quedaron separadas a diferente tiempo desde hace 14000 años (Wilcox, 1978). Las variaciones en la cobertura y tamaño de la vegetación dependen del área, de la distancia a la península, de la cantidad y distribución de la precipitación, del tiempo de origen, la latitud, la topografía y la profundidad del suelo, siendo más alta y densa en los planos y las orillas de arroyos y cañadas.

De acuerdo con García (1987), el clima es BW (h) hw (x') (e'), denominado como desértico seco, con régimen de lluvias en verano, y porcentaje de lluvias invernal mayor de 10.2 mm respecto a la anual. La temperatura media anual es mayor de 22°C; enero es el mes más frío y agosto el más caliente.

El tipo de vegetación que predomina es matorral desértico espinoso (Leopold, 1950; Miranda y Hernández, 1963). Las especies de plantas están relacionadas con las de la costa de la península, y con las del continente más cercano; varían su número desde 32 en San Ildefonso hasta 168 en Espíritu Santo (Cody *et al.*, 1983).

Resultados

El material estudiado pertenece a cuatro órdenes, seis familias y 23 especies.

Sylvilagus mansuetus Nelson, 1907

Especímenes examinados: Isla San José, 4. Fueron capturados en junio durante el día, sobre las partes planas y los arroyos cercanos a las playas; son abundantes y aparentemente muy confiados, porque dejaban que nos acércamos sin tratar de escapar. Son tres hembras adultas y un macho. Una de las hembras tenía dos embriones cubiertos de pelo, que medían 99.5 X 18 mm; las otras dos eran sexualmente inactivas. El macho tenía los testículos en el abdomen de 19 X 5 mm. Medidas craneales de un macho: LM, 55.6; AC, 29.3; ACC, 22.9; HMD, 10.5; LN, 23.1

Lepus californicus sheldoni Burt, 1933

Especímenes examinados: Isla del Carmen, 2. Son machos adultos con los testículos en el abdomen. Fueron capturados en mayo durante el día, en lugares planos cercanos a las playas, donde las liebres se observan frecuentemente entre los matorrales. Medidas craneales de un macho: LM, 88.3; AC, 40.0; CI, 27.7; ACC, 30.9; HMD, 15.8; LN, 34.0.

Lepus insularis Bryant, 1891

Especímenes examinados: Isla Espíritu Santo, 6. Tres son machos adultos con los testículos escrotados, de 31.3 X 12.7 (30 X 10; 33 X 15); un subadulto, con los testículos en el abdomen; dos son hembras adultas, una lactante y la otra sexualmente inactiva. Fueron capturados durante el día entre los matorrales cercanos a las playas, en el mes de mayo.

Amмосpermophilus insularis Nelson y Goldman, 1909

Especímenes examinados: Isla Espíritu Santo, 3. Dos son hembras, una adulta inmadura y la otra subadulto; un macho adulto representado sólo por su piel, tenía los testículos ocupando el abdomen. Su captura se realizó en el mes de mayo entre los matorrales, cactáceas y en los valles cercanos a la zona de manglar. Medidas somáticas de una hembra y un macho: LT, 215, 200; CV, 72, 70; PT, 34, 30; O, 14, 10. Craneales de una hembra: LM, 39.1; AC, 23.9; AI, 9.2; ACC, 19.2; HMD, 6.2; LN, 12.4. Las medidas somáticas de nuestros especímenes son más pequeñas que las del tipo.

Perognathus baileyi fornicatus Burt, 1932

Especímenes examinados: Isla Monserrat, 10. Son siete machos y tres hembras subadultas, fueron capturados en mayo en lugares donde predominaban las cactáceas.

Perognathus arenarius siccus Osgood, 1907

Especímenes examinados: Isla Cerralvo, 12. Ocho son machos, seis adultos con los testículos escrotados que miden 7.6 X 3.5 (6 X 2 a 9 X 5) y dos jóvenes. De las hembras, una tenía dos embriones, uno en cada útero de 7 X 4 mm; las tres restantes eran jóvenes. Banks (1964) cita una hembra con dos embriones en mayo. Fueron capturados en mayo, entre las cactáceas y matorrales. Medidas craneales de una hembra: LM, 26.0; CI, 5.9; ACC, 12.7; HMD, 3.4; LN, 9.4.

Perognathus spinatus occultus Nelson, 1912

Especímenes examinados: Isla del Carmen, 22. Fueron capturados en mayo y julio, en lugares planos donde predominan las cactáceas y los arbustos. De once obtenidos en mayo, una es hembra lactante y diez machos, siete con los testículos escrotados de 8 X 5 (6 X 3 a 9 X 6) y tres con los testículos abdominales. Los de julio son tres machos y ocho hembras, cinco inmaduras y tres con embriones; una con un embrión de 2 X 2, otra con dos embriones de 20, y la tercera con tres embriones de 3 X 3; la implantación fue en el útero

izquierdo en el 66.6 por ciento de los casos. Tres machos con los testículos escrotados de 8 X 4 (6 X 4 a 12 X 4). Medidas craneales de una hembra; LM, 25.3; AC, 12.8; AI, 6.6; ACC, 12.1; HMD, 3.5; LN, 9.8.

Perognathus spinatus seorsus Burt, 1932

Especímenes examinados: Isla Danzante, 37. Son 24 machos y 13 hembras. De los machos, tres tenían los testículos escrotados de 5.5 X 3 (4 X 3 a 7 X 3); seis con testículos abdominales de 5.1 X 2.5 (4 X 2 a 10 X 5); y siete con los testículos inguinales de 4.71 X 2.14 (3 X 2 a 5 X 3), ocho carecen de datos. De 13 hembras, diez son adultas sin aparente actividad reproductora y tres subadultas. Fueron capturados en mayo, en las partes planas y cercanas a la playa, donde abundan los matorrales y cactáceas; condiciones semejantes han sido señaladas por Burt (1932).

Perognathus spinatus bryanti Merriam, 1894

Especímenes examinados: Isla San José, 12. Son nueve machos y tres hembras; de los machos, siete tenían los testículos escrotados de 8.3 X 5.0 (6 X 4 a 10 X 9); y dos con los testículos en el abdomen. De tres hembras, dos estaban preñadas, una con tres embriones 20 X 10 y otra con cuatro embriones de 15 X 10. La implantación en el 58 por ciento de los casos fue en el útero izquierdo. Fueron capturados en junio.

Perognathus spinatus lambi Benson, 1930

Especímenes examinados: Isla Espíritu Santo, 11. Ocho son machos, tres con testículos escrotados de 8 X 4 (8 X 3 a 8 X 5), tres con testículos inguinales de 7 X 3.3 (6 X 3 a 8 X 4); uno es joven, y uno sin datos. Las tres hembras son inmaduras. Fueron capturados en mayo. Medidas craneales de un macho y una hembra: LM, —, 25.1; AI, 6.8, 6.7; ACC, 12.2, —; HMD, 3.4, 3.5; LN, 9.4, 9.6.

Peromyscus eva carmeni Townsend, 1912

Especímenes examinados: Isla del Carmen, 69. Fueron capturados en lugares rocosos, situados entre los valles y laderas de los cerros, 60 en mayo, y 9 en julio. Los de mayo son 23 hembras, tres con dos embriones, uno en cada útero que medían 7.7 X 5 (6 X 4 a 10 X 5); una lactando; una joven y 18 inmaduras, y 37 machos, 16 con los testículos escrotados de 5.9 X 3 (5 X 3 a 7 X 3), tres con testículos inguinales de 5.3 X 3.3 (5 X 3 a 6 X 4) y 16 con los testículos abdominales. De los capturados en julio cinco son hembras, dos sexualmente inactivas y tres preñadas, una tenía dos embriones de 1.5, otra con tres embriones de 22 X 15 y la tercera con tres embriones de 4 X 5. La implantación fue en el útero izquierdo en el 75 por ciento de los casos. Los tres machos

tenían los testículos abdominales. Lawlor (1971b) considera que esta especie es descendiente de *Peromyscus eremicus*.

Peromyscus eremicus cinereus Hall, 1931

Especímenes examinados: Isla San José, 2. Son hembras adultas, capturadas en junio. Una tiene dos embriones de 2 mm, y la otra dos embriones de 7 mm; la implantación en el 75 por ciento de los casos fue en el útero izquierdo.

Peromyscus eremicus insulicola Osgood, 1909

Especímenes examinados: Isla Espíritu Santo, 11. Seis son hembras, tres sin embriones y tres subadultas. Cinco son machos, uno con testículos inguinales de 9 X 3 y cuatro con los testículos escrotados de 7 X 3.7 (5 X 3 a 9 X 6). Fueron capturados en mayo.

Peromyscus eremicus avius Osgood, 1909

Especímenes examinados: Isla Cerralvo, 10. Cuatro son machos adultos, con los testículos escrotados de 6.6 X 3.6 (5.0 X 3.0 a 10.0 X 5.0). Seis hembras adultas, una con cuatro embriones de 6 X 4, y una con dos embriones de 4 X 2, una lactante, y tres inactivas sexualmente. En el 66.7 por ciento de los casos la implantación fue en el útero izquierdo. Los especímenes fueron capturados en mayo. Banks (1964) cita hembras con embriones en mayo y lactantes en junio; machos con testículos escrotados en mayo y junio; subadultos en octubre y noviembre y juveniles en mayo, y señala que la actividad reproductora podría continuar esporádicamente en los meses de otoño.

Peromyscus caniceps Burt, 1932

Especímenes examinados: Isla Monserrat, 31. Son 17 hembras inmaduras y 14 machos; uno es subadulto, y 13 adultos con testículos abdominales. Se capturaron en mayo entre los arbustos y rocas, en lugares planos o accidentados. Lawlor (1971b) considera a esta especie como descendiente de *Peromyscus eremicus*.

Peromyscus slevini Mailliard, 1924

Especímenes examinados: Isla Santa Catalina, 2. Son hembras adultas con tres embriones de 25 X 8.5, capturadas en julio. Medidas somáticas de una hembra: LT, 240; CV, 127; PT, 24; O, 21; P, 41. Carleton (1989) concuerda con Lawlor (1983) al considerar que esta especie tiene un origen temprano y proviene del grupo ancestral *maniculatus* y que podría ser la excepción al

patrón prevalente, al considerar que los *taxa* de las islas han sido originados de la tierra más cercana.

Peromyscus stephani Townsend, 1912

Especímenes examinados: Isla San Esteban, 6. Son dos machos con testículos escrotados de 12 X 7 y 12 X 6; y cuatro hembras adultas, una lactante a término, tres preñadas, una con dos embriones de 20 X 15, y dos con tres de 6, y de 18 X 4, respectivamente. En el 75 por ciento de los casos la implantación fue en el útero izquierdo. Fueron capturados en julio. Lawlor (1971a) y Avise *et al.* (1974), señalan que esta especie pertenece al grupo *boylii*, y que arribó por el Este en el Pleistoceno y pudo haber actuado como una barrera biológica para la dispersión de formas del grupo *eremicus*.

Neotoma lepida nudicauda Goldman, 1905

Especímenes examinados: Isla del Carmen, 2. Son dos hembras, una subadulta y la otra adulta inmadura; protegen sus refugios con ramas secas amontonadas sobre el suelo, al pie de arbustos, o en lugares rocosos. Fueron capturadas en mayo.

Neotoma lepida latirostra Burt, 1932

Especímenes examinados: Isla Danzante, 6. Son tres hembras adultas sin embriones y tres machos adultos con los testículos en el abdomen. Es frecuente observar los sitios de refugio protegidos por varas y pedazos de ramas secas, amontonados sobre el suelo o troncos de arbustos cercanos a grietas del suelo. Condiciones similares han sido citadas por Burt (1932). Fueron capturados en mayo.

Neotoma lepida perpallida Goldman, 1909

Especímenes examinados: Isla San José, 4. Tres son hembras adultas sexualmente inactivas y una subadulta; fueron capturadas en junio. Sus refugios están cubiertos por ramas secas en las grietas de paredes rocosas, en las base de troncos huecos y ocasionalmente sobre las ramas de troncos o de arbustos.

Neotoma lepida vicina Goldman, 1909

Especímenes examinados: Isla Espíritu Santo, 23. Son 13 hembras, 11 inactivas sexualmente, y dos lactantes. De los 10 machos, siete son adultos, cinco con los testículos abdominales, uno con testículos escrotados de 14 X 5, y otro con testículos inguinales de 7 X 3. Los tres restantes son jóvenes. Los especímenes tienen sus refugios sobre el suelo, a los lados y sobre pequeñas

cactáceas o troncos de arbustos, que recubren con varas y desechos espinosos. Fueron capturados en mayo.

Bassariscus astutus insulicola Nelson y Goldman, 1909

Especímenes examinados: Isla San José, 1; Isla Santa Catalina, 1. Están representados por dos cráneos que se encontraron en cuevas poco profundas, en junio y julio respectivamente; no observamos individuos vivos, aunque vimos con frecuencia sus huellas en la arena y sus excretas en lugares rocosos. El cráneo proveniente de la isla Santa Catalina, es un nuevo registro; considerando su aislamiento geográfico y genético podría corresponder a una subespecie aún no descrita; sin embargo, por carecer de pieles y cráneos lo asignamos provisionalmente a este taxón.

Odocoileus hemionus peninsulae Lydiker, 1898

Especímenes examinados: Isla San José, 1. Representado por el cráneo de un espécimen que se encontraba muerto a la orilla de un arroyo, en junio. Esta especie fue vista frecuentemente entre el arroyo María Topolobampo y Punta Salinas. Huey (1964) señala que se desconoce su estado taxonómico, y que aparentemente ha sido introducido en tiempos recientes.

Consideraciones biogeográficas

La presencia de *Rattus* sp. en la isla San José y de *Felis domesticus* en San José, Santa Catalina y Cerralvo, se debe probablemente a que fueron introducidas por el hombre, por lo que no se consideran en el análisis biogeográfico.

En la figura 1 se observa la recta que se obtiene al graficar el logaritmo del área de las islas y del número de especies; la ecuación que representa a esta recta es la siguiente:

$$S = -0.0539 A^{0.2774}$$

Con $r = 0.5318$, $F = 2.3669$, $DF = 7$, $P < 0.17485$, que muestra que a medida que aumenta el área de la isla, aumenta el número de especies. El valor de z concuerda y se encuentra dentro de los límites citados para otras islas (Mac Arthur y Wilson, 1967).

La recta entre la distancia y el número de especies se representa en la figura 2, con la siguiente relación:

$$Y = -0.1191X + 4.7939$$

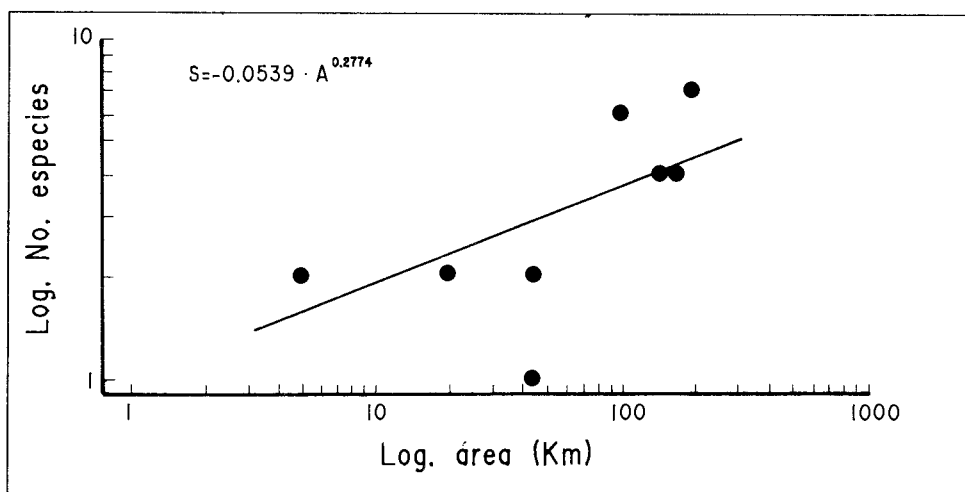


Figura 1. Relación entre el área y el número de especies.

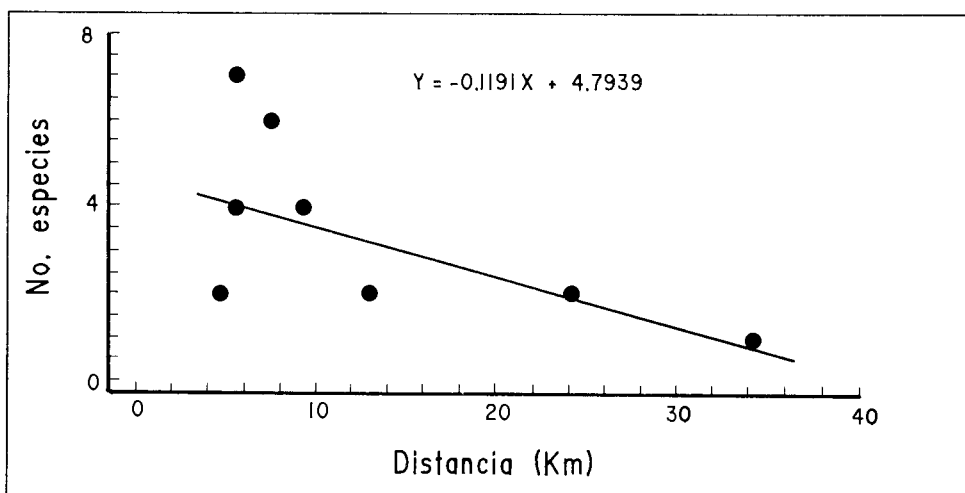


Figura 2. Relación entre la distancia y el número de especies.

Con $r = -0.5823$, $F = 3.0797$, $DF = 7$, $P < 0.1298$, que permite decir que a medida que aumenta la distancia entre las islas y el continente el número de especies disminuye, concordando con la teoría de Mac Arthur y Wilson (1967).

Discusión

Durante los viajes a las islas del Golfo de California se obtuvo el 92 por ciento de los *taxa* citados en la literatura; se reporta por primera vez la presencia de *Bassariscus astutus saxicola* en la isla Santa Catalina; la ausencia de *Dipodomys insularis* probablemente se deba a que su densidad es muy baja o que está extinta, como se ha señalado para *Peromyscus pembertoni* de la isla San Pedro Nolasco (Lawlor, 1983; Carleton, 1989).

Los lagomorfos y heterómidos fueron capturados principalmente en lugares planos con rocas, y vegetación achaparrada con cactáceas; por su parte, los cricetinos los observamos en terrenos rocosos, con arbustos y cactáceas. Los datos indican que la mayoría de estas especies se reproducen en parte de la primavera y que la reproducción podría continuarse en los meses de verano; Banks (1964) cita observaciones similares para roedores de la isla Cerralvo.

De acuerdo con Lawlor (1982), en las islas pequeñas el alimento podría ser más escaso que en las islas grandes, y predican que roedores con dieta especializada como *Perognathus* no deberían distribuirse en estas zonas, mientras que los de dieta generalista como *Peromyscus* podrían encontrarse en casi todas las islas.

Esto coincide con nuestros resultados, en los que se observa que las islas que tienen sólo una especie del orden Rodentia, ésta pertenece al género *Peromyscus*, mientras que en las islas que tienen dos especies siempre hay un especialista (*Perognathus*) y un generalista (*Peromyscus*); sólo en la isla Danzante no se encontró *Peromyscus*, y en su lugar se halla una especie de *Neotoma* de dieta generalista, que probablemente ocupa su nicho. En la isla San José se encontraron dos especies con dieta especializada (*Perognathus* y *Dipodomys*) y cinco generalistas; por ser la isla más grande y de relativa cercanía a la península, seguramente brinda mayores alternativas de alimento.

Las especies de *Rattus* sp. y de *Felis domesticus* se caracterizan por ser sumamente agresivas y competitivas, y creemos que afectan a las poblaciones de vertebrados nativos como los roedores, los reptiles y las aves.

La teoría de biogeografía de islas establece que existe una relación directa entre la distancia y el número de especies; éste parece ser el caso de la isla Danzante, que tiene el mismo número de especies que las islas Monserrat, Santa Catalina y Cerralvo, cuya superficie es mayor y que probablemente podrían soportar más especies, pero se encuentran más alejadas de la fuente de inmigrantes. Solue y Sloan (1966) y Wilcox (1978) encuentran

un mayor número de especies de lacertilios, con relación a la distancia y a la edad de las islas, respectivamente.

Con relación al área de las islas, nuestros resultados concuerdan con la teoría de Mac Arthur y Wilson, (1967), quienes citan que las islas de mayor tamaño soportan un mayor número de especies, debido probablemente a que hay más hábitat disponibles.

Begon *et al.* (1986) consideran que la colonización no consiste sólo en llegar a un sitio, sino en encontrar el hábitat correcto, lo que para algunas especies es muy difícil. Probablemente esto ocurre en la isla San Ildefonso, que no obstante su relativa cercanía con la península, su tamaño pequeño, su topografía tan accidentada y la vegetación limitada hacen que la colonización fracase.

Algunos autores (Diamond, 1975; Begon *et al.*, 1986) han propuesto que la teoría de biogeografía de islas debe usarse para la planificación de estrategias de conservación; sin embargo, Simberloff (1983) ha criticado fuertemente estas propuestas, entre otras razones porque el estado de equilibrio es difícil de encontrar, y porque el área de la isla no es un indicador directo del número de nichos disponibles.

Agradecimientos

A la M. en C. Ma. Lourdes Romero A., por su colaboración en la integración del presente trabajo. Al M. en C. Gonzalo Gaviño de la Torre, por la invitación y colaboración durante las expediciones. A los M. en C. Zeferino Uribe P., Antonio Martínez G., y C. B. Chávez T. por su colaboración en el campo. A las autoridades de la Secretaría de Marina, por las facilidades y el apoyo brindado. El entusiasmo de varios estudiantes de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos es digno de recordarse.

Bibliografía

- Awise, J. C., M. H. Smith, R. K. Selander, T. E. Lawlor and P. R. Ramsey. 1974. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. V. Insular and mainland species of the subgenus *Haplomylomys*. Syst. Zool., 23: 226-238.
- Banks, R. C. 1964. The Mammals of Cerralvo Isla Baja California. Trans. San Diego. Soc. Nat. Hist., 13 (20): 397-404.
- Begon, M., J. L. Harper, and C. R. Townsend. 1986. Ecology individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications. London, 876 pp.
- Burt, W. H. 1932. Descriptions of heretofore unknown mammals from Islands in the Gulf of California, Mexico. Trans. San Diego. Soc. Nat. Hist., 7 (16): 161-182.

- Carleton, M. D. 1989. Systematics and evolution. 7-141. *In* Advances in the study of *Peromyscus* (Rodentia). (G. L. Kirkland, Jr., and J. N. Layne, eds.). Texas Tech Univ. Press, vi + 366.
- Cody, M. L., R. Moran, and H. Thompson. 1983. "The plants", pp. 49-79. *In* Island biogeography in the sea of Cortez. (T. J. Case, y M. L. Cody, eds.). Univ. Calif. Press. Berkeley, 508 pp.
- Diamond, J. M. 1975. The island dilemma; lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biol. Conserv.*, 7: 129-146.
- García, A. E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República mexicana). México, D. F. Offset Larios, 4a. edición, corregida y aumentada. 217 pp.
- Hall, E. R. 1981. The Mammals of North America. John Wiley & Sons, Inc. 2 vol., 1: 1-600 + 90; 2: 601-1181 + 89.
- Huey, L. M. 1964. The mammals of Baja California, Mexico. *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.*, 13 (7): 85-168.
- Lawlor, T. E. 1971a. Evolution of *Peromyscus* on Northern Islands in the Gulf of California, México. *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.*, 16 (5): 91-124.
- . 1971b. Distribution and relationship of six species of *Peromyscus* in Baja California and Sonora, Mexico. *Occas. Pap. Museum. of Zool. Univ. Mich.*, 661: 1-22.
- . 1982. The evolution of body size in mammals: evidence from insular populations in Mexico, *Am. Nat.*, 119 (1): 54-72.
- . 1983. The mammals. Pp. 265-289. *In* Island biogeography in the Sea of Cortez. (T. J. Case, and M. L. Cody, eds.). Univ. California Press, Berkeley, 508 pp.
- Leopold, A. S. 1950. Vegetation zones of Mexico. *Ecology*, 31: 507-518.
- MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. The Theory of Islands Biogeography. Princeton Univ. Press. Princeton, N. J., 203 pp.
- Miranda, F. y X. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación en México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Mex.*, 28: 29-170.
- Simberloff, D. 1983. Biogeography: the unification and maturation of a science. Pp. 411-473. *In* Perspectives in ornithology. (Brush, A., y G. H. Clark, eds.). Cambridge University Press.
- Soule, M., and A. J. Sloan. 1966. Biogeography and distribution of reptiles and amphibians on Islands in the Gulf of California, Mexico. *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.*, 4 (12): 137-156.
- Wilcox, B. A. 1978. Supersaturated island faunas: a species age relationship for lizards of post-Pliocene land bridge islands. *Science*, 199: 996-998.

Análisis del material zoológico procedente de los sitios arqueológicos de Jonuta, Tabasco y Campeche, México

Norma Valentín Maldonado*

Resumen

El estudio zooarqueológico de varios sitios de Jonuta en el área limítrofe Tabasco-Campeche, está basado en 1 530 restos, entre, moluscos 619 (40.5 por ciento) y vertebrados 911 (59.5 por ciento), de siete clases (dos de moluscos y cinco de vertebrados), 34 géneros (19 de moluscos, uno de peces, cinco de reptiles, dos de aves y siete de mamíferos) y 30 especies (20 de moluscos, una de peces, tres de reptiles, una de aves y cinco de mamíferos). Los restos proceden de diez unidades de excavación: de Tabasco: Jonuta, pozos 1-4, 2-3 y 5; de Campeche: El Ocotlán con un pozo; San Joaquín, calas 1 y 2; El Paraíso, pozos 1 y 2 y La Tejería, dos pozos.

Los reptiles son los más abundantes y de ellos la tortuga de agua dulce, conocida como jicotea (*Pseudemys scripta*), con 483 restos; le siguen en abundancia los restos de moluscos, como el caracol de agua dulce, tegogol (*Pomacea flagellata*), con 397.

De las unidades estudiadas la que mayor número de ejemplares y variedad de especies presenta es El Ocotlán con 694 restos de cinco clases, 26 géneros y 21 especies.

El ambiente más utilizado por los habitantes de la zona es el dulceacuícola. Ocasionalmente utilizaban las especies de ambientes salobres y marinos ya sea como alimento o como materia prima. Los mamíferos eran consumidos esporádicamente.

Abstract

The archaeozoological study from sites near Jonuta, located the boundary line of Tabasco and Campeche states, is done on 1 530 elements, divided between molluscs 619 (40.5%) and vertebrates 911 (59.5%), pertaining to 7 classes (2 of mollusks, 5 of vertebrate), 34 genera (19 of mollusks, 1 of fish, 5 of reptile, 2 birds and 7 of mammals), and 30 species (20 of mollusks, 1 fish, 3 reptiles, 1 bird, and 5 mammals). Materials came from 10 excavations units: from the State of Tabasco, there are remains from unit Jonuta, pits 1-4, 2-3,

* Laboratorio de Paleozoología, Subdirección de Servicios Académicos, Instituto Nacional de Antropología e Historia.

and 5; from the State of Campeche, we have remains from the following units: one pit from El Ocotlán; San Joaquín, units 1 and 2; El Paraíso, pits 1 and 2, and two pits in Tejería.

The reptiles are the most abundant animals, being mostly represented by 480 remains of the pond turtle, known in Mexico with the name of jicotea (*Pseudemys scripta*); they are followed by the mollusk remains, with the abundant freshwater snail (*pomacea flagellata*), with 397 elements known as tegegol in the southeast of México.

Ocotlán is the site that contains most specimens and species, with 694 remains from 5 class, 26 genera, and 21 species.

The most utilized environment by the native people was the freshwater, since most of the remains procede from that habitat, and many of them are edible. Occasionally they utilized marine and brackish species as food or raw material; the mammals were eaten from time to time.

Introducción

El proyecto "Las tierras bajas noroccidentales del área maya" del Centro de Estudios Mayas de la Universidad Nacional Autónoma de México, bajo la dirección del maestro Lorenzo Ochoa, y cuyas excavaciones estuvieron a cargo de los arqueólogos Luis Casasola y Carlos Álvarez, fue realizado con la finalidad de lograr un conocimiento general de la zona y explicar el desarrollo y los procesos de cambio cultural ahí ocurridos.

Dentro de los diferentes aspectos que incluyó este proyecto, está el estudio de los restos de animales procedentes de los contextos arqueológicos para conocer la relación de los habitantes de la región con su ambiente. Este tipo de estudios se han venido realizando desde hace algunas décadas y son significativos, ya que tratan de aclarar la importancia que tiene la flora y la fauna en el desarrollo de una cultura, así como la manera en que el hombre ha modificado o aprovechado el ambiente en el que vive.

Material y métodos

El arqueólogo Luis Casasola envió los restos de animales procedentes de varios sitios arqueológicos del área limítrofe entre los estados de Tabasco y Campeche, al Laboratorio de Paleozoología del Departamento de Prehistoria, actualmente Subdirección de Servicios Académicos, del Instituto Nacional de Antropología e Historia, para su análisis. El material estudiado consta de restos de moluscos y vertebrados, que después de ser limpiados, y consolidados los que lo requerían, fueron separados por clases zoológicas e identificados por comparación con los ejemplares de las colecciones osteológicas y malacológicas del Laboratorio de Paleozoología; se consultó

la bibliografía apropiada para cada caso, y en la identificación de los vertebrados se contó con el apoyo del señor Aurelio Ocaña, técnico del laboratorio.

Para la cuantificación se tomó como unidad el ejemplar completo. En el caso de los bivalvos o conchas ese criterio se aplicó cuando se encontraron las dos valvas completas y éstas coincidían perfectamente. Para el material fragmentado seguimos diferentes criterios dependiendo del caso: en los bivalvos se consideró la unidad cuando se encontraron los umbos, las charnelas, los goznes de los ligamentos o, en su caso, un fragmento de valva en el que estuviera representado casi en su totalidad el molusco. En los gasterópodos o caracoles se consideró la unidad cuando la columela estaba casi completa o bien cuando existían las dos últimas espiras (fig. 1).

La mayoría de los restos de vertebrados están fragmentados y por lo general, se encontró un solo elemento por especie, el cual se tomó como unidad.

Tanto para los moluscos como para los vertebrados, se consideró como unidad cualquier fragmento único y diferente del resto de la muestra y que pudo identificarse.

En algunas especies cuando no es segura la identificación, se usa cf, que quiere decir probablemente.

Las especies estudiadas en el presente trabajo se ordenaron filogenéticamente de acuerdo con los siguientes autores: para los moluscos, Solem (1974); para los peces y las aves, Álvarez del Villar (1974); para los reptiles, Smith y Taylor (1950) y para los mamíferos, Hall (1981) y Ramírez-Pulido *et al.* (1986).

Área de estudio

El área de los sitios arqueológicos de los que procede el material estudiado se localiza entre los 18°05' a los 18°16' de latitud norte, y los 92°04.7' y 92°0.05' de longitud oeste, en las márgenes de los ríos Usumacinta y Palizada, en el límite de los estados de Tabasco y Campeche (fig. 2).

El tipo de vegetación es bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 1981) con clima, Am w (i')g, cálido húmedo con lluvias en verano, sequía intraestival, y el mes más caliente antes del solsticio de verano, con poca oscilación en la temperatura (Cardoso, 1979).

El material estudiado procede de diferentes unidades de excavación, y de acuerdo con Sánchez Caero (1979) se observó que las capas de algunos pozos se correlacionan, por lo que resultaron diez unidades que a continuación se mencionan: de Tabasco, Jonuta, con tres pozos, 1-4, 2-3 y el 5; de Campeche, El Ocotlán, pozo 1; San Joaquín, pozos 1 y 2; La Tejería, pozos 1 y 2, y El Paraíso, pozos 1 y 2.

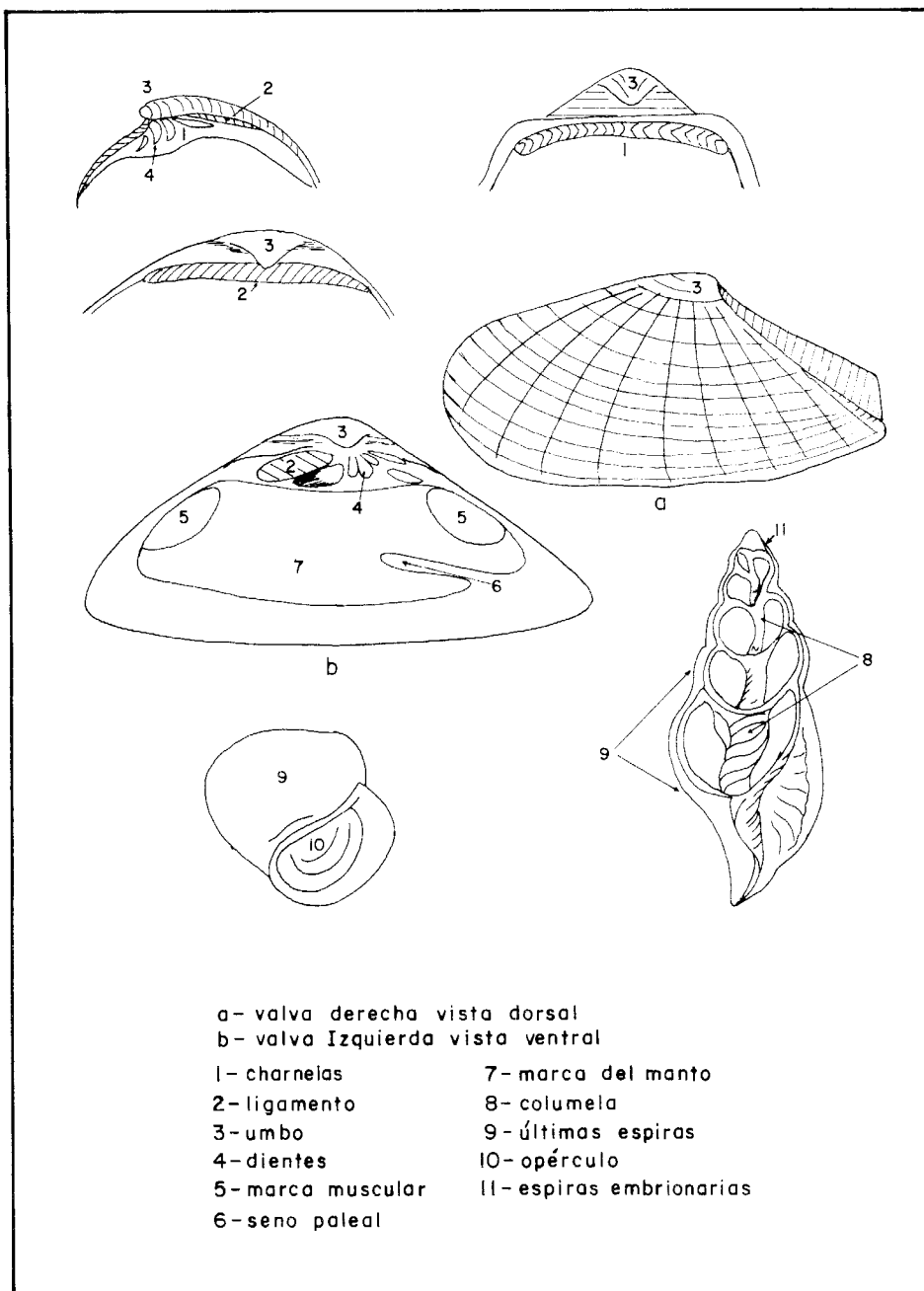


Figura 1. Partes de moluscos.

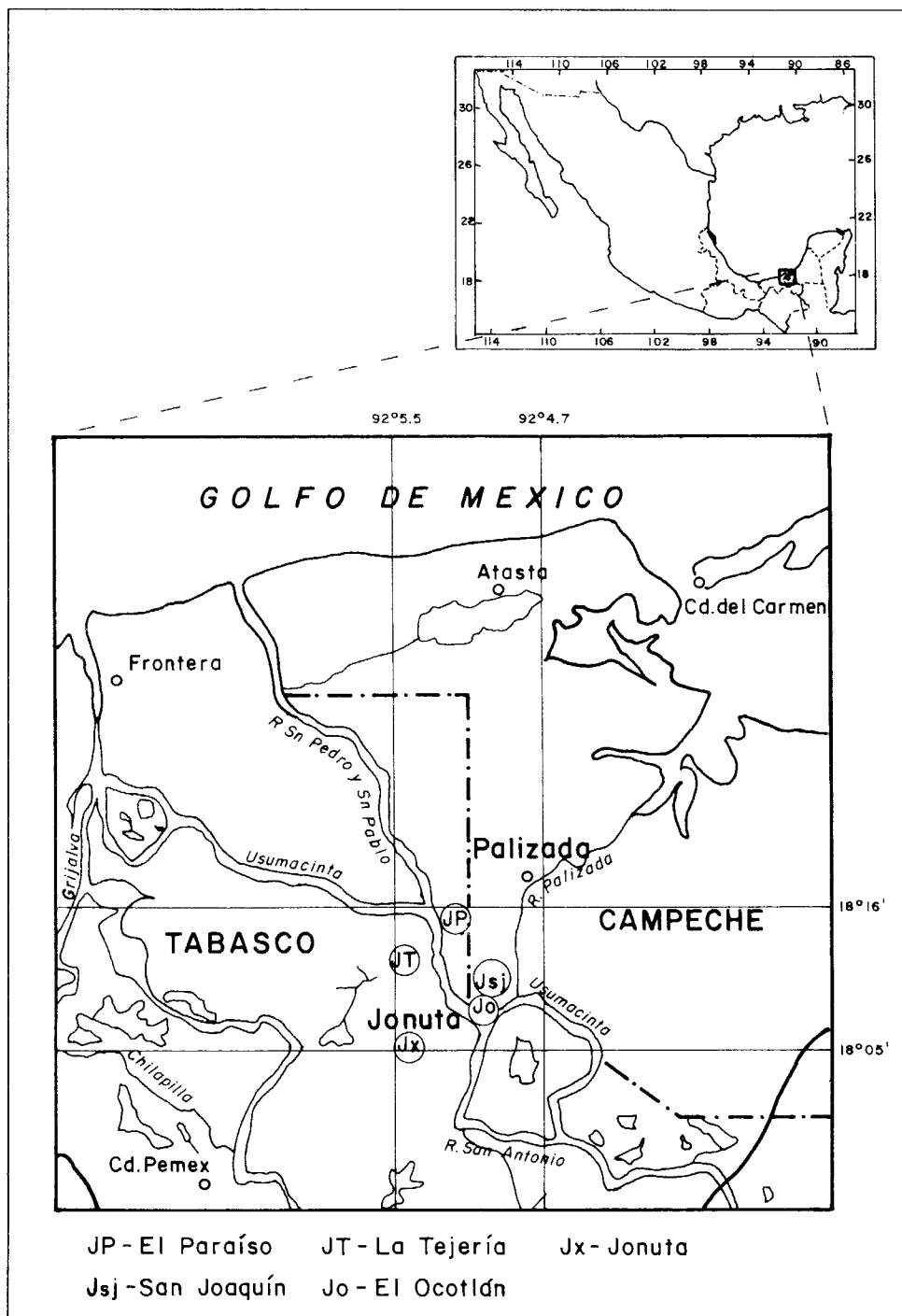


Figura 2. Localización de los sitios excavados en la zona de Jonuta, Tabasco.

Resultados

Se identificaron un total de 1 530 fragmentos entre restos de moluscos 619 (40.5 por ciento) y vertebrados 911 (59.5 por ciento), de dos *phyla*, siete clases, 34 géneros y 30 especies (cuadro 6).

Jonuta, pozos 1-4

De estos pozos se identificaron 213 fragmentos de hueso y concha pertenecientes a dos *phyla*, cuatro clases, 17 géneros y 16 especies; los restos se encontraron distribuidos en seis capas (cuadro 1).

El *phylum* más abundante es el de los moluscos, con 152 ejemplares de diez géneros y doce especies (71.3 por ciento del total de la muestra para esta unidad); y la especie más frecuente es la del caracol dulceacuícola *Pomacea flagellata* con 126 (82.9 por ciento del total de moluscos de esta unidad), encontrándosele en todas las capas y en mayor proporción en la Capa II.

Otros caracoles localizados en menor cantidad en esta unidad fueron los moluscos de hábitos terrestres, *Orthalichus princeps*, *Euglandina* cf. *cylindracea* y fragmentos de *Euglandina* sp.; de los marinos, se identificaron *Anadara notabilis* y *Crassostrea virginica*. Además, se identificaron fragmentos de moluscos de seis especies dulceacuícolas: *Psoroniaias crocodilorum*, *Unio sallei*, *U. aztecorum*, *Unio digitatus*, *Pachychilus* cf. *pilsbryi* y *Helisoma* cf. *caribaeus*. Los vertebrados están presentes con 61 fragmentos (28.6 por ciento) pertenecientes a tres clases: peces, reptiles y mamíferos. De peces, se identificó un fragmento de hueso de peje lagarto o catán (*Lepisosteus tropicus*).

En esta unidad los reptiles ocupan el 90.1 por ciento del total de los vertebrados y se identificaron fragmentos de placas de tres géneros de tortugas. La más frecuente es la tortuga aplanada o blanca (*Dermatemys mawii*) con 33 (52.5 por ciento); la mayoría de estas placas fueron encontradas en la Capa III. Otros restos son de la jicotea (*Pseudemys scripta*) con 19 (31 por ciento) y la tortuga casquito (*Kinosternon* sp.) con cuatro fragmentos (6.5 por ciento).

De mamíferos se encontraron tres huesos de venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*); un fragmento de hueso de res (*Bos taurus*) de la Capa I y una costilla trabajada de manatí (*Trichechus manatus*), en forma de antebrazo y mano con la palma hacia arriba; éste es uno de los tres únicos restos trabajados dentro del material analizado.

Los moluscos son más frecuentes en la Capa II con 46.7 por ciento (la mayoría comestibles). Los vertebrados fueron más comunes en la Capa III con 33 fragmentos (54 por ciento del total), le sigue la Capa II con 19.7 por ciento y la I con 13 por ciento; en las capas más antiguas disminuye la frecuencia de restos.

Jonuta, pozos 2-3

De esta unidad se estudiaron 418 restos, pertenecientes a dos *phyla*, cinco clases, doce géneros y once especies, distribuidos en siete capas (cuadro 2).

Del *phylum* Mollusca se identificaron 52 ejemplares de cinco géneros y cinco especies (12.4 por ciento del total de esta unidad); de ellas la más frecuente es el caracol de agua dulce (*Pomacea flagellata*) con 36 (8.6 por ciento), con mayor abundancia en la Capa VI. Localizadas en menor cantidad, están tres especies de hábitos dulceacuícolas; *Psoroniaias crocodilorum*, *Unio sallei* y *Pachychilus* cf. *pilsbryi*, y una marina *Anadara notabilis* con un fragmento.

De vertebrados, se identificaron 366 (87.5 por ciento) de cuatro diferentes clases: elasmobranquios, reptiles, aves y mamíferos.

Los reptiles son los más abundantes con 346 restos (94.4 por ciento del total de esta unidad), con cuatro géneros de tortugas. La más abundante es la jicotea (*Pseudemys scripta*) con 170 restos (46.5 por ciento), la mayor cantidad fue localizada en la Capa IV. Los otros restos son de la tortuga blanca (*Dermatemys mawii*) con 147 fragmentos (35 por ciento) con la mayor cantidad también en la Capa IV. Otras tortugas presentes en menor cantidad son las casquito (*Kinosternon* sp) y la guau (*Staurotypus triporcatus*).

Los elasmobranquios están representados en esta unidad por un fragmento de espina caudal de raya de la familia Dasyatidae.

La garza común (*Casmerodius albus*) representa en esta unidad a las aves, y sólo se encontró un hueso.

De los mamíferos, se identificaron un hueso de jabalí (*Tayassu tajacu*) y 17 de venado (*Odocoileus virginianus*).

Las capas con mayor número de restos es la IV con 209 ejemplares (50 por ciento), y los más abundantes son de tortuga jicotea; le sigue la Capa III con 125 ejemplares (30 por ciento), siendo más numerosas las tortugas jicotea y blanca, con 51 ejemplares de cada una.

Tanto la Capa I como la II sólo presentaron restos de vertebrados, pero en baja frecuencia, y la Capa VI y VII solamente moluscos.

Jonuta, pozo 5

De este pozo, procedentes de las capas II y III, se identificaron seis moluscos pertenecientes a tres géneros dulceacuícolas: *Unio sallei*, *U. aztecorum* y *Pomacea flagellata*.

El Ocotlán, Cala 1. Pl. 1

Procedentes de esta cala, se identificaron 694 restos de dos *phyla*, cuatro clases, 26 géneros y 21 especies, distribuidos en cuatro capas (cuadro 3).

Los moluscos son los más abundantes con 333 ejemplares (48.0 por ciento); de los marinos tenemos 12 géneros, siendo algunos de ellos encontrados únicamente en esta cala, como son: *Noetia ponderosa*, *Polymesoda carolineana*, *Rangia flexuosa*, *Carditamera floridana*, *Strombus gigas*, *Oliva* sp. *Turbinella angulata*, *Cerithium* cf. *eburneum*, *Marginella labiata*. Los otros moluscos que también se identificaron en otras unidades son: *Anadara notabilis*, *Crassostrea virginica* y *Rangia cuneata*. Los dulceacuícolas identificados fueron cinco: *Psoroniaias crocodilorum*, *Unio sallei*, *U. aztecorum*, *Unio digitatus* y *Pomacea flagellata*.

De los moluscos terrestres se identificó un ejemplar de *Euglandina* cf. *cylindracena* y se encontraron dos fragmentos de concha trabajada que no fue posible identificar.

Los moluscos más abundantes en esta unidad son el caracol dulceacuícola *Pomacea flagellata* con 191 ejemplares (57.4 por ciento del total de los moluscos para esta unidad) y la almeja de agua dulce *Psoroniaias crocodilorum* con 76 (22.8 por ciento).

De los vertebrados se identificaron 361 ejemplares (52 por ciento), de éstos se pudieron separar diez géneros, de tres clases.

De reptiles se identificaron cinco géneros; la tortuga jicotea (*Pseudemys scripta*) con 245 fragmentos (68 por ciento del total de los vertebrados), que se encontraron distribuidos en las cuatro capas, siendo las más antiguas las que contienen la mayor cantidad de estos restos.

La tortuga casquito (*Kinosternon* sp.) está presente en un 2.7 por ciento, y los restos proceden de las capas III y IV; de tortuga guau (*Staurotypus triporcatus*) se encontraron cuatro fragmentos en la Capa IV y la tortuga blanca (*Dermatemys mawii*) con una frecuencia del 12 por ciento se encontró distribuida en las cuatro capas. Otro de los reptiles identificados fue el cocodrilo (*Crocodylus* sp.) con tres huesos, de las capas II y IV.

De las aves se identificaron cuatro fragmentos de cormorán (*Phalacrocorax* sp.), procedentes de las capas III y IV.

Los mamíferos están representados en un 14 por ciento y fueron identificados cuatro géneros; el tlacuache (*Didelphis* sp.) con 0.5 por ciento de frecuencia, procedente de las capas III y IV; el perro o coyote (*Canis* sp.) con 3.3 por ciento, procedente de las capas II, III y IV. De mapache (*Procyon lotor*) se identificó un fragmento de hueso de la Capa III; y los fragmentos más abundantes fueron los de venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) ya que se encontraron 37 que equivalen al 10 por ciento del total de vertebrados.

La capa con mayor cantidad de restos es la III con 332 ejemplares (48 por ciento) entre los moluscos (203) y vertebrados (130). De los moluscos el más abundante es *Pomacea flagellata* con 151 y de los vertebrados la tortuga *Pseudemys scripta* con 96.

La Capa IV es la que sigue en frecuencia, ya que contiene 237 restos que son el 34.1 por ciento, entre moluscos (69); y vertebrados (169), de los moluscos el más abundante es la almeja de agua dulce *Psoroniaias croco-*

dilorum con 40 ejemplares, y de los vertebrados el más abundante es la tortuga jicotea (*Pseudemys scripta*) con 117.

La Capa II contiene 104 restos (14.8 por ciento) entre moluscos (49) y vertebrados (54); de los primeros el más abundante es *Pomacea flagellata* con 31 restos y de los vertebrados la tortuga jicotea (*Pseudemys scripta*) con 27 restos; le sigue en abundancia la tortuga blanca (*Dermatemys mawaii*) con 24. La Capa I sólo contenía ocho restos de vertebrados.

San Joaquín, Pl.2. Cala 1

En esta cala se identificaron 91 restos entre moluscos (70) y vertebrados (21) de dos *phyla*, cuatro clases, diez géneros y diez especies (cuadro 4).

De los moluscos se identificaron siete géneros con ocho especies. La especie más abundante es la del caracol de agua dulce *Pomacea flagellata* con 37 (40.6 por ciento); le sigue en porcentaje el molusco marino *Crassostrea virginica* con 17 (18.7 por ciento); los demás moluscos son poco abundantes.

De los vertebrados se identificaron dos clases: reptiles y mamíferos. De reptiles están presentes dos especies de tortuga, la blanca (*Dermatemys mawaii*) con tres restos procedentes de la Capa II y la jicotea (*Pseudemys scripta*) con un fragmento de la Capa IV; diez fragmentos no se pudieron identificar.

Los mamíferos están representados en esta unidad por huesos de perro o coyote (*Canis* sp.) procedentes de la Capa II.

Los ejemplares identificados de esta unidad estaban distribuidos en cinco capas, de las cuales en superficie se presentó la mayor cantidad con 28 ejemplares, estando en mayor número los ostiones (*Crassostrea virginica*) con 17. La capa que sigue en abundancia es la III con 26 restos, de los cuales los más frecuentes son los del caracol dulceacuícola *Pomacea flagellata* con 20; de vertebrados sólo se separaron dos fragmentos de placa de tortuga que no se pudieron identificar. En la capa II se identificaron más restos de vertebrados (18), tres pertenecientes a la jicotea (*Pseudemys scripta*), siete fragmentos de perro o coyote (*Canis* sp.) y ocho fragmentos de tortuga no identificada. En la superficie y la Capa I no se encontraron vertebrados.

San Joaquín, Pl.2. Cala II

En esta cala se determinaron 47 restos entre moluscos (seis) y vertebrados (41). De los moluscos se identificaron dos especies de agua dulce y dos terrestres hallados en poca cantidad.

Los vertebrados están representados por dos especies de reptiles, la más abundante es la tortuga jicotea (*Pseudemys scripta*) con 18 ejemplares

procedentes de la Capa II y III y la tortuga blanca (*Dermatemys mawii*) con 13 ejemplares de las capas I, II y III, y diez restos de tortuga que no se pudieron identificar, procedentes de la Capa II.

Los fragmentos estaban distribuidos en cuatro capas, de las cuales la que más contenía es la Capa II con 20 restos de vertebrados; en esta capa no se encontraron moluscos, y en la Capa IV no se presentaron vertebrados (cuadro 5).

La Tejería

Pozo 1

En este pozo se identificaron 24 fragmentos de tortuga; la más abundante es la blanca (*Dermatemys mawii*) con 21 restos, distribuidos en dos capas, en la IV y V; se identificaron dos de la jicotea (*Pseudemys scripta*) en la Capa IV, y de la tortuga casquitos (*Kinosternon* sp.) un fragmento de la Capa V.

Pozo 2

De este pozo se identificaron 15 fragmentos de tortuga; 12 de ellos pertenecen a la tortuga jicotea (*Pseudemys scripta*) y proceden de las capas II y IV; tres fragmentos de la tortuga guau (*Staurotypus triporcatus*) proceden de la Capa IV.

El Paraíso

Pozo 1

Se identificaron 17 fragmentos de tortuga, 15 de ellos de la jicotea (*Pseudemys scripta*) en la Capa II; dos fragmentos restantes no pudieron identificarse.

Pozo 2

En este pozo se rescataron cuatro restos, tres pertenecen a la tortuga blanca (*Dermatemys mawii*) de la Capa II y uno no fue identificado en la Capa III.

Algunas consideraciones ecológicas y de utilización

Phylum Mollusca
Clase Bivalvia

Orden Taxodonta
Familia Arcidae

Noetia ponderosa y *Anadara notabilis* son moluscos bivalvos de hábitos marinos, viven en fondos limosos o arenosos, en lugares tranquilos y de poca profundidad; se distribuyen en las costas del Golfo de México.

Noetia ponderosa sólo se presentó en El Ocotlán en la Capa IV, y *Anadara notabilis* en Jonuta pozos 1-4 (capas II, IV y V), 2-3 (Capa V) y en El Ocotlán, capas II, III y IV.

Orden Anisomyaria
Familia Ostreidae

Crassostrea virginica, bivalvo marino, es gregario, vive adherido a sustratos rocosos o a otras conchas. Se distribuye ampliamente en el Golfo de México en las lagunas costeras. Se les conoce como ostras y ostiones, y son comestibles.

Las conchas proceden de Jonuta 1-4, Capa V; El Ocotlán, capas III y IV y San Joaquín Pl.2. Cala I.

Familia Unionidae

De esta familia se identificaron tres géneros y cuatro especies; *Psoroniaias crocodilorum*, *Unio sallei*, *U. aztecorum* y *Unio digitatus* (según Von Martens, 1890-1901), todas ellas dulceacuícolas; habitan en los fondos, enterradas en sustratos limosos de las orillas de los ríos de corriente moderada, y se distribuyen en el río Usumacinta y sus afluentes. Se les conoce como almejas de río, son comestibles, algunas alcanzan grandes tamaños y se usan comúnmente para confeccionar objetos de ornato.

Psoroniaias crocodilorum, se localizó en los sitios de Jonuta 1-4, Jonuta 2-3, en El Ocotlán y en San Joaquín calas I y II; *Unio sallei* se encontró en casi todos los pozos con excepción de San Joaquín Pl.2 Cala 2.; *U. aztecorum* se localizó en cuatro pozos: en Jonuta 1-4, Jonuta 5, El Ocotlán y San Joaquín Pl.2. Cala 2; *Unio digitatus* se localizó en Jonuta, pozos 1-4 y en El Ocotlán.

Familia Corbiculidae

Polymesoda carolineana, molusco bivalvo marino o salobre, se le puede localizar en lagunas costeras o en la desembocadura de los ríos. Se distribuye ampliamente en el Golfo de México. Es comestible, conocida como almeja. Se encontró en El Ocotlán.

Familia Mactridae

De esta familia se identificaron dos especies, *Rangia cuneata* y *R. flexuosa*;

son bivalvos de hábitos salobres; se les puede encontrar enterrados en fondos limosos a poca profundidad en lagunas costeras; son comestibles, conocidas como almejas. Se distribuyen ampliamente en el Golfo de México.

De *Rangia cuneata* se identificaron dos, uno de El Ocotlán y otro de San Joaquín Pl.2 Cala 1; de *Rangia flexuosa* cuatro ejemplares procedentes de El Ocotlán.

Clase gastropoda

Orden Monotocardia

Familia Ampullariidae

Pomacea flagellata (tegogol), caracol dulceacuícola comestible, habita en áreas cienagosas, estanques, tierras bajas inundadas y lagos; cuando se encuentra en ríos caudalosos frecuenta las porciones más tranquilas donde se acumula la vegetación en descomposición.

De los moluscos, esta especie es la más abundante; se localizó en todas las unidades, con excepción de San Joaquín Pl.2. Cala 2.

Familia Melaniidae

Pachychilus cf. *pilsbryi*, se le conoce comúnmente como "Chuti" o "jute", caracol dulceacuícola, que habita en los ríos de corriente moderada, durante el día entre la vegetación, enterrado en la arena o bajo las piedras, y durante la noche sale de sus escondites a la superficie.

Los organismos de este género son comestible y en algunos lugares del estado de Chiapas y norte de Guatemala quemaban el caracol para obtener cal y utilizarla en el proceso de nixtamalización. Se localizó en el sitio Jonuta, pozos 1-4 y 2-3.

Familia Strombidae

Strombus gigas, caracol marino de gran tamaño, se puede encontrar a bajas profundidades; se distribuye en las costas del Golfo de México. Es comestible, se le utiliza como ornato y como instrumento musical. Se localizó un solo fragmento de este caracol en El Ocotlán.

Familia olividae

Oliva sp., gasterópodo marino, se le puede encontrar a poca profundidad; es muy utilizado como ornamento. En la excavación se separó un fragmento trabajado en forma de pendiente y un fragmento muy pequeño, ambos procedentes de El Ocotlán.

Familia Turbinellidae

Turbinella angulata, caracol marino, se distribuye en el Golfo de México. Se localizó un ejemplar en El Ocotlán.

Familia Cerithidae

Cerithium cf. *eburneum*, molusco marino, se le encuentra en el Golfo de México. En El Ocotlán se identificaron dos.

Familia Marginellidae

Marginella labiata, caracol marino, se distribuye en el Golfo de México; se identificó uno de El Ocotlán.

Orden Pulmonata

Familia Planorbidae

Helisoma cf. *caribaeus*, caracol de hábitos dulceacuícolas, vive adherido a la vegetación acuática en las orillas de cualquier acumulación de agua permanente. Se encontraron ejemplares en Jonuta, pozos 1-4 y en San Joaquín Pl.2. Cala 1.

Orden Sigmurethra

Familia Bulimulidae

Ortalichus princeps, caracol terrestre, arbóreo, gusta de árboles frutales, se encuentra en vegetación secundaria, es un molusco muy llamativo por el dibujo y la coloración externa del caracol, por lo cual puede servir de ornato y posiblemente como alimento, ya que puede alcanzar grandes tamaños (8 cm).

En la excavación la presencia de este molusco puede ser ocasional, ya que los sitios de estudio entran en su distribución natural. Se rescataron dos ejemplares en Jonuta, pozos 1-4 y San Joaquín Pl.2. Cala 2.

Familia Oleacinidae

Euglandina cf. *cylindracea*, caracol terrestre, se le puede encontrar en los árboles y arbustos, se entierra bajo las piedras, la hojarasca o donde se encuentren otros moluscos, ya que este género es de hábitos carnívoros; su presencia puede ser casual en la excavación, ya que se encuentran naturalmente en la zona de estudio.

Euglandina sp. Se encontraron algunos fragmentos sin características específicas y sólo fue posible su determinación genérica.

Phylum Chordata
Clase Elasmobranchii
Orden Rajiformes
Familia Dasyatidae

Las rayas son de hábitos marinos, sólo se identificó un fragmento de espina caudal, que procede del Pozo 2 de Jonuta.

Clase Teleostomi
Orden Lepisosteiformes
Familia Lepisosteidae

Lepisosteus tropicus, peje lagarto o catán, vive en los ríos tropicales, es comestible. De este pez sólo se encontró un fragmento, procedente de Jonuta 1-4, Capa V.

Clase Reptilia
Orden Testudines
Familia Dermatemyidae

Dermatemys mawii, tortuga blanca o aplanada, único género y especie de esta familia. Este animal era muy frecuente en el río Usumacinta, así como en sus afluentes; actualmente está muy restringida. De las tortugas dulceacuícolas, es la de mayor talla y es comestible. Se encontró en casi todas las unidades, con un porcentaje de 28.7 por ciento del total de vertebrados.

Familia Kinosternidae

De esta familia se identificaron dos géneros, la menos frecuente es la tortuga *Staurotypus triporcatus* (guau) que vive en agua dulce, en las zonas bajas y pantanosas; esta tortuga es de tamaño mediano, tiene el caparazón alargado con tres quillas longitudinales, por lo que en algunos lugares se le conoce como tres lomos; es comestible y está presente con una frecuencia del 2 por ciento, procede de Jonuta, pozos 2-3, El Ocotlán y La Tejería.

El otro género identificado de esta familia es el de la tortuga casquito o pochitoque (*Kinosternon* sp.); son por lo general tortugas pequeñas, viven en los arroyos y ciénagas. De este género hay varias especies, todas comestibles. Los restos encontrados proceden de cuatro unidades, Jonuta pozos 1-4, 2-3, El Ocotlán y La Tejería.

Familia Emyidae

Pseudemys scripta (jicotea) es considerada, dentro de las tortugas de agua

dulce, de talla grande; abunda en el río Usumacinta y sus afluentes, es comestible y de carne muy apreciada, además de su caparazón de vistosos colores.

Los restos de jicotea son los más abundantes, con una frecuencia de 53 por ciento del total de vertebrados y el 31.5 por ciento del total de los restos, y se presenta en casi todas las unidades.

Orden Crocodylia
Familia Crocodylidae

Crocodylus sp. Los cocodrilos viven en lugares cálidos (tropicales), en los grandes ríos, lagos y pantanos. Para Tabasco y Campeche están reportadas dos especies, *Crocodylus moreletii* y *C. acutus*. En El Ocotlán, Capa III y IV se separaron tres fragmentos.

Clase Aves
Orden Pelecaniformes
Familia Phalacrocoracidae

Phalacrocorax sp. El cormorán es una ave acuática que se distribuye en ambas costas mexicanas. Se separaron cuatro restos procedentes de El Ocotlán, Capa III y IV.

Orden Ciconiformes
Familia Ardeidae

Casmerodius albus, la garza blanca, habita comúnmente en las costas, aunque también se localiza en pantanos y lagunas de el interior. El único resto que se separó procede de Jonuta, pozos 2-3, Capa IV.

Clase Mammalia
Orden Marsupialia
Familia Didelphidae

Didelphis sp. En México hay dos especies de tlacuaches (*Didelphis marsupialis* y *D. virginiana*), ambas se distribuyen en la zona de estudio y son difíciles de separar, y más aún si sólo se tienen fragmentos óseos, por lo cual únicamente se identificó a nivel de género.

El tlacuache es muy común y, aunque generalmente no es muy apreciado, se le caza para comer, ya que se le considera medicinal; la piel, al menos de los tlacuaches de clima tropical, no es apreciada. En El Ocotlán, capas III y IV se rescataron dos fragmentos.

Orden Carnívora
Familia Canidae

El género *Canis* tiene varias especies, entre ellas el perro y el coyote, difíciles de separar, sobre todo si sólo se tienen algunos fragmentos; por ello únicamente se identificó a nivel de género. Se separaron 19 huesos procedentes de El Ocotlán y San Joaquín.

Familia Procyonidae

Procyon lotor, el mapache, se distribuye ampliamente en México, en los lugares que cuentan con agua durante todo el año. Este animal se caza en México en poca escala y es comestible. Se identificó un hueso procedente de El Ocotlán.

Orden Sirenia

Familia Trichechidae

Trichechus manatus, el manatí, es un mamífero acuático de hábitos marinos, aunque tiene cierta preferencia por las aguas templadas y de menor concentración salina, por lo que son frecuentes cerca de las desembocaduras de los grandes ríos tropicales a los que penetran hasta lugares muy alejados del mar. Se distribuye desde Florida hasta los grandes ríos de Brasil.

Su distribución se ha reducido desde épocas históricas, por el uso que el hombre hace de él como alimento y además para la elaboración de diversos objetos, como la costilla trabajada en forma de antebrazo con mano, que se encontró en Jonuta pozos 1-4, Capa IV.

Orden Artiodactyla

Familia Tayassuidae

Tayassu tajacu, el jabalí, es otro de los mamíferos altamente adaptable a muchos tipos de vegetación, tanto del trópico como de la altiplanicie templada de México; su caza es muy común en varias regiones del país, tanto por su carne como por su piel. Se identificó un hueso de Jonuta, pozos 2-3.

Familia Cervidae

Odocoileus virginianus, el venado cola blanca, se distribuye en toda la República Mexicana, es probablemente el animal de caza más importante, de ahí que se encuentra actualmente restringido a determinadas áreas.

Se identificaron 57 fragmentos de hueso procedentes de tres unidades: Jonuta, pozos 1-4, 2-3 y El Ocotlán.

Familia Bovidae

La res (*Bos taurus*) es un animal doméstico introducido a nuestro continente

con la llegada de los españoles; se rescató un resto, procedente de Jonuta, pozos 1-4, Capa I.

Análisis y conclusiones

Los restos de animales identificados fueron 1530, entre moluscos, elasmobranquios, peces, reptiles, aves y mamíferos.

Moluscos	19 géneros	20 especies	(619 restos)	40.50%
Peces	1 género	1 especie	(1 resto)	0.06%
Reptiles	5 géneros	3 especies	(822 restos)	53.70%
Aves	2 géneros	1 especie	(5 restos)	0.32%
Mamíferos	7 géneros	5 especies	(82 restos)	5.35%
Elasmobranquios	1 familia		(1 resto)	0.06%

Como se puede observar, los reptiles son los más abundantes y de éstos la tortuga jicotea (*Pseudemys scripta*) es la más frecuente con 483 restos, le sigue el caracol tegogol (*Pomacea flagellata*) con 397 (25 por ciento). Estas especies son dulceacuícolas, comestibles y nativas de la zona; las otras especies propias de la región encontradas en menor cantidad y sin embargo utilizadas con fines alimenticios son: las almejas de agua dulce como *Psoroniaias crocodilorum* y otras de la familia Unionidae; de los vertebrados, el peje lagarto o catán y las tortugas de agua dulce como la blanca, la guau y la casquitos. De los mamíferos podemos mencionar el venado, el mapache, el jabalí, el tlacuache, el perro y de manera especial podemos el manatí, ya que es comestible y además encontramos un fragmento de costilla trabajada.

Las especies marinas, aunque en poca cantidad, también están representadas por conchas, que además de ser comestibles se utilizan como materia prima para fabricar objetos de ornato; por ejemplo el caracol *Oliva* sp., del cual se encontró un fragmento trabajado a manera de pendiente; el caracol *Strombus gigas* que se utiliza en algunos sitios como instrumento musical y para elaborar adornos. Hay especies de esteros, los ostiones y algunas almejas aunque en poca cantidad. Las especies terrestres de moluscos identificadas en el trabajo son propias de la región y se distribuyen ampliamente en la zona, por lo que su presencia en el sitio es natural y probablemente en ocasiones se les dio alguna utilización. Sánchez Caero (1979) menciona que los caracoles se encontraron en un conglomerado formando pisos de ocupación; en el material que nos enviaron para ser estudiado no se especifica cuáles pertenecen al conglomerado, pero puede pensarse que es el más abundante, y de él hacen un uso integral.

Las aves presentes en este contexto comúnmente no se comen, pero probablemente se usaron las plumas.

De las diez unidades de excavación, la que mayor cantidad de restos presenta es El Ocotlán con 694 (45.5 por ciento); de moluscos hay 332 ejemplares (21.7 por ciento), y de éstos el más abundante es *Pomacea*

flagellata, además, en esta unidad se encontró la mayor variedad de especies y elementos marinos. Con respecto a los vertebrados, la mayor cantidad se presenta en Jonuta, Pozos 2-3 con 366 restos (23.9 por ciento) y en El Ocotlán con 361 restos (23.6 por ciento) y las especies más abundantes son: para Jonuta, la tortuga jicotea con 170 restos y la tortuga blanca con 147 restos; para El Ocotlán la tortuga jicotea con 245 restos. Los moluscos no se presentan en El Paraíso y La Tejería.

La gran cantidad de restos de tortuga y caracoles de agua dulce sugieren que los habitantes de la zona basaron su alimentación en ellas, pues al ser regionales no tenían que desplazarse grandes distancias para obtenerlas, y saber dónde encontrarlas les facilitaba su captura. Los grandes mamíferos eran consumidos ocasionalmente. El número reducido de elementos de esteros y marinos nos indica que se desplazaban casualmente a estos ambientes y obtenían estos recursos ya sea como alimento o como materia prima para elaborar objetos. Actualmente los caracoles y las tortugas aún son

Tabla 1

ESPECIES, FRECUENCIA Y DISTRIBUCIÓN DE LOS RESTOS PROCEDENTES DE JONUTA
1-4, TABASCO, MÉXICO

Géneros	Capas I	II	III	IV	V	VI	Tótal	%
Moluscos								
<i>Anadara notabilis</i>		1		2	1		4	1.8
<i>Crassostrea virginica</i>					2		2	0.9
<i>Psoronaiaa crocodilorum</i>		4		1			5	2.3
<i>Unio sallei</i>	1	1	1		1		4	1.8
<i>Unio aztecorum</i>				1			1	0.4
<i>Unio digitatus</i>						1	1	0.4
<i>Pomacea flagellata</i>	5	62	20	13	18	8	126	59.1
<i>Pachychilus</i> cf. <i>pilsbryi</i>				1			1	0.4
<i>Helisoma</i> cf. <i>caribaeus</i>		1			1		2	0.9
<i>Orthalichus princeps</i>					1		1	0.4
<i>Euglandina</i> sp.		1	1			1	3	1.4
<i>Euglandina</i> cf. <i>cylindracea</i>		1	1				2	0.9
Vertebrados								
<i>Lepisosteus tropicus</i>					1		1	0.4
<i>Pseudemys scripta</i>	1	6	10	2			19	8.9
<i>Kinosternon</i> sp.			3			1	4	1.8
<i>Dermatemys mawii</i>	6	5	20		1		32	15.0
<i>Trichechus manatus</i>				1			1	0.4
<i>Odocoileus virginianus</i>		1		1	1		3	1.4
<i>Bos taurus</i>	1						1	0.4
Total	14	83	56	22	27	11	213	
%	6.5	38.9	26.3	10.3	12.6	5.1		

consumidos a tal grado que la tortuga blanca o aplanada se considera en peligro de extinción y los caracoles llamados tegogoles se ven restringidos a determinadas áreas, porque los terrenos antes inundados son habilitados para la agricultura y la ganadería.

La presencia de un fragmento de hueso de vaca en la Capa I de los pozos 1-4 de Jonuta nos indica o una capa de sedimentación poshispánica o contaminación de material reciente.

Agradecimientos

Agradezco al M. en C. Ticul Álvarez sus enseñanzas, su amistad, sus consejos, el encaminarme y asesorarme en esta interesante disciplina; a los investigadores del Laboratorio de Paleozoología las críticas y sugerencias al manuscrito y a Guillermo Herrera por los dibujos que ilustran el presente trabajo.

Tabla 2

ESPECIES, FRECUENCIA Y DISTRIBUCIÓN DE RESTOS PROCEDENTES JONUTA 2-3, TABASCO, MÉXICO

Géneros	Capas I	II	III	IV	V	VI	VII	Total	%
Moluscos									
<i>Anadara notabilis</i>					1			1	0.2
<i>Psoroniaias crocodilorum</i>				3		1		4	0.9
<i>Unio sallei</i>			3					3	0.7
<i>Pomacea flagellata</i>			13	2	3	17	1	36	8.6
<i>Pachychilus</i> cf. <i>pilsbryi</i>			1	2	4			7	1.6
fragmentos de concha				1				1	0.2
Vertebrados									
Familia Dasyatidae				1				1	0.2
<i>Pseudemys scripta</i>	6	13	51	100				170	40.6
<i>Kinosternon</i> sp.			3	8	3			14	3.3
<i>Staurotypus triporcatus</i>		8	1	3				12	2.8
<i>Dermatemys mawii</i>	2	22	51	72				147	35.1
Tortuga no identificada					3			3	0.7
<i>Casmerodius albus</i>				1				1	0.2
<i>Tayassu tajacu</i>				1				1	0.2
<i>Odocoileus virginianus</i>			2	15				17	4.0
Total	8	43	125	209	14	18	1	418	
%	1.9	10.2	29.9	50	3.3	4.3	0.2		

Tabla 3

ESPECIES, FRECUENCIA Y DISTRIBUCIÓN DE RESTOS PROCEDENTES DE EL OCOTLÁN,
CALA 1, PL. 1, CAMPECHE, MÉXICO

Géneros	Capas I	II	III	III-IV	IV	Total	%
Moluscos							
<i>Noetia ponderosa</i>					2	2	0.3
<i>Anadara notabilis</i>		4	4		5	13	1.8
<i>Crassostrea virginica</i>			2		1	3	0.4
<i>Psoronaia crocodilorum</i>		8	26	2	40	76	10.9
<i>Unio sallei</i>			3		3	6	0.8
<i>Unio aztecorum</i>		3	3		1	7	1.0
<i>Unio digitatus</i>			4			4	0.5
<i>Polymesoda carolineana</i>			2		4	6	0.8
<i>Rangia flexuosa</i>			1	1	2	4	0.5
<i>Rangia cuneata</i>			4	1	5	10	1.4
<i>Carditamera floridana</i>		1				1	0.1
<i>Pomacea flagellata</i>		31	151	9		191	27.5
<i>Strombus gigas</i>					1	1	0.1
<i>Oliva</i> sp.			1		1	2	0.2
<i>Turbinella angulata</i>		1				1	0.1
<i>Cerithium</i> sp.		1			1	2	0.2
<i>Marginella labiata</i>					1	1	0.1
<i>Euglandina</i> cf. <i>cylindracea</i>					1	1	0.1
concha trabajada		1	1			2	0.2
Vertebados							
<i>Pseudemys scripta</i>	5	27	96		117	245	35.4
<i>Kinasternon</i> sp.			2		8	10	1.4
<i>Straurotypus triporcatus</i>					4	4	0.5
<i>Dermatemys mawii</i>	3	24	8		8	43	6.1
<i>Crocodylus</i> sp.			2		1	3	0.4
<i>Phalacrocorax</i> sp.			3		1	4	0.5
<i>Didelphis</i> sp.			1		1	2	0.2
<i>Canis</i> sp.		1	7		4	12	1.7
<i>Procyon lotor</i>			1			1	0.1
<i>Odocoileus virginianus</i>		2	10		25	37	5.3
Total	8	104	332	13	237	694	
%	1.5	14.8	47.9	1.8	34.1		

Tabla 4

ESPECIES, FRECUENCIA Y DISTRIBUCIÓN DE LOS RESTOS PROCEDENTES DE SAN JOAQUÍN, PL.2, CALA 1. CAMPECHE, MÉXICO

Géneros	Capas S	I	II	III	IV	Total	%
Moluscos							
<i>Crassostrea virginica</i>	17					17	18.7
<i>Psoroniaias crocodilorum</i>				2	2	4	5.7
<i>Unio sallei</i>					1	1	1.0
<i>Unio aztecorum</i>				2		2	2.1
<i>Rangia cuneata</i>	2					2	2.1
<i>Pomacea flagellata</i>	8	1	2	20	6	37	40.6
<i>Helisoma cf. caribaeus</i>				1		1	1.0
<i>Euglandina sp.</i>	1					1	1.0
<i>Euglandina cf. cylindracea</i>		4		1		5	5.5
Vertebrados							
<i>Dermatemys mawii</i>			3			3	3.2
<i>Pseudemys scripta</i>					1	1	1.0
tortugas no identificadas			8	2		10	10.9
<i>Canis sp.</i>			7			7	7.7
Total	28	5	20	28	10	91	
%	30.7	5.5	21.9	30.7	10.9		

Tabla 5

ESPECIES, FRECUENCIA Y DISTRIBUCIÓN DE LOS RESTOS PROCEDENTES DE SAN JOAQUÍN PL.2 CALA 2. CAMPECHE, MÉXICO

Géneros	Capas I	II	III	IV	Total	%
Moluscos						
<i>Psoroniaias crocodilorum</i>				1	1	2.1
<i>Pomacea flagellata</i>	1			2	3	6.4
<i>Orthalichus princeps</i>	1				1	2.1
<i>Euglandina cf. cylindracea</i>			1		1	2.1
Vertebrados						
<i>Dermatemys mawii</i>	6	6	1		13	26.6
<i>Pseudemys scripta</i>		4	14		18	38.3
Tortugas no identificadas		10			10	21.2
Total	8	20	16	3	47	
%	17	42.5	34	6.4		

Tabla 6

FRECUENCIA TOTAL DE MOLUSCOS Y VERTEBRADOS EN LAS DIFERENTES EXCAVACIONES DE JONUTA, TABASCO, MÉXICO

Géneros Moluscos	Jonuta			El Otolán		San Joaquín		El Paraíso		Total	%
	Pozos 1-4	2-3	5	1	2	Cala 1	Cala 2	1	2		
<i>Noetia ponderosa</i>				2						2	0.1
<i>Anadara notabilis</i>	4	1		13						18	1.1
<i>Crassostrea virginica</i>	2			3		17				22	1.4
<i>Psoroniaias crocodilorum</i>	5	4		76		4	1			90	5.8
<i>Unio sallei</i>	4	3	1	6		1				15	1.0
<i>Unio aztecorum</i>	1	1	1	7		2				11	0.7
<i>Unio digitatus</i>	1			4						5	0.3
<i>Polymesoda carolineana</i>				6						6	0.4
<i>Rangia flexuosa</i>				4						4	0.3
<i>Rangia cuneata</i>				10		2				12	0.8
<i>Carditamera floridana</i>				1						1	0.06
<i>Pomacea flagellata</i>	126	36	4	191		37	3			397	25.9
<i>Pachychilus cf. pilsbryi</i>	1	7								8	0.5
<i>Strombus gigas</i>				1						1	0.06
<i>Oliva sp.</i>				2						2	0.1
<i>Turbinella angulata</i>				1						1	0.06
<i>Cerithium cf. eburneum</i>				2						2	0.1
<i>Marginella labiata</i>				1						1	0.06
<i>Helisoma cf. caribaeus</i>	2					1				3	0.2
<i>Orthalichus princeps</i>	1						1			2	0.1
<i>Euglandina sp.</i>	3					1				4	0.3
<i>Euglandina</i>											
<i>cf. cylindracea</i>	2			1		5	1			9	0.6
Fragmento de concha											

trabajada	1	2	3	0.1
Vertebrados				
Dasyatidae	1		1	0.6
<i>Lepisosteus tropicus</i>	1		1	0.6
<i>Pseudemys scripta</i>	19	245	15	483
<i>Kinosternon</i> sp.	4	10	1	29
<i>Dermaemys mawii</i>	32	43	3	262
<i>Staurotypus triporcatus</i>	12	4	3	19
<i>Crocodilus</i> sp.		3		3
Tortugas no identificadas	3	10	2	26
<i>Phalacrocorax</i> sp.		4	1	4
<i>Casmerodius albus</i>	1			1
<i>Didelphis</i> sp.		2		2
<i>Canis</i> sp.		12	7	19
<i>Procyon lotor</i>		1		1
<i>Trichechus manatus</i>	1			1
<i>Tayassu tajacu</i>	1			1
<i>Odocoileus virginianus</i>	3	37		1
<i>Bos taurus</i>	1			57
Total	213	694	91	1530
%	14	45.3	6	2.6

Bibliografía

- Álvarez del Villar, J. 1974. Los Cordados. Texto e Imagen, México, 368 pp.
- Cardoso, D. M. 1979. El clima de Chiapas y Tabasco. Universidad Nacional Autónoma de México, 99 pp.
- Hall, E. R. 1981. The Mammals of North America. Second Edition. John Wiley and Sons, Nueva York. 1: I-XV, 1-600 & 2: 601-1181.
- Martens, Von E. 1890-1901. Land and Freshwater Mollusca. In: Biologia Centrali-Americana. 478-523.
- Ramírez-Pulido, J., M. C. Briton, A. Perdomo y A. Castro. 1986. Guía de los Mamíferos de México. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, México, 720 pp.
- Rzedowski, J. 1981. Vegetación de México. Limusa, México, 432 pp.
- Sánchez Caero, O. F. 1979. Excavaciones Arqueológicas en la zona de Jonuta, Tabasco. Tesis de licenciatura. Escuela Nacional de Antropología e Historia del inah. 145 pp.
- Smith, H. M. y E. H. Taylor. 1950. An Annotated checklist and Key to the Reptiles of Mexico exclusive of the snakes. Smithsonian Institution United States National Museum, Bulletin, 199: 253 pp.
- Solem, A. 1974. The shell makers introducing Mollusks. Appendix A. John Wiley & Sons, Nueva York, 245-262.

***Feresa attenuata* Gray, 1874 (Odontoceti: Delphinidae) en la costa atlántica de México**

Bernardo Villa R.*
Elia E. Hoz Zavala**

El martes 16 de noviembre de 1989, durante las primeras horas del día, en la playa, cerca de la escollera de Ciudad Madero, Tamaulipas, México, a los 22°16' N y 97°50' W (véase mapa), no lejos de la desembocadura del río Pánuco, el técnico pesquero Modesto Ibarra observó el varamiento de un cetáceo.

El mar estaba tormentoso, con oleaje agitado y con características correspondientes al grado 11 de la escala de Beaufort.

Un grupo de estudiantes del Centro de Estudios Tecnológicos del Mar (CET del mar), después de corroborar que el animal estaba vivo, trataron de retornarlo a las aguas del mar abierto. Se le colocó en una red y ésta fue suspendida en el lado de babor de un barco pesquero, procurando que el cuerpo estuviera en contacto con el agua para evitar la deshidratación (fig. 1).

Se encontró una herida transversal en el dorso, cerca de la base posterior de la aleta dorsal, indudablemente hecha por la propela de alguna embarcación. El animal estaba emaciado. No obstante, se tuvo la esperanza de salvarlo.

La liberación se hizo a una distancia que se consideró apropiada, frente a la costa, no lejos de la desembocadura del Pánuco. Inmediatamente después de que el ejemplar quedó libre de la red, un grupo de tursiones, *Tursiops truncatus* se congregó en torno para agredirlo con fiereza. El cetáceo, visiblemente débil, no pudo defenderse ni escapar; por lo tanto, el grupo de rescate procedió a regresarlo a la costa para dejarlo en las aguas del río Pánuco, donde permaneció por corto tiempo, en realidad agonizando. Murió entre las 15:30 y 16:00 horas del mismo día en que se varó.

Este animal, desde el primer momento en que se le encontró tirado sobre la arena de la playa fue confundido con un delfín, con una ballena gris joven y con un bufeo prieto, *Globicephala macrorhynchus*. Evidentemente no corresponde a ninguno de estos taxones. La ballena gris *Eschrichtius robustus* actualmente está confinada al Pacífico nororiental y no al Atlántico. Se decidió trasladarlo al laboratorio del CET del mar para disecharlo.

El personal de la Escuela de Biología de la Universidad del Noreste intervino para conservarlo completo en solución preservativa e identificarlo y conservarlo como ejemplar para estudio científico.

* Laboratorio de Mastozoología, Instituto de Biología-UNAM.

** Facultad de Biología, Universidad del Noroeste, Tampico-Tamaulipas.



Figura 1. *Ferresa attenuata*, transportada en una red.

De esta manera, mantenido por algún tiempo en congelación, pude examinarlo e identificarlo. Las medidas se tomaron recién muerto al animal, que es una hembra de la especie *Ferresa attenuata*.

Se le ha registrado en Texas, EUA (Schmidly y Melcher, 1974; Schmidly y Shane, 1976), pero no en la costa atlántica de México, por lo que éste resulta ser el primer registro en territorio mexicano.

Ferresa attenuata, conocida con el nombre común de orca pigmea, pertenece a la familia Delphinidae, del suborden Odontoceti. Su cuerpo, esbelto, se hace más delgado a partir de la base de la aleta dorsal; su cabeza no es ancha, sino comprimida y estrecha; la aleta dorsal es grande, curvada y terminada en punta; ésta se dobla como la de la aleta dorsal de los machos de las orcas verdaderas (*Orcinus orca*); las aletas pectorales son relativamente pequeñas, suavemente curvadas, redondeadas en la punta, con indentaciones intercaladas en el borde posterior. Estas indentaciones se encuentran también en la curvatura posterior de la aleta dorsal (fig. 2).

El color del cuerpo es negro, como el de la cámara de llanta de automóvil y, por lo común, con una mancha lateral conspicua de gris claro, separada de la región dorsal por un margen superior undoso. Esta área gris desaparece en forma rápida después de muerto el animal. En la región pectoral, entre las aletas, hay una mancha en forma de ancla (fig. 3) cuyo mango, extendido sobre la línea central del dorso, se desvanece; el color de esta ancla es Sorhum Brown (los nombres con mayúsculas de los colores son según Ridgway R. 1911. Color Standard and Color nomenclature) o pardo claro. En el ejemplar examinado hay manchas blancas ovoides, pequeñas y una mayor

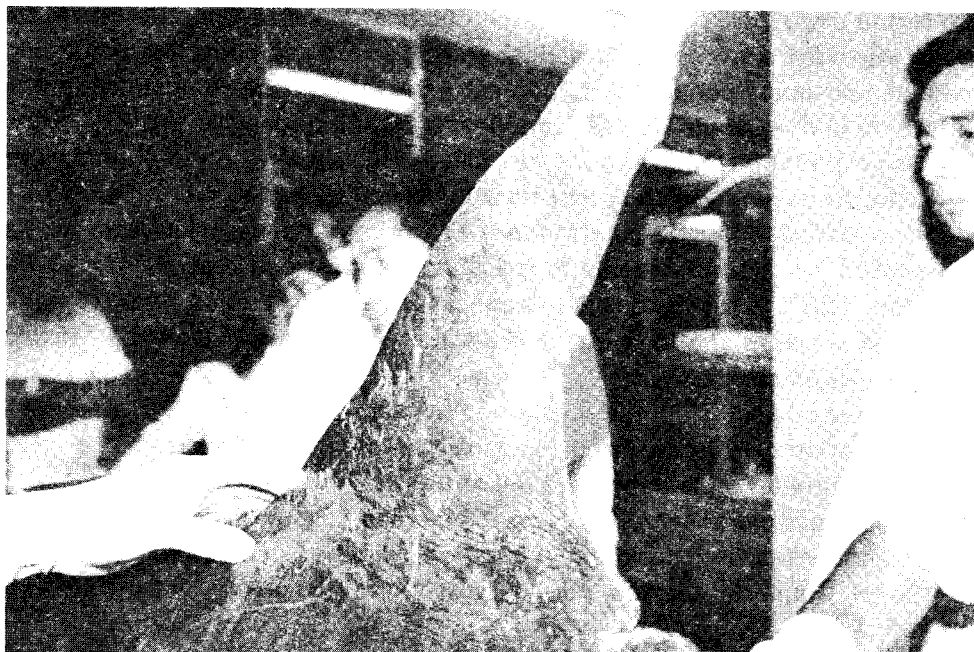


Figura 2. La aleta dorsal mostrando las identaciones del borde posterior y la herida transversal, en el dorso.



Figura 3. Los colores característicos en la región ventral, entre las aletas pectorales.

en forma de "V". Hay una gran mancha blanca anal, fuertemente teñida de color rojo coral claro, Light Coral Red; en vida se extiende hasta el pedúnculo caudal. Los labios tienen un margen estrecho blanco que se ensancha en la punta de la mandíbula y forma una perilla característica (fig. 4).

Son mamíferos marinos poco conocidos. No se les ve con frecuencia, por lo tanto, se desconoce su comportamiento y su biología.

Una peculiaridad de *F. attenuata* es su carácter agresivo, que se ha observado en ejemplares mantenidos en cautiverio (Pryor *et al.*, 1965; Watson, 1981: 219). Esto puede explicar la reacción de los tursiones que atacaron al ejemplar que se intentó liberar en las aguas del Golfo de México frente a Tampico.

Se sabe que estos mamíferos marinos se alimentan en forma preferencial durante la noche, y durante el día pasan el tiempo perezosamente en grupos que holgazanean en la superficie del agua (Watson, *ibid.*).

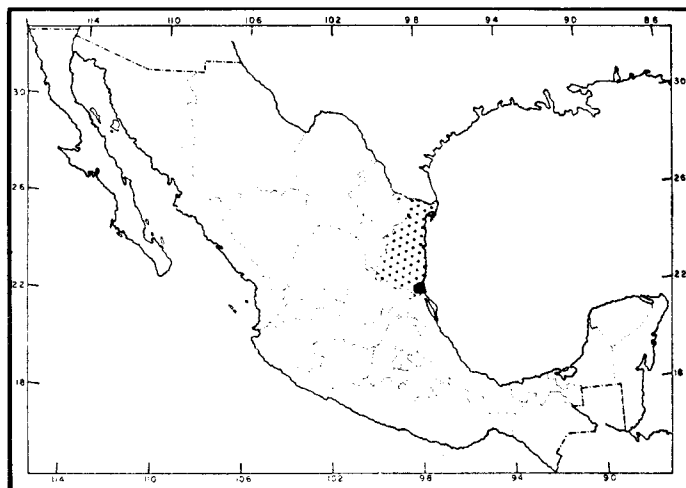
No es habitual observarlos. Su población es desconocida. Sin embargo, se han encontrado ejemplares en varias localidades del mundo.

En el Golfo de México puede haber una población interesante, no conocida aún.

En días anteriores al varamiento, en el noreste de México hubo mal tiempo y algunas embarcaciones, en forma apresurada, buscaron refugio en puertos seguros, en especial en Tampico. En estas operaciones es de colegirse que alguna embarcación tocó a éste y otros integrantes de alguna manada en mar abierto, hiriéndolo severamente, pues otro ejemplar siguió la misma suerte de la hembra rescatada porque a corta distancia, al sur de la desembocadura del Pánuco, fue arrojado muerto a la playa. Un pescador enterró al cadáver en la arena, y cuando se trató de rescatarlo no se le pudo encontrar. El mismo pescador informó que era igual al ejemplar rescatado.



Figura 4. Los labios con la coloración blanca, más amplia en la mandíbula.



Fiura 5. Mapa de México mostrando el estado de Tamaulipas (sombreado). El punto señala la localidad donde se varó *Feresia attenuata*.

Medidas

1. Longitud total (de la punta de la maxila a la parte más profunda de la escotadura de los lóbulos caudales) 2.21 m
2. Longitud de la maxila al centro del ojo 0.23 m
3. Longitud de la abertura bucal 0.08 m
4. Centro del ojo al centro del respiradero 0.19 m
5. Longitud de la punta de la maxila al respiradero largo de la línea media 0.27 m
6. Longitud de la punta de la maxila a la inserción anterior de la aleta dorsal 0.46 m
7. Longitud de la punta de la maxila a la punta de la aleta dorsal 1.26 m
8. Longitud de la punta de la maxila al centro del ano 1.46 m
9. Espesor de la grasa en la parte media ventral a la inserción anterior de la aleta dorsal 0.021 m
10. Espesor de la grasa en la parte media lateral en la longitud media 0.021 m
11. Talle sobre el plano transversal intersectando el ano 0.70 m
12. Talle sobre el plano transversal intersectando la axila 0.88 m
13. Longitud de la aleta (anterior, de la inserción a la punta) 0.40 m
14. Longitud de la aleta (de la axila a la punta) 0.32 m
15. Anchura máxima de la aleta 0.15 m
16. Altura de la aleta dorsal desde la base 0.22 m
17. Longitud de la base de la aleta dorsal 0.34 m

18. Distancia del punto más cercano en el borde anterior de los lóbulos caudales a la escotadura	0.16 m
19. Profundidad de la escotadura entre los lóbulos caudales	0.03 m
20. Anchura de los lóbulos caudales (punta a punta)	0.55 m

Agradecimientos

La cooperación de los maestros y alumnos de la Universidad del Noreste, en especial la bióloga María Magdalena Tavera Alonso, fue determinante en la recuperación del animal para conservarlo entero como ejemplar para estudio científico. La Dirección de la Escuela de Biología de la Universidad mencionada hizo un gran esfuerzo para construir un acuario especial de alto costo para conservar este ejemplar de *F. attenuata* que resulta ser el ejemplar número 1 de la colección de la escuela y con el número de campo 6167 B. Villa-R.

Bibliografía

- Schmidly, D. J. y B. A. Melcher. 1974. Dolphins of Texas. Dept. of Wildlife and Fisheries Sciences, Texas A & M University. Contribution num. 19778, Texas Agricultural experiments Station 20.
- Pryor, T., D. Pryor and K. Norris. 1965. Observations on a pygmy killer whale *Feresa attenuata* from Hawaii. Journal of Mammalogy 46: 450-451.
- Watson, L. 1981. Sea guide to whales of the world. Elsevier-Dutton, London. pp. 1-302.

Comparative Morphology of Dorsal Hair of New World Bats of the Family Molossidae

Maira J. van Staaden
and J. Knox Jones Jr.*

Abstract

The morphology of dorsal hair of 31 species of New World molossid bats was studied using both conventional light microscopy and scanning electron microscopy to determine if hair structure, which has proven useful in other mammalian groups, could be of assistance in resolving some interesting systematic relationships within this group of bats. Dorsal hairs of each species are described and figured.

Resumen

La morfología del pelo dorsal de 31 especies de murciélagos molósidos del Nuevo Mundo se estudió usando tanto microscopio óptico de luz convencional como electrónico para determinar si la estructura del pelo, que ha mostrado su utilidad en otros grupos de mamíferos, puede ser de ayuda para resolver algunas de las relaciones sistemáticas dentro de este grupo de murciélagos. Se describe e ilustra el pelo dorsal de cada especie.

Most bats of the family Molossidae in the New World are restricted in distribution to the Neotropics. The systematics of these species is poorly understood in some instances, particularly at the generic and subgeneric levels. For example, opinions differ as to whether *Cynomops*, *Neoplatymops*, and *Cabreramops* are generically or only subgenerically distinct from *Molossops*. Similarly, there is some uncertainty as to whether *Nyctinomops* should be regarded as distinct at the generic level from *Tadarida*, and as to the status of the recently proposed genus-group name *Rhizomops* (Legendre, 1984).

The most comprehensive recent study of relationships among molossids is that of Freeman (1981), based primarily on cranial morphometrics. She recognized two groups of genera in "terms of primitive-derived traits" the *Mormopterus* group, which also includes *Molossops* and its relatives (*Cynomops*, *Neoplatymops*, and *Cabreramops* among American subgenera or genera), and the *Tadarida* group (including also the New World *Nyctinomops*,

* Department of Biological Sciences and The Museum, Texas Tech University, Lubbock, Texas 79409.

Eumops, *Promops*, and *Molossus*). Other authors, however, have regarded *Mormopterus* as closely related to *Tadarida* and have even placed it as a subgenus of the latter (Koopman, 1982, for example). Perhaps *Mormopterus* and *Tadarida* are near the basal divergence of the two groups as defined by Freeman; she regarded them as the "two most primitive genera (of Molossidae) to which all other genera can be related".

A number of authors have opined that hair structure is of rather limited taxonomic value in bats (Cole, 1924; Nason, 1948; Benedict, 1957; Miles, 1965). However, many investigators of other taxonomic groups have held the opposite opinion (Mathiak, 1938; Williams, 1938; Brown, 1942; Mayer, 1952), and have used hair structure to construct keys to various taxa. In so doing, they tended to use characteristics other than cuticular scale pattern, including such aspects of hair as longitudinal form, cortical cell shape, medullar structure, and pigmentation patterns. Moore and Braun (1983) developed a key to Tennessee bats in which they were able to discriminate among most of the 13 species (of seven genera) that occur in that state.

Benedict's (1957) study of hair structure in bats strongly suggested that hair morphology provides a suite of conservative systematic characters that may serve as good taxonomic criteria at the generic level. However, she found interspecific variation to be relatively insignificant and generally limited to differences in size and pigmentation of the filaments. Concerning free-tailed bats in particular, Benedict concluded "that generally the generic differences in hair structure in the Molossidae are small".

Variation in scale shape sometimes are associated with differences among species (Smith, 1933). Benedict (1957) proposed a more complex grouping of coronal forms than did Smith, based on scale type, degree of divergence of scales from the hair shaft, nature of the distal scale margin, and degree of hastateness (that is, degree to which part of the distal edge of a scale is shaped like the head of a spear).

Benedict's (1957) study of chiropteran hair structure involved 16 families and included more than 20 species of molossids, the majority being New World taxa. She noted (p. 300): "Within *Tadarida*, there appears to be as much variation in the hair form as there is among the remaining genera of the entire family", which is not surprising inasmuch as she included in *Tadarida* species representing at least four genera as defined by Freeman (1981). Mayer (1952) surveyed four molossid species and concluded that this family could be distinguished from others by the prominent, spinelike margins of scales. Nason (1948) included two molossids in her study, but found no correlation between hair structure and life history strategy. She concluded that there was little evidence of seasonal variation in hair color and structure in bats. Benedict (1957) found that the only sexual variation was "occasional differences in color intensity". She also found no distinction between guard hairs and underhair in molossids.

Methods

Thirty-one New World species from the family Molossidae were selected for study and samples of middorsal hairs were obtained from museum specimens. These samples were taken from the scapular region by carefully plucking a few hairs with fine forceps so as to ensure the inclusion of the base of each. Although measurements and comparisons are based on hairs from one individual of each taxon, we first compared samples from several specimens of *Tadarida brasiliensis* to confirm the virtual absence of differences in hair structure among individuals of both sexes of a single species. Thus our samples were not restricted as to sex, based on these findings and those reported previously by Nason (1948) and Benedict (1957).

Permanent whole mounts were prepared by placing several acetone-cleaned hairs in Permount on a glass slide. Slides were dried overnight (in an oven at 40°C) to remove any bubbles trapped during placement of the coverslip. Samples were examined under a Spencer 1042A microscope at varying magnifications, and measurements of length (mm) were taken from six complete hairs with an ocular micrometer. Longitudinal form of the hair and distribution of pigment in the cuticle and cortex also were recorded, using the terminology of Benedict (1957). Reference slides have been deposited in The Museum, Texas Tech University.

For scanning electron microscopy, several hairs were cleaned in acetone and mounted on double-sided tape on metal stubs. These were coated with gold to a depth of 550 Å in a Technics Hummer V Sputter coater and viewed in Hitachi S-570 scanning electron microscope (working distance 12 mm, 10 KV). Each specimen was studied extensively and photographed at a magnification of 3500 (figs. 1-5). Measurements of cuticular scale width and length were taken from these micrographs. For comparative purposes, only the midsection (the area that is least variable and most representative) of each hair was used (Benedict, 1957; Gaisler and Barus, 1978). According to Benedict (1957), "consensus holds that only the scales in the mid-region of a hair shaft are the mature and uniform types". Our own extensive scanning upheld the view that midsections are much less variable than other parts of hairs. Moreover, the middle of the hair is less likely to have been damaged naturally or in the process of acquiring samples for analysis. Scale index was calculated by dividing the greatest diameter of the hair into the greatest, exposed, proximo-distal length of a scale, and represents the average of many scale measurements in the midsection of the hair where diameter was recorded.

We carefully calculated hair width or diameter by measuring microphotographs. We note that our measurements are considerably smaller than those few published by Benedict (1957), and we do not know why. We are confident, however, that our measurements represent a rather close approximation of the actual width of individual hairs, and that mean measurements are meaningful representations thereof.

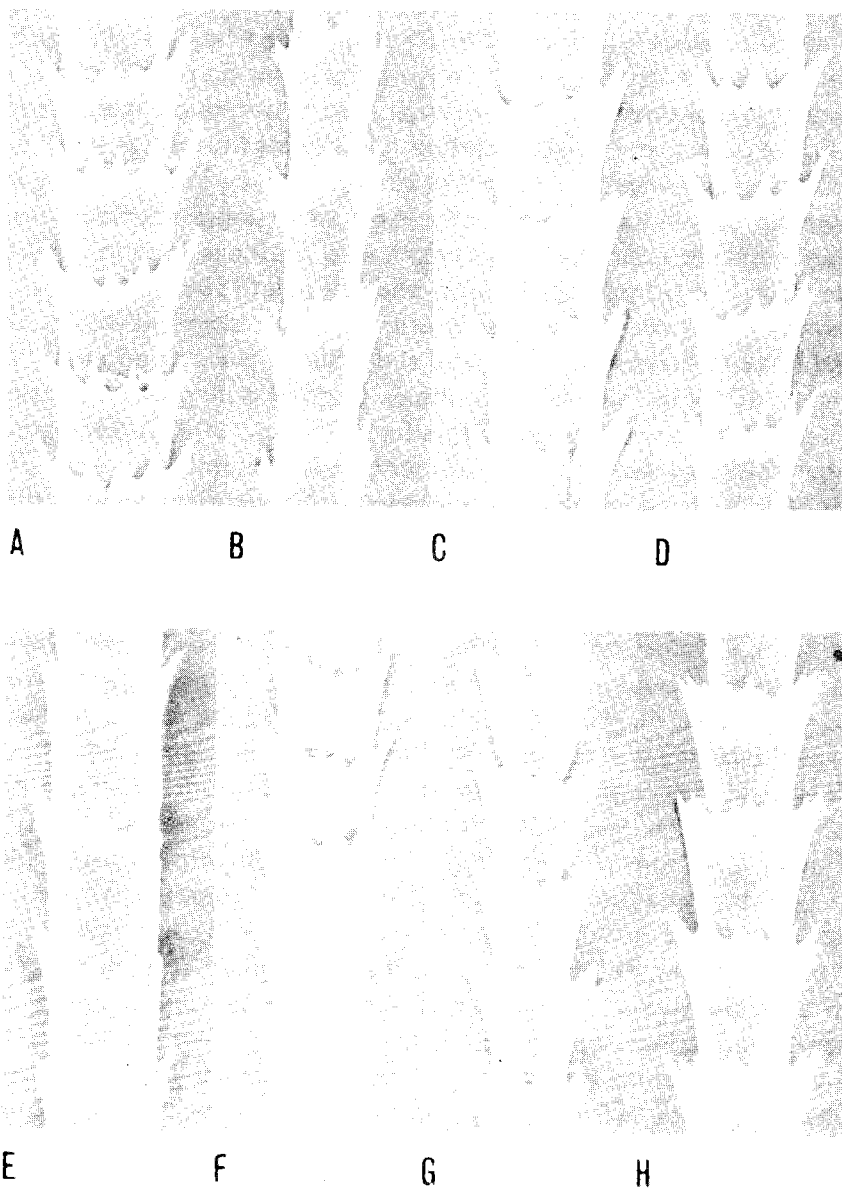
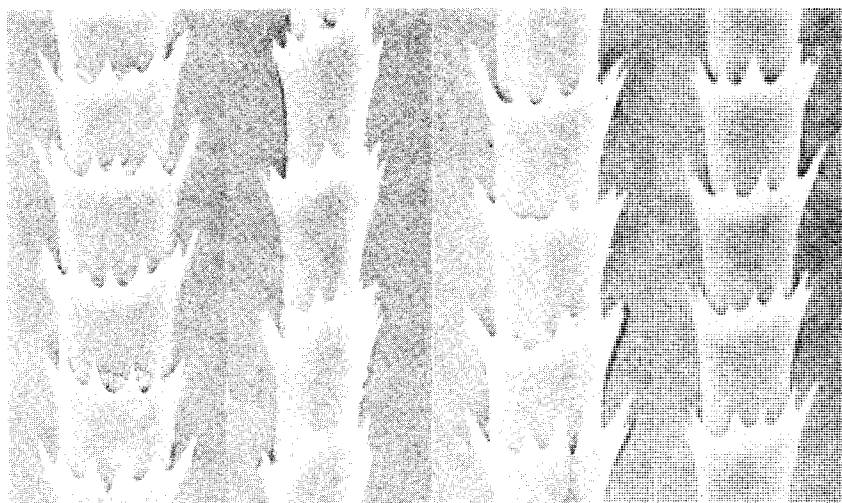


Figure 1. Microphotographs at midsection of dorsal hairs of eight species of molossids: A, *Molossops abrasus*; B, *M. greenhalli*; C, *M. neglectus*; D, *M. paranus*; E, *M. planirostris*; F, *M. temminckii*; G, *Cabreramops aequatorianus*; H, *Neoplatymops mattogrossensis*. Scale same throughout.

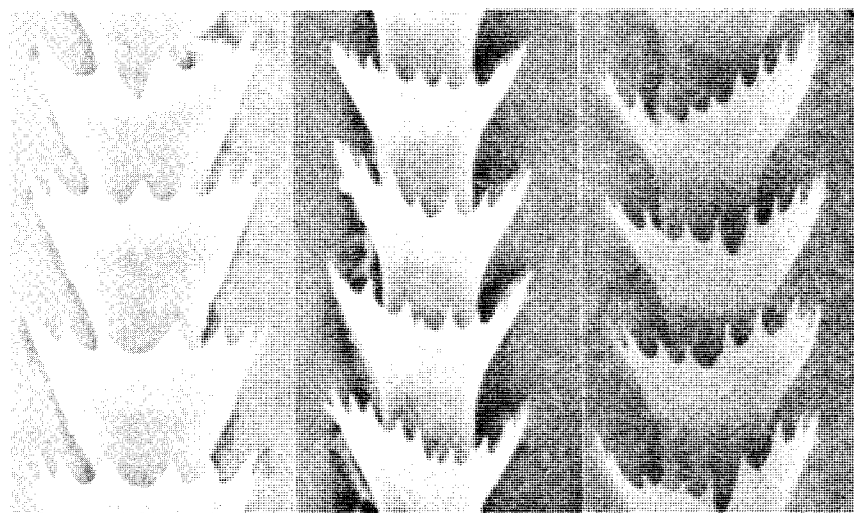


A

B

C

D



E

F

G

Figure 2. Microphotographs at midsection of dorsal hairs of seven species of molossids: A, *Mormopterus kalinowskii*; B, *M. phrudus*; C, *Tadarida brasiliensis*; D, *Nyctinomops aurispinosus*; E, *N. femorosaccus*; F, *N. laticaudatus*; G, *N. macrotis*. Scale same throughout.

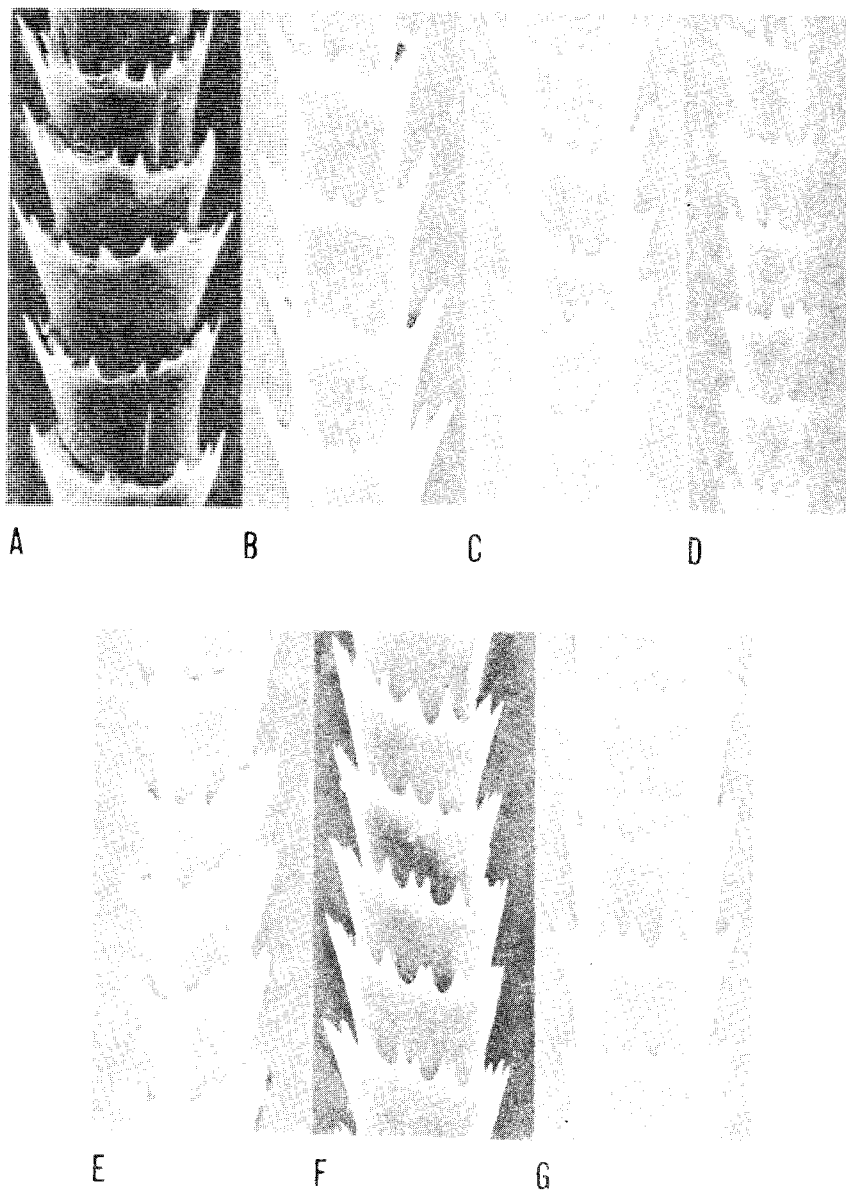


Figure 3. Microphotographs of midsection of dorsal hairs of seven species of *Eumops*: A, *E. auripendulus*; B, *E. bonariensis*; C, *E. glaucinus*; D, *E. hansae*; E, *E. perotis*; F, *E. trumbulli*; G, *E. underwoodi*. Scale same throughout.

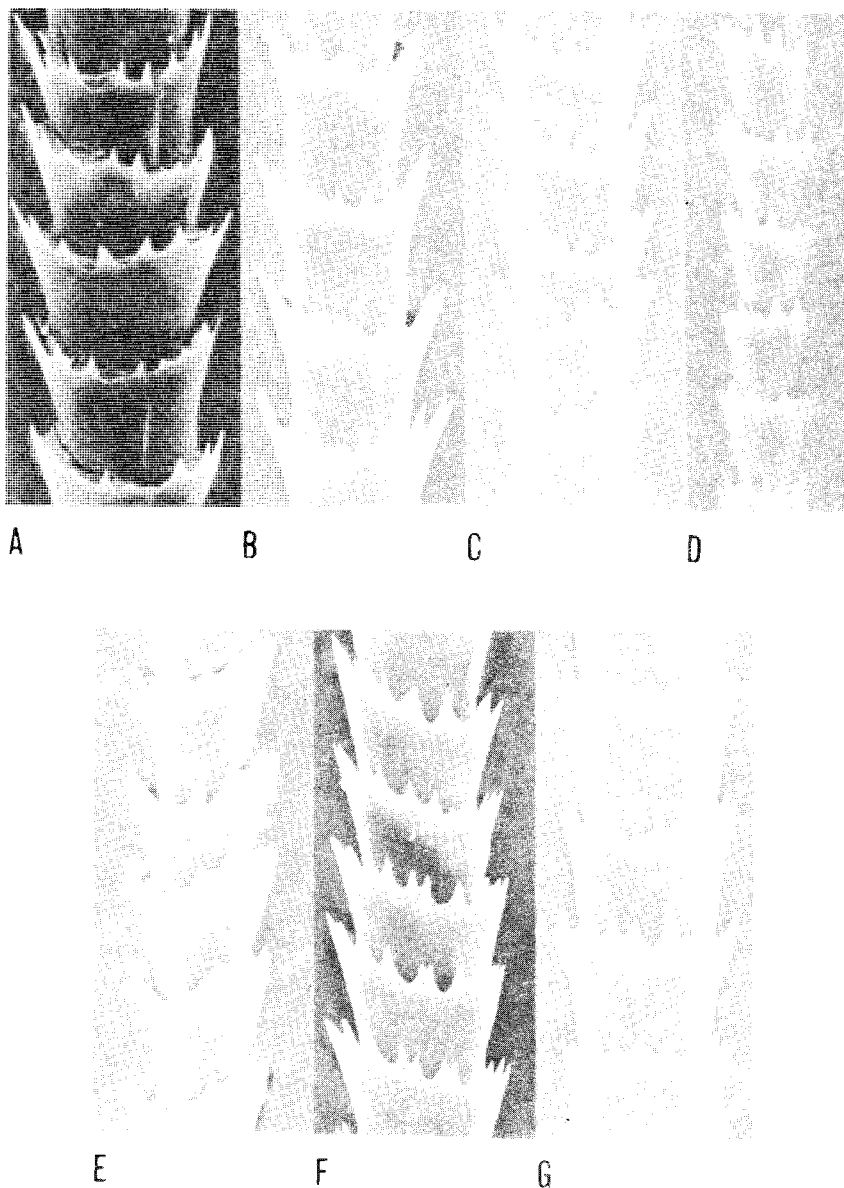


Figure 3. Microphotographs of midsection of dorsal hairs of seven species of *Eumops*: A, *E. auripendulus*; B, *E. bonariensis*; C, *E. glaucinus*; D, *E. hansae*; E, *E. perotis*; F, *E. trumbulli*; G, *E. underwoodi*. Scale same throughout.

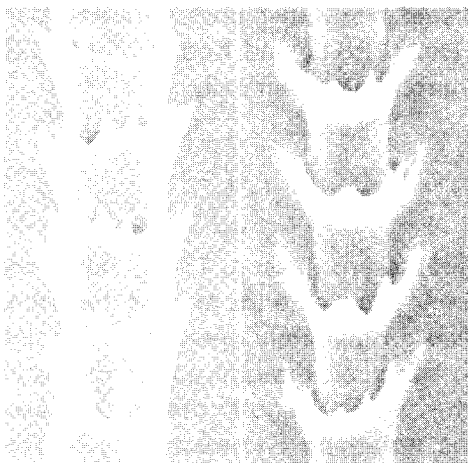


Figure 4. Microphotographs of midsection of dorsal hairs of *Promops centralis* (A) and *P. nasutus* (B). Scale same throughout.

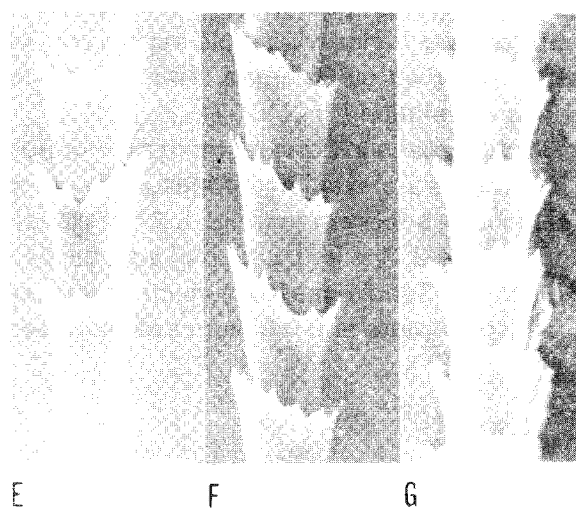
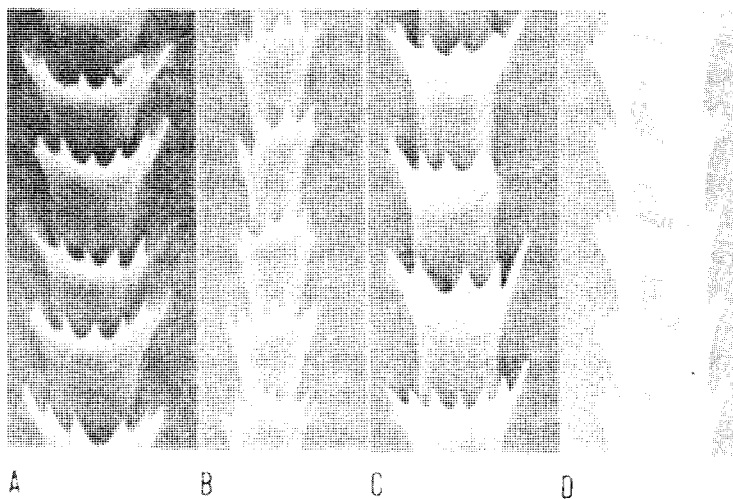


Figure 5. Microphotographs of midsection of dorsal hairs of seven species of *Molossus*: A, *M. aztecus*; B, *M. bondae*; C, *M. coibensis*; D, *M. molossus*; E, *M. pretiosus*; F, *M. rufus*; G, *M. sinaloae*. Scale same throughout.

In the accounts beyond, genera are listed in tentative phylogenetic order, principally following Freeman (1981), Hall (1981), and Koopman (1982). Species within polytypic genera are arranged alphabetically.

Results

All molossids examined, unlike most chiropterans (Nason, 1948), have hair with coronal cuticular scales that is, a single scale extends around the entire hair shaft. Unlike many other mammalian groups, only one layer of scales appears to be present. The nature of the distal scale margin varies somewhat within the family although most species have an irregular dentate pattern, often with deep, V-shaped incisions as noted by Benedict (1957). The hastateness of the distal margin also is variable. The divergence of scales from the filament varies among bats and may be classified (after Hausman, 1930) in a relative sense, as oppressed (closely adhering to the filament), divergent (diverging from the filament), or divaricate (diverging considerably from the filament); all molossids we have examined have dorsal hairs that fall, more or less, into one of the last two categories. A medulla is absent in all species examined (Nason, 1948; Mayer, 1952; Benedict, 1957), the cortex comprising the entire central core of the shaft. Cortical fusi were not observed, but the degree and distribution of pigment granules in the cortex is distinctly variable and in some cases diagnostic. The predominant pattern is one of horizontal bands. The longitudinal form of hairs shows some variation among species studied.

A number of authors have described a trough in cross sections of hairs of other mammalian groups (Homan and Genoways, 1978; Vogel and Kopchen, 1978; Keogh, 1985). There is no indication of such concavities in molossid hairs.

A simple regression of scale index against total hair length showed a significant negative correlation ($P = 0.042$). This implies that as hairs lengthen the scales become shorter and wider. A simple regression of forearm size (for the 25 species also studied by Freeman, 1981) and hair length showed a significant positive correlation ($P < 0.001$).

Details of shape, cuticular scale characteristics, and pigment distribution of dorsal hairs are given for the 31 species we examined. Measurements of length and width of hairs and scale index are given in table 1. A tabulation of certain scale characters is listed in table 2. The midsection of a dorsal hair from each species also is figured (figs. 1-5). Specimens from which hairs were examined are identified as to locality of capture and museum acronym (see acknowledgments).

Table 1

LENGTH (MM), DIAMETER OR WIDTH (μM), AND SCALE INDICES (SCALE LENGTH/SCALE WIDTH AT MIDSECTION OF MIDDORSAL HAIRS) OF REPRESENTATIVE NEW WORLD MOLOSSID BATS. N, NUMBER OF HAIRS OR SCALES MEASURED; SD, STANDARD DEVIATION

Species	N	Length (mm)		N	Width (μm)		Scale index
		Mean	SD		Mean	SD	
<i>Molossops abrasus</i>	6	3.39	0.246	30	10.89	0.578	1.78
<i>Molossops greenhalli</i>	6	4.06	0.135	30	9.13	0.673	1.03
<i>Molossops neglectus</i>	6	3.31	0.260	23	10.41	1.382	1.09
<i>Molossops parvus</i>	6	3.03	0.198	29	9.70	0.617	1.01
<i>Molossops planirostris</i>	6	3.90	0.226	27	9.64	0.601	1.09
<i>Molossops temminckii</i>	6	4.84	0.482	23	7.87	1.920	1.09
<i>Cabreramops aequatoriannus</i>	6	3.00	0.603	28	9.80	0.620	1.04
<i>Neoplatymops mattogrossensis</i>	6	3.04	0.212	28	11.67	1.075	0.95
<i>Mormopterus kalinowski</i>	6	4.26	0.092	14	14.87	1.375	1.02
<i>Mormopterus phrudus</i>	6	3.96	0.293	28	11.29	2.482	1.02
<i>Tadarida brasiliensis</i>	6	4.30	0.340	15	16.66	1.587	0.99
<i>Nyctinomops aurispinosus</i>	6	2.85	0.254	14	15.39	0.969	0.94
<i>Nyctinomops femorosaccus</i>	6	5.55	0.668	16	15.57	1.921	0.80
<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	6	5.53	0.550	10	15.39	0.832	0.95
<i>Nyctinomops macrotis</i>	6	7.17	1.050	24	16.37	0.694	0.73
<i>Eumops auripendulus</i>	6	7.76	0.837	25	13.38	1.391	0.79
<i>Eumops bonariensis</i>	6	5.94	0.229	15	11.20	1.901	1.00
<i>Eumops glaucinus</i>	6	6.49	0.505	27	9.67	1.439	1.02
<i>Eumops hansae</i>	6	3.25	0.412	20	9.13	0.681	1.02
<i>Eumops perotis</i>	6	7.76	0.421	27	9.88	1.035	1.82
<i>Eumops trumbulli</i>	6	6.76	0.302	34	12.69	0.672	1.82
<i>Eumops underwoodii</i>	6	7.64	0.527	24	12.15	1.052	0.91
<i>Promops centralis</i>	6	6.17	0.227	14	12.71	0.768	0.77
<i>Promops nasutus</i>	6	5.12	0.198	31	9.60	1.275	1.06
<i>Molossus aztecus</i>	6	3.70	0.240	34	12.26	0.982	0.74
<i>Molossus bondae</i>	6	2.73	0.150	26	8.35	0.726	1.07
<i>Molossus coibensis</i>	6	3.96	0.452	27	10.82	1.382	1.03
<i>Molossus molossus</i>	6	4.33	0.201	36	9.86	1.473	0.82
<i>Molossus pretiosus</i>	6	3.82	0.250	24	9.48	0.775	1.13
<i>Molossus rufus</i>	6	4.45	0.180	25	9.57	0.889	1.12
<i>Molossus sinaloae</i>	6	3.72	0.267	20	11.36	1.353	0.74

Table 2

SUMMARY OF SCALE CHARACTERISTICS ON MIDDORSAL HAIRS OF 31 SPECIES
OF NEW WORLD MOLOSSID BATS

<i>Species</i>	<i>Scale margin</i>	<i>Divergence from shaft</i>	<i>Degree of hastateness</i>
<i>Molossops abasus</i>	Irregular dentate	Divergent	Repand
<i>Molossops greenhalli</i>	Dentate	Divergent	Equal hastate
<i>Molossops neglectus</i>	Irregular dentate	Divergent	Repand
<i>Molossops parvus</i>	Irregular dentate	Divergent	Repand
<i>Molossops planirostris</i>	Irregular dentate	Divergent	Equal hastate
<i>Molossops temminckii</i>	Irregular dentate	Divergent	Equal hastate
<i>Cabreramops aequatorianus</i>	Irregular dentate	Divergent	Repand
<i>Neoplatymops mattogrossensis</i>	Dentate	Divergent	Entire
<i>Mormopterus kalinowski</i>	Irregular dentate	Divaricate	Repand
<i>Mormopterus phrudus</i>	Irregular dentate	Divaricate	Repand
<i>Tadarida brasiliensis</i>	Irregular dentate	Divaricate	Equal hastate
<i>Nyctinomops aurispinosus</i>	Irregular dentate	Divaricate	Equal hastate
<i>Nyctinomops femorossacus</i>	Irregular dentate	Divaricate	Equal hastate
<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	Irregular dentate	Divaricate	Equal hastate
<i>Nyctinomops macrotis</i>	Irregular dentate	Divaricate	Equal hastate
<i>Eumops auripendulus</i>	Irregular dentate	Divergent	Equal hastate
<i>Eumops bonariensis</i>	Irregular dentate	Divaricate	Equal hastate
<i>Eumops glaucinus</i>	Irregular dentate	Divergent	Equal hastate
<i>Eumops hansae</i>	Irregular dentate	Divergent	Equal hastate
<i>Eumops perotis</i>	Irregular dentate	Divergent	Equal hastate
<i>Eumops trumbulli</i>	Irregular dentate	Divergent	Equal hastate
<i>Eumops underwoodii</i>	Irregular dentate	Divergent	Equal hastate
<i>Promops centralis</i>	Narrow lobate	Divergent	Repand
<i>Promops nasutus</i>	Narrow dentate	Divergent	Equal hastate
<i>Molossus aztecus</i>	Irregular dentate	Divaricate	Equal hastate
<i>Molossus bondae</i>	Irregular dentate	Divergent	Equal hastate
<i>Molossus coibensis</i>	Irregular dentate	Divaricate	Equal hastate
<i>Molossus molossus</i>	Irregular dentate	Divergent	Equal hastate
<i>Molossus pretiosus</i>	Irregular dentate	Divergent	Equal hastate
<i>Molossus rufus</i>	Irregular dentate	Divergent	Equal hastate
<i>Molossus sinaloae</i>	Irregular dentate	Divergent	Equal hastate

Genus *Molossops*

Molossops abrasus (USNM 114928-Sapucay, Paraguay, Fig. 1A). Base has slight bend; widest point of shaft approximately at middle of hair. Cuticular pigmentation light in proximal half and moderate in distal half of hair. Pigmentation in cortex diffuse in the middle third (possibly due to yellowish coloration). Horizontal banding distinct in distal third.

Benedict (1957) characterized the dorsal hairs of this species (under the name *Cynomops cerastes*) as: "Short, divergent, dentate coronal". She also noted that few scales had a noticeable V-shaped, marginal incision, a feature we found difficult to evaluate in hair we studied (see figures). Benedict reported length of hairs as 4.0 mm and the diameter as 17.0 μm , the latter figure much larger than the average of 10.89 μm found by us.

Molossops greenhalli (USNM 511544-El Casco, Nayarit, Fig. 1B). Shape as in *M. abrasus*. Both cuticle and cortical pigmentation moderate, resulting in clear horizontal banding along almost entire length of hair; at extreme tip, however, there is little or no pigment in cuticle. Together with *M. planirostris*, the teeth of the scale margin are somewhat more irregular in *M. greenhalli* than in other *Molossops* examined, and the scales of the two are less divergent than in other genera.

Molossops neglectus (USNM 364484-Oxapampa, Pasco, Perú, Fig. 1C). Shaft gradually tapers from widest point near base. No cuticular pigmentation in basal region, and pigmentation of cortex extremely light. Cuticular and cortical banding moderate along entire length, resulting in uniformly banded hair. This base-to-tip banding pattern distinguishes both this species and *M. greenhalli* from the remaining four taxa of *Molossops* we examined.

Molossops paranus (USNM 319086-Pacora, Panamá, Fig. 1D). Base moderately curved; width of hair shaft increases gradually in proximal third, reaching widest point in middle third; then tapers rapidly into first part of the distal third from which point width is maintained until gradually tapering at tip. Cuticular pigmentation moderate in proximal half and dense in distal half. No distinct bands evident in the proximal region; rather, there are variable alternating darker and paler spots. Cortical pigmentation heavy in distal half, rendering pattern indistinguishable. Dorsal hairs of *M. paranus* are comparatively short, averaging 3.03 mm as compared to a range of 3.31-4.84 for other species in the genus.

Molossops planirostris (USNM 393769-Serra do Rocandor, Matto Grosso, Brazil, Fig. 1E). Base moderately curved, with greatest width at midpoint of hair. Cuticle and cortex light and moderately pigmented, respectively, forming clear horizontal bands.

Molossops temminckii (USNM 507211-Villavicencia, Meta, Colombia, Fig. 1F). Proximal third of hair shaft narrow, widening in middle third and maintaining width until a gradual tapering at tip. Both cuticle and cortex only lightly pigmented in proximal half and moderately so in distal half.

The average hair length for this species is more or less in agreement with that reported by Benedict (1957), but measurements of maximum diameter differ considerably. We found an average width of 7.87 μm (scale index 1.09) as compared to 17.0 μm (scale index 0.4) in her data. *M. temminckii* has the longest (average 4.84 mm) and narrowest dorsal hairs of any species of *Molossops* we examined.

Genus *Cabreramops*

Cabreramops aequatorianus (USNM 513508-Río Chongon, Guayas, Ecuador, Fig. 1G). Form of hair not distinctive. Width of shaft gradually increases in proximal third, reaching widest part in middle third, then tapers gradually in distal portion. Both cuticle and cortex moderately pigmented along entire length of hair, producing a distinct horizontal banding pattern.

Genus *Neoplatymops*

Neoplatymops mattogrossensis (M. R. Willig 2295-Serrote Gamba, SSW Exu, Pernambuco, Brazil, Fig. 1H). Base moderately curved with no region of elongated scales before the mature scale pattern emerges; tapering at distal end of the hair abrupt. Cortex pigmented throughout but granules more diffuse in proximal third of hair; distal two-thirds clearly banded. Banding results from distribution of pigment in cuticle; not found in lateral extensions of scale but rather restricted to hair shaft.

Genus *Mormopterus*

Mormopterus kalinowskii (USNM 283175-Trujillo, La Libertad, Perú, Fig. 2A). Base of hair straight, with relatively rapid increase in shaft width in proximal third. Cuticular pigmentation moderate from base to tip; cortical pigmentation light to moderate throughout. Distinct horizontal banding pattern results from pigmentation in distal portion of each scale overlying cortical pigmentation.

Mormopterus phrudus (USNM 194450-Machu Pichu, Cuzco, Perú, Fig. 2B). Slight increase in width of shaft apparent in distal third of hair, with gentle tapering away from this point. Cuticular and cortical pigmentation heavy along entire length of hair, producing a distinct horizontal banding pattern.

The degree of divergence between the base and distal edge of individual scales is noticeably less in *M. phrudus* (average 5.73 μm) than in *M. kalinowskii* (8.67 μm). Scales otherwise as in *M. kalinowskii*. Benedict's (1957: 522) description of hair of "*M. peruanus*" evidently relates to *Tadarida brasiliensis* (at least the former is a synonym of *T. brasiliensis* according to De la Torre, 1956).

Genus *Tadarida*

Tadarida brasiliensis (TTU 9177-Davis Mtns., Jeff Davis Co., Texas, USA, Fig. 2C). Base and shaft similar in diameter, with increase to widest point in distal third of hair. Cuticle lightly pigmented in basal two thirds, more densely so in distal third; pigment appears restricted to margins of scales. Cortex light to moderately pigmented; horizontal bands narrow and relatively far apart in the basal two thirds of hair, difficult to distinguish elsewhere because of cuticular pigmentation.

There is a greater lateral distance from the base of a scale to the edge of a scale (8.9 μm) in *T. brasiliensis* than in species of the genus *Nyctinomops* (range 7.0-8.3 μm), and the scales are thus more divergent. The scale index is 0.99 as opposed to 0.73 to 0.95 in species of *Nyctinomops*.

Genus *Nyctinomops*

Nyctinomops aurispinosus (TTU 6260-Río Cuchahaqui, Sonora, México, Fig. 2D). Base slightly curved; shaft reaches widest point along small section in middle third of hair; distal two thirds with eight alternating broad and narrow areas (unique among molossids examined). Cuticular pigmentation light throughout. Cortical pigmentation dense in distal half of hair and showing distinct horizontal bands.

Hair scales in *N. aurispinosus* are somewhat less divergent than those in other members of the genus and the individual hairs are much shorter in *N. aurispinosus* than in other species and in the related *Tadarida brasiliensis* (Table 1).

Nyctinomops femorosaccus (TTU 10568-near Tecoripa, Sonora, México, Fig. 2E). Base slightly curved. Expansion of the hair shaft in the third quarter might be described as clublike but is less distinct than one would ascribe to such a description. Cortical and cuticular pigmentation distinct along entire length of hair, but banding clear only in distal third.

Nyctinomops laticaudatus (TTU 10026-Ojo de Agua del Río Atoyac, Veracruz, México, Fig. 2F). Base straight, first portion of distal third of hair widest, tapering gently and evenly in both directions from this point. Dense cuticular pigmentation found along length of hair, but with lighter zone at proximal end of distal third. Cortex lightly pigmented with no clear bands distinguishable. Cortex appears to be absent in distal third of hair. Distinct from other species of *Nyctinomops* in which distal part of cortex is relatively heavily pigmented.

Nyctinomops macrotis (TTU 9304-Sierra Vieja Mtns., Presidio Co., Texas, USA, Fig. 2G). Base of hair virtually straight, hair widest at base; tapering uniformly to tip. Cuticle pigmented from base to tip but only lightly so in proximal third. Cortical pigmentation only clearly banded in distal third.

Genus *Eumops*

Although on average *Eumops* has broad hairs (average 11.67 μm), species of this genus are quite diverse in terms of hair size. Moreover, it is the most diverse of the molossid genera in terms of pigmentation pattern of hairs.

Eumops auripendulus (USNM 315786-Changuinola, Bocas del Toro, Panama, Fig. 3A). Form of dorsal hair lacks distinction, but pattern of pigmentation diagnostic. Cuticular pigmentation in proximal half of hair contains three alternating light and moderate regions, whereas cuticle in distal portion is moderately pigmented. Pigment granules in cortex evenly dispersed throughout length of hair such that a banding pattern appears where cuticle pigmentation is moderate; pigmentation becomes so dense to distinguish banding patterns elsewhere.

Eumops bonariensis (TTU 14355-Mérida, Yucatán, México, Fig. 3B). As in other species of genus, form of hair simple, lacking distinctive characters. Moderate cuticular and cortical pigmentation yield a clear banding pattern beginning in the midsection of the hair; pigment reaches greatest density in middle of distal third of shaft.

Eumops glaucinus (USNM 391180-Silvestre, Minas Gerais, Brazil, Fig. 3C). Base slightly curved; widest part of shaft occurs as a "club" in middle of distal third of hair; from that point, hair tapers gradually to relatively broad tip. Cuticle pigmentation moderate in proximal quarter and light elsewhere, reaching minimum in distal quarter just beneath club. Cortical pigmentation uniform and moderate throughout. Horizontal banding evident in regions of light cuticular pigmentation.

This description contrasts with that of Nason (1948), both qualitatively and quantitatively:

Extreme base is colorless, followed by a pale brown pigmentation for 1/5th of the shaft length. The amount of pigment gradually increases so that 3/5th of the shaft has evenly distributed, medium brown pigments, the final fifth being more densely pigmented with brown.

According to Benedict (1957) the hairs of *E. glaucinus* are like those of *E. perotis*, being 7 to 9 mm long, 17.0 to 25.5 μm in diameter, and with a scale index of 0.3 to 0.5. We found these same dimensions to average 6.49 mm, 9.67 μm , and 1.02, respectively.

Eumops hansae (USNM 310278-Tacarcuna Village, Panamá, Fig. 3D). Slight curve to base; widest point of shaft occurs in middle third. Although cortex pigmented throughout length of the shaft, cuticular pigmentation occurs only in distal half of the hair.

Quantitatively, dorsal hairs of this species are unique in the genus because they have fewer teeth per scale than the other species. *E. hansae* also has the narrowest hairs of any species in the genus, averaging 9.3 μm as compared to an average width of 12.09 (9.67-13.38) μm for other species

(Table 1), and the shortest hairs (3.25 mm) as compared to a range of 5.94 to 7.76 for other species.

Eumops perotis (TTU 6372-Río Alamos, Sonora, México, Fig. 3E). Base only slightly curved, form of hair not distinctive. Pigmentation of cuticle and cortex moderate from base to tip, resulting in distinct and uniform horizontal banding.

Although this description is consonant with previous studies in qualitative terms, there is little agreement in quantitative characteristics. The average length (7.76 mm) and width (9.88 μ m) in our specimens are less than found by Mayer (1952). The length falls within the range reported by Benedict (1957) but the maximum diameter she recorded for *Eumops* (17.0-25.5 μ m) is about twice as great, and scale index at the midpoint ranged from 0.3 to 0.5 in her study in contrast to a value of 1.82 reported here.

Eumops trumbulli (USNM 483972-Puerto Narino, Amazonas, Colombia, Fig. 3F). Base moderately curved; greatest width of shaft reached in midsection of hair, thereafter tapering uniformly to tip. Pigmentation moderate, becoming denser in distal quarter of hair, but not so dense as to obscure horizontal banding.

Eumops underwoodii (TTU 6128-Garcia's Represso, Pima Co., Arizona, USA, Fig. 3G). Hair with straight base, lacking any distinctive features. Both cuticle and cortex moderately pigmented, giving a clear banding pattern.

Genus *Promops*

This is the only genus in which we found major variation in the form of the teeth (dentate as opposed to narrowly lobate) and of the distal margin.

Promops centralis (TTU 18454-Mérida, Yucatán, México, Fig. 4A). Base only slightly curved. Proximal quarter of hair narrow, with a clear broadening in the second quarter, maintained until a gradual tapering to tip. Hair contrasts with that of *P. nasutus* in having a distinctive shape. Both cuticle and cortex moderately pigmented from base to tip, but horizontal banding slightly irregular until distal third.

The present description differs in a number of respects from that of Benedict (1957). We found the average hair length to be 6.17 mm and the width 12.7 μ m, whereas Benedict reported 9.0 mm and 18.7 μ m, respectively. Scale indices are 0.77 and 0.45 for this study and as recorded by Benedict, respectively. Furthermore she classified scale teeth as denticulate rather than narrowly lobate.

Promops nasutus (USNM 387798-85 km SSE El Dorado, Bolívar, Venezuela, Fig. 4B). Base of hair moderately curved. Form tapers evenly from base to tip with exception of a slight narrowing in proximal portion of middle segment. Pigment evenly dispersed in cuticle from base to tip, whereas cortical pigmentation light in basal half of hair and dense in distal half; in contrast to *P. centralis*, no banding is evident. Scale margins dentate

in contrast to those of *P. centralis*, which are narrowly lobate, and scales are noticeably more divergent.

Genus *Molossus*

With the exception of *M. aztecus*, we found no distinct differences in hair form among species of *Molossus*, which are characterized by extremely dense cuticular pigmentation, particularly in the distal third of the shaft.

Molossus aztecus (TTU 29565-La Libertad, El Salvador, Fig. 5A). Base moderately curved. Hair reaches widest point in distal part of first third of shaft; slightly narrowed and flattened in middle third. Cuticle pigmented throughout. Cortical pigmentation light to moderate in basal half of hair. Horizontal banding distinct only in distal half.

This species has scales that are more divergent (thus divaricate) than the average for the genus, 5.9 μm as compared to 3.12 μm (range 2.4-3.5) in other species except *M. coibensis*. The average length is 3.7 mm, which agrees with Benedict (1957). Descriptions of pigment distribution are also in agreement. However, the width she reported is greater (17.0-18.7 μm for three species of the genus) as opposed to 12.26 μm we recorded for *M. aztecus* (which has the broadest hairs among the species we examined, Table 1). Benedict classified scales of *Molossus* as "slightly divergent".

Molossus bondae (TTU 29548-Rama, Nicaragua, Fig. 5B). Base strongly curved. Cuticle densely pigmented from base to tip rendering cortex difficult to observe. There is some indication of horizontal banding.

The hairs of *M. bondae* are distinctly narrower than those in the other species of the genus, 8.35 μm as compared to an average of 10.56 (9.48-10.26) for the remainder of the group. They also are the shortest in the genus 2.73 mm as compared to an average of 3.96 (3.70-4.45) for the other six species examined.

Molossus coibensis (TTU 29689-Chepo, Panamá, Fig. 5C). Base slightly curved. Cuticle pigmented throughout. Cortex lightly pigmented in proximal third and exhibiting horizontal banding, which becomes more distinct in middle third but undetectable in distal third because pigmentation of cuticle is quite dense. Scales more divergent than in other species of *Molossus* (except *M. aztecus*), 4.7 μm as compared to an average of 3.12 μm .

Molossus molossus (TTU 21052-Guadeloupe, West Indies, Fig. 5D). Base slightly curved. No distinct increase in width; even but relatively abrupt tapering to the tip. Basal third of hair lightly pigmented; middle third with heavier pigmentation in cuticle but cortex remaining light; distal third heavily pigmented.

Molossus pretiosus (TTU 29791-Los Cocos, Nicaragua, Fig. 5E). Base straight. Cuticular and cortical pigmentation in proximal third of hair light. Cuticular pigmentation medium in distal two-thirds of shaft, whereas cortical pigmentation becomes heavy and distinctly banded.

Molossus rufus (TTU 5388-San Rafael, Trinidad, West Indies, Fig. 5F). Base of hair straight with widest part in midregion. Cuticle densely pigmented from base to tip; cortical pigmentation pale and irregular in proximal half but indistinguishable in distal part because of the dense cuticle. We follow Dolan (1989) in referring to this species as *M. rufus* rather than *M. ater*.

Molossus sinaloae (TTU 14371-Mérida, Yucatán, México, Fig. 5G). Base gently curved, shaft widening slightly in middle and tapering gradually to tip. Basal region lacks pigmentation entirely; pigment located only in cortex and in distinct horizontal bands in remainder of proximal third of the hair; central third with diffuse and paler pigmentation in both cuticle and cortex, whereas distal portion of hair densely pigmented.

Discussion

Opinions differ as to variability of hair structure in different regions of the body. In earlier studies in which light microscopy was used, little variation was found (Nason, 1948; Benedict, 1957), whereas more recent investigators, using scanning electron microscopes, have demonstrated wider variation (Short, 1978; Riggott and Wyatt, 1980; Hess *et al.*, 1985; Hickey and Fenton, 1987). There are a few cases in which distinctive shape is of value in differentiating between scales of different groups at the familial level, as is true of the Molossidae (Mayer, 1952). However, according to Hausman (1930), scales bear a greater relationship to diameter of hair shaft than to systematic position.

Although our study of morphology of dorsal hairs of molossids revealed some interesting features, the considerable differences in hair structure between the two species of *Promops* (Fig. 4), for example, it unfortunately did not result in any clear groupings as regards genera and subgenera of these bats. Hairs of *Cabreramops* and *Neoplatymops* do not differ much from those of *Molossops* (Fig. 1). Species of the latter fall into two distinct groups based on external, dental and karyological attributes, the subgenera *Molossops* (*neglectus*, *temminckii*) and *Cynomops* (*abrasus*, *greenhalli*, *paranus*, *planirostris*). Using hair morphology, however, no such grouping is apparent (Fig. 1).

Mormopterus hairs are narrower than those of *Tadarida* and its relative *Nyctinomops* (Fig. 2). In fact, hairs of the last two listed genera are the broadest of any examined (means ranging from 15.39 to 16.66 μm). The dorsal hair of *N. aurispinosus* is considerably shorter (2.85 mm) than those of other species (5.53-7.17 mm), the longest being in the large *N. macrotis*.

Among species of *Eumops* (Fig. 3), the short and narrow hair of *E. hansae* is noteworthy. In taxa of *Molossus* (Fig. 5) only hairs of *M. aztecus*, and to a lesser degree those of *M. coibensis*, are distinctive, being broader middorsally than hairs of other species.

Acknowledgments

We are indebted to Don E. Wilson and Robert D. Fisher of the U. S. Fish and Wildlife Service, National Museum of Natural History (USNM), and to Michael R. Willig of Texas Tech University for dorsal hairs from some species of molossids. Specimens from The Museum, Texas Tech University (TTU) also were used. J. D. Berlin and G. H. Hoskins provided SEM time. The Council for Scientific and Industrial Research (South Africa) and the University of Natal (Durban) funded part of the research through support of the first author.

Bibliography

- Benedict, F. A. 1957. Hair structure as a generic character in bats. Univ. California Publ. Zool., 59: 285-548.
- Brown, F. M. 1942. The microscopy of mammalian hair for anthropologists. Proc. Amer. Philos. Soc., 85: 250-274.
- Cole, H. I. 1924. Taxonomic value of hair in Chiroptera. Phillipine J. Sci., 14: 117-121.
- de la Torre, L. 1956. The status of *Mormopterus peruanus* J. A. Allen. Proc. Biol. Soc. Washington, 69: 187-188.
- Dolan, P. G. 1989. Systematics of Middle American mastiff bats of the genus *Molossus*, Spec. Publ. Mus., Texas Tech Univ., 29: 1-71.
- Freeman, P. W. 1981. A multivariate study of the family Molossidae (Mammalia, Chiroptera): morphology, ecology, evolution. Fieldiana Zool., n.s., 7: vii + 1-173.
- Gaisler, J., and V. Barus. 1978. Scale structure of the hair of supposedly primitive bats (Chiroptera). Folia Zool., 27: 211-218.
- Hall, E. R. 1981. The mammals of North America. John Wiley and Son, New York, 1: XV + 1-600 + 90.
- Hausman, L. A. 1930. Recent studies of hair structure relationships. Sci. Monthly, 30: 258-277.
- Hess, W. M., J. T. Flinders, C. L. Pritchett, and J. V. Allen. 1985. Characterization of hair morphology in families Tayassuidae and Suidae with scanning electron microscopy. J. Mamm., 66: 75-84.
- Hickey, M. B. C. and M. B. Fenton. 1987. Scent-dispersing hairs (Osmethrichia) in some Pteropodidae and Molossidae (Chiroptera). J. Mamm., 68: 381-384.
- Homan, J. A., and H. H. Genoways. 1978. An analysis of hair structure and its phylogenetic implications among heteromyid rodents. J. Mamm., 59: 740-760.
- Koegh, H. J. 1985. A photographic reference system based on the cuticular scale patterns and groove of the hair of 44 species of southern african Cricetidae and Muridae. S. African J. Wildlife Res., 15: 109-160.

- Koopman, K. F. 1982. Biogeography of the bats of South America. Pp. 273-302, in *Mammalian biology in South America* (M. A. Mares and H. H. Genoways, eds.), Spec. Publ. Ser., Pymatuning Lab. Ecol., Univ. Pittsburgh, 6: XII + I-539.
- Legendre, S. 1984. Étude odontologique des représentants actuels du groupe *Tadarida* (Chiroptera, Molossidae). Implications phylogéniques, systématiques et zoogéographiques. *Rev. Suisse Zool.*, 91: 393-442.
- Mathiak, H. A. 1938. A key to hairs of the mammals of southern Michigan, *J. Wildlife Manag.*, 2: 251-268, Oct.
- Mayer, W. V. 1952. The hair of California mammals with keys to the dorsal guard hairs of California mammals. *Amer. Midland Nat.*, 48: 480-512.
- Miles, W. B. 1965. Studies of the cuticular structure of the hairs of Kansas bats. *Search, Univ. Kansas* 5: 48-50.
- Moore, D. W., and J. K. Braun. 1983. Keys to the hairs of the families Soricidae, Vespertilionidae, and Muridae within Tennessee. *J. Tennessee Acad. Sci.*, 58: 40-43.
- Nason, E. S. 1948. Morphology of hair of eastern North American bats. *Amer. Midland Nat.*, 39: 345-361.
- Riggott, J. M., and E. H. Wyatt. 1980. Scanning electron microscopy of hair from different regions of the body of the rat. *J. Anat.*, 130: 121-126.
- Short, H. L. 1978. Analysis of cuticular scales on hairs using the scanning electron microscope. *J. Mamm.*, 59: 261-268.
- Smith, H. H. 1933. The relationships of the medullae and cuticular scales of the hair shafts of the Soricidae. *J. Morph.*, 55: 137-149.
- Vogel, P., and B. Kopchen. 1978. Besondere Haarstrukturen der Soricidae (Mammalia, Insectivora) und ihre taxonomische Deutung. *Zoomorphologie*, 89: 47-56.
- Williams, C. S. 1938. Aids to the identification of mole and shrew hairs with general comments on hair structure and hair determination. *J. Wildlife Manag.*, 2: 239-250.

Present address of Van Staaden: Department of Chemical Pathology, University of Cape Town Medical School, Observatory 7925, Cape Town, South Africa.

Esta obra
se terminó de imprimir
en el mes de agosto de 1997,
en los talleres gráficos del Instituto
Nacional de Antropología e Historia,
ubicados en Av. Tláhuac 3428, colonia
Los Reyes Culhuacán, México, D.F. En
la impresión, a cargo de Antonio Rosales
Huidobro, se utilizó papel Bond ahuesado
de 36 kg. para los interiores y papel
Couché mate de 139.5 kg. para la
portada. La edición consta de
1000 ejemplares.

El profesor Álvarez ha dejado honda huella en las diferentes especialidades académicas y administrativas en que ha incursionado, incluyendo la mastozoología, la herpetología, la paleontología y la arqueozoología. Fungió como Director de Flora y Fauna de la antigua Secretaría de Agricultura y Ganadería durante los años sesenta, destacando su labor en favor de la protección del borrego cimarrón. Por su brillante trayectoria, el Instituto Nacional de Antropología e Historia decidió rendirle homenaje con la publicación de un conjunto de trabajos que tuvieran rigurosidad científica y una alta calidad académica, cualidades que acompañan al maestro Álvarez y que a su vez busca transmitir a sus colaboradores y estudiantes.

Después de un lapso considerable requerido para llevar a cabo el proceso de arbitraje externo y edición, finalmente el libro se presenta a la comunidad científica y al público en general. En esta obra el profesor Álvarez resalta como un ejemplo a seguir para beneficio de nuestro país e incluye estudios realizados en los cuatro campos en los que el maestro Álvarez ha desarrollado su actividad científica.

