



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
**MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN**

TESIS DE MAESTRÍA
CARACTERIZACIÓN DEL HÁBITO
ALIMENTARIO DE DOS ESPECIES DE TUZAS
DEL GÉNERO *GREGORYMYS* (RODENTIA,
GEOMYIDAE) DEL OLIGOCENO DEL SUR DE
MÉXICO.

Para obtener el grado de
Maestro en Ciencias en Biodiversidad y Conservación

PRESENTA

Biól. Alberto Carrasco Quiroz

Directores

Dr. Victor Manuel Bravo Cuevas

Dr. Eduardo Jiménez Hidalgo



Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería

School of Engineering and Basic Sciences

Área Académica de Biología

Department of Biology

Mineral de la Reforma, Hgo., a 02 de septiembre de 2025

Número de control: ICBI-AAB/704/2025

Asunto: Autorización de impresión de tesis.

MTRA.OJUKY DEL ROCIO ISLAS MALDONADO
DIRECTORA DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR DE LA UAEH

El Comité Tutorial del nombre del producto que indique el documento curricular del programa educativo de posgrado titulado **“Caracterización del hábito alimentario de dos especies de tuzas del género *Gregorymys* (Rodentia, Geomyidae) del Oligoceno del sur de México.”**, realizado por el sustentante **Alberto Carrasco Quiroz** con número de cuenta **357472** perteneciente al programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**, una vez que ha revisado, analizado y evaluado el documento recepcional de acuerdo a lo estipulado en el Artículo 110 del Reglamento de Estudios de Posgrado, tiene a bien extender la presente:

AUTORIZACIÓN DE IMPRESIÓN

Por lo que el sustentante deberá cumplir los requisitos del Reglamento de Estudios de Posgrado y con lo establecido en el proceso de grado vigente.

Atentamente

“Amor, Orden y Progreso”

El Comité Tutorial

Dr. Víctor Manuel Bravo Cuevas
Vocal

Dra. Katia Adriana González Rodríguez
Presidente

Dr. Gerardo Sánchez Rojas
Secretario

Dr. Eduardo Jiménez Hidalgo
Suplente

Dra. Christina Barrón Ortiz
Suplente

LFRP/DEGL

Ciudad del Conocimiento, Carretera Pachuca-Tulancingo Km. 4.5 Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México. C.P. 42184
Teléfono: 52 (771) 71 720 00 Ext. 40063, 40064 y 40065
aab_icbi@uaeh.edu.mx, maritzal@uaeh.edu.mx

“Amor, Orden y Progreso”



uaeh.edu.mx

Agradecimientos

El presente trabajo fue posible gracias al apoyo de la **Beca Nacional para Estudios de Posgrado** otorgada por la **Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación** (antes Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías, CONAHCYT), con el número 1315541.

Deseo expresar mi profunda gratitud a mis directores. Al **Dr. Victor Manuel Bravo Cuevas**, por su guía constante a lo largo de este proceso y por las valiosas enseñanzas que han contribuido significativamente a mi formación académica. Al **Dr. Eduardo Jiménez Hidalgo**, por su generosidad al permitirme trabajar con el material de *Gregorymys*, pieza fundamental de este estudio, así como por brindarme la oportunidad de trabajar en el **Laboratorio de Paleobiología del Instituto de Recursos de la Universidad del Mar**.

Extiendo mi reconocimiento a ambos por el acompañamiento y el respaldo que me ofrecieron durante estos dos años, sin los cuales esto no habría sido posible.

Agradezco de manera especial a la **Dra. Christina Barrón Ortiz**, del **Royal Alberta Museum**, por su valiosa aportación y la obtención de las imágenes que hicieron posible la realización de este estudio.

A los demás miembros de mi comité: a la **Dra. Katia Adriana González Rodríguez**, por sus acertadas observaciones y correcciones a este documento, así como por su guía en mi desarrollo profesional; y al **Dr. Gerardo Sánchez Rojas**, por su disposición y apoyo en la presentación de los análisis aquí presentados.

A mi familia, por ser siempre mi mayor fortaleza: a mis padres, **Alberto e Inés**, por el amor y respaldo incondicional que me han brindado en cada etapa de mi vida; a mi hermana **Karen**, por su compañía, confianza y sabios consejos que me han ayudado a tomar decisiones importantes; y a mi novia **Karina**, por el amor, la serenidad y la alegría que aporta a mi día a día.

Contenido

Resumen.....	1
Abstract.....	2
1 Introducción	3
2 Antecedentes	4
2.1 Biología de la familia Geomyidae	
2.1.1 Taxonomía de la familia Geomyidae	
2.2 Paleontología de la familia Geomyidae	
2.3 Descripción de <i>Gregorymys veloxikua</i> y <i>Gregorymys mixtecorum</i>	
2.4 Contexto ambiental del Oligoceno temprano en Norteamérica	
2.5 Métodos paleontológicos para la inferencia de dietas	
2.6 Microdesgaste dental como método paleontológico para inferencia de dietas	
2.7 Estudios de microdesgaste dental en México	
2.8 Estudios de Microdesgaste en roedores fosoriales	
3 Justificación	23
4 Hipótesis.....	24
5 Objetivo.....	24
6 Material y método	24
6.1 Área de estudio y estratigrafía	
6.2 Selección y limpieza de ejemplares	
6.3 Estudio de microdesgaste	
6.3.1 Evaluación de rasgos de microdesgaste	
6.4 Definición de categorías de hábitos alimentarios	

6.5 Análisis estadísticos	
7 Resultados	40
7.1 Patrones de microdesgaste	
7.2 Análisis exploratorio: diagrama de cajas y bigotes	
7.3 Prueba de t entre los valores de fosas y de rasguños de <i>Gregorymys mixtecorum</i> y <i>Gregorymys veloxikua</i>	
7.4 Gráfico bivalente	
7.5 Análisis de componentes principales	
7.6 Análisis discriminante lineal	
7.7 ANOVA de una vía	
7.8 Estimación de la masa corporal	
8 Discusión	56
9 Conclusiones	62
10 Literatura citada	63
 Apéndice I Material muestreado de <i>Gregorymys veloxikua</i> y <i>Gregorymys mixtecorum</i>	
.....	89
Apéndice II Datos de conteos de rasguños y fosas de <i>Gregorymys veloxikua</i> <i>Gregorymys mixtecorum</i>	
.....	94
Apéndice III Lista de fotografías utilizadas para conteos...	97

Índice de figuras

Figura 1 Área de procedencia del material, ubicada en el municipio de Santiago Yolomécatl.....	26
Figura 2 Vista oclusal de primeros y segundos molares de <i>Gregorymys veloxikua</i> . (A) UMPE 1037, (B) UMPE 1036. En elipses rojas se encuentran zonas de esmalte con daños.	28
Figura 3 Vista oclusal del primer y segundo molar del ejemplar de <i>Gregorymys veloxikua</i> UMPE 635 La zona seleccionada para el estudio de microdesgaste se encuentra resaltada en el recuadro rojo.	30
Figura 4 Aplicación del polivinilsiloxano de alta definición para elaboración de moldes. (A) Aplicación del moldeante con dispensador y espátula, (B) Ejemplares con moldeante aplicado (C) Moldes con resina preparada en su interior.	31
Figura 5 Fotografías de bandas de esmalte de molares de <i>Gregorymys veloxikua</i> y <i>Gregorymys mixtecorum</i> . (A) rasguños finos, (B) fosa grande, (C) fosas pequeñas, (D) rasguño grueso (1) y rasguños cruzados (2), y (E) gubias.	34
Figura 6 Área de conteo de 0.4 X 0.4 mm (cuadro en líneas rojas) en la fotografía del ejemplar UMPE959	35
Figura 7 Gráfico de cajas y bigotes de los valores de rasgos de microdesgaste (fosas y rasguños) para distintos roedores (Calede, 2010) y los datos de <i>Gregorymys mixtecorum</i> y <i>Gregorymys veloxikua</i> de este trabajo. Arriba número de fosas, abajo número de rasguños. Las cajas se encuentran ordenadas en subgrupos de cada categoría dietaria (A) Fungivoría (B)	

Comida mixta, (C) Comida dura, (D) Comida abrasiva, (E) Comida subterránea	42
---	----

Figura 8 Gráfico bivalente con los promedios de fosas y de rasguños de especies de roedores seleccionadas	45
---	----

Figura 9 Gráfico de codo o <i>Scree plot</i> resultante del Análisis de Componentes Principales.	48
--	----

Figura 10 Gráfico de los dos primeros componentes que resultan del Análisis de Componentes Principales (ACP) de los datos de microdesgaste en muestras de distintos roedores.....	49
--	----

Figura 11 Gráfico resultante del análisis de discriminación lineal, construido a partir de las cargas y puntuaciones de cada muestra de datos.21.14%	50
--	----

Índice de tablas

Tabla 1 Criterios para diferenciar los rasguños y fosas causadas por proceso tafonómico. Modificado de Micó et al. (2023).....	29
Tabla 2 Listado de ejemplares utilizados en este trabajo.	33
Tabla 3 Categorización de la dieta de roedores actuales de distintos hábitos utilizados por Calede (2010).	37
Tabla 4 Matriz de correlación de valores promedio de microdesgaste de roedores obtenidos por Calede (2010).	37
Tabla 5 Resumen de los datos de conteos de microdesgaste de <i>Gregorymys mixtecorum</i> y <i>Gregorymys veloxikua</i> . n= tamaño de muestra, PTF= Promedio total de fosas, Pfp= Promedio de fosas pequeñas, PFG= Promedio de fosas grandes, PTR= Promedio total de rasguños, Prf= Promedio de rasguños finos, PRG= Promedio de rasguños gruesos, PRC= Promedio de rasguños cruzados, PG= promedio de gubias.	41
Tabla 6 Valores propios o eigenvalores y factores de carga de los componentes principales resultantes del Análisis de Componentes Principales de los datos de microdesgaste de roedores.	46
Tabla 7 Valores de prueba de Tukey <i>post-hoc</i> para los datos de fosas; las áreas remarcadas indican que hay diferencias significativas entre los pares de grupos comparados.	52
Tabla 8 Valores de prueba de Tukey <i>post-hoc</i> para los valores de rasguños, las áreas remarcadas indican que hay diferencias significativas entre los pares de grupos comparados.	54

Resumen

La alimentación de los animales es uno de los procesos más importantes en el estudio de su ecología, ya que permite establecer relaciones entre un organismo y su entorno. Dentro de los estudios paleontológicos, el estudio de la dieta aporta información para realizar interpretaciones sobre las relaciones ecológicas que ocurrieron en el pasado geológico, así como estudiar la mecánica masticatoria de los animales, e inclusive realizar interpretaciones sobre cómo solía ser el ambiente que habitaron. Una de las técnicas que han destacado por su utilidad para obtener información sobre la dieta de organismos tanto fósiles como recientes es el análisis de microdesgaste dental, una técnica cuyo fundamento se basa en el conteo y categorización de las marcas microscópicas producidas por los procesos de abrasión y atrición ocurridos durante la alimentación de un organismo en sus últimos momentos de vida. En este trabajo se presenta la determinación de los hábitos alimentarios de dos de las especies fósiles de tuzas (Rodentia, Geomyidae) más antiguas del mundo: *Gregorymys veloxikua* y *Gregorymys mixtecorum*, del Oligoceno de Oaxaca. Mediante un conteo de los principales rasgos de microdesgaste dental (rasguños, fosas y gubias), realizados en fotografías tomadas con un aumento de 70x, los datos de ambas especies de *Gregorymys* fueron comparados con una base de datos que incluye conteos de rasgos microdesgaste de otras especies de roedores. Los resultados del análisis sugieren que ambas especies hacían un uso de recursos abrasivos en los espacios cercanos a sus madrigueras.

Palabras clave: microdesgaste dental, tuzas, Entoptychinae, Paleoecología,

Abstract

Feeding is one of the most important processes in the study of animal ecology, as it allows us to establish relationships between an organism and its environment. Within paleontological studies, the study of diet provides information for interpretations of ecological relationships that occurred in the geological past. It also enables us to study the masticatory mechanics of animals and draw inferences about their environment. One of the techniques that has stood out for its usefulness in obtaining information about the diet of both fossil and recent organisms is dental microwear analysis, a technique based on the counting and categorization of microscopic marks produced by the abrasion and attrition processes that occur during the events of feeding of an organism in its final moments of life. This work presents the determination of the feeding habits of two of the oldest fossil species of pocket gophers (Rodentia, Geomyidae) in the world: *Gregorymys veloxikua* and *Gregorymys mixtecorum* from the Oligocene of the state of Oaxaca, Mexico. By counting the main dental microwear features (scratches, pits, and gouges) on photographs taken at 70x magnification, the data for both *Gregorymys* species were compared with a database that includes microwear feature counts for other rodent species. The results of the analysis suggest that both species used abrasive resources in the spaces surrounding their burrows.

Keywords: Dental microwear, pocket gophers, Entoptychinae, Paleoecology

1 Introducción

Todos los animales requieren de conseguir y consumir alimentos para suplir sus necesidades energéticas, dando lugar a que la alimentación sea uno de los elementos clave que conecta a un animal con su entorno. En consecuencia, la dieta es uno de los factores más relevantes para la ecología (Lucas, 2004).

En el caso de la paleoecología, las investigaciones del comportamiento dietario de distintos organismos traen consigo información aplicable a distintos aspectos ecológicos, tales como la identificación de nichos ecológicos, aproximaciones de las condiciones ambientales y realizar conjeturas sobre las características presentes en hábitats antiguos con base en los recursos consumidos (Davis y Pineda-Muñoz, 2016).

Los estudios realizados para conocer los hábitos dietarios han evolucionado a lo largo del tiempo, lo cual condujo al diseño de diversas metodologías y técnicas para tal efecto (DeSantis, 2016). Entre ellas, el microdesgaste dental con estereomicroscopio se ha establecido como una técnica informativa, rápida y accesible en comparación con otros protocolos para la caracterización de dieta, tales como los análisis de microscopía electrónica de barrido (Teaford, 1988; Solounias y Semperebon, 2002; Rivals *et al.*, 2015; Sánchez-Hernández *et al.*, 2016). Se trata de un protocolo ampliamente utilizado para conocer la ingesta de recursos alimenticios y, entre sus principales cualidades, destaca su capacidad para determinar tanto el tipo de alimento consumido, así como reflejar los últimos recursos ingeridos por un organismo, debido a su naturaleza de dejar registros microscópicos de masticación e ingesta de alimentos (Grine, 1986).

Desde su establecimiento como técnica para inferencia de dietas desde hace cinco décadas, el microdesgaste ha sido aplicado mayoritariamente en estudios con mamíferos de mediano y gran tamaño como primates (Grine, 1986; Ryan, 1979; Teaforde y Walker, 1984) y ungulados (Solounias y Semprebon, 2002; Barrón-Ortiz et al., 2014). No obstante, en los años más recientes se ha generado un interés por utilizar a organismos pequeños (como los roedores) como fuente de datos, en parte debido a sus limitados ámbitos hogareños y la abundancia de material fósil en muchos yacimientos (Burgman, 2022).

En este estudio se realizó un análisis de microdesgaste dental en dos especies de tuzas de la extinta subfamilia Entoptychinae, *Gregorymys veloxikua* y *G. mixtecorum* del Oligoceno de Oaxaca, sur de México (Jiménez-Hidalgo et al., 2018; Ortiz-Caballero et al., 2020). Este trabajo brinda una oportunidad para el entendimiento de la ecología de la familia Geomyidae. El análisis tuvo como objetivo caracterizar la dieta dichas especies de entoptiquines, con el propósito de conocer su alimentación y su repartición de recursos, así como proporcionar información de las condiciones ambientales durante el Paleógeno tardío en lo que ahora es parte del sur de México.

2 Antecedentes

Los roedores son uno de los grupos de vertebrados más diversos y ampliamente distribuidos en el mundo, cerca de un 41% de la totalidad de mamíferos es un roedor, reconociéndose aproximadamente 2227 especies de roedores a nivel mundial (Ceballos, 2005). Esta diversidad responde a que estos organismos son capaces de explotar diferentes recursos y ambientes (Samuels y Van Valkenburgh, 2008; Fabre et al., 2012; Hedrick et al., 2020), dado

su pequeño tamaño corporal, una reproducción multianual (Heldstab, 2021) e historias de vida de respuesta rápida a variaciones ambientales (como cambios en temperatura, humedad y disponibilidad de recursos) (Auffray *et al.*, 2009; Churakov *et al.*, 2010).

Las características morfológicas distintivas de los roedores están en su aparato masticador y dentadura (Schmidt-Kittler, 2002). Los roedores desarrollan incisivos sin raíz que se desgastan constantemente, formando un cincel de esmalte que les sirve para roer alimentos y otros materiales, así como excavar en el caso de los roedores fosoriales (Fabre *et al.*, 2012).

Los roedores tienen una utilidad para comprender procesos ecológicos y evolutivos a través del tiempo geológico (Pagel *et al.*, 1991), debido a sus ámbitos hogareños reducidos y rápidos procesos metabólicos. Estos animales tienden a mantenerse en áreas pequeñas una vez alcanzada la madurez sexual y, durante su periodo reproductivo, permanecen en un área de extensión geográfica limitada. Generalmente, estos mamíferos a lo largo de su vida no suelen deambular de forma aleatoria en su área de distribución (Blair, 1953), lo que posibilita su uso como marcadores paleontológicos de procesos ecológicos en el pasado geológico.

2.1 Biología de la familia Geomyidae

La familia Geomyidae, cuyos integrantes son conocidos coloquialmente como tuzas o taltuzas, son mamíferos de tamaño pequeño (15 – 20 cm de longitud promedio, con algunas especies alcanzando hasta 30 cm). Las tuzas se caracterizan por sus hábitos fosoriales y excavadores (Miller, 1964; Caledo *et al.*, 2019), es decir, que pasan la mayor parte de su vida cavando túneles y creando madrigueras. Sus hábitos excavadores hacen que se les pueda considerar como ingenieros del ecosistema (Reichman y Seabloom, 2002), dado que sus

hábitos subterráneos y preferencias alimenticias (que se componen principalmente de tubérculos, raíces y otros crecimientos vegetales subterráneos como bulbos, tallos, tejidos suculentos y hasta hongos en raras ocasiones) provocan que parte de la estructura de los ambientes que habitan se vean influenciados por sus actividades.

Las extremidades anteriores de las tuzas son robustas y tienen gran fuerza, poseen garras largas y curvadas acompañadas de pequeños mechones de pelo entre los dedos (Baker *et al.*, 2003; Vaughan *et al.*, 2015). Los geómidos habitan suelos blandos y friables en una variedad de entornos que van desde los tropicales hasta los boreales (Kalthoff y Mörs, 2021; Pritchett-Corning y Garner, 2024). Al remover la tierra con sus garras y dientes, pueden influir en la productividad primaria y patrones de desarrollo del suelo, modificando la abundancia y distribución de la vegetación cercana a sus refugios (Huntly e Inouye, 1988).

Las tuzas se desarrollan en ambientes templados y áridos en donde el tipo de suelo es determinante. Tal es esta diferenciación que la mayoría de géneros de la familia Geomyidae viven en alopatría o parapatría (Feldhamer *et al.*, 2003), lo que es contrastante con la relación simpátrica que se ha observado en algunos representantes extintos procedentes de las grandes planicies estadounidenses y como posiblemente sucedió en el sur de México (Calede y Rasmussen, 2020).

En la actualidad, el comportamiento que exhiben las tuzas es el de animales que mantienen modos de vida mayoritariamente aislados, generalmente las madrigueras que excavan se encuentran ocupadas por un solo individuo en un periodo determinado de tiempo (Childs y Howard, 1959). Además de esto, las tuzas suelen repartir sus extensiones territoriales y, aunque pueden acostumbrarse a vivir en proximidad con otros individuos de su especie, el comportamiento usual de una tuza es el de intentar excluir a otros individuos de su hogar, ya

sean hembras o machos (Baker *et al.*, 2003).

2.1.1 Taxonomía de la familia Geomyidae

La familia Geomyidae se encuentra organizada en dos subfamilias: Geomyinae y Entoptychinae (Flynn *et al.*, 2008). Esta última subfamilia está completamente extinta e incluye representantes que habitaron el continente americano desde el Oligoceno temprano (hace 30 Ma), representado en la cronología de mamíferos terrestres de América del Norte (NALMA) por el Arikareano 1, hasta el Mioceno medio (hace 15 Ma), correspondiente al Barstoviano 2 dentro de la misma cronología (Calede *et al.*, 2019).

La clasificación de la familia Geomyidae ha atravesado varias actualizaciones y revisiones taxonómicas, pero se reconocen aproximadamente 41 especies actuales asignadas a siete géneros reconocidos, los cuales son *Cratogeomys*, *Geomys*, *Heterogeomys*, *Pappogeomys*, *Zygogeomys*, *Thomomys* y *Megascapheus* (Álvarez-Castañeda y Segura-Trujillo, 2025).

2.2 Paleontología de la familia Geomyidae

Esta familia de roedores hace su aparición en el Oligoceno temprano en Norteamérica hace aproximadamente 30 millones de años (Vaughan *et al.*, 2015) donde habitaron gran parte de las Grandes llanuras. En la actualidad, la distribución de los Geomyidae se extiende desde el centro-sur canadiense hasta el norte sudamericano en Colombia en climas tropicales (Timm y Reid, 2011).

Los registros más abundantes de Entoptychinae provienen de Estados Unidos, específicamente de los estados de California, Idaho, Oregón, Montana, Dakota del Sur y

Nebraska (Cope, 1878). El registro de esta subfamilia se compone principalmente de dientes aislados, mandíbulas y fragmentos o cráneos parciales (Calede y Rasmussen, 2020), esta subfamilia está representada por cuatro géneros fósiles: *Pleurolicus*, *Entoptychus*, *Ziamys* y *Gregorymys*. En particular, este último cuenta con 11 especies descritas hasta la actualidad (Flynn *et al.*, 2008; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018; Ortiz-Caballero *et al.*, 2020; Calede y Rasmussen, 2020; Korth y Kron, 2020). La subfamilia Entoptychinae presentó formas diversas y especializadas a un modo de vida fosorial; sin embargo, se extinguieron en el Mioceno medio (Barstoviano 2), mientras que los Geomyinae sobrevivieron y dieron lugar a las tuzas que vemos hoy en día (Russell, 1968).

El registro fósil de los Geomyinae (tuzas modernas y actuales) se documenta en el Mioceno temprano de América del Norte occidental (Russell, 1968) aunque es escaso en este periodo. En cambio, los Entoptychinae fueron mucho más abundantes y diversificados en el Mioceno, con cuatro géneros descritos (Wood, 1936). Se considera que ambas subfamilias eran parcialmente fosoriales, pero su distribución fue probablemente alopátrica debido a competencia ecológica en un nicho estrecho lo que llevó a patrones de exclusión geográfica (Russell, 1968).

Durante el Mioceno, el único género conocido de la subfamilia Geomyinae es *Dikkomys*, representado por *Dikkomys matthewi* (Wood, 1936; Galbreath, 1948; MacDonald, 1963) en Dakota del Sur y *Dikkomys woodi* (Black, 1961) descrito en Montana. En su trabajo Russell (1968) interpreta que los representantes de *Dikkomys* son formas ancestrales de los Geomyinae pliocénicos y modernos.

El género más antiguo y primitivo de Geomyinae en el Plioceno es *Pliosaccomys*, representado por *Pliosaccomys dubius* (Wilson, 1936), de la fauna de Smith Valley (Hemfiliano medio, Nevada) y *Pliosaccomys wilsoni* (James, 1963), del Clarendoniano

tardío en California.

Durante el Pleistoceno de Norteamérica, el registro fósil muestra una alta abundancia de ejemplares de *Geomys* y *Thomomys*, mientras que los géneros *Orthogeomys* y *Pappogeomys* son poco comunes, especialmente en depósitos del Pleistoceno temprano y medio (Hibbard, 1958; Russell, 1968).

2.2.1 Registro paleontológico de la familia Geomyidae en México

Los restos identificados como geómidos han sido recuperados en múltiples estados a lo largo de México, en yacimientos ubicados principalmente en el norte del país, en estados como Chihuahua (Lindsay y Jacobs, 1985; Messing, 1986; Álvarez, 1986), Coahuila (Gilmore, 1947), Puebla (Cruz-Muñoz et al., 2009) y Nuevo León (Jakway, 1958; Russell, 1960).

Una gran cantidad de hallazgos paleontológicos de tuzas se concentran en el centro del país, incluyendo los estados de Guanajuato (Pacheco-Castro, 2015), Aguascalientes (Mooser, 1958), Jalisco (Álvarez, 1983), Estado de México (Hibbard, 1955) e Hidalgo (Cabral-Perdomo y Castillo-Cerón, 1998). Además, se han identificado ejemplares en áreas del sur del país, en los estados de Yucatán (Álvarez, 1982) y Oaxaca (Pérez-Crespo et al., 2013; Jiménez-Hidalgo et al., 2018; Ortiz-Caballero et al., 2020).

Esta amplia distribución geográfica sugiere que estos animales fueron capaces de ocupar una variedad de hábitats, desde ambientes húmedos y tropicales hasta regiones con condiciones

más secas o templadas, desde su diferenciación en el Oligoceno hasta la actualidad.

Hasta el momento solo se conocen Entoptychinae del Oligoceno del estado de Oaxaca, incluyendo las especies *Gregorymys mixtecorum* y *G. veloxikua*, las cuales son objeto de estudio en este trabajo.

En contraste, los fósiles de la subfamilia Geomyinae son los más abundantes y diversos en el registro fósil mexicano, sumando hasta el momento 12 especies pertenecientes a cuatro géneros (*Cratogeomys*, *Thomomys*, *Orthogeomys* y *Geomys*). Algunos de los registros más antiguos para esta subfamilia son de la especie *Geomys carranzai* de Chihuahua, que hasta el momento es el único representante del Mioceno mexicano (Lindsay y Jacobs, 1985), los siguientes registros del género *Geomys* provienen de localidades Pliocénicas: *Geomys minor* de Temósachic, Chihuahua y San Miguel Allende, Guanajuato (Lindsay y Jacobs, 1985; Pacheco-Castro, 2015).

Los registros de especies del género *Cratogeomys* son los más abundantes del registro fósil mexicano, siendo la especie más abundante de todas *Cratogeomys castanops* que se conoce del Plioceno de Guanajuato (Pacheco-Castro, 2015), así como del Pleistoceno de Chihuahua (Messing, 1986), Hidalgo (Cabral-Perdomo y Castillo-Cerón, 1998) y Coahuila (Gilmore, 1947). *Cratogeomys merriami* se conoce del Pleistoceno de Puebla (Cruz-Muñoz et al., 2009), Estado de México y Jalisco (Álvarez, 1983). Otras especies de este género también pertenecientes al Pleistoceno incluyen a *Cratogeomys gymnurus* de Jalisco (Álvarez, 1986), *Cratogeomys bensoni* de Chihuahua (Álvarez, 1986) y *Cratogeomys tylorrhynus* del estado de México (Hibbard, 1955).

Los registros de otros géneros comprenden ejemplares Pleistocénicos de *Orthogeomys onerosus* de Nuevo León (Russell, 1960), *Orthogeomys hispidus* de Yucatán (Álvarez, 1982), *Thomomys umbrinus* de Chihuahua (Messing, 1986) y *Thomomys bottae* de Nuevo León (Jakway, 1958). *Orthogeomys grandis* es una especie que además de contar con registros pleistocénicos de localidades no reportadas, también se trata de la especie con registros más actuales del Pleistoceno-Holoceno de Oaxaca (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010; Pérez-Crespo, 2013).

2.3 Descripción de *Gregorymys veloxikua* y *Gregorymys mixtecorum*

Gregorymys mixtecorum se diferencia de otras especies de *Gregorymys* por tener de uno a dos (en raras ocasiones) anterostílicos en el premolar inferior cuatro (p4) y un premolar superior cuatro (P4) más corto que en *G. veloxikua* y ligeramente más corto que en *G. formosus*, teniendo este mismo diente una anchura mayor que la de varias especies del género y con una mandíbula de menor profundidad que la de *G. veloxikua*, *G. formosus* y *G. curtus*, pero más profunda que las demás especies de *Gregorymys* (Ortiz-Caballero *et al.*, 2020).

Las especies *Gregorymys veloxikua*, *G. mixtecorum* y *G. formosus* son de las más antiguas de Norteamérica con una edad de 28 – 29 Ma (Ortiz-Caballero *et al.*, 2020; Ortiz-Caballero, 2022), además, tanto *G. veloxikua* y *G. mixtecorum* representan los registros más sureños de este género en Norteamérica (Figura 1).

Gregorymys mixtecorum es el taxón hermano de *Gregorymys veloxikua*. El material de estas especies procede de los sedimentos pertenecientes a la Formación Chilapa del Oligoceno temprano (Arikareano 1) de Oaxaca (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018; Ortiz-Caballero *et al.*, 2020). Esto indica que por lo menos dos especies de entoptiquines habitaron el sur de México durante dicha época geológica (Ortiz-Caballero *et al.*, 2020; Ortiz-Caballero, 2022). Este tipo de eventos de coexistencia en simpatría no son ajenos a los procesos biológicos y temporales de los entoptiquines, ya que se conoce que en otros sitios de Norteamérica también convivieron dos especies de geómidos, pese a la actual tendencia hacia el comportamiento solitario, como es el caso de *G. formosus* y *G. curtus* durante el Arikareano 2 (30.6 a 19.0 Ma, Oligoceno tardío al Mioceno temprano), además de *G. riggsi* durante el Arikareano 4 en la formación Rosebud de Dakota del Sur) (Flynn *et al.*, 2008).

2. 4. Contexto ambiental del Oligoceno temprano en Norteamérica

Durante el Paleógeno hubo una serie de procesos que influyeron en la biodiversidad de ese periodo geológico, entre cambios hacia un mundo más frío y árido, hasta el cambio de hábitats mayormente boscosos hacía ambientes más abiertos. (Stucky, 1992; Prothero, 2006).

En particular, el Oligoceno comprendió de los 34 millones de años hasta hace unos 23 millones de años. Durante esta época geológica la Tierra experimentó un enfriamiento gradual y un descenso en los niveles de dióxido de carbono atmosférico (Villa *et al.*, 2014). En la transición desde el Eoceno al Oligoceno temprano los foraminíferos mostraron un aumento en la composición isotópica $\delta^{18}\text{O}/\delta^{16}\text{O}$ de 1.3 partes por mil, debido a la expansión

de las capas de hielo de la Antártida, lo que provocó descensos en el nivel del mar y un descenso de la temperatura global entre 5°C – 6°C (Prothero, 2005). Una evidencia que respalda esta disminución de temperatura se encuentra en los estudios de fisionomía foliar de ensamblajes norteamericanos (Wolfe, 1992).

Estos cambios globales en temperatura y aridez llevaron a que los pastizales y praderas templadas y tropicales se convirtieran en ambientes dominantes en el mundo y en Norteamérica, resultado de la evolución y expansión de plantas gramíneas de espacios abiertos C₃ y C₄ durante el Mioceno tardío, que cubrieron múltiples regiones con parches de vegetación arbustiva (Strömberg, 2011). El cambio a entornos más abiertos por esta composición de vegetación permitió que los mamíferos pequeños y otros herbívoros explotaran oportunamente los parches formados principalmente por vegetación de formas herbáceas y arbustivas, adaptándose rápidamente a ellos, incluyendo los hábitats subterráneos disponibles (Samuels y Hopkins, 2017).

La actividad tectónica y geológica que se inició en el Eoceno y culminó durante el Oligoceno, influyó en los procesos evolutivos de los mamíferos. Este tipo de sucesos generaron heterogeneidad climática y topográfica en diferentes regiones, así como la interconexión de hábitats (Badgley, 2010). Los eventos más destacados del Oligoceno en Norteamérica incluyeron la reorganización de las placas tectónicas oceánicas del Pacífico, cambiando su forma de moverse y de interactuar entre sí hace aproximadamente 37 millones de años (Berggren y Prothero, 1992). Esto provocó que las zonas de fractura de Murray y Mendocino llegaran a la zona de subducción de América del Norte. Este fenómeno propició un deslizamiento a lo largo de la falla de San Andrés y con ello la terminación de la actividad volcánica en el área de Nevada y California (Torsvik y Cocks, 2016). Adicionalmente, se originó un nuevo arco volcánico denominado “*Mogollon-Datil volcanics*” en el oeste de

Norteamérica. Este arco emergió con múltiples regiones de actividad volcánica desde el centro de México hasta el oeste de Nuevo México en Estados Unidos, dando lugar a extensos depósitos de ceniza volcánica. Estos eventos contribuyeron a la formación de los grupos geológicos de *White River* y *Arikaree*, que se destacan como yacimientos fosilíferos de gran importancia (Prothero, 2005).

Durante el Oligoceno, México atravesó una serie de eventos tectónicos de gran relevancia para su biodiversidad y la configuración de sus ambientes. Entre estos destacan la formación y elevación de importantes regiones orográficas y biogeográficas en el país, como la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre Oriental. Estos procesos habían comenzado desde el Cretácico tardío y se extendieron hasta el Mioceno (De Antuñano *et al.*, 2000; Morán-Zenteno *et al.*, 2005). Además, se continuó con la formación de la Sierra Madre del Sur, la cual se inició en el Paleoceno y concluyó en el Mioceno. Este evento estuvo acompañado por la formación de la Depresión del Balsas (Pérez y Gutiérrez, 2011), que tuvo lugar durante el Oligoceno, hace aproximadamente unos 30 millones de años. La Depresión del Balsas es una cuenca sedimentaria en el Sur de México, representando una estructura fisiográfica continua y delimitando diversas zonas climáticas y geográficas (Flores-Tolentino, *et al.*, 2023).

2.5 Métodos paleontológicos para la inferencia de dietas

Las piezas dentales son algunos de los mejores indicadores de registros de la mecánica de masticación y alimentación en animales (Gomes-Rodrigues, 2015). Es por su resistencia ante los procesos tafonómicos que los dientes son algunos de los materiales mejor estudiados en paleontología (Bergqvist, 2003), pues no solo pueden ser usados en estudios de inferencias anatómicas y evolutivas, también son ampliamente usados para estudiar la dieta (Benton,

2010).

Para poder comprender el tipo de alimento que consumía algún animal, han surgido dos principales tipos de metodologías (Jiménez-Hidalgo, 2017). La caracterización bioquímica y los métodos mecánicos, la primera, consiste en el análisis de isótopos estables de carbono y oxígeno que se han incorporado en el esmalte de los dientes (MacFadden *et al.* 1999; Feranec y MacFadden, 2000); sin embargo, se trata de un método destructivo (Macfadden y Cerling 1996; Feranec y MacFadden, 2006) e incluso MacFadden y Cerling (1996) han señalado que el tamaño y disponibilidad del material fósil es una limitante para esta metodología.

En contraste, los métodos mecánicos utilizan la información obtenida del daño de las superficies de los dientes provocado por el alimento y otras fuentes como un tipo de aproximación de su ecología (Walker y Pérez, 1978) y son empleados tanto para especies vivas como extintas (Jiménez-Hidalgo, 2017; Evans y Pineda-Munoz, 2018). Estos métodos se centran en revisar el tipo y frecuencia de las cicatrices dejadas por el daño (lo que constituye patrones) y funcionan con base en los procesos de abrasión, es decir, el daño producido por la interacción de dientes con los alimentos y partículas exógenas de polvo o arena, y de atrición, que se refiere al desgaste que resulta de la interacción diente-diente (Schulz *et al.*, 2013; Borrero-López *et al.*, 2015).

Los estudios mecánicos para determinación de hábitos alimentarios son dos principales: El mesodesgaste (Fortelius y Solounias, 2000; Kaiser y Solounias, 2003; Solounias *et al.*, 2014; Ackermans, 2020) y el microdesgaste (Teaford, 1988; Solounias y Semperebon, 2002; Rivals *et al.*, 2015; Sánchez-Hernández *et al.*, 2016)

El mesodesgaste, originalmente desarrollado por Fortelius y Solounias (2000) para el estudio de ungulados, evalúa el daño que se produce de tipo atrición/abrasión y las formas de facetas que producen los daños del alimento (Butler y Travouillon, 2014), es decir, que reflejan hábitos dietarios promedio a lo largo de la vida de un individuo (Rivals *et al.*, 2013; Green y Croft, 2018). Si bien ya existen estudios que utilizan mesodesgaste para el análisis dietario de pequeños mamíferos e incluso roedores (Ulbricht y Schulz, 2015) que adaptan el método para ajustarlo al tamaño de las cúspides de mamíferos de talla pequeña, una de sus limitantes se encuentra precisamente en el diseño y medidas que evalúa, ya que el desarrollarse principalmente para folívoros (ramoneadores) de tallas grandes, provoca que existan variaciones en las consideraciones de tallas entre los organismos a evaluar y que se terminen discriminando a los patrones de organismos típicamente caracterizados como pacedores (Ulbricht y Schulz, 2015; Kropacheva *et al.*, 2017).

El resultado de los trabajos de caracterización de dietas de herbívoros ha establecido distintas categorías de alimentación con base en las características de los hábitos y la proporción en la que distintas fuentes de alimentos dejan una evidencia de su consumo, considerando varios aspectos anatómicos y funcionales (Hofmann y Stewart, 1972; Sanson, 2006; Duncan y Poppi, 2008), típicamente son asignadas en referencia al porcentaje de consumo de monocotiledóneas (plantas abrasivas como los pastos) y dicotiledóneas (abarcando gran variedad de estructuras vegetales: flores, frutos, raíces, hojas) (Scott, 2012).

Las categorías incluyen a los pacedores, que se alimentan de materia abrasiva en la mayor proporción de la totalidad de su dieta (>90%); los ramoneadores en los que la materia poco abrasiva constituye > 90% de su dieta y a los de hábitos mixtos que son los herbívoros en

los que ocurre una mezcla de ambos tipos de materiales (Fraser y Theodor, 2011).

2.6 Microdesgaste dental como método para la inferencia de dietas

El microdesgaste es un análisis que se ha convertido en un recurso valioso para la caracterización de hábitos alimentarios y reconstrucción de paleoambientes desde hace ya varias décadas (Merceron *et al.*, 2004). Con este método se hace una inferencia de ciertos eventos biomecánicos revisando patrones de daños microscópicos en el esmalte dental, formado durante la masticación (Green y Croft, 2018) y, permite entender los hábitos de un animal momentos previos a su muerte (Gordon, 1988).

A diferencia del mesodesgaste, los patrones de microdesgaste no se forman a lo largo de periodos prolongados de tiempo, en cambio el microdesgaste se forma en cortos periodos de tiempo (de hasta una semana) y de manera constante. A esta propiedad se le conoce como efecto de la última cena: “*last supper effect*” (*sensu* Grine, 1986).

Históricamente, el microdesgaste ha sido utilizado mayoritariamente en el estudio de grandes mamíferos como ungulados (Rivals y Semprebon, 2011), proboscídeos (Green *et al.*, 2017) e incluso primates, teniendo un especial foco de atención en estudios antropológicos gracias al interés en la caracterización de paleodietas, donde tuvo sus orígenes este método (Bas *et al.*, 2020). A lo largo de su historia y aplicación en estudios de inferencia de dietas e interpretación de ambientes del pasado, han surgido varias técnicas de microdesgaste, las cuales se comentan a continuación:

La metodología SEM (*Scanning Electrone Microscopy*, por sus siglas en inglés) es el estudio de microdesgaste dental utilizando un microscopio electrónico de barrido para examinar y analizar microscópicamente las marcas de desgaste en la superficie de muestras de los dientes de organismos. Estas muestras deben ser adecuadamente preparadas para su observación, la cual se logra con un recubrimiento con cobertura conductora (proceso conocido como *coating*), generalmente de oro o carbono, lo que permite una mejor conductividad eléctrica y se interpreta como señales que generan una imagen de alta resolución donde los rasgos de desgaste pueden ser estudiados (Gordon, 1988). Aún con la clara ventaja de otorgar imágenes de alta calidad para trabajar, anteriormente la tecnología SEM para microdesgaste presentaba una serie de desventajas, principalmente en relación a sus altos costos operativos, largos y lentos tiempos de trabajo y que el montaje de las muestras puede causar daños irreparables al material biológico, debido a que el proceso de “*coating*” puede alterar la estructura del material y, además, éste debe ser deshidratado para que en la conducción funcione, lo que limita el estado en el que las muestras pueden ser empleadas (Solounias y Semprebon, 2002; Green y Croft, 2018; Hernando *et al.*, 2020).

El microdesgaste de bajo aumento (*low magnification dental microwear*) es un método que recibe su nombre por las características de cómo se realiza. Se trata de un análisis del desgaste en las bandas de esmalte de dientes de organismos vivos y extintos que permite establecer una caracterización de sus hábitos dietarios en función de los patrones encontrados. El microdesgaste de bajo aumento es un método rápido, accesible y de fácil procesamiento de muestras, pues requiere únicamente de un microscopio estereoscópico para observar daños que se registran en duplicados elaborados con resina de alta resolución que reflejan los patrones y organización espacial de las marcas microscópicas (Jiménez-Manchón y Gardeisen, 2020).

El análisis de texturas de microdesgaste DMTA (*Dental Microwear Texture Analysis* por sus siglas en inglés) es el método más reciente con mejores resultados en cuanto a calidad de imagen y eliminación de sesgo interobservador. A diferencia del análisis tradicional de desgaste dental, que se centra en la morfología de las marcas de desgaste, el análisis de textura de microdesgaste utiliza técnicas avanzadas de análisis de imágenes en 3D (microscopía de perfilado y escaneo láser) para cuantificar y caracterizar la textura de las marcas en los dientes a una escala microscópica. Se basa en la idea de que diferentes alimentos producen marcas de desgaste únicas y específicas en la superficie dental, permitiendo inferir la dieta con un mayor grado de detalle, generando así un modelo 3D con el que se pueden hacer comparaciones entre datos de marcas de distintas bases de datos. No obstante, y aun considerando su alta eficiencia en la captura de imágenes y tener la capacidad de disminuir el sesgo interobservador al eliminar los conteos manuales, esta metodología presenta algunas problemáticas que lo dejan lejos del alcance de todos los investigadores, siendo principalmente los altos costos de equipos especializados para su desarrollo, así como el software para el análisis de datos, sumado a los tiempos prolongados para el procesamiento y escaneo de las muestras (Calandra y Merceron, 2016).

Para la identificación de un patrón de microdesgaste existen varias metodologías en el momento de observar y cuantificar las variables. Una de ellas es la observación directa, donde un investigador cuenta directamente en la observación en el microscopio del material a estudiar los atributos de los daños en el esmalte, este es el enfoque utilizado por Solounias y Semprebon (2002) y de Semprebon *et al.* (2004). Por el contrario, algunas investigaciones deciden hacer uso de microfotografías digitales de alta resolución capturadas con el aumento del microscopio para posteriormente ser analizadas en un equipo de cómputo (Merceron *et al.*, 2005).

Aún con sus diversas ramificaciones desde sus orígenes hace varias décadas, el método de microdesgaste es mayormente usado en organismos típicamente asignados a categoría de pasedor y de gran tamaño (Caporale y Ungar, 2016; Burgman *et al.*, 2016). Belmaker (2018) señala que pocos estudios se han centrado en evaluar el microdesgaste en animales de talla pequeña y un menor número se enfocan específicamente en roedores. Trabajos como los de Lewis *et al.*, 2000; Townsend y Croft, 2008; Gomes-Rodrigues *et al.*, 2009; Oliver *et al.*, 2014 y Marín-Leyva *et al.*, (2016) se centraron en la aplicación de microdesgaste en roedores, en parte debido a que sus características generales como reducida distribución geográfica y gran registro fósil tienen un enorme potencial para la reconstrucción de condiciones paleoambientales y de interacciones del pasado (Caporale y Ungar, 2016).

2.7 Estudios de microdesgaste dental en México

El trabajo con técnicas de microdesgaste dental se puede considerar como un área en crecimiento en México, pero que se ha centrado en el trabajo con ciertos grupos, regiones y tiempo geológico, pues aún son pocos los trabajos que se han realizado con protocolos de evaluación tanto de mesodesgaste como microdesgaste en el país, siendo desde mediados de la década de 2010 que se adoptó esta manera de caracterizar la dieta con material fósil en el territorio mexicano.

De manera general, los estudios realizados hasta el momento han seguido metas y objetivos similares, centrados en la caracterización de la dieta de mamíferos de mediano y gran tamaño, en su mayoría pertenecientes al Plioceno y Pleistoceno del centro del país, cubriendo solo cinco órdenes taxonómicos, a saber, Perissodactyla, Artiodactyla, Proboscidea y Rodentia (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2024); igual se tiene un único estudio aplicado a un dinosaurio del

Cretácico superior de Coahuila (Rivera-Sylva *et al.*, 2019). Entre todo el marco de estudios de microdesgaste mexicanos, los équidos han sido sometidos a múltiples evaluaciones utilizando tanto microscopia electrónica como microscopia de luz con baja magnificación. En contraste, los roedores son el grupo menos estudiado con microdesgaste y de más reciente incorporación con esta técnica.

En el trabajo de Barrón-Ortiz *et al.*, (2014), se llevó a cabo una evaluación de tres especies de *Equus* (*Equus conversidens*, *E. mexicanus* y *E. sp.*) con microscopia de luz a bajo aumento (35x), donde se compararon los patrones de microdesgaste de las especies, resultando en diferencias que se interpretan como tendencias de estos organismos a ingerir alimentos con diferentes propiedades. Mientras que en el estudio de Marín-Leyva *et al.*, (2016) se hizo uso de microscopia electrónica de barrido (a 500x) en las mismas especies de *Equus* sumando ejemplares de la especie *Haringtonhippus francisci* para evaluar la variabilidad y plasticidad en la dieta y determinar si estos caballos fósiles eran más flexibles en su alimentación en comparación con las especies actuales.

Estos trabajos de caracterización de dieta con evaluación de microdesgaste dental de équidos fueron realizados utilizando material perteneciente al Pleistoceno de los estados de Michoacán y Guanajuato (Marín-Leyva *et al.*, 2016) y San Luis Potosí (Barrón-Ortiz *et al.*, 2014). Sin embargo, existen otros trabajos que, además de incorporar material de otras especies de la familia Equidae, también utilizan material de otra época geológica, como es el trabajo de Bravo-Cuevas *et al.* (2015) que empleó fósiles de *Astrohippus stockii* del Plioceno de Guanajuato, así como el estudio de Pérez-Crespo *et al.* (2022) que incluyó material de *Haringtonhippus francisci* del estado de Puebla.

Fósiles del mamut colombino (*Mammuthus columbi*) que habitaron México también han sido estudiados en más de una ocasión con técnicas de microdesgaste. El trabajo en localidades

pleistocénicas de Michoacán y Guanajuato de Gutiérrez-Bedolla *et al.* (2016) se trata de una comparación entre análisis de microdesgaste e isótopos estables de carbono y oxígeno, resaltando la importancia de utilizar ambos métodos en conjunto y su utilidad para realizar inferencias ambientales. Otros ejemplares de esta especie han sido evaluados en conjunto a la fauna asociada y en combinación con la evaluación de mesodesgaste dental (Díaz-Sibaja *et al.*, 2018), mientras que otro trabajo utilizó material proveniente de varias localidades pleistocénicas de México (Hidalgo, Oaxaca y Puebla) (Bravo-Cuevas *et al.*, 2020).

Otros mamíferos estudiados en menor medida incluyen a varias especies de camélidos que proceden de localidades pleistocénicas de Michoacán, Guanajuato y Puebla (Bravo-Cuevas *et al.*, 2016; Marín-Leyva *et al.*, 2022). Los únicos trabajos que se han encargado de aplicar los procedimientos de evaluación de microdesgaste dental en roedores se han hecho con cricétidos, utilizando microscopía electrónica de barrido a un aumento de 100x en materiales de tres especies del género *Sigmodon* (*S. leucotis*, *S. alleni* y *S. hispidus*) (Cervantes-Barriga *et al.*, 2021) y un trabajo que incluyó material de roedores cávidos de Eng-Ponce *et al.* (2018).

En el tiempo en el que los protocolos de análisis de microdesgaste dental se han aplicado al material fósil mexicano desde el año 2014 por Barrón-Ortiz *et al.*, estos estudios se han enfocado en determinar la dieta de mamíferos herbívoros e inferir condiciones paleoambientales (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2024). Sin embargo existen áreas de oportunidad que los estudios de microdesgaste dental pueden abarcar en cuestiones paleoecológicas. Esto es investigar la dieta de otros grupos de vertebrados, estudiar su mecánica masticatoria o expandir la cobertura de trabajo a otras localidades del país y otras épocas geológicas.

2.5 Estudios de microdesgaste en roedores fosoriales

Pese a su gran abundancia en el registro fósil y su amplia diversidad de especies en la actualidad, son relativamente pocos los estudios de microdesgaste que se han realizado en roedores, y aún menos los que se han llevado a cabo con organismos de hábitos fosoriales (Townsend y Croft, 2008; Gomes-Rodrigues y Merceron, 2009; Calede y Hopkins, 2009; Calede, 2010; Caporale, 2016). Estos estudios resaltan la importancia de considerar el efecto que tienen las partículas terrestres en el desgaste dental de ciertas especies; sin embargo, se ha catalogado como un factor de importancia menor y no se trata directamente de un control ambiental que influya en la totalidad del patrón de desgaste dental pero que si pueden ser usados como un indicador indirecto de los microhábitats en los que se desenvuelven estas especies.

3 Justificación

La investigación paleontológica es esencial para comprender la evolución de los procesos ecológicos que ocurrieron en el pasado geológico. Entre los mamíferos, los roedores destacan por su extraordinaria diversidad actual (Ceballos, 2005) y por su confinamiento y limitación en áreas de distribución (Patton y D'Elia, 2020), lo que los convierte en modelos adecuados para caracterizar condiciones ambientales. La técnica del microdesgaste dental es una herramienta para evaluar la dieta de los organismos extintos en sus últimos momentos de vida y para realizar reconstrucciones de las características del paleoambiente (Evans y Pineda-Muñoz, 2018). La aplicación de esta técnica en los entoptiquines *Gregorymys veloxikua* y *G. mixtecorum*, especies fósiles de tuzas cuyos registros están situados en el sur del país, proporcionará información sobre sus hábitos alimenticios, así como también permitirá inferir de manera indirecta el ambiente que habitaron durante el Oligoceno en

Oaxaca, México. Este conocimiento es importante para la reconstrucción y comprensión de ecosistemas pasados, así como contribuirá al entendimiento de la biología y evolución de los geómidos en las primeras etapas de su evolución.

4 Hipótesis

- Se espera que los patrones de microdesgaste observados en *Gregorymys veloxikua* y *G. mixtecorum* sean distintos y, por lo tanto, sus dietas sean distintas, lo cual permitiría su coexistencia en la misma región geográfica en tiempos geológicos similares.

5 Objetivo

- Caracterizar el hábito alimentario de las especies fósiles *Gregorymmys veloxikua* y *Gregorymys mixtecorum* mediante un análisis de microdesgaste, con base en la comparación de una base de datos para roedores y, con ello, establecer las relaciones con el uso de recursos de su paleoambiente

6 Material y método

6.1. Área de estudio y estratigrafía

Santiago Yolomécatl es un municipio de la región Mixteca, localizado en el Distrito de Teposcolula, Oaxaca (Figura 1). Está situado a 2,120 metros sobre el nivel del mar, con una extensión territorial de 66.9 km². Su clima es templado subhúmedo, con lluvias en verano, temperaturas anuales promedio de 14-18°C y una precipitación que oscila entre 700-900 mm. Su geografía incluye lomeríos, cañadas y valles de laderas suaves, lo que favorece una amplia

variedad de flora, como encinos, ocotes y especies cultivables como maíz, frijol, calabaza y plantas frutales (tejocote, higo, durazno). La fauna incluye aves, reptiles como culebras y víboras, y animales domésticos (INEGI, 2008).

La Formación Chilapa es una unidad estratigráfica del Oligoceno localizada en la subcuenca de Yolomécatl, también en el Distrito de Teposcolula. Cuenta con un espesor de aproximadamente 325 m; esta formación representa un ambiente sedimentario continental predominantemente lacustre o de estanques interconectados, influenciado por actividad volcánica intermitente. Esto generó una alternancia de depósitos volcanoclásticos, carbonatados y terrígenos finos, entre ellos lutitas que presentan colores que van del rojo oxidado al blanco y verde, areniscas volcánicas de tonalidades gris-verdosas compuestas por fragmentos de vidrio, feldespatos y piroxenos, así como conglomerados volcareníticos sostenidos por una matriz arenosa, y calizas silicificadas (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2021).



Figura 1. Área de procedencia del material, ubicada en el municipio de Santiago Yolomécatl (marcado con una estrella), perteneciente a la región Mixteca del estado de Oaxaca.

El ambiente de depósito de la Formación Chilapa fue de baja energía, típico de sistemas lacustres o de estanques interconectados, con transporte de sedimentos mayoritariamente por agua. La intercalación de conglomerados y depósitos tobáceos sugiere episodios de alta energía asociados a eventos volcánicos que transportaron material grueso y piroclástico desde áreas cercanas. La alternancia de lutitas y calizas indica cambios periódicos en las condiciones ambientales, posiblemente relacionados con ciclos volcánicos y climáticos (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2021)

6.2 Material de estudio

El material de estudio procede de la formación Chilapa (17°27'28"N, 97°34'35"O) en la localidad Santiago Yolomécatl, del municipio de Teposcolula, estado de Oaxaca (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2021).

La muestra consiste en 19 ejemplares pertenecientes a las especies *Gregorymys veloxikua* y *Gregorymys mixtecorum*, estudiados a partir de fotografías de bandas de esmalte de duplicados de molares inferiores. Las imágenes fueron tomadas en las instalaciones del Royal Alberta Museum, en Edmonton, Canadá.

Estos 19 ejemplares fueron seleccionados de un total de 108 réplicas de fósiles examinados en el Laboratorio de Paleobiología del Instituto de Recursos de la Universidad del Mar, campus Puerto Escondido, Oaxaca (Apéndice I).

6.3 Selección y limpieza de ejemplares

El material fósil disponible se verificó con una evaluación previa utilizando un microscopio estereoscópico considerando el estado del ejemplar (integridad y dientes disponibles), así como también la cantidad del daño tafonómico presente, descartando para el análisis los ejemplares que tuvieran una pérdida del m1 y m2, o cuyas bandas de esmalte no fueran aptas para monitorear rasgos de microdesgaste (Figura 2).

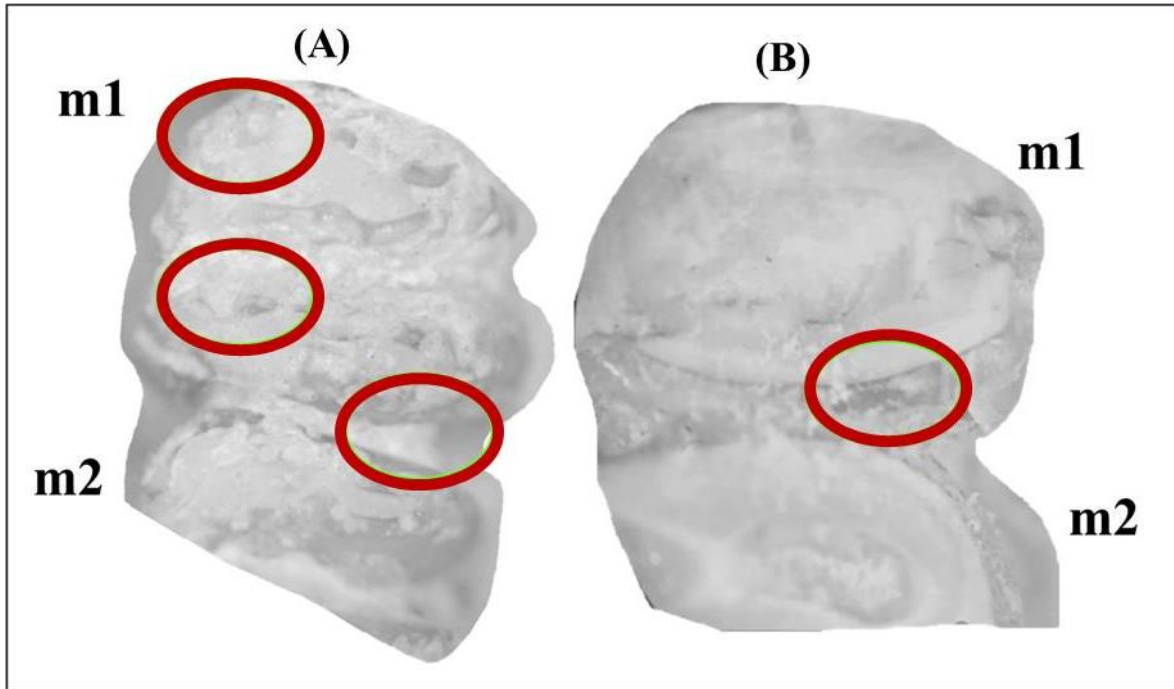


Figura 2 Vista oclusal de primeros y segundos molares de *Gregorymys veloxikua*. (A) UMPE 1037, (B) UMPE 1036. En elipses rojos se encuentran zonas de esmalte con daños.

El daño provocado por pequeños sedimentos como arena o arcilla son capaces de alterar el registro de los patrones de microdesgaste (King *et al.*, 1999), teniendo la capacidad de disminuir o borrar la cantidad de marcas dependiendo del taxón con el que se trabaje, modificando a su vez los resultados de un estudio de microdesgaste (Uzunidis *et al.*, 2021). Tal aspecto se debe considerar al trabajar con organismos que en vida pasaban gran parte de su vida de forma subterránea, es decir, por sus hábitos fosoriales. Los ejemplares que exhiban un mayor grado de daño tafonómico por la acción de sedimentos deben ser descartados (Ungar *et al.*, 2008). Esto ha sido señalado con anterioridad como una problemática que reduce el tamaño de las muestras y a su vez afecta los resultados de la caracterización de hábitos dietarios (Ungar *et al.*, 2008).

De acuerdo con diversos estudios experimentales cuyo fin es medir la manera en la que el

microdesgaste es alterado por los diversos procesos que conforman la tafonomía de un material fósil (Gordon 1983; King *et al.*, 1999; Böhm *et al.*, 2019), el impacto completo que es provocado por los acontecimientos fósil-diagenéticos está aún sin ser entendido en su totalidad. Sin embargo, el estudio de Cristian Micó *et al.* (2023) ofrece un acercamiento experimental en ungulados, que permite discernir entre los elementos de microdesgaste causados por la dieta y las cicatrices microscópicas generadas por abrasión de la sedimentación y los eventos de pisoteo (*trampling*). Siguiendo las propuestas de estos autores, en este estudio se adoptó un criterio basado en la observación de las estrías y sus características, tales como morfología, orientación y posición, para diferenciar y descartar aquellas marcas que no corresponden a desgaste dental microscópico. Este criterio se utilizó para incluir o descartar el material fósil analizado en este estudio (Tabla 1).

Tabla 1. Criterios para diferenciar los rasguños y fosas causadas por proceso tafonómico. Modificado de Micó *et al.* (2023).

Criterio/Rasgo	Estrías provocadas por procesos tafonómicos	Rasguños de dieta	Fosas provocadas por procesos tafonómicos	Fosas de dieta
Forma	Recta, Curvada u ondulada	Recta	Irregular	Semilunar (En grandes) o círculos oscuros (en pequeñas)
Estrías secundarias	Presentes	Ausentes	No aplica	No aplica
Micro estriaciones internas	Presentes	Ausentes	No aplica	No aplica
Extremos bifurcados o puntiagudos	Presentes	Ausentes	No aplica	No aplica
Bordes	Asimétricos	Simétricos	Irregulares y rugosos	Suaves y redondos

Para el análisis y evaluación de microdesgaste, trabajé en los molares inferiores 1 y 2 (m1, m2) en la segunda banda de esmalte, en proximidad de la cara lingual (Figura 3), siguiendo los protocolos establecidos por Charles *et al.* (2007), Gomes-Rodrigues *et al.*, (2009) y Oliver *et al.* (2014).

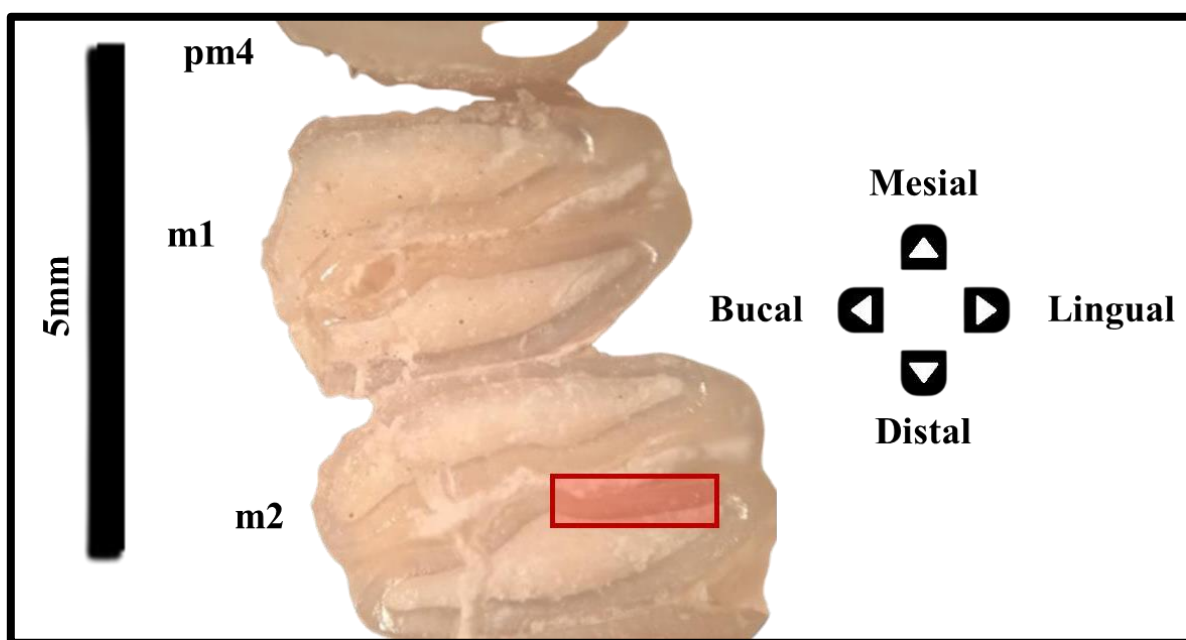


Figura 3. Vista oclusal del primer y segundo molar del ejemplar de *Gregorymys veloxikua* UMPE 635 La zona seleccionada para el estudio de microdesgaste se encuentra resaltada en el recuadro rojo.

Para la preparación del material, primero se limpió la superficie oclusal retirando restos de sedimentos y otros contaminantes que pueden alterar la calidad del registro, esto conforme a las técnicas usadas para el estudio de microdesgaste en mamíferos pequeños (Charles *et al.*, 2007; Gomes-Rodrigues *et al.*, 2009), utilizando acetona y alcohol al 95% para

posteriormente y siguiendo a Solounias y Semprebon. (2002), aplicar polivinilsiloxano, en este caso de marca Provil ® novo.

Inicialmente, se realizó una primera aplicación de moldeante con fines de limpieza que fue desechado debido a que retiene residuos adheridos tras su remoción. Posteriormente, se aplicó una segunda vez el moldeante que cubría completamente todas las piezas dentales, tanto en sus caras lingual como bucal y se añadió manualmente una cinta delgada para formar un muro contenedor para evitar el derrame de resina epóxica líquida durante su posterior vertido.

Durante el proceso de elaboración de los moldes se utilizaron guantes de Nitrilo para evitar la contaminación y alteración del registro, el moldeante se aplicó con ayuda de una pistola de aplicación y una espátula para cubrir toda la serie dental. El material se cubrió para que no recibiera partículas de polvo u otros contaminantes como se observa en la Figura 4.

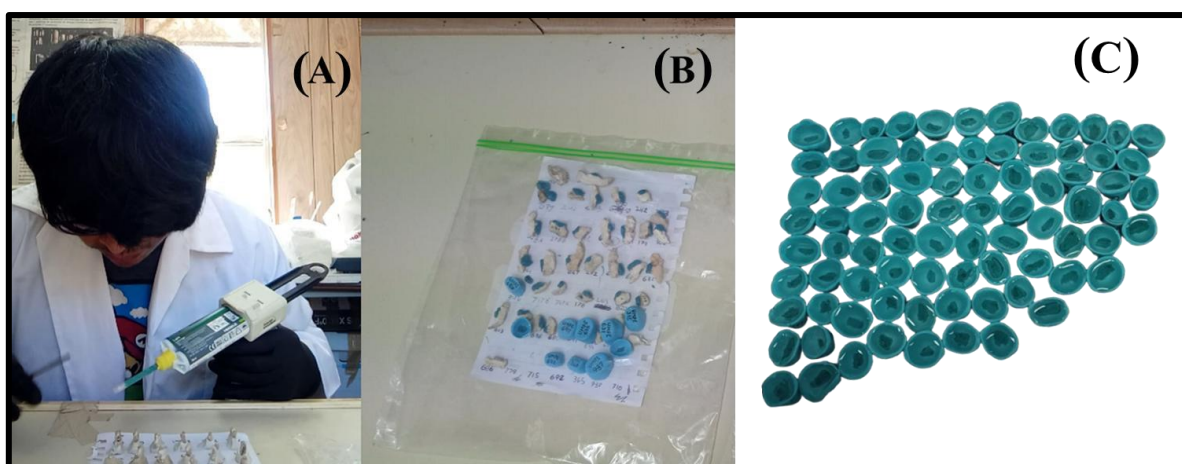


Figura 4. Aplicación del polivinilsiloxano de alta definición para elaboración de moldes. (A) Aplicación del moldeante con dispensador y espátula, (B) Ejemplares con moldeante aplicado (C) Moldes con resina preparada en su interior.

Originalmente se muestran un total de 108 ejemplares fósiles y se obtuvo un molde por cada uno de ellos (Apéndice I). Luego de la elaboración de duplicados el número se redujo hasta los 19 elegidos para el estudio debido a deficiencias en el proceso de vertido y curación de la resina.

Los vaciados transparentes fueron producidos utilizando resina epóxica transparente de alta resolución marca Buehler ®. Se prepararon tubos de 10 ml de resina compuesta con catalizador y se centrifugó para expulsar cualquier burbuja de aire que quedara atrapada.

Debido al tamaño de los ejemplares, Se empleó una jeringa de 10 ml con una aguja hipodérmica para rellenar todos los espacios del molde con la resina y permitir que alcanzará a llegar a toda la superficie del diente.

Una vez que los moldes y duplicados fueron elaborados, este material fue enviado a las instalaciones del *Royal Alberta Museum* en Edmonton Canadá, donde la Dra. Christina Barrón Ortiz realizó la toma de fotografías con una cámara digital Canon EOS Rebel T5i D200 unida a un microscopio estereoscópico Zeiss Discovery V8 con una resolución de 0.6 píxeles/ μm a un aumento de 70x.

6.4 Estudio de microdesgaste

6.4.1 Evaluación de rasgos de microdesgaste

Posterior a la obtención de las fotografías de los duplicados se hizo una selección de imágenes adecuadas para el estudio de microdesgaste, considerando daño tafonómico, así como

deficiencias en la calidad del duplicado (Tabla 2).

Tabla 2. Listado de ejemplares utilizados en este trabajo.

Especie	Ejemplar	Posición	Especie	Ejemplar	Posición
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 971	m2	<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 959	m1
	UMPE 240	m1		UMPE 937	m1
	UMPE 278 B	m2		UMPE 686	m1
	UMPE 637	m2		UMPE 622	m1
	UMPE 709	m2		UMPE 710	m2
	UMPE 1472	m2		UMPE 680	m1
	UMPE 712 E	m1		UMPE 403	m2
	UMPE 673	m2		UMPE 711 B	m2
	UMPE 641	m1		UMPE 952	m1
	UMPE 640	m2			

Para la identificación de los rasgos de microdesgaste, se siguió la nomenclatura de variables de Calede (2010), dado que los rasgos de microdesgaste presentan una serie de características que permiten su reconocimiento en imágenes. De acuerdo a Fraser *et al.* (2009), los rasguños finos se ven menos refractivos con respecto a la luz, mientras que los rasguños gruesos se observan como estriaciones oscuras refractivas y con cierta profundidad. Las fosas pequeñas aparecen como círculos oscuros con poca profundidad y las fosas grandes se muestran con

sombras oscuras con forma semilunar. Las gubias se tratan de concavidades de contornos irregulares, aproximadamente dos o tres veces más largas y de profundidad mayor que las fosas grandes (Solounias y Semprebon, 2002) (Figura 5).

En relación con los rasguños se distingue la orientación de los mismos con respecto a la banda de esmalte, permitiendo identificar a los rasguños cruzados. Esta distinción se vincula con la mecánica y orientación de la masticación de un organismo (Solounias y Semprebon, 2002).

Una vez obtenidas las imágenes de superficies dentales seleccionadas del duplicado de los molares inferiores 1 y 2, las variables convencionales de microdesgaste, incluyendo fosas, fosas chicas, fosas grandes, rasguños, rasguños gruesos, rasguños finos, rasguños cruzados y gubias (*gouges*), se contabilizaron en fotografías preparadas siguiendo el método de Fraser *et al.* (2009).

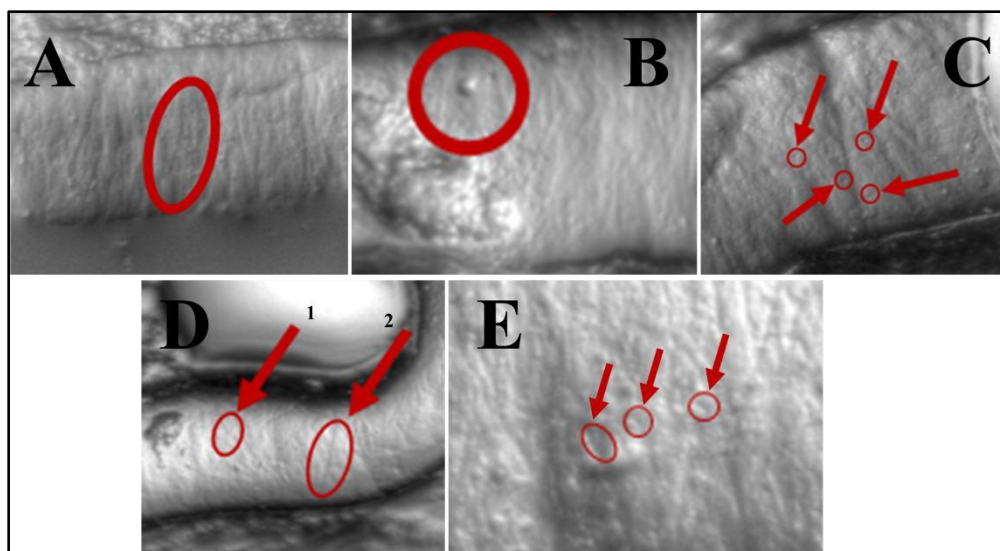


Figura 5. Fotografías de bandas de esmalte de molares de *Gregorymys veloxikua* y *Gregorymys mixtecorum*. (A) Rasguños finos, (B) Fosa grande, (C) Fositas pequeñas, (D)

rasguño grueso (1) y rasguños cruzados (2), y (E) gubias.

En cada imagen, se delimitaron áreas de 0.4 x 0.4 mm representativas del microdesgaste dental como se ve en la Figura 6. Los conteos de las variables fueron tomados por el autor en tres repeticiones aleatorias sin reemplazo y sin identidad taxonómica del ejemplar de la fotografía dentro de la misma área de conteo de cada ejemplar, con el fin de minimizar el error intra-observador en el análisis (Mihlbachler *et al.*, 2012a).

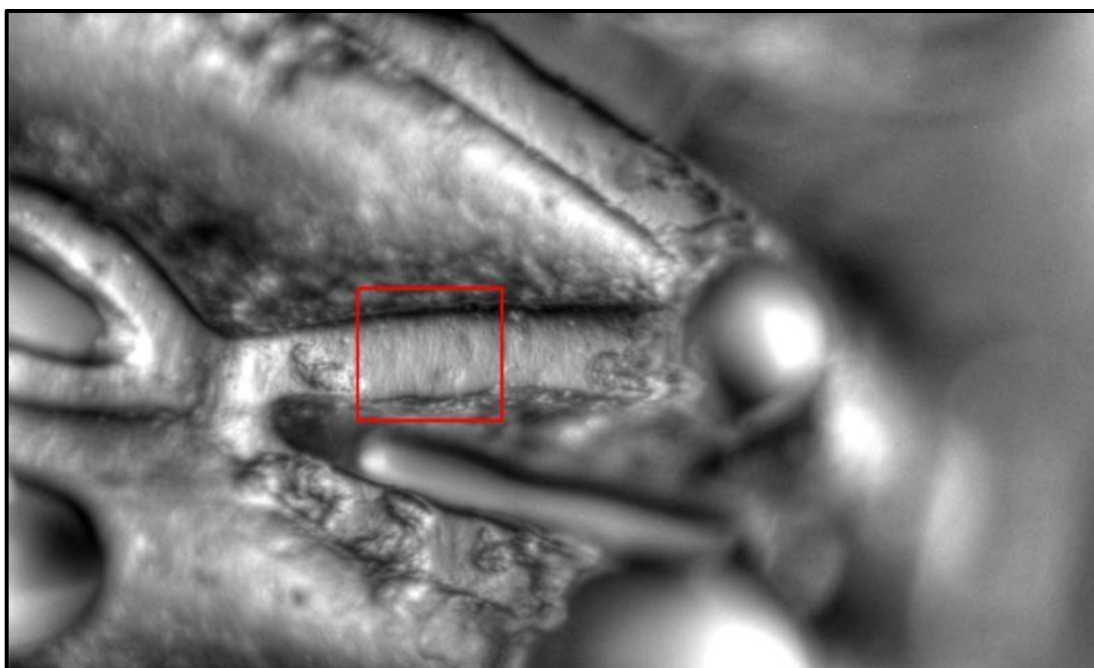


Figura 6. Área de conteo de 0.4 X 0.4 mm (cuadro en líneas rojas) en la fotografía del ejemplar UMPE 959.

Con base en los conteos, se obtuvieron los promedios de los rasgos de microdesgaste considerados, para su posterior análisis y la caracterización de patrones.

6.5 Definición de categorías de hábitos alimentarios

Los roedores presentan una amplia diversidad de hábitos alimentarios, por lo que los estudios de microdesgaste dental emplean categorías dietarias específicas que se ajustan mejor a los tipos de recursos que consumen. Las categorías propuestas por Townsend y Croft (2008) delimitan los patrones de microdesgaste de roedores en frutas-hojas, frutas-semillas y pastos-hojas, posteriormente Gomes-Rodrigues (2009) integra la alimentación con insectos y plantas.

Para este trabajo se emplearon las categorías propuestas por Calede (2010), consistentes de cinco categorías que abarcan varias fuentes de alimento y que incluyen los hábitos de roedores fosoriales (Tabla 3), siendo las siguientes:

- ❖ Comida abrasiva, una dieta consistente de pastos, hojas y vegetación acuática.
- ❖ Comida dura, una dieta cuya fuente principal de nutrientes proviene de granos, bellotas, nueces y semillas de frutas.
- ❖ Comida mixta, incluye en esta categoría tanto vegetación suave y verde como alimentos duros como semillas.
- ❖ Comida subterránea, incluye bulbos de raíces, tubérculos, raíces, cormos y otros alimentos enterrados.
- ❖ Fungivoría, alimentación principalmente basada en hongos como fuente nutricional primaria.

Tabla 3. Categorización de dieta de roedores actuales de distintos hábitos utilizados por Calede (2010).

Familia	Nombre científico	Categoría dietaria
Aplodontidae	<i>Aplodontia rufa</i>	Comida abrasiva
Heterocephalidae	<i>Heterocephalus glaber</i>	Comida subterránea
Erethizontidae	<i>Erethizon dorsatum</i>	Comida mixta
Geomyidae	<i>Thomomys bottae</i>	Comida subterránea
Geomyidae	<i>Thomomys talpoides</i>	Comida abrasiva
Heteromyidae	<i>Dipodomys ingens</i>	Comida dura
Sciuridae	<i>Sciurus carolinensis</i>	Comida dura
Sciuridae	<i>Sciurus griseus</i>	Fungivoria
Sciuridae	<i>Marmota monax</i>	Comida mixta
Sciuridae	<i>Tamias senex</i>	Fungivoria
Sciuridae	<i>Tamias striatus</i>	Comida dura

6.6 Análisis estadísticos

Para analizar la relación entre los patrones de microdesgaste dental de las especies estudiadas con las categorías alimentarias utilizadas, se compararon los datos obtenidos del material estudiado en este trabajo con los de Calede (2010) (Tabla 3).

Tabla 4. Matriz de correlación de valores promedio de microdesgaste de roedores obtenidos por Calede (2010).

Taxón	Fosas pequeñas	Fosas grandes	Número total de fosas	Rasguños cruzados	Gubias	Rasguños finos	Rasguños gruesos	Número total de rasguños
<i>Tamias senex</i>	35	2.83	41.67	0.83	0	43.67	1.33	46.33
<i>Sciurus griseus</i>	31.13	2.13	36.88	1.13	0	42	1.13	45
<i>Hesperogaulus wilsoni</i>	34	6	40	1	2	46	2	51
<i>Erethizon dorsatum</i>	30.13	1.25	33.38	1.88	0	27.75	2.38	33

<i>Hesperogaulus</i> sp.	29.25	2.25	33.38	2	0	32.63	1.63	36.7
<i>Marmota</i> <i>monax</i>	36.86	1.14	42.71	1.29	0.3	33.86	1.71	37.43
<i>Tamias striatus</i>	37	2.86	42.71	0.86	0	35.43	2.14	39.43
<i>Sciurus</i> <i>carolinensis</i>	36.3	1.89	41	0.67	0	35.43	2.14	39.43
<i>Dipodomys</i> <i>ingens</i>	46.67	4.33	59.78	0.56	0.1	31.56	2.22	35.4
<i>Aplodontia</i> <i>rufa</i>	37.20	1.60	42.8	0.4	0	30.10	2.3	33.9
<i>Alphagaulus</i> <i>vetus</i>	35.2	1.8	40.6	2.6	0	28.8	1.6	34
<i>Hesperogaulus</i> <i>gazini</i>	34.14	2	39.86	2.71	0	32.43	2.14	37.86
<i>Thomomys</i> <i>talpoides</i>	62.33	3.83	68.5	1.5	0.2	60.83	3	62.5
<i>Heterocephalus</i> <i>glaber</i>	43.27	3.64	50.82	0.64	0.2	45.27	5.64	52.7
<i>Thomomys</i> <i>bottae</i>	53	3.29	59.71	1.29	0.7	48.14	4.14	55.29
<i>Pliosacomys</i> <i>magnus</i>	67.33	3.33	78	4.67	0	64.67	1.33	72

Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el software PAST versión 4.16

(Hammer *et al.*, 2001) y Microsoft Excel (versión 2019, Microsoft Corporation, Redmond, WA, EE.UU.).

El primer análisis fue una exploración inicial de los datos, con el fin de describir su comportamiento general y detectar posibles patrones relevantes. Para ello, se construyeron diagramas de cajas y bigotes que facilitaron la identificación de las medianas y variabilidad, así como la posible presencia de valores atípicos en los dos tipos principales de rasgos de microdesgaste (fosas y rasguños) (Figura 7). Posteriormente, y con los valores promedio de estos rasgos, se construyó un gráfico bivalente para evaluar las relaciones y proporciones de fosas y rasguños entre las especies evaluadas (Figura 8) .

Se condujo un análisis discriminante lineal (LDA) con el fin de evaluar el porcentaje de

confianza de asignación de las especies analizadas a categorías dietarias previamente definidas (comida abrasiva, comida dura, comida mixta, comida subterránea y fungivoría). Esta técnica estadística permite maximizar la separación entre grupos basados en variables cuantitativas para calcular el porcentaje de confianza en la asignación de las especies a dichas categorías alimenticias (Barrón-Ortiz *et al.*, 2014; Adams y Purnell, 2020).

Para evitar sesgos en la clasificación de categoría dietaria *a priori* de ambas especies de estudio, los datos pertenecientes a *Gregorymys mixtecorum* y *Gregorymys veloxikua* se asignaron como “?” para el grupo de categoría de dieta en la matriz de datos para el análisis.

Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con el fin de reducir la dimensionalidad de los datos y explorar patrones de variación en las características de microdesgaste dental entre las especies estudiadas. Esta técnica permite identificar combinaciones lineales de variables (componentes) que explican la mayor proporción posible de la varianza total, facilitando la interpretación de las relaciones entre las muestras en un espacio multivariado. Para el análisis se emplearon los datos de conteos de rasgos de microdesgaste obtenidos en las especies de estudio, comparados con la base de datos de Calede (2010).

Con el propósito de evaluar diferencias significativas entre los datos de variables de microdesgaste de las especies incluidas en este trabajo se realizaron pruebas estadísticas paramétricas tomando como base la normalidad comprobada de los datos utilizando una prueba Shapiro-Wilk.

Se aplicaron pruebas de t pareadas entre los datos de *Gregorymys veloxikua* y *Gregorymys mixtecorum* que compararon los valores de los promedios de fosas y rasguños para

determinar si existían diferencias significativas en estas variables.

Para contrastar las diferencias entre especies, se utilizó un análisis de varianza (ANOVA de una vía), acompañado de una prueba *post hoc* de Tukey.

Adicionalmente, se estimó la masa corporal de las especies mediante una regresión con base en la longitud del primer molar superior (M1), esta longitud fue obtenida de los datos de descripciones publicados para ambas especies, siendo en promedio de 1.96 mm para *Gregorymys veloxikua* (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018) y de 1.85 mm par *Gregorymys mixtecorum* (Ortiz-Caballero *et al.*, 2020) siguiendo la fórmula presentada por Damuth y MacFadden (1990) para roedores cricétidos:

$$\log_{10}(\text{peso corporal en gramos}) = 3.31 \times \log_{10}(\text{longitud de M1 en mm}) + 0.611$$

Esta ecuación permite inferir una estimación del peso corporal aproximado a partir de medidas dentales, lo cual resulta útil para complementar las interpretaciones ecológicas derivadas del microdesgaste.

7 Resultados

7.1 Patrones de microdesgaste

Tanto en las muestras de *Gregorymys mixtecorum* como *Gregorymys veloxikua* el patrón de microdesgaste se caracteriza por presentar un número promedio mayor de fosas que de rasguños, los rasguños finos se presentan en mayor cantidad que los gruesos y las fosas pequeñas se encuentran en mayor cantidad que las grandes (Tabla 5).

Tabla 5. Resumen de los datos de conteos de microdesgaste de *Gregorymys mixtecorum* y *Gregorymys veloxikua*. n= tamaño de muestra, PTF= Promedio Total de Fosas, Pfp=

Promedio de fosas pequeñas, PFG= Promedio de Fosas Grandes, PTR= Promedio Total de Rasguños, Prf= Promedio de rasguños finos, PRG= Promedio de Rasguños Gruesos, PRC= Promedio de Rasguños Cruzados, PG= Pr

omedio de Gubias.

Especie	n	PTF	Pfp	PFG	PTR	Prf	PRG	PRC	PG
<i>Gregorymys mixtecorum</i> ,	9	40.51	32.77	7.92	33.66	14.29	6.92	13.77	0.25
<i>Gregorymys veloxikua</i>	10	46.36	36.76	8.63	29.66	11.8	5.16	12.4	0.6

7.2 Análisis exploratorio: diagrama de cajas y bigotes

En un primer momento se realizó un análisis exploratorio ordenando los valores del número de rasguños y el número de fosas por categoría dietaría en un gráfico de caja y bigotes (Figura 7).

Los gráficos de cajas y bigotes presentan la distribución de los valores de fosas de microdesgaste para varias especies de roedores. En el caso de la especie *Gregorymys mixtecorum*, la mediana de los valores de fosas es de aproximadamente 43. El bigote inferior comienza por encima de 20, mientras que la caja abarca el rango desde valores superiores a 30 hasta valores cercanos a 50. El bigote superior se extiende hasta aproximadamente 56.

Para *Gregorymys veloxikua*, la mediana se encuentra alrededor de 40. El bigote inferior se extiende a valores por debajo de 30, la caja se sitúa dentro del rango de 30 a 50. El bigote superior alcanza valores superiores a 70, lo que sugiere una mayor dispersión de los datos en comparación con la especie *Gregorymys mixtecorum*, especialmente hacia valores más altos.

Las especies que pertenecen a categorías dietarias comida mixta, dura y abrasiva presentan valores que, en su mayoría, se encuentran dentro del rango de las cajas y bigotes de *Gregorymys mixtecorum* y *Gregorymys veloxikua*. Esto indica cierta similitud en las distribuciones de los valores de fosas entre estas especies y las de este estudio.

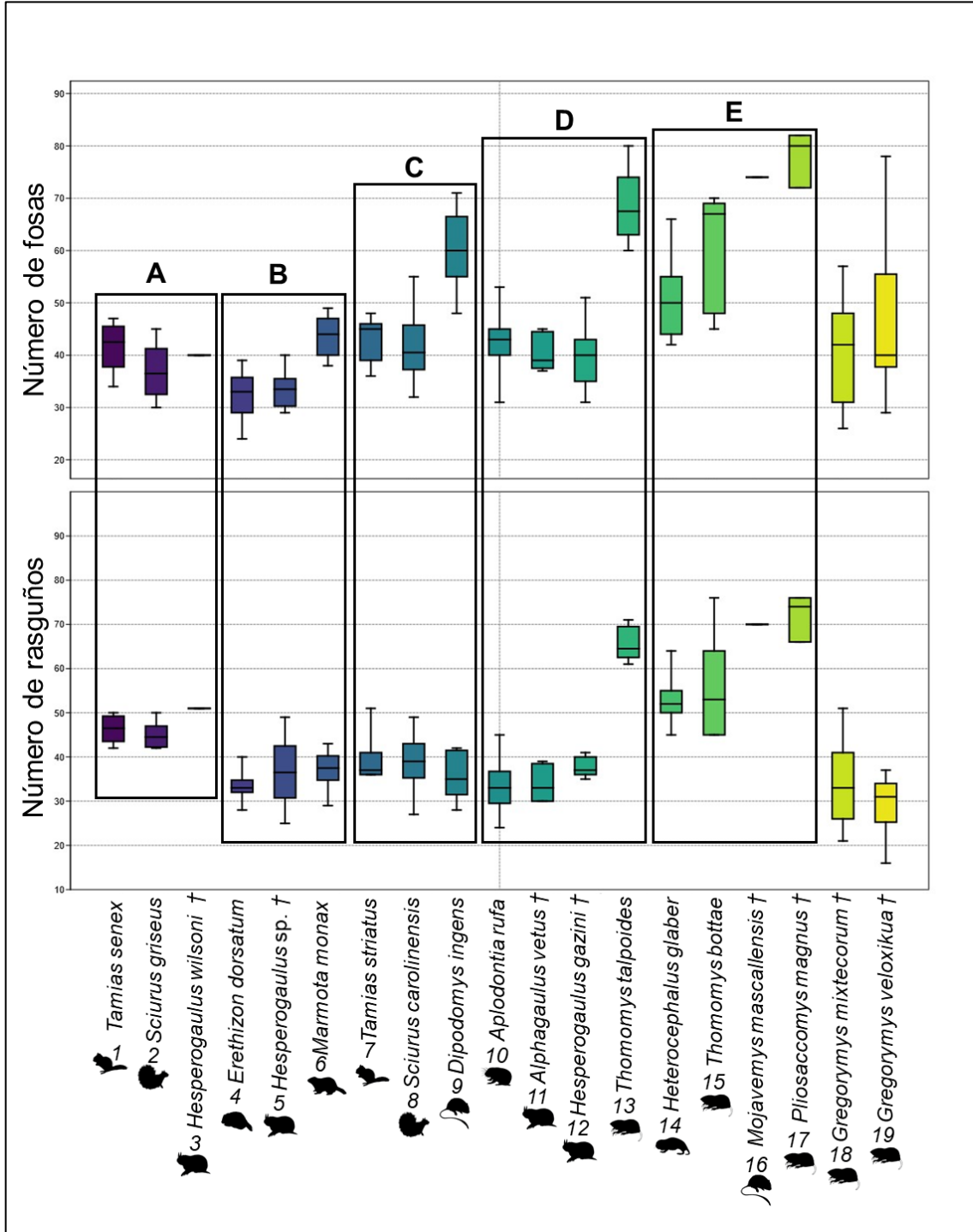


Figura 7. Gráfico de cajas y bigotes de los valores de rasgos de microdesgaste (fosas y rasguños) para distintos roedores (Calede, 2010) y los datos de *Gregorymys mixtecorum* y

Gregorymys veloxikua de este trabajo. Arriba número de fosas, abajo número de rasguños. Las cajas se encuentran ordenadas en subgrupos de cada categoría dietaria (A) Fungivoria (B) Comida mixta, (C) Comida dura, (D) Comida abrasiva, (E) Comida subterránea.

En la distribución de los valores de rasguños, la mediana de *Gregorymys mixtecorum* y *Gregorymys veloxikua* se encuentra por encima de 30, los valores de la caja de *Gregorymys mixtecorum* se extienden por debajo de 30 hasta valores por encima de 40. El bigote superior alcanza valores por encima de 50.

En el caso de *Gregorymys veloxikua* tiene un bigote inferior que comienza por debajo de 20, la caja se extiende desde valores superiores a 20 y menores a 40. El bigote superior termina por debajo de 40, lo que sugiere una distribución más compacta y menos dispersión en comparación con *Gregorymys mixtecorum*.

Para las demás especies incluidas en el análisis, se observa una mayor variabilidad en los valores de rasguños. Especies asociadas con hábitos alimentarios como comida mixta, dura y abrasiva presentan, en su mayoría, valores que se encuentran dentro del rango cubierto por las cajas y bigotes de las especies *Gregorymys mixtecorum* y *Gregorymys veloxikua*. Sin embargo, una excepción es *Thomomys talpoides*, perteneciente a la categoría de comida abrasiva, cuyos valores están fuera del rango de los de *Gregorymys mixtecorum* y *Gregorymys veloxikua*.

Las especies en la categoría de alimentos subterráneos muestran valores que se encuentran completamente por encima de los límites superiores de las especies de estudio, indicando una distribución claramente distinta.

7.3 Prueba de t entre los valores de fosas y valores de rasguños de *Gregorymys mixtecorum* y *Gregorymys veloxikua*

La comparación de los valores de rasguños entre *Gregorymys mixtecorum* y *Gregorymys veloxikua* no mostró diferencias estadísticamente significativas (t (gl 55) = 1.84, $p = 0.0516$). Es decir, no hay diferencia para afirmar que los valores de rasguños de *Gregorymys veloxikua* y *Gregorymys mixtecorum* sean diferentes entre sí. Los valores de fosas obtuvieron (t (gl 55) = 1.95, $p = 0.0719$), igualmente un valor no suficientemente significativo. Con esto se puede afirmar que los valores de los datos de conteos de rasgos de microdesgaste de ambas especies no difieren entre sí de manera estadística, pero la combinación de valores de sus rasgos los coloca en diferentes espacios estadísticos con respecto al resto de los datos de las muestras de los otros roedores comparados.

7.4 Grafico bivalente

En el gráfico bivalente, *Gregorymys mixtecorum* se acerca mayormente a la posición de los valores de *Aplodontia rufa* y *Alphagaulus vetus*. La proximidad entre puntos en el gráfico indica una similitud de *Gregorymys mixtecorum* con los valores de microdesgaste de los roedores con dieta de comida abrasiva, mientras que *Gregorymys veloxikua* únicamente tiene como el taxón más cercano los valores de *Aplodontia rufa* (Figura 8).

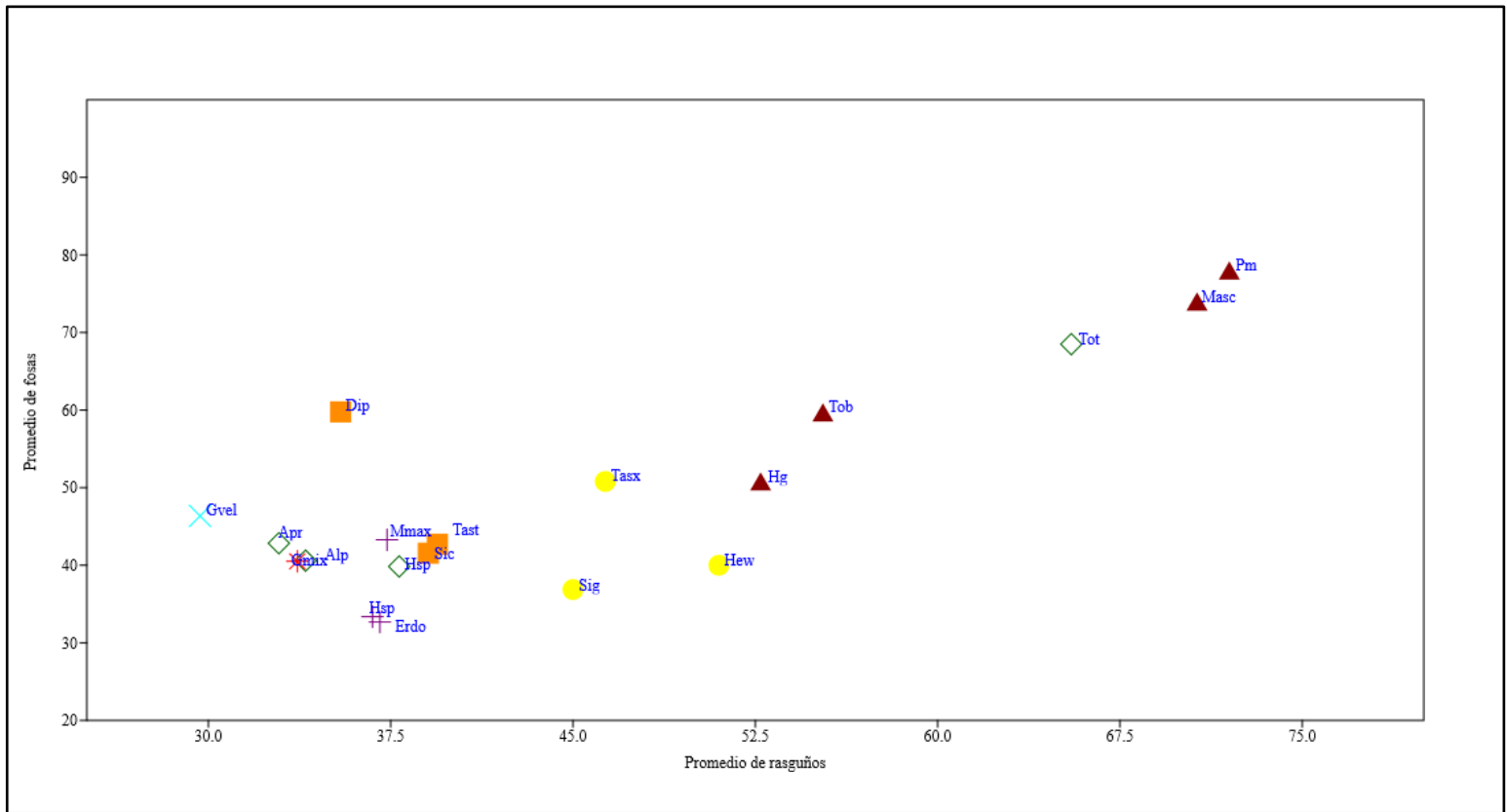


Figura 8. Gráfico bivalente con los promedios de fosas y de rasguños de especies de roedores seleccionadas. Abreviaturas: Gvel= *Gregorymys veloxikua*, Gmix= *Gregorymys mixtecorum*, Erdo= *Erethizon dorsatum*, Hsp= *Hesperogaulus* sp. Alp= *Alphagaulus vetus*, Apr= *Aplodontia rufa*, Hga= *Hesperogaulus gazini*, Mmax= *Marmota monax*, Dip= *Dipodomys ingens*, Sic= *Sciurus carolinensis*, Tast= *Tamias striatus*, Tasx= *Tamias senex*, Sig= *Sciurus griseus*, Hew= *Hesperogaulus wilsoni*, Heg= *Heterocephalus glaber*, Tob= *Thomomys bottae*, Tot= *Thomomys talpoides*, Masc= *Mojavemys mascalensis*, Pm= *Pliosacomys magnus*. Color rojo= roedores con consumo de alimentos subterráneos, amarillo= fungivoría, morado= comida mixta, naranja= comida dura, verde= comida abrasiva.

7.5 Análisis de componentes principales

El Análisis de Componentes Principales (PCA) resultó con ocho componentes principales (Tabla 5). Entre éstos, el primer componente principal (CP1) captura la mayor parte de la varianza en el conjunto de datos, lo que indica que esta dimensión es la que mejor representa la variabilidad global presente en las observaciones de rasgos de microdesgaste.

Tabla 6. Valores propios o eigenvalores y factores de carga de los componentes principales resultantes del Análisis de Componentes Principales de los datos de microdesgaste de roedores.

	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5	CP6	CP7	CP8
Eigenvalor	615.412	81.4211	17.568	1.91923	1.50816	0.655803	0.226225	0.0334481
% varianza	85.623	11.328	2.4443	0.26703	0.20983	0.091243	0.031475	0.0046537
Factores de carga								
	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5	CP6	CP7	CP8
Fosas pequeñas	0.45733	0.38885	-0.20377	-0.44066	0.2792	0.51344	-0.19073	-0.16123
Fosas grandes	-0.0002724	0.13273	0.32899	0.66289	-0.10539	0.56386	0.024597	-0.32415
Total de fosas	0.49964	0.56101	-0.19703	0.36391	-0.23499	-0.41206	0.13695	0.14354
Rasguños cruzados	-0.032381	0.2841	0.60626	-0.41926	-0.42073	0.13004	0.33465	0.26267
Gubias	0.00013948	-0.0067861	0.043832	0.19086	0.010268	0.23126	-0.532	0.79057
Rasguños finos	0.5375	-0.60279	-0.17139	0.034457	-0.19578	0.26183	0.41282	0.19966
Rasguños gruesos	-0.0008758	0.10158	0.21352	0.1414	0.78327	-0.029626	0.48218	0.27786
Total de rasguños	0.50126	-0.249	0.60579	-0.024175	0.16356	-0.32989	-0.38254	-0.19302

En el primer componente principal (CP1) el valor de 0.5375 en la celda coloreada corresponde a la variable de rasguños finos, dicha variable tiene una contribución positiva y significativa a la varianza explicada por este componente. Esto implica que los rasguños finos son una de las características que influye en la dispersión de los datos y su variabilidad está fuertemente relacionada con el patrón general que define la estructura de las muestras en el

espacio de componentes principales.

En el segundo componente principal (CP2), la variable con mayor contribución positiva es la totalidad de las fosas, con un valor de 0.56101. Sin embargo, en este mismo componente, la variable rasguños finos presenta una carga negativa de -0.60279, lo que indica que su influencia en CP2 es aún mayor en magnitud, pero en sentido opuesto al de las variables con cargas positivas. Esto significa que, aunque la totalidad de las fosas contribuye a la diferenciación de las muestras en el espacio multivariado, la variable que ejerce la mayor influencia en la construcción de este componente son los rasguños finos, orientando la variabilidad hacia la dirección negativa del eje.

El gráfico *Scree plot* o gráfico de codo (Figura 9) muestra los valores propios de los componentes principales en función de su orden. En este caso, el primer componente principal (CP1) se destaca por tener un valor propio mayor en comparación con los componentes restantes, como se refleja en la altura de la barra correspondiente en el gráfico. Este resultado indica que el primer componente es el que captura la mayor parte de la variabilidad presente en el conjunto de datos, mientras que los componentes subsiguientes explican proporciones mucho menores de la varianza total.

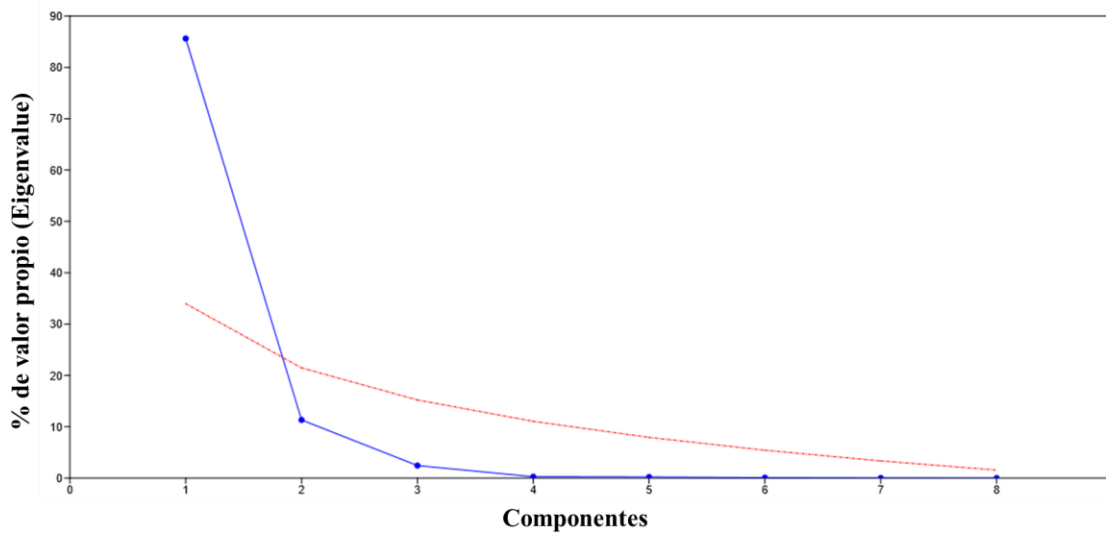


Figura 9. Gráfico de codo o *Scree plot* resultante del Análisis de Componentes Principales. El “codo” o curvatura de la línea comienza a formarse a partir del segundo componente, indicando que se debe recuperar el primer componente para explicar la variación.

El gráfico de Análisis de Componentes Principales (ACP) (Figura 10) muestra la distribución de las observaciones en función de las dos primeras dimensiones (CP1 y CP2), las cuales explican una proporción de la varianza total. En este análisis, se observa que los datos de *Gregorymys veloxikua* y *Gregorymys mixtecorum* no se agrupan cercanamente con los datos de otras especies, pero tienen como grupo más cercano al conjunto de datos de roedores con la categoría de dieta de comida abrasiva.

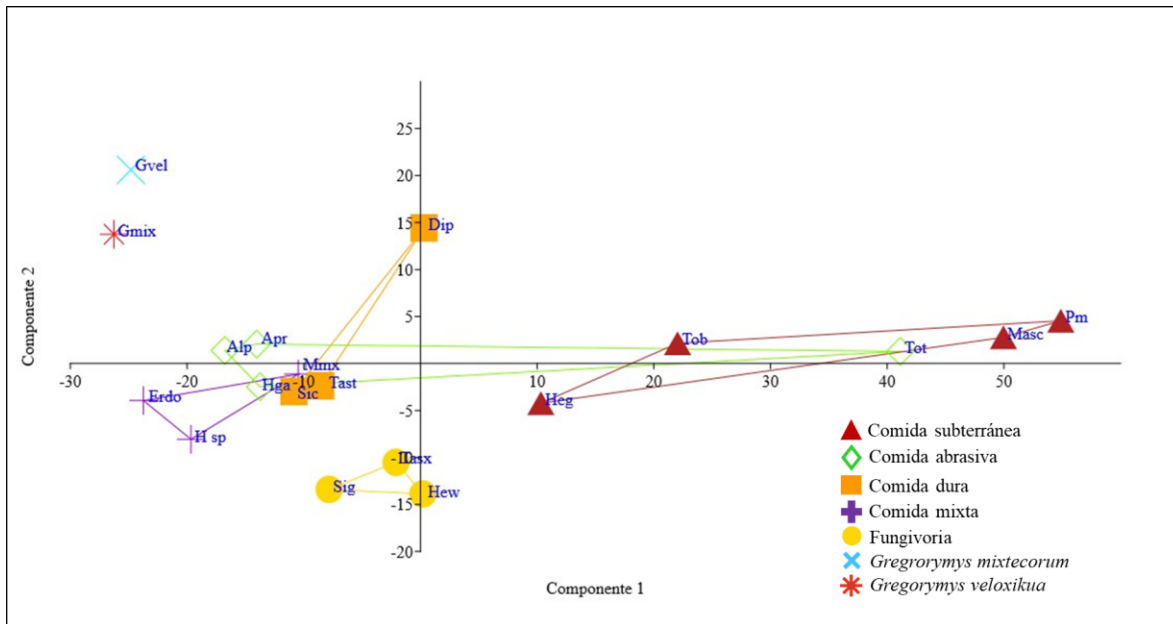


Figura 10. Gráfico de los dos primeros componentes que resultan del Análisis de Componentes Principales (ACP) de los datos de microdesgaste en muestras de distintos roedores. El componente principal 1 (CP1) captura un 85.623% de varianza mientras que el componente principal 2 (CP2) captura un 11.328%. Abreviaturas: Gvel= *Gregorymys veloxikua*, Gmix= *Gregorymys mixtecorum*, Erdo= *Erethizon dorsatum*, Hsp= *Hesperogaulus* sp. Alp= *Alphagaulus vetus*, Apr= *Aplodontia rufa*, Hga= *Hesperogaulus gazini*, Mmax= *Marmota monax*, Dip= *Dipodomys ingens*, Sic= *Sciurus carolinensis*, Tast= *Tamias striatus*, Tasx= *Tamias senex*, Sig= *Sciurus griseus*, Hew= *Hesperogaulus wilsoni*, Heg= *Heterocephalus glaber*, Tob= *Thomomys bottae*, Tot= *Thomomys talpoides*, Masc= *Mojavemys mascalensis*, Pm= *Pliosacomys magnus*.

7.6 Análisis discriminante lineal

El análisis discriminante lineal (LDA) es una técnica estadística que se utiliza para clasificar datos en categorías predefinidas (grupos), con base en una serie de variables predictoras (en

este caso, las características de microdesgaste dental). En este análisis los datos de *Gregorymys veloxikua* y *Gregorymys mixtecorum* se incluyeron sin una categoría preliminar para permitir una asignación equitativa sin alteración del modelo.

De acuerdo al clasificador del análisis, se obtuvo un 82.35% de conjuntos de datos correctamente clasificados en una categoría alimentaria y un 41.18% con el método de remuestreo *Jacknife*. Las características de valores de microdesgaste de las muestras de *Gregorymys mixtecorum* y *Gregorymys veloxikua* sugieren una dieta abrasiva, con base en las similitudes con las especies previamente categorizadas.

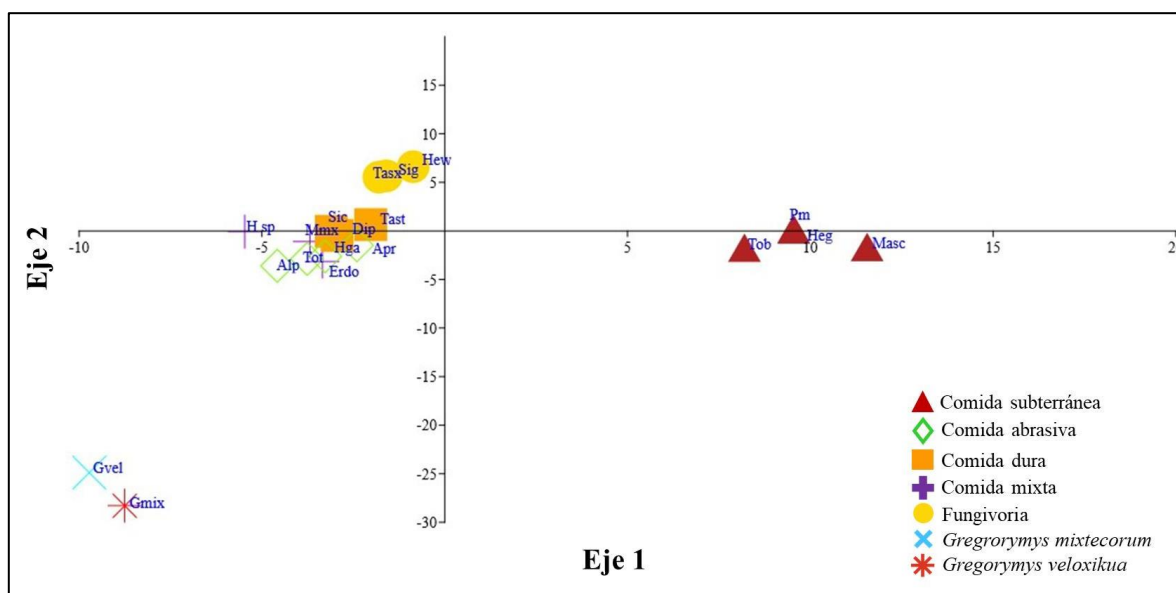


Figura 11. Gráfico resultante del análisis de discriminación lineal, construido a partir de las cargas y puntuaciones de cada muestra de datos. El eje 1 captura el 75.19% de la varianza, mientras que el eje 2 captura el 21.14%. Abreviaturas: Gvel= *Gregorymys veloxikua*, Gmix= *Gregorymys mixtecorum*, Erdo= *Erethizon dorsatum*, Hsp= *Hesperogaulus* sp. Alp= *Alphagaulus vetus*, Apr= *Aplodontia rufa*, Hga= *Hesperogaulus gazini*, Mmax= *Marmota monax*, Dip= *Dipodomys ingens*, Sic= *Sciurus carolinensis*, Tast= *Tamias striatus*, Tasx=

Tamias senex, Sig= *Sciurus griseus*, Hew= *Hesperogaulus wilsoni*, Heg= *Heterocephalus glaber*, Tob= *Thomomys bottae*, Tot= *Thomomys talpoides*, Masc= *Mojavemys mascallensis*, Pm= *Pliosacomys magnus*.

En la figura 11 se observa que los valores tanto de *Gregorymys veloxikua* como de *Gregorymys mixtecorum* se alejan de la mayoría de los datos, teniendo una cercanía únicamente con los conjuntos de datos de especies de dieta de comida abrasiva (Rombo verde).

7.7 ANOVA de una vía

En la ANOVA de una vía de comparación entre los valores de fosas y rasguños entre todos los taxones evaluados se obtuvo un valor de $F = 14.86$ (gl 42.33), $p = 1.47 \times 10^{-2}$ para los datos de fosas y un valor de $F = 29.14$ (gl 42.33), $p = 2.629 \times 10^{-2}$ para los de rasguños, teniendo ambos casos diferencias significativas entre los tratamientos para cada variable de microdesgaste.

Posterior al análisis de varianza ANOVA se realizaron pruebas *post-hoc* de comparaciones por pares, basadas en la prueba de Tukey-Kramer para evaluar las diferencias entre los valores de las especies seleccionadas y el objeto de este estudio (Tabla 6 y 7).

Tabla 7. Valores de prueba de Tukey *post-hoc* para los datos de fosas, las áreas remarcadas indican que hay diferencias significativas entre los pares de grupos comparados.

Taxón	<i>Alphagaulus vetus</i>	<i>Hesperogaulus gazini</i>	<i>Thomomys talpoides</i>	<i>Heterocephalus glaber</i>	<i>Thomomys bottae</i>	<i>Pliosacomys magnus</i>	<i>Gregorymys mixtecorum</i>	<i>Gregorymys veloxikua</i>
<i>Tamias senex</i>	1	1	5.77E-06	0.7141	0.00102	260E-07	1	0.9972
<i>Sciurus griseus</i>	1	1	1.98E-09	0.02837	2.35E-05	4.18E-10	0.9995	0.2282
<i>Erethizon dorsatum</i>	0.8929	0.8726	1.67E-14	6.46E-06	9.21E-10	9.90E-14	0.1736	2.27E-05
<i>Hesperogaulus sp.</i>	0.98	0.9822	1.881E-11	0.0008912	3.57E-07	9.43E-12	0.7379	0.009298
<i>Marmota monax</i>	1	1	2.15E-07	0.6564	0.002481	3.13E-08	0.9998	0.9991
<i>Tamias striatus</i>	1	1	6.24E-06	0.813	0.01346	3.05E-07	1	0.8183
<i>Sciurus carolinensis</i>	1	1	3.15E-09	0.1804	0.0001148	1.59E-09	1	0.002737
<i>Dipodomys ingens</i>	0.004211	0.0003135	0.8275	0.5433	1	0.0773	6.20E-07	0.9864
<i>Aplodontia rufa</i>	1	1	2.17E-08	0.4266	0.0005701	6.90E-09	0.9999	0.9889
<i>Alphagaulus vetus</i>		1	7.36E-06	0.6339	0.009322	2.90E-09	1	0.8896
<i>Hesperogaulus gazini</i>	0.2205		2.43E-07	0.3091	0.001088	1.93E-08	1	
<i>Thomomys talpoides</i>	8.007	8.947		0.003392	0.8743	0.9657	1.69E-10	8.79E-07
<i>Heterocephalus glaber</i>	3.292	3.94	6.054		0.6825	9.33E-05	0.04546	0.9807
<i>Thomomys bottae</i>	5.673	6.456	2.744	3.197		0.1027	1.20E-05	0.01349
<i>Pliosacomys magnus</i>	8.899	9.605	2.335	7.252	4.605		2.28E-10	1.48E-07
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	0.02908	0.271	10.77	5.004	7.865	10.7		0.3578
<i>Gregorymys valoxikua</i>	2.075	2.695	8.6	2.195	5.526	9.078	3.831	

Tabla 7 continua.

Taxón	<i>Tamias senex</i>	<i>Sciurus griseus</i>	<i>Erethizon dorsatum</i>	<i>Hesperogaulus sp.</i>	<i>Marmota monax</i>	<i>Tamias striatus</i>	<i>Sciurus carolinensis</i>	<i>Dipodomys ingens</i>	<i>Aplodontia rufa</i>
<i>Tamias senex</i>		0.9996	0.6308	0.8975	1	1	1	0.004249	1
<i>Sciurus griseus</i>	1.542		0.9989	1	0.9354	0.9939	0.9945	3.85E-06	0.9418
<i>Erethizon dorsatum</i>	3.259	1.681		1	0.0427	0.3513	0.1053	1.84E-11	0.02524
<i>Hesperogaulus sp.</i>	2.668	1.216	0.2739		0.3327	0.3327	0.3794	3.65E-08	0.3107
<i>Marmota monax</i>	0.5766	2.314	3.032	3.886		1	1	0.0005135	1
<i>Tamias striatus</i>	0.3272	1.216	3.845	3.136	0.2145		1	0.005374	1
<i>Sciurus carolinensis</i>	0.04355	2.314	4.392	3.396	0.8656	0.4607		1.10E-05	1
<i>Dipodomys ingens</i>	3.971	1.961	11.3	9.442	6.708	3.884	7.891		7.28E-05
<i>Aplodontia rufa</i>	0.4418	1.942	5.265	3.936	0.2173	0.0537	0.744	7.329	
<i>Alphagaulus vetus</i>	0.3061	8.191	2.684	2.202	0.8958	0.6275	0.3302	5.975	0.782
<i>Hesperogaulus gazini</i>	0.5652	2.482	2.749	2.176	1.287	0.9289	0.6699	6.869	1.184
<i>Thomomys talpoides</i>	8.076	1.135	13	11.3	8.98	8.054	10.06	2.876	9.576
<i>Heterocephalus glaber</i>	0.4421	1.001	8.044	6.323	3.249	2.913	4.291	3.464	3.689
<i>Thomomys bottae</i>	3.637	10.18	10.36	8.844	6.167	3.327	7.188	0.02189	6.673
<i>Pliosacomys magnus</i>	8.929	5.214	12.52	11.45	9.482	8.886	10.23	4.75	9.866
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	0.4421	7.669	4.313	3.804	1.46	0.8896	0.6076	8.695	1.373
<i>Gregorymys valoxikua</i>	1.826	10.56	7.679	3.674	1.654	1.512	2.899	6.132	2.117

Gregorymys veloxikua presenta diferencias en sus valores de fosas con respecto a los datos de las muestras del puercoespín norteamericano (*Erethizon dorsatum*), rata canguro gigante (*Dipodomys ingens*), las tuzas actuales de bolsillo del norte (*Thomomys talpoides*) y contra las tuzas extintas *Gregorymys mixtecorum*, *Pliosacomys magnus* y muestras de Milagaúlidos del género *Hesperogaulus*.

Gregorymys mixtecorum presenta diferencias con los roedores estrictamente fosoriales de ratas topas *Heterocephalus glaber*, la tuza de bolsillo de botta *Thomomys bottae*, así como también presenta diferencias con los datos de *Thomomys talpoides*, *Pliosacomys magnus* y

Dipodomys ingens.

Tabla 8. Valores de prueba de Tukey *post-hoc* para los valores de rasguños, las áreas remarcadas indican que hay diferencias significativas entre los pares de grupos comparados.

Taxón	<i>Tamias senex</i>	<i>Siurus griseus</i>	<i>Erethizon dorsatum</i>	<i>Hesperogaulus sp.</i>	<i>Marmota monax</i>	<i>Tamias striatus</i>	<i>Sciurus carolinensis</i>	<i>Dipodomys ingens</i>	<i>Aplodontia rufa</i>	<i>Alphagaulus vetus</i>
<i>Tamias senex</i>		1	0.000941	0.2226	0.1735	0.814	0.4366	0.06374	0.0004289	0.07334
<i>Sciurus griseus</i>	0.5789		0.00106	0.3403	0.2663	0.9332	0.6114	0.1014	0.0004094	0.1194
<i>Erethizon dorsatum</i>	6.5	6.464		0.8719	0.8719	0.6329	0.214	0.9999	1	1
<i>Hesperogaulus sp.</i>	4.161	3.869	1.997		1	1	1	1	0.9836	1
<i>Marmota monax</i>	4.313	4.044	2.752	0.3212		1	1	1	0.7765	0.9997
<i>Tamias striatus</i>	2.91	2.524	3.294	1.214	1.049		1	0.9967	0.5317	0.9824
<i>Sciurus carolinensis</i>	3.669	3.335	4.186	1.289	1.139	0.2021		0.9871	0.1117	0.961
<i>Dipodomys ingens</i>	4.844	4.611	1.34	0.63	1.05	1.854	2.106		0.9998	1
<i>Aplodontia rufa</i>	6.767	6.782	0.1136	2.158	2.999	3.456	4.56	1.486		1
<i>Alphagaulus vetus</i>	4.776	4.524	0.4291	1.131	1.511	2.174	2.368	0.6072	0.5159	
<i>Hesperogaulus gazini</i>	3.372	3.236	2.481	0.5016	0.2533	0.6893	0.6369	1.123	2.647	1.545
<i>Thomomys talpoides</i>	7.784	8.901	15.89	12.48	13.52	10.99	13.32	13.37	16.42	1.22
<i>Heterocephalus glaber</i>	2.954	3.899	11.77	8.063	8.945	6.45	8.544	9.016	12.39	8.141
<i>Thomomys bottae</i>	3.773	4.66	11.5	8.398	9.081	6.956	8.669	9.232	11.95	8.524
<i>Pliosacomys magnus</i>	8.511	9.351	14.51	12.21	12.77	11.07	12.48	12.86	14.81	12.2
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	6.381	6.602	0.449	1.796	2.628	3.158	4.279	1.083	0.6093	0.1605
<i>Gregorymys valoxikua</i>	8.739	9.036	2.572	4.174	2.571	5.453	7.622	3.565	2.676	2.103

Tabla 8 continúa.

Taxón	<i>Alphagaulus vetus</i>	<i>Hesperogaulus gazini</i>	<i>Thomomys talpoides</i>	<i>Heterocephalus glaber</i>	<i>Thomomys bottae</i>	<i>Pliosacomys magnus</i>	<i>Gregorymys mixtecorum</i>	<i>Gregorymys veloxikua</i>
<i>Tamias senex</i>	0.07334	0.4862	139E-05	0.7959	0.3852	1.22E-06	0.0007521	5.28E-07
<i>Sciurus griseus</i>	0.1194	0.6628	2.89E-07	0.3267	0.0923	5.19E-08	0.0007063	1.74E-07
<i>Erethizon dorsatum</i>	1	0.942	0	2.39E-12	7.78E-12	8.66E-15	1	0.9224
<i>Hesperogaulus sp.</i>	1	1	1.16E-13	6.05E-06	1.84E-06	3.55E-13	0.9977	0.218
<i>Marmota monax</i>	0.9997	1	1.53E-14	2.45E-07	1.46E-07	3.81E-14	0.9083	0.01204
<i>Tamias striatus</i>	0.9824	1	6.87E-11	0.001107	0.0002392	4.91E-14	0.6885	0.01612
<i>Sciurus carolinensis</i>	0.961	1	2.07E-14	1.08E-06	6.84E-07	1.18E-13	0.184	2.75E-05
<i>Dipodomys ingens</i>	1	1	1.61E-14	1.87E-07	8.23E-08	3.29E-14	1	0.4902
<i>Aplodontia rufa</i>	1	0.9034	0	1.69E-06	1.10E-12	0	1	0.9089
		0.9996	3.73E-13	4.59E-06	1.16E-06	3.68E-13	1	0.9873
<i>Hesperogaulus gazini</i>	1.545		4.06E-12	0.0001063	2.54E-05	5.00E-12	0.968	0.1086
<i>Thomomys talpoides</i>	1.22	11.65		0.005132	0.176	0.9838	0	0
<i>Heterocephalus glaber</i>	8.141	7.212	5.901		1	0.000253	109E-13	0
<i>Thomomys bottae</i>	8.524	7.645	4.305	1.241		0.009162	1.10E-12	1.31E-14
<i>Pliosacomys magnus</i>	12.2	11.6	2.155	6.918	5.679		1.33E-15	0
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	0.1605	2.317	16.54	12.49	11.95	14.77		0.5054
<i>Gregorymys valoxikua</i>	2.103	4.575	18.79	15.34	14.31	16.39	3.536	

En el caso de los datos de rasguños, ambas especies de *Gregorymys* presentan diferencias con respecto a *Pliosacomys magnus*, *Thomomys bottae*, *Heterocephalus glaber*, *Thomomys talpoides*, la ardilla rayada de Allen *Tamias senex*, la ardilla gris de occidente *Sciurus griseus*. Sin embargo, únicamente los datos de *Gregorymys veloxikua* presentan diferencias con la marmota canadiense *Marmota monax*, la ardilla listada del este americano *Tamias striatus* y

la ardilla de las carolinas *Sciurus carolinensis*. Las diferencias compartidas entre ambas especies de estudio se tratan de roedores de hábitos fosoriales, semifosoriales y estrictamente subterráneos como es el caso de la rata topo desnuda *Heterocephalus glaber*.

7.8 Estimación de peso corporal

El peso corporal estimado para las especies de estudio utilizando la ecuación descrita por Damuth y MacFadden (1990) es de aproximadamente 22.38 g para *Gregorymys mixtecorum* y 36.30 g para *Gregorymys veloxikua*.

8 Discusión

Los conteos de las muestras de *Gregorymys veloxikua* y de *Gregorymys mixtecorum* tienen un promedio de fosas y rasguños similares en cantidad. Estadísticamente las pruebas de *t* muestran que no tienen diferencias significativas. Sin embargo, su posición en el análisis de componentes principales los sitúa en distintos espacios estadísticos, además en la comparación entre fosas y rasguños del gráfico bivariante la posición de ambas especies es distinta

Los resultados derivados del análisis de componentes principales y la construcción del gráfico bivariante sugieren una dieta compuesta principalmente por elementos abrasivos para ambas especies. Tanto el patrón de *Gregorymys mixtecorum* como *Gregorymys veloxikua* es dominado por una cantidad promedio mayor de fosas que de rasguños. Normalmente en un estudio de microdesgaste, una proporción así de los principales rasgos generalmente indica una dieta que consiste más en alimentos duros que en alimentos abrasivos. Esto se debe a que

las fosas generalmente se asocian con el aplastamiento de alimentos duros y quebradizos, mientras que los alimentos abrasivos (que a menudo tienen asociados partículas y materia exógena como tierra o polvo), tienden a producir más rasguños (Schmidt, 2009; Mihlbachler *et al.*, 2022).

Los conjuntos de datos del grupo de roedores con dieta de comida abrasiva exhiben rasguños por arriba de 30 como mínimo y hasta un máximo de más de 70, en cambio las fosas en este conjunto de muestras están en mayor cantidad, exhibiendo un total que va por arriba de 35 fosas hasta cerca de 80 como se puede apreciar en el diagrama de caja y bigote (Figura 7). En cambio, el grupo que hace uso de comida subterránea muestra una mayor cantidad de rasguños, por encima de 40 en cada representante (Figura 7). Alimentos como raíces y crecimientos subterráneos llevan material exógeno, los cuales crean estos patrones dominados por rasguños.

En la construcción del gráfico bivariante *Gregorymys mixtecorum* se agrupa junto con los datos de muestras de otros roedores como el castor de montaña *Aplodontia rufa*, roedores esciuromorfos que hacen uso estacional de recursos como helechos y otros tipos de vegetación como coníferas, pastos, hierbas, maderas duras, musgos y arbustos (Arjo *et al.*, 2007). Por su parte, *Gregorymys veloxikua*, tiene una mayor separación con respecto al morfoespacio de roedores con dieta de alimentos abrasivos.

En el análisis de componentes principales tanto *Gregorymys veloxikua* como *G. mixtecorum* parecen separarse de cualquier conjunto de datos, teniendo como el más cercano nuevamente al grupo de comida abrasiva, y en el análisis de función discriminante, pese a la correcta clasificación de un 82.35% del total de muestras otorgado por el cálculo del análisis, en el

gráfico de función discriminante nuevamente las especies de estudio de este trabajo se separan de cualquier otro grupo de datos. No obstante, este valor de correcta clasificación se ve reducido hasta un 42.11% al aplicar un proceso de remuestreo Jackknife. La disminución en la tasa de clasificación correcta al aplicar el submuestreo Jackknife sugiere que el modelo original puede haber estado ajustado en exceso a los datos originales de las especies, clasificando bien las muestras de roedores para construir el modelo, pero perdiendo capacidad predictiva cuando se enfrenta a nuevos conjuntos de datos sin reemplazo. Careciendo en este submuestreo de un mejor sustento

El forrajeo para los roedores y otros organismos de vida subterránea puede ser asumido como un proceso aleatorio que ocurre mientras expanden su refugio bajo tierra hasta encontrar eventualmente comida en su camino, ya que el moverse de esta manera es energéticamente demandante como para no aprovechar los alimentos que encuentren (Buffenstein, 2000), por esto mismo es que a estos organismos se les consideran como generalistas que aprovechan todo tipo de materia que esté disponible sin mayor selectividad. La mayoría de géneros de tuzas comen todo tipo de crecimientos subterráneos y geófitos incluyendo raíces, cormos, tubérculos, mientras que otros se alimentan de hierbas, pastos y en menor cantidad plantas leñosas, todo dependiendo de la disponibilidad y temporalidad de los alimentos (Burton y Black, 1975) con registros de otras tuzas comiendo hojas y tallos en la superficie (Myers y Vaughan, 1964).

Los análisis de varianza y las pruebas post-hoc de Tukey indican que, en cuanto al número de rasguños, ambas especies de *Gregorymys* presentan diferencias significativas respecto a roedores con hábitos estrictamente fosoriales o subterráneos. Además, *Gregorymys veloxikua* difiere también de los roedores arborícolas o escansoriales. Estos resultados sugieren que el patrón de microdesgaste no se ajusta de manera estricta al de un estilo de vida exclusivamente

subterráneo. En este sentido, una posible explicación es que las especies estudiadas no fueran netamente fosoriales, sino que combinaran la excavación de madrigueras con salidas periódicas a la superficie para alimentarse. Esta interpretación se ve reforzada por la evidencia icnológica en la Formación Chilapa, donde se han documentado sistemas de madrigueras asociados a incisivos de *G. veloxikua* y *G. mixtecorum* (Guerrero-Arenas y Jiménez-Hidalgo 2024), lo que demuestra que ambas especies coexistían y probablemente reutilizaban los mismos espacios. Así, el que los patrones de microdesgaste no correspondan de manera inequívoca a un solo hábito alimentario podría deberse tanto a un uso diferencial de los refugios como a factores ecológicos adicionales, como la reutilización de madrigueras bajo condiciones de aridez o un comportamiento menos solitario de lo que se ha documentado para otros geómidos. En conjunto, esto sugiere que los *Gregorymys* podrían haber mostrado un mayor rango de uso de recursos y microhábitats de lo esperado para un linaje tradicionalmente considerado fosorial.

8.1 Consideraciones de los resultados

Es importante declarar la influencia que el ambiente tiene sobre la lectura e interpretación de patrones de microdesgaste. Los especímenes estudiados fueron recolectados de sedimentos limo-arcillosos de la Formación Chilapa, una secuencia estratigráfica que, en su parte inferior, consta de capas alternas de lutita roja con algunos fragmentos líticos volcánicos, arenisca volcánica de color verdoso a gris y conglomerado soportado en matriz volcano-arenítica (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018; Ortiz-Caballero *et al.*, 2020).

La influencia de la actividad volcánica, tanto en el ambiente durante la vida de estos

organismos como en los procesos *post-mortem* y tafonómicos, podrían ser un factor relevante para explicar la variación observada en los resultados. La ceniza volcánica, debido a su composición abrasiva y lamorfología angular de sus partículas, tiene el potencial de incrementar la frecuencia de rasguños en la superficie dental y generar patrones de microdesgaste más complejos que los producidos por otras partículas abrasivas como los fitolitos, tal como lo demuestran los experimentos de Winkler *et al.* (2020). En este estudio, se evidenció que la ceniza volcánica es uno de los agentes con mayor capacidad de modificar la microtextura dental.

Sin embargo, en las muestras aquí analizadas se observó un predominio de fosas sobre rasguños, lo que contrasta con la tendencia esperada en un contexto de alta carga de ceniza en el ambiente. Esta discrepancia podría deberse a varios factores. En primer lugar, es posible que la dieta y hábitos subterráneos de estos roedores, haya favorecido la formación de fosas. En segundo lugar, la exposición a la ceniza podría no haber sido constante o directa en la fracción del microhábitat en la que estos animales forrajeaban, limitando su impacto sobre el registro de microdesgaste dental.

No obstante, los análisis de componentes principales indican que la variable “rasguños finos” es una de las que mejor explica la variación en el espacio multivariado, lo que sugiere que, aunque en número total los rasguños fueron menores, su variabilidad entre individuos fue suficientemente marcada como para influir en la estructura de los datos. Esto podría reflejar diferencias en el grado de exposición individual a partículas abrasivas finas, variaciones en hábitos de alimentación o incluso en la estacionalidad de la dieta. En este sentido, el patrón observado podría ser el resultado de una interacción entre dieta y abrasivos ambientales más

que de un solo agente..

Así mismo también tiene importancia el efecto de la incompatibilidad en los métodos de estudio, los resultados y datos presentados por Caledo (2010) y los reportados por este estudio no pueden ser comparados uno a uno, debido a que, como señala el trabajo de Mihlbachler *et al.* (2012b), dado que la magnificación influye tanto en el número de rasgos de microdesgaste que se observan como en la proporción entre rasgos grandes y pequeños.

Mientras que los duplicados de Caledo (2010) fueron observados a una magnificación de 75x y los rasgos fueron contabilizados en un área de 0.3 mm x 0.3 mm, los duplicados de ambas especies de *Gregorymys* de este trabajo fueron observados con un aumento de 70x y los cuadrantes de conteo fueron de 0.4mmx 0.4mm, teniendo la posibilidad de una discrepancia entre la comparación de resultados.

El tamaño de ambas especies es otro aspecto a considerar. El peso corporal estimado para *Gregorymys mixtecorum* es de aproximadamente 22.38 g, mientras que el estimado para *Gregorymys veloxikua* es de 36.30 g. Esta diferencia en tamaños podría explicar la variación entre los patrones de microdesgaste aquí observados, pues existe evidencia de que aunque ambas especies compartieron espacio y refugios en el Oligoceno del estado de Oaxaca (Guerrero-Arenas *et al.*, 2020; Guerrero-Arenas y Jiménez-Hidalgo, 2024), es posible que los individuos de *Gregorymys veloxikua* de mayor tamaño, se vieran más inmersos dentro de sus refugios teniendo la posibilidad de ir encontrando comida en su camino, mientras que *Gregorymys mixtecorum* fuese una especie más propensa a salir y alimentarse de recursos abrasivos aledaños a los refugios como hacen algunas tuzas modernas en función de su

tamaño (Cormier *et al.*, 2021). Incluso se han observado patrones de comportamiento donde las tuzas modernas son más propensas a abandonar o explorar fuera de sus refugios en función de las condiciones ambientales y la temporalidad (Benedix, 1994).

Los patrones de microdesgaste representan el registro de los últimos episodios de alimentación de un organismo cuando aún estaba vivo, los cuales son constantemente borrados en el esmalte dental en lapsos relativamente cortos de tiempo (Merceron *et al.*, 2010; Winkler *et al.*, 2020). En el caso de los patrones observados en *Gregorymys veloxikua* y *Gregorymys mixtecorum*, las diferencias registradas entre individuos y entre ambas especies (aun cuando hacían uso de recursos abrasivos) podrían reflejar cambios en las condiciones de su ambiente, como en variaciones en la disponibilidad de ciertos recursos alimenticios. Dichos cambios habrían favorecido una tendencia en el consumo, pasando de un recurso más abrasivo a uno subterráneo con diferentes cantidades de sedimento, polvo o arena, lo que habría modificado y sobrescrito el patrón de microdesgaste.

9 Conclusiones

- Tendencia a dietas abrasivas: Los análisis sugieren que ambas especies consumían alimentos con un alto contenido de partículas abrasivas, a pesar de que su proporción de fosas y rasguños indicaría una dieta más orientada a alimentos duros.
- Aunque *Gregorymys veloxikua* y *Gregorymys mixtecorum* tienen promedios similares de fosas y rasguños sin diferencias estadísticamente significativas, sus posiciones en el análisis bivariante y de componentes principales sugieren posibles distinciones en su

ecología trófica.

- La sedimentación limo-arcillosa de la Formación Chilapa y la actividad volcánica pudieron haber alterado los patrones de microdesgaste, incrementando la cantidad de rasguños en los ejemplares.
- Las diferencias en magnificación y área de conteo con respecto a otros estudios dificultan comparaciones directas y pueden haber llevado a una sobreestimación o subestimación de los rasgos. Una comparación a futuro con una muestra más grande y con áreas de conteo y magnificación equiparables serían recomendables para contrastar los resultados aquí presentados.
- *Gregorymys veloxikua*, al ser más grande, pudo haber pasado más tiempo excavando y consumiendo alimentos subterráneos, mientras que *Gregorymys mixtecorum* podría haber tenido un mayor consumo de recursos abrasivos cercanos a la superficie.
- Las diferencias entre ambas especies podrían reflejar variaciones ambientales o estacionales, influyendo en la disponibilidad y selección de recursos alimenticios.

10 Literatura citada

Ackermans, N. L. 2020. The history of mesowear: a review: PeerJ, 8:8519.

Adams, N. F., Gray, T., y Purnell, M. A. 2020. Dietary signals in dental microwear of predatory small mammals appear unaffected by extremes in environmental abrasive load:

Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 558, 109929.

Álvarez, S.T. 1983. Notas sobre algunos roedores fósiles del Pleistoceno en México. Instituto Politécnico Nacional. En Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas 27, 149-163.

Álvarez, S.T., 1982. Restos de mamíferos recientes y pleistocénicos procedentes de la Gruta de Loltún, Yucatán: Instituto Nacional de Antropología e Historia. Departamento de Prehistoria, Cuaderno de Trabajo 26, 7–35.

Álvarez-Castañeda, S. T., y Segura-Trujillo, C. A. 2025. Genus-level review of pocket gophers in the family Geomyidae: *Therya*, 16(1), 41-75.

Arroyo-Cabrales, J., Polaco O. J. y E. Johnson. 2005. La mastofauna del cuaternario tardío de México. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. G012. México D. F

Auffray, J. C., Renaud, S., y Claude, J. 2009. Rodent biodiversity in changing environments: *Agriculture and Natural Resources*, 43(1), 83-93.

Baker, R. J., Bradley, R. D., y Mc Aliley, L. R. 2003. Pocket Gophers. En G. A. Feldhamer, B. C. Thompson, y J. A. Chapman, (eds.) *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation* (págs. 276-287). Baltimore: JHU Press.

Barrón-Ortiz, C. R., Theodor, J. M., y Arroyo-Cabrales, J. 2014. Dietary resource partitioning in the Late Pleistocene horses from Cedral, north-central Mexico: evidence from the study of dental wear: *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 31(2), 260-269.

Bas, M., Le Luyer, M., Kanz, F., Rebay-Salisbury, K., Queffelec, A., Souron, A., y Bayle, P. 2020. Methodological implications of intra-and inter-facet microwear texture variation for human childhood paleo-dietary reconstruction: Insights from the deciduous molars of extant and medieval children from France. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 31, 102284.

Belmaker, M. 2018. Dental microwear of small mammals as a high resolution paleohabitat proxy: opportunities and challenges. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 18, 824-838.

Benedix, J. 1994. A predictable pattern of daily activity by the pocket gopher *Geomys bursarius*. *Animal Behaviour*, 48, 501-509. <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1271>.

Benton, M. J. 2010. Studying function and behavior in the fossil record. *PLoS biology*, 8(3).

Berggren, W.A. y Prothero D.R. 1992. Eocene-Oligocene overview. En D. R. Prothero, y W. A. Berggren, (eds.) *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution* (págs. 464-493). Oxford: Princeton University Press.

Bergqvist, L. P. 2003. The role of teeth in mammal history. *Brazilian Journal of Oral Sciences*, 2(6), 249-257.

Black, C. C. 1961. Rodents and lagomorphs from the Miocene Fort Logan and Deep River Formations of Montana. *Postilla*, 48, 1–20.

Blair, W. F. 1953. Population dynamics of rodents and other small mammals. *Advances in*

genetics, 5, 1-41.

Böhm, K., Winkler, D. E., Kaiser, T. M., y Tütken, T. 2019. Post-mortem alteration of diet-related enamel surface textures through artificial biostratinomy: a tumbling experiment using mammal teeth. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 518, 215-231.

Borrero-Lopez, O., Pajares, A., Constantino, P. J., y Lawn, B. R. 2015. Mechanics of microwear traces in tooth enamel. *Acta biomaterialia*, 14, 146-153.

Bravo-Cuevas, V. M., Arroyo-Cabrales, J., y Priego-Vargas, J. 2016. The record of camelids (*Artiodactyla*, *Camelidae*) from the Valsequillo Basin, Late Pleistocene of Puebla state, central Mexico: taxonomy, diet, and geographic distribution. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 19(2), 243-358.

Bravo-Cuevas, V. M., Ortiz-Caballero, E., Jiménez-Hidalgo, E., Barrón-Ortiz, C. I., y Theodor, J. M. 2020. Taxonomía y hábito alimentario de ejemplares de *Mammuthus columbi* (*Proboscidea*: *Elephantidae*) del centro y sur de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 72 (1).

Bravo-Cuevas, V. M., Priego-Vargas, J., Jiménez-Hidalgo, E., Barrón-Ortiz, C. R., Theodor, J. M., y Castillo-Cerón, J. M. 2015. Feeding ecology of *Astrohippus stockii* from the late Hemphillian of central Mexico: stable carbon isotopes analysis and dental wear patterns. *Ameghiniana*, 52(5), 502-516.

Buffenstein, R. 2000 Ecophysiological Responses of subterranean rodents to underground

habitats. En E.A. Lacey (ed) Life underground: the biology of subterranean rodents. University of Chicago Press.

Burgman, J. H. 2022. Rodent Dental Microwear Texture Analysis as a Proxy for Fine-Scale Paleoenvironment Reconstruction , University of Arkansas. Tesis de doctorado.

Burgman, J. H., Leichliter, J., Avenant, N. L., y Ungar, P. S. 2016. Dental microwear of sympatric rodent species sampled across habitats in southern Africa: Implications for environmental influence. *Integrative Zoology*, 11(2), 111-127.

Burton, D., y Black, H. (1978). Feeding Habits of Mazama Pocket Gophers in South-Central Oregon. *Journal of Wildlife Management*, 42, 383.

Butler, K., Louys, J., y Travouillon, K. 2014. Extending dental mesowear analyses to Australian marsupials, with applications to six Plio-Pleistocene kangaroos from southeast Queensland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 408, 11-25.}

Cabral-Perdomo, M. A. y J. M. Castillo-Cerón. 1998. Primer reporte de la mastofauna pleistocénica del área de Epazoyucan, estado de Hidalgo. VI Congreso Nacional de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología. Amoxcalli, Facultad de Ciencias UNAM, p. 14.

Calandra, I., y Merceron, G. 2016. Dental microwear texture analysis in mammalian ecology. *Mammal Review*, 46(3), 215-228.

Calede, J.J., Hopkins S.S.B. 2009. Changes in diet through time in the Mesogaulinae (Rodentia: Mylagaulidae) in the context of the spread of grasslands: microwear results using texture analysis at high magnification. Geological Society of America Abstracts with Programs 41-07: 391.

Calede, J. J. 2010. Systematics and Paleoecology of Northern Great Basin Mylagaulidae (Mammalia: Rodentia), Universidad de Oregon Repositorio Dspace Tesis de doctorado

Calede, J. J., Samuels, J. X., y Chen, M. 2019. Locomotory adaptations in Entoptychine gophers (Rodentia: Geomyidae) and the mosaic evolution of fossoriality. Journal of Morphology, 280(6), 879-907.

Calede, J. J., y Rasmussen, D. L. 2020. New gophers (Rodentia: Geomyidae) from the Cabbage Patch beds of Montana (Renova Formation) and the phylogenetic relationships within Entoptychinae. Annals of Carnegie Museum, 86(2), 107-167.

Caporale, S. S. 2016. A Gnawing Problem: Does Rodent Incisor Microwear Record Diet or Habitat? Graduate Theses and Dissertations <https://scholarworks.uark.edu/etd/1466>

Caporale, S. S., y Ungar, P. S. 2016. Rodent incisor microwear as a proxy for ecological reconstruction. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 446, 225-233.

Ceballos, G. 2005. Orden Rodentia, en G. Ceballos y G. Oliva (eds.), Los mamíferos silvestres de México. México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la

Biodiversidad/Fondo de Cultura Económica.

Cervantes-Barriga, R., Marín-Leyva, A. H., García-Zepeda, M. L., Ponce-Saavedra, J., Arroyo-Cabral, J., Schaaf, P., Solís-Pichardo, G., Monterrubio-Rico, T., Cano-Camacho, H. 2021. Taxonomy, diet and geographical provenance of fossil species of *Sigmodon* from west central Mexico during the late Pleistocene. *PalZ*, 95, 145-161.

Charles, C., Jaeger, J. J., Michaux, J., y Viriot, L. 2007. Dental microwear in relation to changes in the direction of mastication during the evolution of *Myodonta* (Rodentia, Mammalia). *Naturwissenschaften*, 94, 71-75.

Childs, H., y Howard, W. 1959. Ecology of pocket gophers with emphasis on *Thomomys bottae* mewa. *Hilgardia*, 29(7), 277-358.

Churakov, G., Sadasivuni, M. K., Rosenbloom, K. R., Huchon, D., Brosius, J., y Schmitz, J. 2010. Rodent evolution: back to the root. *Molecular biology and evolution*, 27(6), 1315-1326.

Cope, E. D. 1878. Descriptions of New Extinct Vertebrata from the Upper Tertiary and Dakota Formations.

Cormier, K., Medine, A., y Hoffman, J. 2021. Relationships among Soil Texture, Burrow Depth and Diameter, and Body Mass of Baird's Pocket Gopher (*Geomys breviceps*). *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 124, 109 - 116.

Cramwinckel, M. J., Huber, M., Kocken, I. J., Agnini, C., Bijl, P. K., Bohaty, S. M., y Sluijs, A. 2018. Synchronous tropical and polar temperature evolution in the Eocene. *Nature*, 559(7714), 382-386.

Cruz-Muñoz, V., Arroyo-Cabrales, J., Graham, R.W., 2009. Rodents and lagomorphs from the Late Pleistocene deposits at Valsequillo, Puebla, México. *Current Research in the Pleistocene* 26, 147–149.

Damuth, J. D., & MacFadden, B. J. 1990. Appendix: Prediction equations. En J.D. Damuth, y B.J. MacFadden (eds.), *Body size in mammalian paleobiology: Estimation and biological implications* (pp. 365–383). Cambridge University Press.

Davis, M., y Pineda-Munoz, S. 2016. The temporal scale of diet and dietary proxies. *Ecology and evolution*, 6(6), 1883-1897.

De Antuñano, S. E., Aranda-García, M., y Marrett, R. 2000. Tectónica de la Sierra Madre Oriental, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 53(1), 1-26.

DeSantis, L. R. 2016. Dental microwear textures: reconstructing diets of fossil mammals. *Surface Topography: Metrology and Properties*, 4(2), 023002.

Díaz-Sibaja, R., Jiménez-Hidalgo, E., y García-Zepeda, M. L. 2018. Una nueva localidad fosilífera en Oaxaca (México) y el registro más austral de *Bison latifrons*. Implicaciones paleobiogeográficas, paleoecológicas y paleoambientales. *Boletín de la Sociedad Geológica*

Mexicana, 70(1), 201-222.

Duncan, A. J., y Poppi, D. P. 2008. Nutritional Ecology of Grazing and Browsing Ruminants. En Duncan, A. J., y Poppi, D. P The Ecology of Browsing and Grazing (pág. 89–116). Berlin: Springer.

E. H. Lindsay y L. L. Jacobs. 1985. Pliocene small mammal fossils from Chihuahua, Mexico. Paleontologia Mexicana 51:1-53

Eng-Ponce, J. 2018. Perezosos (Xenarthra: Folivora) y capibaras (Rodentia: Hydrochoerinae) del yacimiento pleistocénico (Rancholabreano) de la Cinta-Portalitos, Michoacán-Guanajuato, México. Michoacán-Guanajuato, México: Morelia, Michoacán, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Tesis de licenciatura.

Evans, A.R., Pineda-Munoz, S. 2018. Inferring Mammal Dietary Ecology from Dental Morphology. En: Croft, D., Su, D., Simpson, S. Methods in Paleoecology Reconstructing Cenozoic Terrestrial Environments and Ecological Communities. (Págs. 37-51). Cham Springer.

Fabre, P. H., Hautier, L., Dimitrov, D., y P Douzery, E. J. 2012. A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach. BMC Evolutionary biology, 12(1), 1-19.

Feldhamer, G. A., Thompson, B. C., y Chapman, J. A. (eds.). 2003. Wild mammals of North America: biology, management, and conservation. JHU Press.

Feranec, R. S., y MacFadden, B. J. 2000. Evolution of the grazing niche in Pleistocene mammals from Florida: evidence from stable isotopes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 162(1-2), 155-169.

Feranec, R. S., y MacFadden, B. J. 2006. Isotopic discrimination of resource partitioning among ungulates in C3-dominated communities from the Miocene of Florida and California. *Paleobiology*, 32(2), 191-205.

Ferrusquía-Villafranca, I., Arroyo-Cabral, J., Martínez-Hernández, E., Gama-Castro, J., Ruiz-Gonzalez, J., Polaco, O. J., y Johnson, E. 2010. Pleistocene mammals of Mexico: A critical review of regional chronofaunas, climate change response and biogeographic provinciality. *Quaternary International*, 217(1-2), 53-104.

Flores-Tolentino, M., Ramírez-Rodríguez, J. R., Morales-Linares, J., Ibarra-Manríquez, G., Dorado, Ó., y Villaseñor, J. L. 2023. Delimitación geográfica y florística de la provincia fisiográfica de la Depresión del Balsas, México, con énfasis en el bosque tropical estacionalmente seco. *Revista mexicana de biodiversidad*, 94.

Flynn, L. J., Lindsay, E. H., y Martin, R. A. 2008. Geomorpha, En: Janis, C. M., Gunnell, G. F. y Uhen, M. D. (eds.), *Evolution of Tertiary Mammals of North America: Small Mammals, Xenarthrans, and Marine Mammals*, vol. 2: New York, Cambridge University Press. pp. 428-455.

Fortelius, M., y Solounias, N. 2000. Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. *American Museum Novitates*, 3301, 1–36.

Fraser, D., y Theodor, J. M. 2011. Comparing ungulate dietary proxies using discriminant function analysis. *Journal of morphology*, 272(12), 1513-1526.

Galbreath, E. C. 1948. An additional specimen of the rodent *Dikkomys* from the Miocene of Nebraska. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 51, 316–317.

Gilmore, R.M., 1947. Report on a collection of mammal bones from archaeological cave-sites in Coahuila, Mexico. *Journal of Mammalogy* 28 (2), 147–165

Gomes-Rodrigues, H. 2015. The great variety of dental structures and dynamics in rodents: new insights into their ecological diversity. En P. G. Cox, y L. Hautier, *Evolution of the Rodents Advances in Phylogeny, Functional* (págs. 424-447). Cambridge: Cambridge University Press.

Gomes-Rodrigues, H., Merceron, G., y Viriot, L. 2009. Dental microwear patterns of extant and extinct Muridae (Rodentia, Mammalia): ecological implications. *Naturwissenschaften*, 96, 537-542.

Gordon, K. D. 1983. Taphonomy of dental microwear-Can fossil microwear be studied productively. In *American Journal of Physical Anthropology* (Vol. 60, No. 2, pp. 200-200). div john wiley y sons inc, 605 third ave, new york, ny 10158-0012: wiley-liss.

Gordon, K. D. 1988. A review of methodology and quantification in dental microwear analysis. *Scanning microscopy*, 2(2), 1139-1147.

Green, J. L., DeSantis, L. R., y Smith, G. J. 2017. Regional variation in the browsing diet of Pleistocene *Mammut americanum* (Mammalia, Proboscidea) as recorded by dental microwear textures. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 487, 59-70.

Green, J. L., y Croft, D. 2018. Using Dental Mesowear and Microwear for Dietary Inference: En Croft, D., Su, D., Simpson, S. *Methods in Paleoecology Reconstructing Cenozoic Terrestrial Environments and Ecological Communities Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology* (págs. 53-73). Cham: Springer.

Greenwood, D. R., Pigg, K. B., y DeVore, M. L. 2016. Eocene paleontology and geology of western North America. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 53(6), 543-547.

Guerrero-Arenas, R., Jiménez-Hidalgo, E., y Genise, J. F. 2020. Burrow systems evince non-solitary geomyid rodents from the Paleogene of southern Mexico. *Plos one*, 15(3), e0230040.

Guerrero-Arenas, R., Jiménez-Hidalgo, E., 2024. Trace fossils of incisor marks indicate multiple inhabitants of burrowing systems rodents (Geomyidae) in the Oligocene (Chilapa Formation) of southern Mexico. *Journal of South American Earth Sciences* 148, 105171. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2024.105171>

Gutiérrez-Bedolla, M., García-Zepeda, M. L., Llópez-García, R., Arroyocabrales, J., y Fuentes-Farías, A. I. 2014. diet and habitat of *Mammuthus columbi* (falconer, 1857) from

two late pleistocene localities in central western mexico. scientific annals of the school of geology special volume 102, 66.

Hadly, E. A. 1997. Evolutionary and ecological response of pocket gophers (*Thomomys talpoides*) to late-Holocene climatic change. *Biological Journal of the Linnean Society*, 60(2), 277-296.

Hammer, Ø., Harper, D. A. T., y Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4 (1): 9 pp.

Hedrick, B. P., Dickson, B. V., Dumont, E. R., y Pierce, S. E. 2020. The evolutionary diversity of locomotor innovation in rodents is not linked to proximal limb morphology. *Scientific Reports*, 10(1), 717.

Heldstab, S. A. 2021. Latitude, life history and sexual size dimorphism correlate with reproductive seasonality in rodents. *Mammal Review*, 51(2), 256-271.

Hernando, R., Fernández-Marchena, J. L., Willman, J. C., Ollé, A., Vergès, J. M., y Lozano, M. 2020. Exploring the utility of optical microscopy versus scanning electron microscopy for the quantification of dental microwear. *Quaternary International*, 569, 5-14.

Hibbard, C. W. 1958. Summary of North American Pleistocene mammalian local faunas. University of Michigan Press.

Hibbard, C.W. 1955. Pleistocene vertebrates from the Upper Becerra (Becerra Superior) Formation, Valley of Tequixquiac, México, with notes on other Pleistocene forms. University of Michigan, Contributions from the Museum of Paleontology 12 (5), 47–96.

Hofmann, R. R., y Stewart, D. R. M. 1972. Grazer or browser: a classification based on the stomach-structure and feeding habits of East African ruminants.

Hopkins, S. S. 2005. The evolution of fossoriality and the adaptive role of horns in the Mylagaulidae (Mammalia: Rodentia). Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 272(1573), 1705-1713.

Huntly, N., e Inouye, R. 1988. Pocket gophers in ecosystems: patterns and mechanisms. BioScience, 38(11), 786-793.

INEGI Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2010. Compendio de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos: Santiago Yolomécatl, Oaxaca (clave geoestadística 20499) 12

https://www.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/20/20499.pdf

Jakway, G.E., 1958, Pleistocene Lagomorpha and Rodentia from the San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico: Transactions of the Kansas Academy of Science, 61, 313-327.

Jiménez-Hidalgo E, Smith K.T., Guerrero-Arenas R., y Alvarado-Ortega J. 2015. The first late Eocene continental faunal assemblage from tropical North America. J South Am Earth

Jiménez-Hidalgo, E. 2017. Algunos ejemplos de estudios paleobiológicos con mamíferos terrestres del cenozoico. En S. R. Cevallos-Ferriz, y A. R. Huerta-Vergara (eds), Paleobiología Interpretando procesos de la vida pasada Segunda Parte (Pág. 297-318). Ciudad de México: Prensa de ciencias.

Jiménez-Hidalgo, E., Díaz-Sibaja, R., y Bravo-Cuevas, V. 2024. Mammals as Paleoenvironmental Proxies. In Past Environments of Mexico: Unveiling the Past Environments of a Megadiverse Country Through its Fossil Record (pp. 289-323). Cham: Springer Nature Switzerland.

Jiménez-Hidalgo, E., Guerrero-Arenas, R., y Smith, K. T. 2018. *Gregorymys veloxikua*, the oldest pocket gopher (Rodentia: Geomyidae), and the early diversification of Geomyoidea. Journal of Mammalian Evolution, 25, 427-439.

Jiménez-Hidalgo, E., Lander, E. B., Israde-Alcántara, I., Rodríguez-Caballero, N. W., y Guerrero-Arenas, R. 2021. Earliest Arikareean (later early Oligocene) Iniyoo local Fauna from Chilapa Formation of Santiago Yolomécatl area in northwestern Oaxaca, southern Mexico. Journal of South American Earth Sciences, 109, 103307.

Jiménez-Manchón, S., Blaise, E., y Gardeisen, A. 2020. Exploring low-magnification dental microwear of domestic ungulates: Qualitative observations to infer palaeodiets. Quaternary International, 557, 12-22.

Kaiser, T. M., y Solounias, N. 2003. Extending the tooth mesowear method to extinct and extant equids. *Geodiversitas*, 25(2), 321-345.

Kalthoff, D. C., y Mörs, T. 2021. Biomechanical adaptations for burrowing in the incisor enamel microstructure of Geomyidae and Heteromyidae (Rodentia: Geomyoidea). *Ecology and Evolution*, 11(14), 9447-9459.

King, T., Andrews, P., y Boz, B. 1999. Effect of taphonomic processes on dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 108(3), 359-373.

Korth, W. W. 1994. *The Tertiary record of rodents in North America* (Vol. 12). Springer Science y Business Media.

Korth, W. W. 1996. A new species of *Pleurolicus* (Rodentia, Geomyidae) from the early Miocene (Arikareean) of Nebraska. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(4), 781-784.

Korth, W. W., y Kron, D. G. 2020. Rodents (Mammalia) from the Troublesome Formation, Late Oligocene to Miocene (Middle Arikareean–Early Clarendonian) of Colorado. *Annals of Carnegie Museum*, 86(4), 295-360.

Kropacheva, Y. E., Sibiryakov, P. A., Smirnov, N. G., y Zykov, S. V. 2017. Variants of tooth mesowear in *Microtus voles* as indicators of food hardness and abrasiveness. *Russian Journal*

of Ecology, 48, 73-80.

Lewis, P. J., Gutierrez, M., y Johnson, E. 2000. *Ondatra zibethicus* (Arvicolinae, Rodentia) dental microwear patterns as a potential tool for palaeoenvironmental reconstruction. *Journal of Archaeological Science*, 27(9), 789-798.

MacDonald, J. R. 1963. The Miocene faunas from the Wounded Knee area of western North Dakota. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 125, 141–328.

Macfadden, B. J., Cerling, T. E., Harris, J. M., y Prado, J. 1999. Ancient latitudinal gradients of C3/C4 grasses interpreted from stable isotopes of New World Pleistocene horse (*Equus*) teeth. *Global Ecology and Biogeography*, 8(2), 137-149.

Macfadden, B. J., y Cerling, T. E. 1996. Mammalian herbivore communities, ancient feeding ecology, and carbon isotopes: a 10 million-year sequence from the Neogene of Florida. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(1), 103-115.

Marín-Leyva, A. H., Delgado-García, S., García-Zepeda, M. L., Arroyo-Cabrales, J., López-García, J. R., Plata-Ramírez, R. A., y Meléndez-Herrera, E. 2023. Environmental inferences based on the dietary ecology of camelids from west-central Mexico during the Late Pleistocene. *Historical Biology*, 35(6), 1011-1027.

Marín-Leyva, A. H., DeMiguel, D., García-Zepeda, M. L., Ponce-Saavedra, J., Arroyo-Cabrales, J., Schaaf, P., y Alberdi, M. T. 2016. Dietary adaptability of Late Pleistocene *Equus* from west central Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 441, 748-

Martin, R. A., Peláez-Campomanes, P., Honey, J. G., Marcolini, F., y Akersten, W. A. 2011. Five million years of pocket gopher history in the Meade Basin of southwestern Kansas and northwestern Oklahoma. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31(4), 866-884.

Merceron, G., Blondel, C., Brunet, M., Sen, S., Solounias, N., Viriot, L., y Heintz, E. 2004. The Late Miocene paleoenvironment of Afghanistan as inferred from dental microwear in artiodactyls. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207(1-2), 143-163.

Merceron, G., Blondel, C., De Bonis, L., Koufos, G. D., y Viriot, L. 2005. A new method of dental microwear analysis: application to extant primates and *Ouranopithecus macedoniensis* (Late Miocene of Greece). *Palaaios*, 20(6), 551-561.

Merceron, G., Escarguel, G., Angibault, J., y Verheyden-Tixier, H. 2010. Can Dental Microwear Textures Record Inter-Individual Dietary Variations? *PLoS ONE*, 5. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009542>.

Messing, H.J., 1986. A Late Pleistocene-Holocene fauna from Chihuahua, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 31, 277–288.

Micó, C., Blasco, R., Muñoz Del Pozo, A., Jiménez-García, B., Rosell, J., y Rivals, F. 2023. Differentiating taphonomic features from trampling and dietary microwear, an experimental approach. *Historical Biology*, 1-23.

Mihlbachler, M. C., Beatty, B. L., Caldera-Siu, A., Chan, D., y Lee, R. 2012a. Error rates and observer bias in dental microwear analysis using light microscopy *Paleontología Electrónica*.

Mihlbachler, M. C., y Beatty, B. L. 2012b. Magnification and resolution in dental microwear analysis using light microscopy. *Paleontología Electrónica*, 15(3), 1-15.

Mihlbachler, M., Rusnack, F., y Beatty, B. 2022. Experimental approaches to assess the effect of composition of abrasives in the cause of dental microwear. *Royal Society Open Science*, 9. <https://doi.org/10.1098/rsos.211549>

Miller, R. S. 1964. Ecology and distribution of pocket gophers (Geomyidae) in Colorado. *Ecology*, 45(2), 256-272.

Mooser, B.O., 1958. La fauna “Cedazo” del Pleistoceno en Aguascalientes, *Anales* 1–2. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, pp. 409–452.

Morán-Zenteno, D. J., Cerca, M., y Keppie, J. D. 2005. La evolución tectónica y magmática cenozoica del suroeste de México: avances y problemas de interpretación. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 57(3), 319-341.

Myers, G., y Vaughan, T. 1964. Food Habits of the Plains Pocket Gopher in Eastern Colorado. *Journal of Mammalogy*, 45, 588-598. <https://doi.org/10.2307/1377330>.

Oliver-Pérez, A., Hernández-Ballarín, V., López-Guerrero, P., García-Paredes, I., Álvarez-Sierra, M., Gómez-Cano, A. R., y Peláez-Campomanes, P. 2014. Dental microwear analysis in Gliridae (Rodentia): methodological issues and paleodiet inferences based on *Armantomys* from the Madrid Basin (Spain).

Ortiz-Caballero, E. 2022. Descripción taxonómica, filogenia y biogeografía de *Gregorymys* (Mammalia: Rodentia, Geomyidae) del oligoceno de Oaxaca., Universidad Autonoma del Estado de Hidalgo. UAEH Biblioteca Digital Tesis Doctoral <http://dgsa.uaeh.edu.mx:8080/bibliotecadigital/handle/231104/2813>

Ortiz-Caballero, E., Jiménez-Hidalgo, E., y Bravo-Cuevas, V. M. 2020. A new species of the gopher *Gregorymys* (Rodentia, Geomyidae) from the early Oligocene (Arikareean 1) of southern Mexico. *Journal of Paleontology*, 94(6), 1191-1201.

Pacheco-Castro, A. 2015. Bioestratigrafía de los roedores fósiles (Cricetidae y Geomyidae) del Cenozoico tardío de San Miguel de Allende, Guanajuato y Tecolotlán, Jalisco, México Universidad Nacional Autónoma de México Tesis Doctoral.

Pagel, M. D., May, R. M., y Collie, A. R. 1991. Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *The American Naturalist*, 137(6), 791-815.

Patton, J. L., Pardiñas, U. F., y D'Elía, G. 2020. *Mammals of South America*, volume 2:

rodents. University of Chicago Press.

Patton, J. L., Selander, R. K., y Smith, M. H. 1972. Genic variation in hybridizing populations of gophers (genus *Thomomys*). *Systematic Zoology*, 21(3), 263-270.

Pérez, G. C., y Gutiérrez, N. S. N. 2011. Geografía física e historia geológica del Estado de Guerrero, México. *Revista Geográfica de América Central*, 2, 1-14.

Pérez-Crespo, A., Bravo-Cuevas V. M., y Arroyo-Cabrales J. 2022. Feeding habits of *Equus conversidens* and *Haringtonhippus francisci* from Valsequillo, Puebla, México. *Historical Biology: A Journal of Paleobiology*, 34(7), 1252-1259.

Pritchett-Corning, K. R., y Garner, J. P. 2024. Rodentia and Lagomorpha. *The UFAW Handbook on the Care and Management of Laboratory and Other Research Animals*, 340.

Prothero, D. R. 2005. Tertiary to present | Oligocene. En Elsevier eBooks (pp. 472-478). <https://doi.org/10.1016/b0-12-369396-9/00056-3>

Prothero, D.R. 2006. After the Dinosaurs. The Age of Mammals. Indiana University Press, Bloomington, Indianapolis. 362 pp.

Reichman, O.J., y Seabloom, E. W. 2002. The role of pocket gophers as subterranean ecosystem engineers. *Trends in Ecology y Evolution* 17(44)-49

Rivals, F., Prignano, L., Semprebon, G. M., y Lozano, S. 2015. A tool for determining duration of mortality events in archaeological assemblages using extant ungulate microwear.

Scientific Reports, 5(1), 17330.

Rivals, F., Rindel, D., y Belardi, J. B. 2013. Dietary ecology of extant guanaco (*Lama guanicoe*) from Southern Patagonia: seasonal leaf browsing and its archaeological implications. *Journal of Archaeological Science*, 40(7), 2971-2980.

Rivals, F., y Semprebon, G. M. 2011. Dietary plasticity in ungulates: insight from tooth microwear analysis. *Quaternary International*, 245(2), 279-284.

Rivera-Sylva, H. E., Barrón-Ortíz, C. I., Vivas González, R., Nava Rodríguez, R. L., Guzmán-Gutiérrez, J. R., Cabral Valdez, F., y de León Dávila, C. 2019. Preliminary assessment of hadrosaur dental microwear from the Cerro del Pueblo Formation (Upper Cretaceous: Campanian) of Coahuila, northeastern Mexico. *Paleontología Mexicana*, 8(1), 17-28.

Rivero-Cuesta, L., Molina, E., y Alegret, L. 2018. Eocene (Bartonian) benthic foraminifera and paleoenvironmental changes in the Western Tethys. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 503, 102-111.

Russell, R. J. 1968. Evolution and classification of the pocket gophers of the subfamily Geomyinae. University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 16, 475-579.

Samuels, J. X., y Hopkins, S. S. 2017. The impacts of Cenozoic climate and habitat changes on small mammal diversity of North America. *Global and Planetary Change*, 149, 36-52.

Samuels, J. X., y Van Valkenburgh, B. 2008. Skeletal indicators of locomotor adaptations in living and extinct rodents. *Journal of morphology*, 269(11), 1387-1411.

Sánchez-Hernández, C., Rivals, F., Blasco, y Rosell, J. 2016. Tale of two timescales: combining tooth wear methods with different temporal resolutions to detect seasonality of Palaeolithic hominin occupational patterns. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 6, 790-797.

Sanson, G. 2006. The biomechanics of browsing and grazing. *American Journal of Botany*, 93(10), 1531-1545.

Schmidt, C. 2001. Dental microwear evidence for a dietary shift between two nonmaize-reliant prehistoric human populations from Indiana.. *American journal of physical anthropology*, 114 2, 139-45 . 3.0.CO;2-9

Schmidt-Kittler, N. 2002. Feeding specializations in rodents. *Senckenbergiana lethaea*, 82(1), 141-152.

Schulz, E., Piotrowski, V., Clauss, M., Mau, M., Merceron, G., y Kaiser, T. M. 2013. Dietary abrasiveness is associated with variability of microwear and dental surface texture in rabbits. *PLoS One*, 8(2), e56167.

Scott, J. R. 2012. Dental microwear texture analysis of extant African Bovidae. *Mammalia*, vol. 76, no. 2, 2012, pp. 157-174. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2011-0083>

Semprebon, G. M., Godfrey, L. R., Solounias, N., Sutherland, M. R., y Jungers, W. L. 2004. Can low-magnification stereomicroscopy reveal diet? *Journal of Human Evolution*, 47(3), 115-144.

Sloan, L. C. y Barron, E. J. 1992. Paleogene climatic evolution: A climate model investigation of the influence of continental elevation and sea-surface temperature upon continental climate. En D. R. Prothero, y W. A. Berggren, *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution* (págs. 202-217). Oxford: Princeton University Press.

Solounias, N., Tariq, M., Hou, S., Danowitz, M., y Harrison, M. (2014). A new method of tooth mesowear and a test of it on domestic goats. In *Annales Zoologici Fennici* (Vol. 51, No. 1-2, pp. 111-118). Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.

Solounias, N., y Semprebon, G. 2002. Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates*, 3366, 1-49

Strömberg, C. A. 2011. Evolution of grasses and grassland ecosystems. *Annual review of Earth and planetary sciences*, 39, 517-544.

Stucky, R. K. 1992. Mammalian faunas in North America of Bridgerian to early Arikarean "ages" (Eocene and Oligocene). En D. R. Prothero, y W. A. Berggren, *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution* (págs. 464-493). Oxford: Princeton University Press.

Teaford, M. F. 1988. A review of dental microwear and diet in modern mammals. *Scanning Microscopy*, 2(2), 1149-1166.

Timm, R. M. 2011. Reid, FA 2009. *A Field Guide to the Mammals of Central America y Southeast Mexico*. Oxford University Press, New York, 346 pp.+ 52 color plates. ISBN-978-0-19-534322-6, price (hardbound), 149.00; ISBN-978-0-19-534323-6, price (paper), 45.00.

Torsvik, T. H., y Cocks, L. R. M. 2016. *Earth history and palaeogeography*. Cambridge University Press.

Townsend, K. B., y Croft, D. A. 2008. Enamel microwear in caviomorph rodents. *Journal of Mammalogy*, 89(3), 730-743.

Tzab-Hernández, L. A., y Macswiney-González, M. C. 2014. Roedores ¿Plagas indeseables o animales útiles? *CONABIO. Biodiversitas*, 115, 12-16.

Ulbricht, A., Maul, L. C., y Schulz, E. 2015. Can mesowear analysis be applied to small mammals? A pilot-study on leporines and murines. *Mammalian Biology*, 80, 14-20.

Ungar, P. S. 1995. A semiautomated image analysis procedure for the quantification of dental microwear II. *Scanning*, 17(1), 57-59.

Ungar, P. S., Grine, F. E., y Teaford, M. F. 2008. Dental microwear and diet of the Plio-

Pleistocene hominin *Paranthropus boisei*. PLoS one, 3(4), e2044.

Uzunidis, A., Pineda, A., Jimenez-Manchon, S., Xafis, A., Ollivier, V., y Rivals, F. 2021. The impact of sediment abrasion on tooth microwear analysis: an experimental study. *Archaeological and Anthropological Sciences*, 13, 1-17.

Vaughan, T. A., Ryan, J. M., y Czaplewski, N. J. 2015. *Rodents y Lagomorphs en Mammalogy* 6ta edición: Burlington, Massachusett

Villa, G., Fioroni, C., Persico, D., Roberts, A. P., y Florindo, F. 2014. Middle Eocene to Late Oligocene Antarctic glaciation/deglaciation and southern ocean productivity. *Paleoceanography*, 29(3), 223-237.

Walker, A., Hoeck, H. N., y Perez, L. 1978. Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet. *Science*, 201(4359), 908-910.

Wilkins, K. T., y Woods, C. A. 1983. Modes of mastication in pocket gophers. *Journal of Mammalogy*, 64(4), 636-641.

Wilson, R. W. 1936. A Pliocene rodent fauna from Smith's Valley, Nevada. *Carnegie Institution of Washington Publication*, 473, 15–34.

Winkler, D. E., Tütken, T., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M., Müller, J., Leichliter, J. y Clauss, M. 2020. Shape, size, and quantity of ingested external abrasives influence dental

microwear texture formation in guinea pigs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(36), 22264-22273.

Winkler, D., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T., Codron, D., Leichliter, J., Hummel, J., Martin, L., Clauss, M., y Tütken, T. 2020. The turnover of dental microwear texture: Testing the” last supper” effect in small mammals in a controlled feeding experiment. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 557, 109930.

Wolfe, J. A. 1992. Climatic, Floristic, and vegetational changes near the Eocene/Oligocene boundary in North America. En D. R. Prothero, y W. A. Berggren, *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution* (págs. 421-436). Oxford: Princeton University Press.

Wood, A. E. (1936). Geomyid rodents from the middle Tertiary of America. *American Museum Novitates*, (866), 1–31.

Apéndice I. Material de *Gregorymys veloxikua* y *Gregorymys mixtecorum* revisado para muestreo y elaboración de moldes y duplicados (Clave de colección del Laboratorio de Paleobiología del Instituto de Recursos de la Universidad del Mar, campus Puerto Escondido).

Especie	Número de catálogo	Piezas dentales	Localidad	Nivel de procedencia
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 641	m1	Conejo Lucy	N4
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 635	m1-m2	JB	N1

<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 631	m1	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 315	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 627	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 120	m1-m2	Cruda	N22
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 629	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 272	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 628	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 642	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 632	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 278 A	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 278 B	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 278 C	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 637	m1-m2	JB	N
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 118	m1-m2	Cruda	N22
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 179	m1	JB	N3
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 306	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 639	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 242	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 242	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 633	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 640	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 242	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 273	m1-m2	JB	N1

<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 401	m1-m2	Cruda	N22
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 261	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 709B	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 712 E	m1	JB	N3
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 317	m1	JB	N3
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 240	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 670	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 673	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 684	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 678	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 683	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1033	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1034	m1	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1000	m1-m2	JB	
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 999	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 998	m1	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 989	m1	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 984	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 974	m1	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 972	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 971	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 970	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 212	m1-m2	JB	N1

<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 968	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 962	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 967	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1057	m1-m2	Columnas Yolomécatl	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1023	m1	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1022	m1-m2	Conejo Lucy	
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1020	m1	Las zorras	Las zorras
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1053	m1-m2	Conejo Lucy	N3
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1047	m2	Frente a JB	
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1015	m1	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1049	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1468	m1-m2	La Cruda	N22
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1427	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1007	m1-m2	JB	
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1018	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1024	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1019	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1452	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1046	m1-m2	Frente a JB	
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1005	m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1017	m1-m2	JB	N1

<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1475	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1476	m1-m2	Conejo Lucy	N4
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1469	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1469	m1	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1472	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1472	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1477	m1-m2	JB	N16
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1477	m1-m2	JB	N16
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 686	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 779	m1	JB	N1
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 627	m1	Cruda	N22
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 365	m1	CFE	
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 711B	m1-m2	JB	N3
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 937	m1-m2	Cruda	N22
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 710	m1-m2	Cruda	N10
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 403	m1-m2	coordenadas	
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 716	m1	Cruda	N5
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 636	m2	JB	N1
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 680	m1	Cruda	N3
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 346	m1-m2	CFE	N1
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 717A	m1-m2	JB	N3
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 717B	m1-m2	JB	N3
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 178	m1-m2	JB	N3

<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 304b	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 1003	m1- m2	JB	N1
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 960	m1	JB	N3
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 959	m1-m2	Cruda	N18
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 956	m1-m2	JB	N3
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 951	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 952	m1	La tortugota	
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 953	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 954	m1-m2	JB	N4
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 955	m1-m2	JB	N1
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 947	m1-m2	Cruda	N3
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 044	m1-m2	JB	N3
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 991	m1	JB	
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 622	m1-m2	Conejo Lucy	N4

Apéndice II. Datos de conteo de rasgos de microdesgaste de *Gregorymys veloxikua* y *Gregorymys mixtecorum* (Clave = Clave de museo y número de catálogo, Fp= Fosas pequeñas, Fg= Fosas grandes, Tf= todas las fosas, Rc= Rasguños cruzados, Rf= Rasguños finos, Rg= Rasguños gruesos, Tr= Todos los rasguños, G = Gubias).

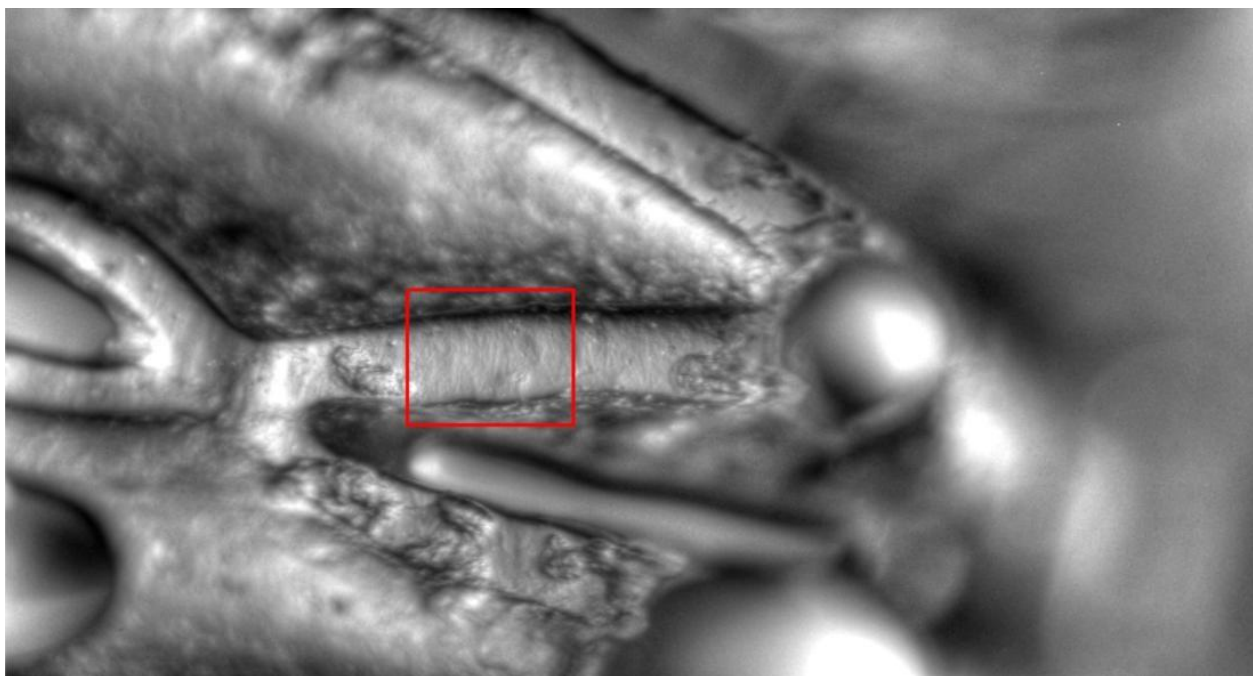
Especie	Número de catálogo	Fp	Fg	Tf	Rg	Rf	Rg	TR	G
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 959	32	9	41	7	11	3	21	0
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 937	51	4	55	8	26	6	40	1

<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 686	20	6	26	23	10	8	41	0
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 622	35	10	45	10	11	4	25	1
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 710	31	4	35	12	19	5	36	0
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 680	43	7	50	11	14	5	30	0
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 403	20	10	30	20	24	7	51	0
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 711 B	23	8	31	12	11	8	31	0
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 952	43	5	48	12	3	7	21	0
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 959	39	7	46	8	11	5	24	0
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 937	47	8	55	21	7	16	44	2
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 686	19	8	27	18	18	8	44	0
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 622	34	10	44	20	18	6	28	0
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 710	31	8	39	12	15	7	34	0
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 680	47	10	57	12	16	5	33	0
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 403	20	7	27	18	22	5	45	0
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 711 B	28	9	32	13	13	9	35	0
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 952	36	8	44	10	5	6	21	0
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 959	36	7	43	10	12	4	26	0
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 937	43	7	50	18	11	12	41	1
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 686	19	10	29	20	17	8	45	0
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 622	37	9	46	9	12	6	27	1
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 710	35	4	39	12	14	7	33	1
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 680	40	11	51	14	25	11	31	0
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 403	24	8	32	22	21	7	50	0
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 711 B	25	5	30	11	14	6	31	0
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	UMPE 952	27	15	42	9	6	6	21	0
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 240	47	6	53	22	10	5	37	0
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 278 B	26	7	33	20	7	4	31	0

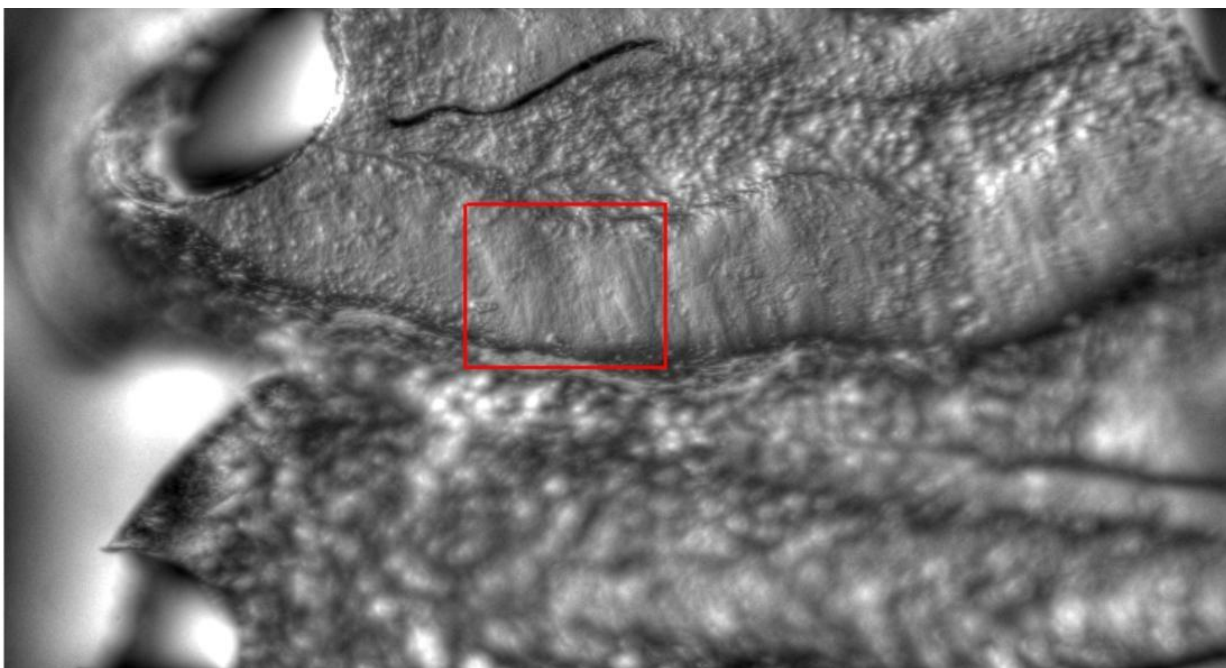
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 637	61	16	77	12	17	6	35	0
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 709 B	38	9	47	10	8	5	23	0
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1472	34	4	38	6	5	5	16	1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 971	22	7	29	12	20	2	34	1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 712 E	31	8	39	12	5	4	21	1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 673	61	17	61	13	14	5	32	1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 641	30	8	38	12	8	6	26	1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 640	41	4	45	10	10	7	27	0
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 240	50	5	55	20	10	6	36	2
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 278 B	30	7	37	13	12	7	32	0
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 637	46	14	60	12	18	7	37	0
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 709 B	27	12	39	14	16	2	32	2
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1472	40	5	45	8	5	6	19	1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 971	26	6	32	11	20	3	34	1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 712 E	30	8	38	12	8	3	23	0
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 673	39	19	78	10	16	5	31	0
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 641	27	4	31	10	8	5	29	0
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 640	33	5	38	12	8	10	30	0
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 240	51	6	57	20	12	5	37	2
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 278 B	31	7	38	12	18	6	36	0
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 637	59	14	73	14	14	6	34	0
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 709 B	40	10	50	15	15	2	32	2
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 1472	33	6	39	6	9	5	20	1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 971	31	6	37	12	18	2	32	1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 712 E	34	7	41	10	8	5	23	1
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 673	22	16	68	10	17	4	31	0
<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 641	27	11	34	10	9	7	29	0

<i>Gregorymys veloxikua</i>	UMPE 640	36	5	41	12	9	10	31	0
-----------------------------	----------	----	---	----	----	---	----	----	---

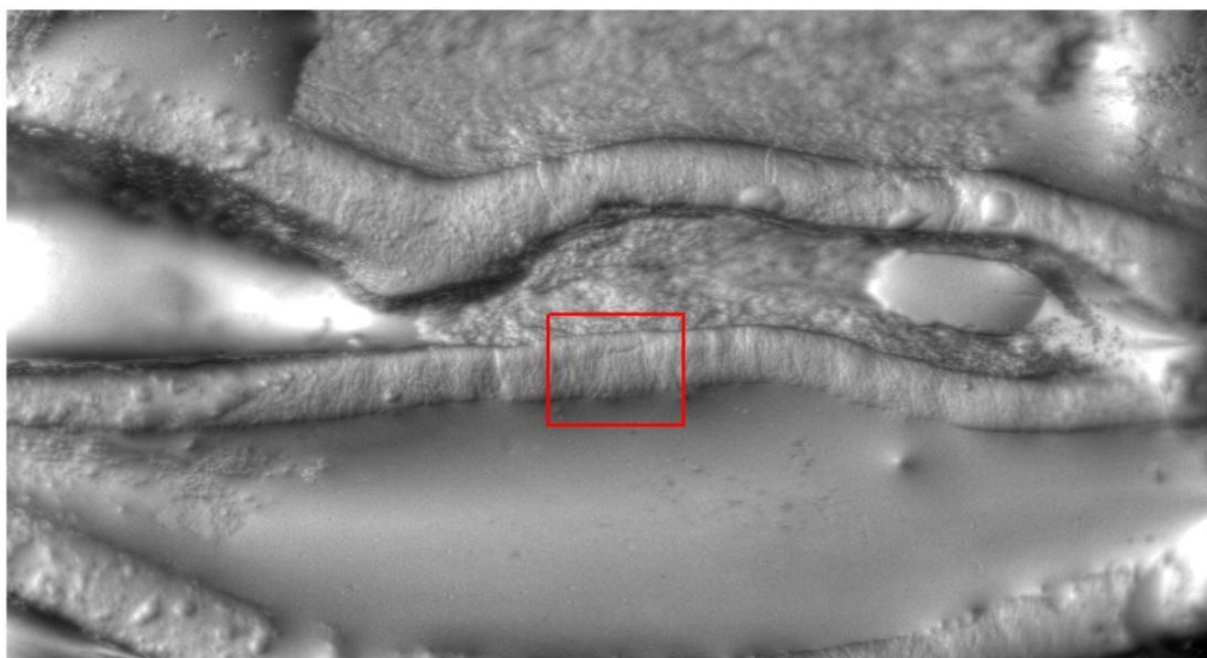
Apéndice III listado de fotografías tomadas con un aumento de 70x y áreas de conteo (0.04 x 0.04 mm) marcadas en recuadros rojos.



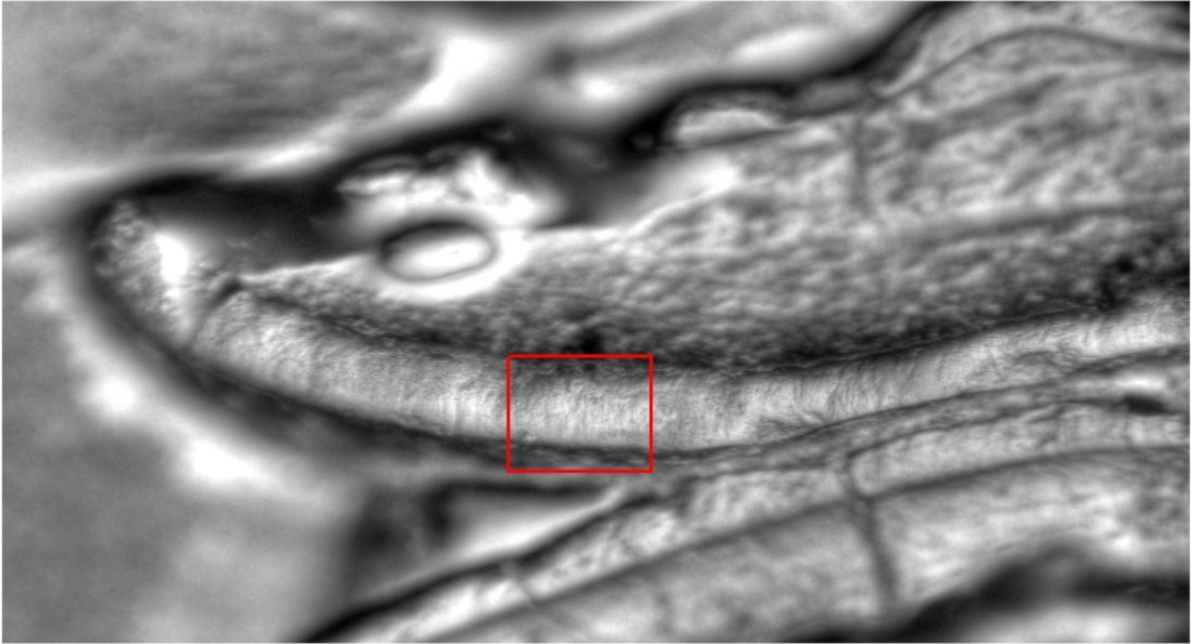
UMPE 959 *Gregorymys mixtecorum*



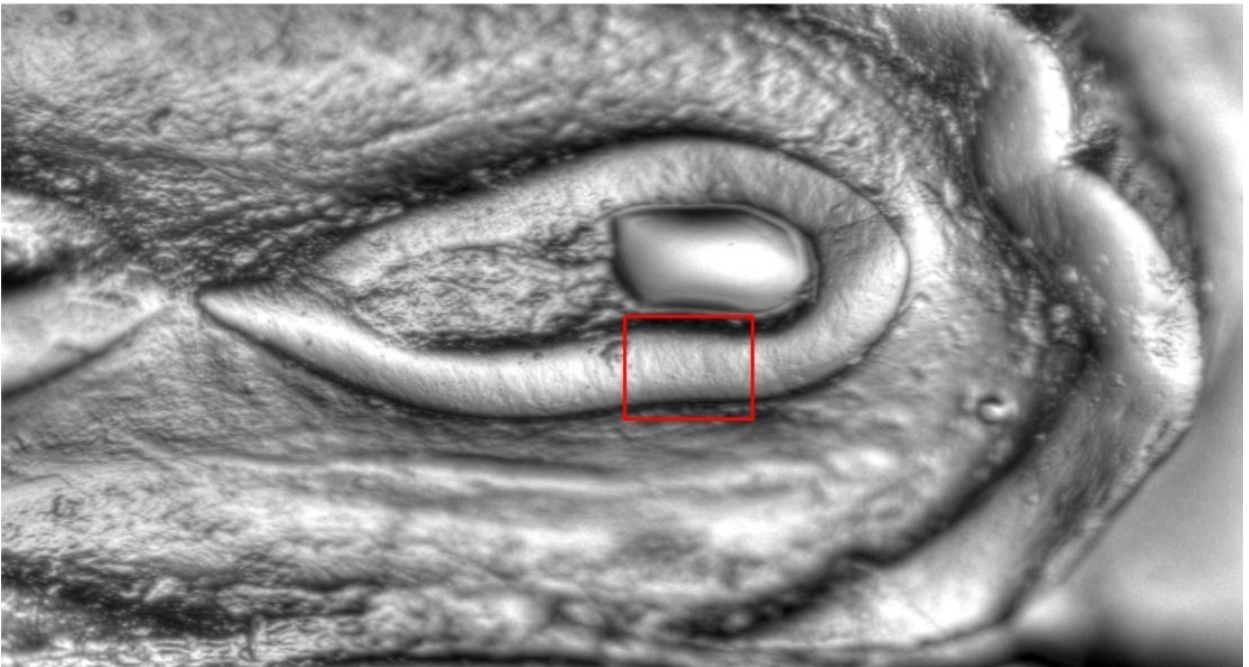
UMPE 937 *Gregorymys mixtecorum*



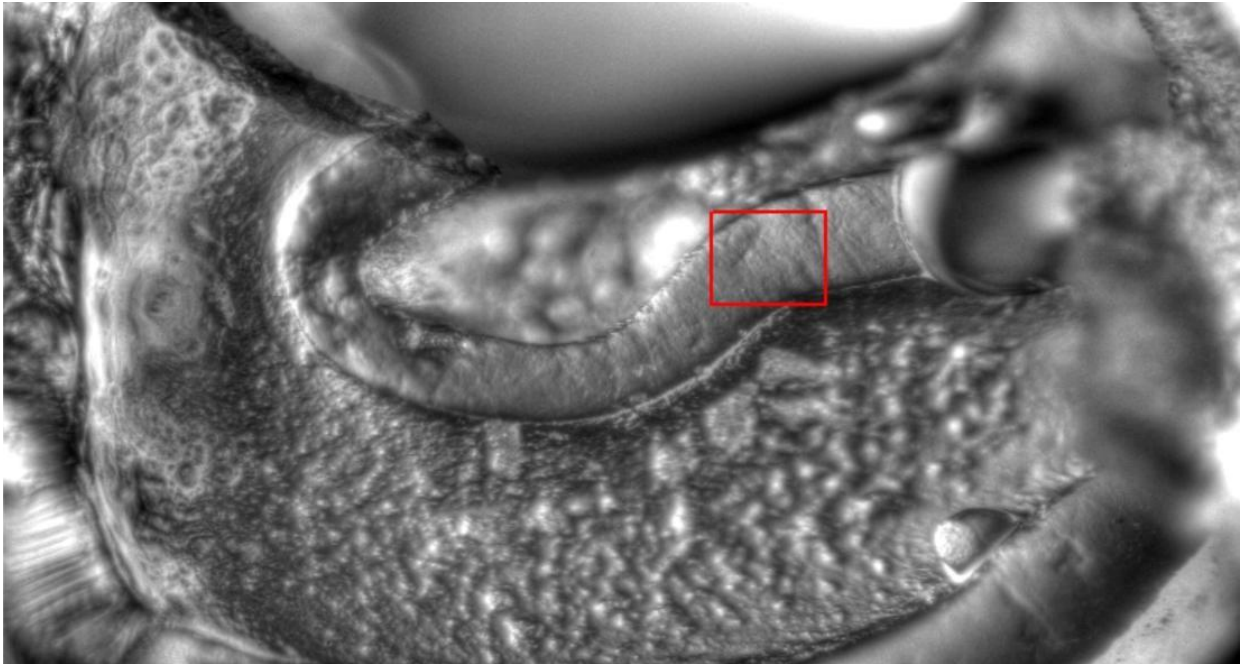
UMPE 686 *Gregorymys mixtecorum*



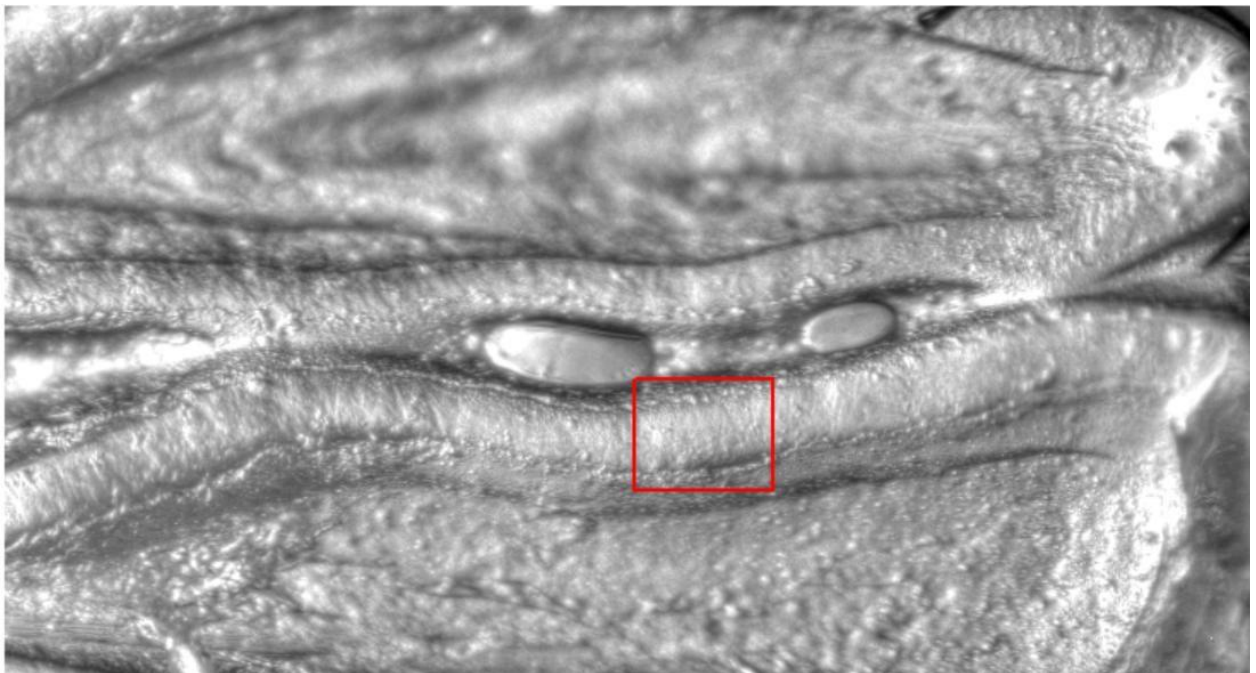
UMPE 622 *Gregorymys mixtecorum*



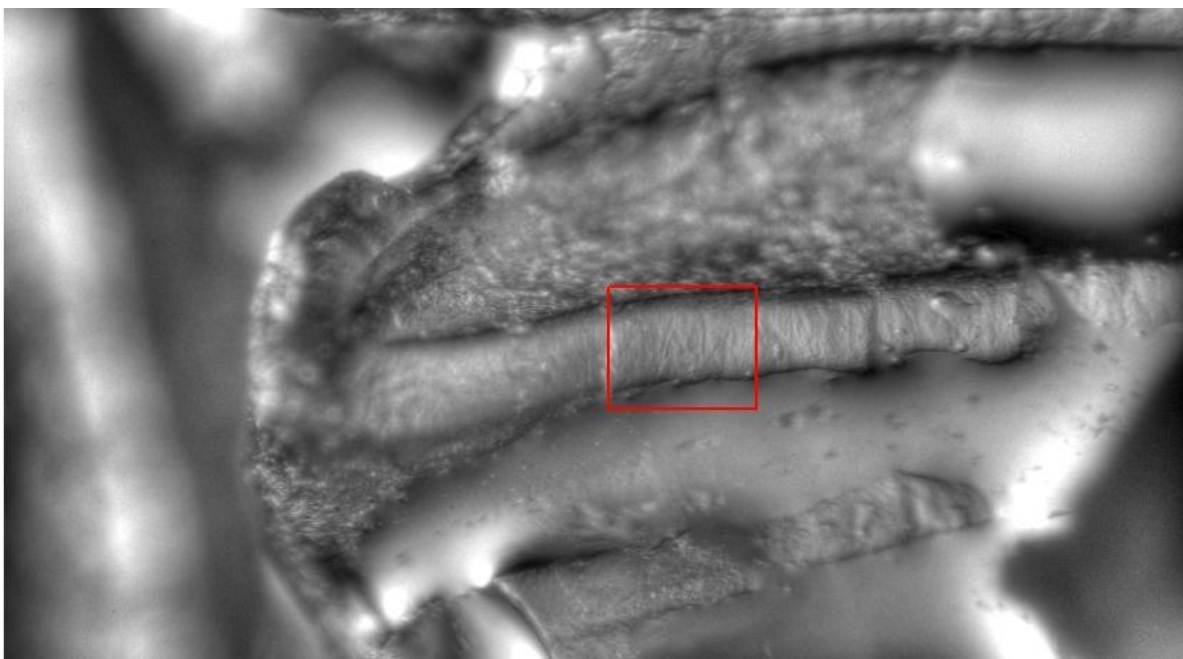
UMPE 710 *Gregorymys mixtecorum*



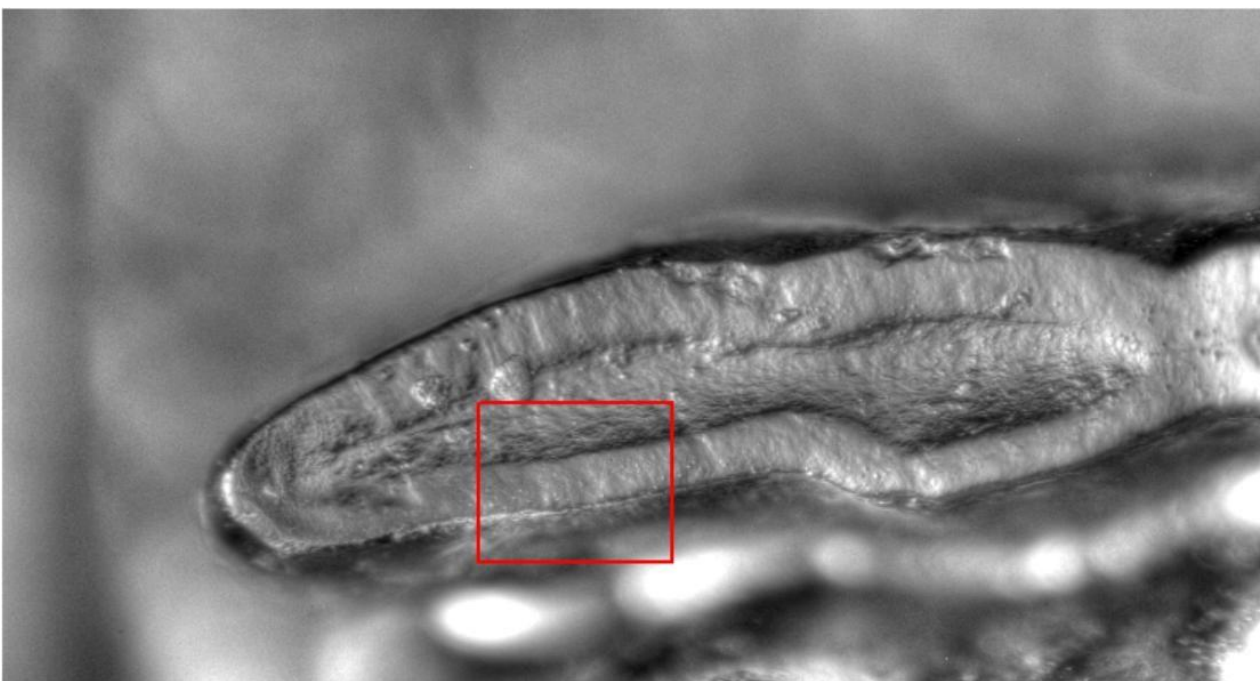
UMPE 680 *Gregorymys mixtecorum*



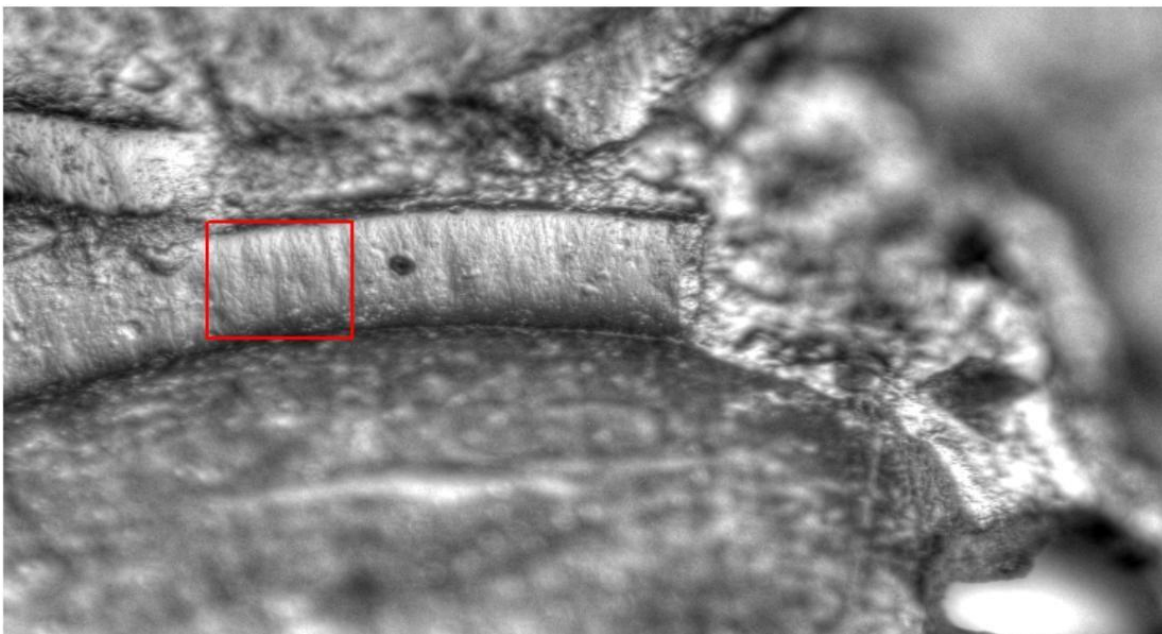
UMPE 403 *Gregorymys mixtecorum*



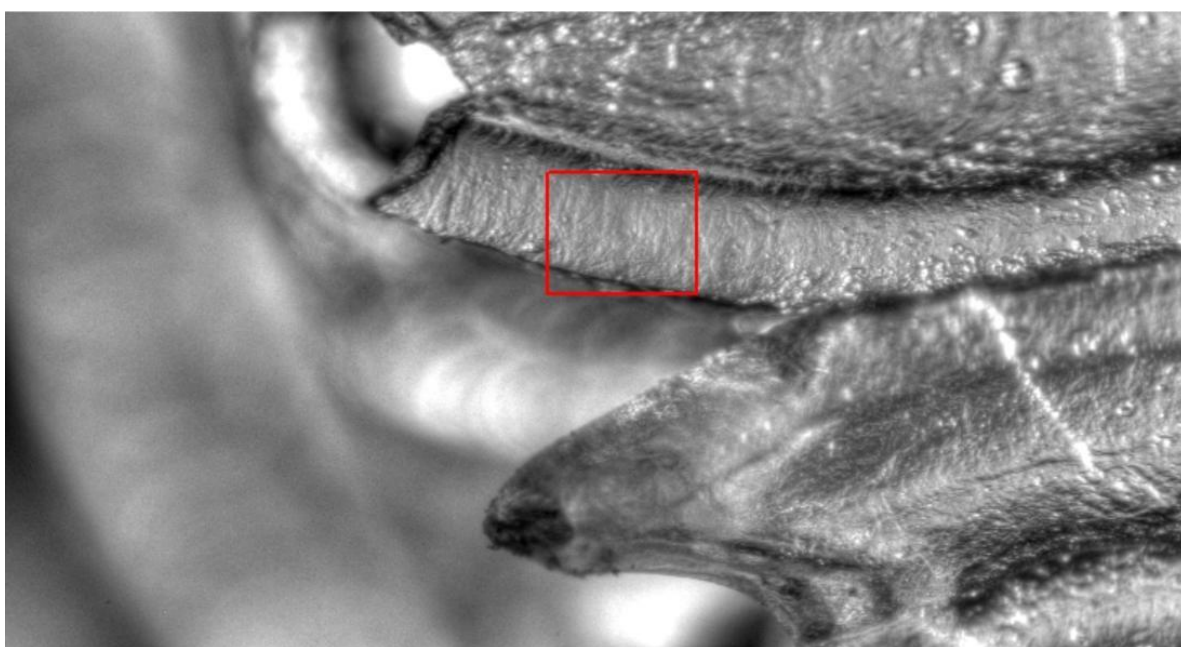
UMPE 711B *Gregorymys mixtecorum*



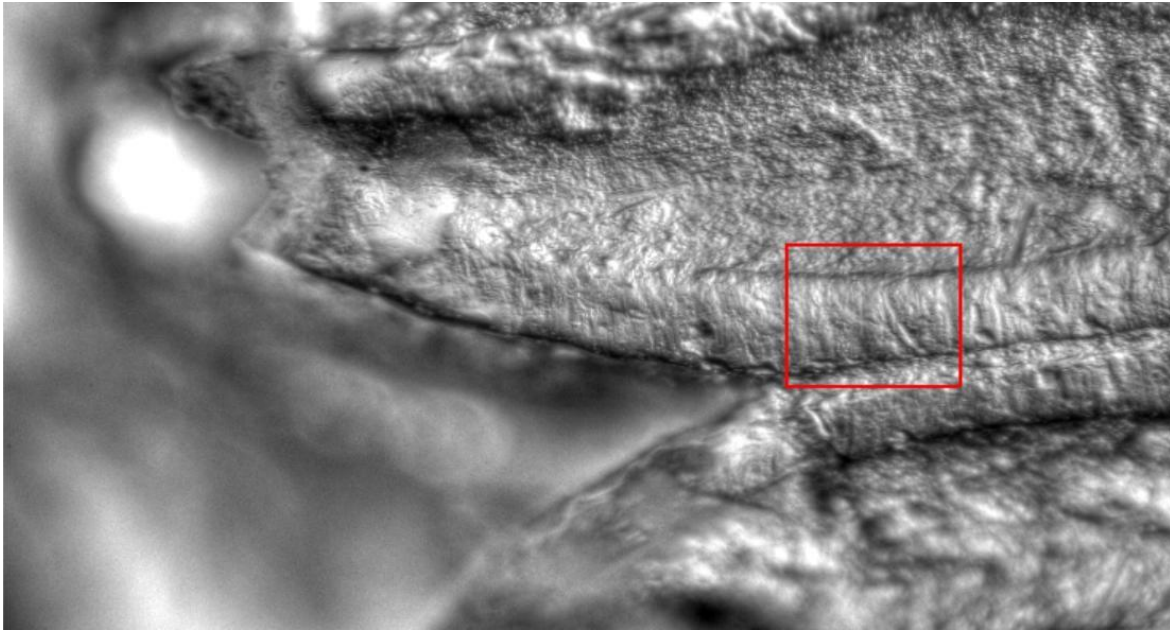
UMPE 952 *Gregorymys mixtecorum*



UMPE 240 *Gregorymys veloxikua*



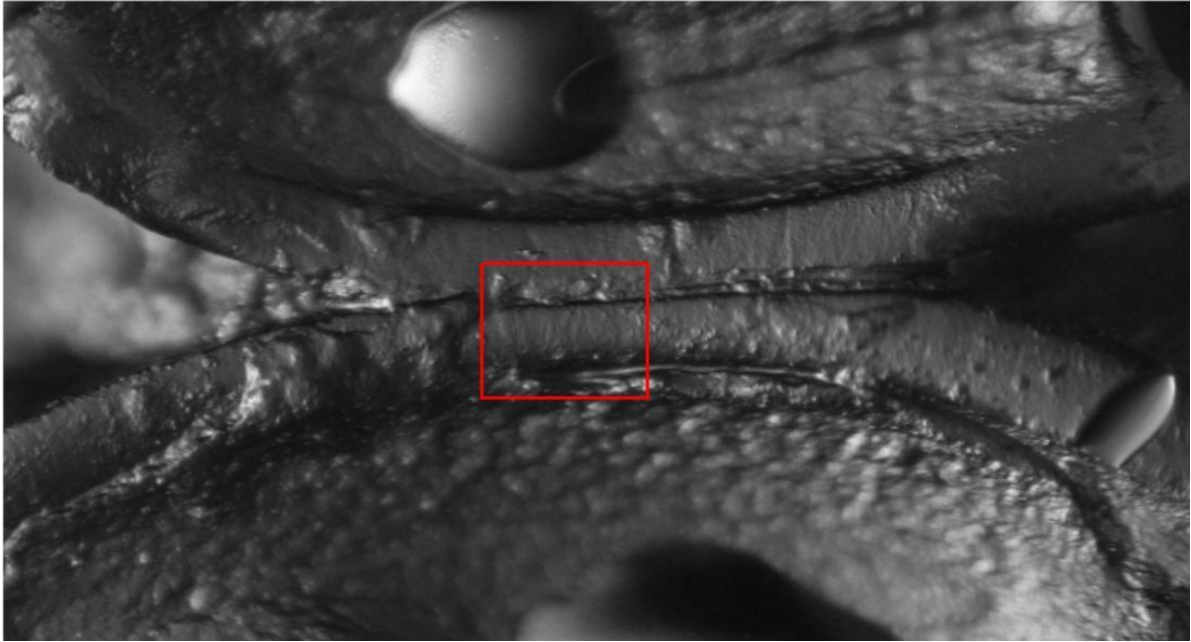
UMPE 278 B *Gregorymys veloxikua*



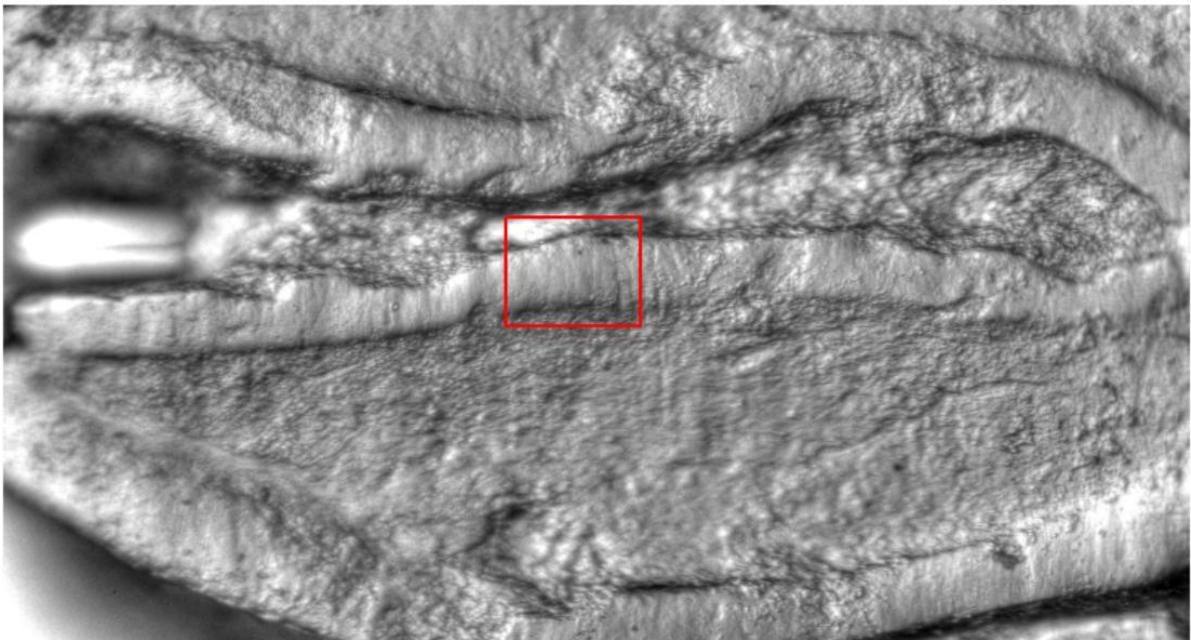
UMPE 637 *Gregorymys veloxikua*



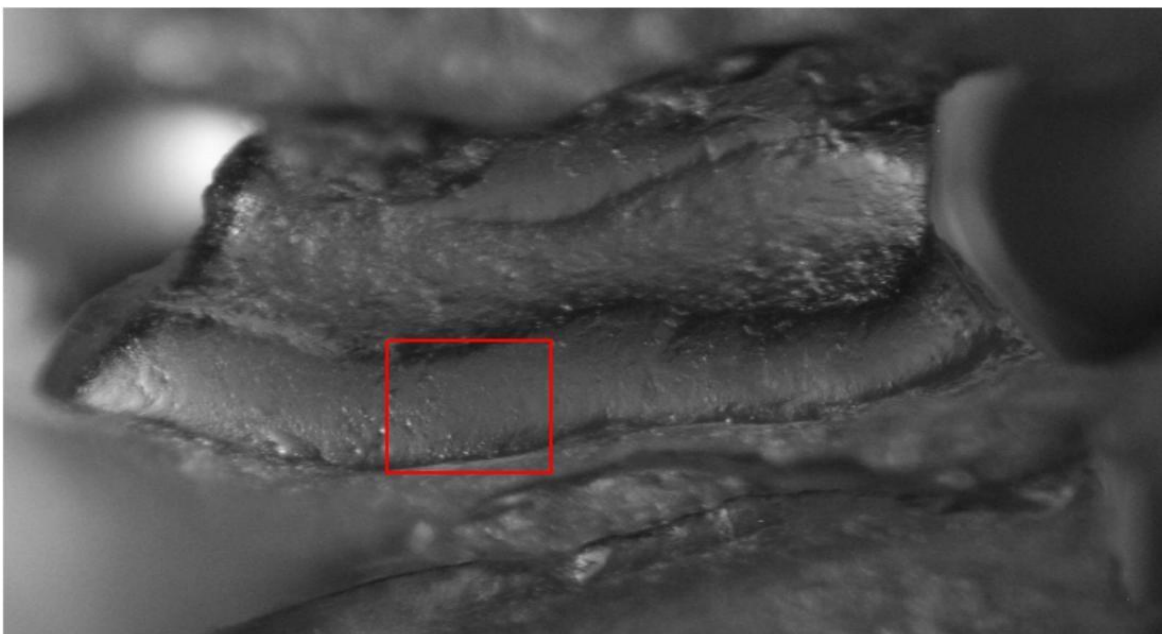
UMPE 709 B *Gregorymys veloxikua*



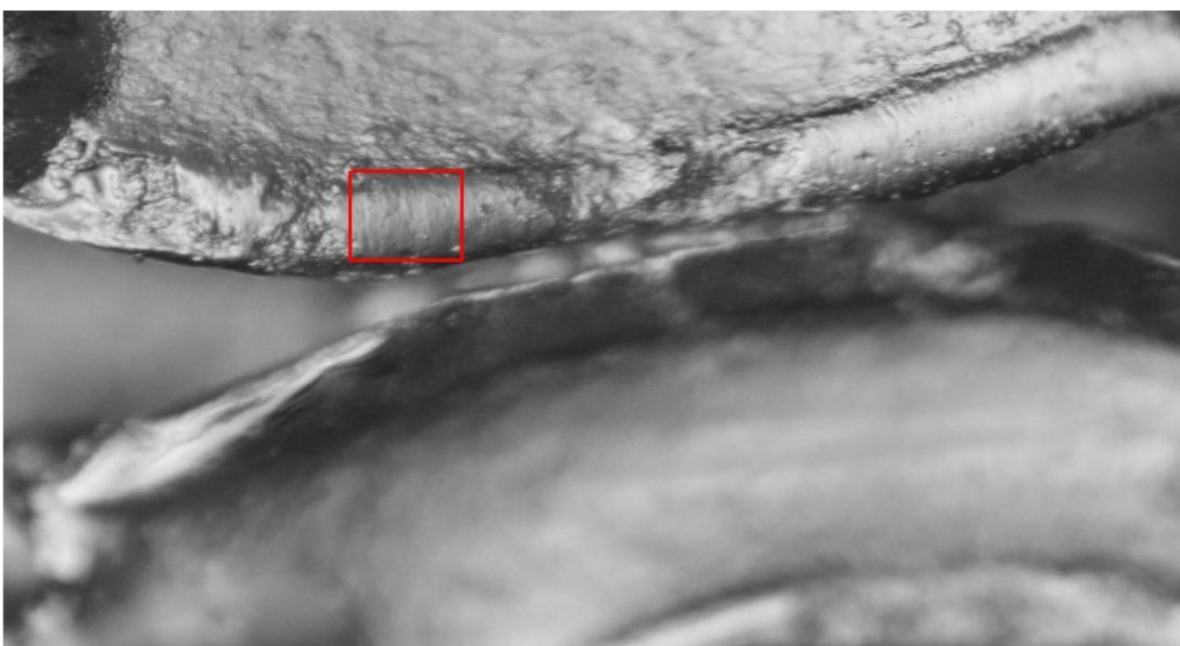
UMPE 1472 *Gregorymys veloxikua*



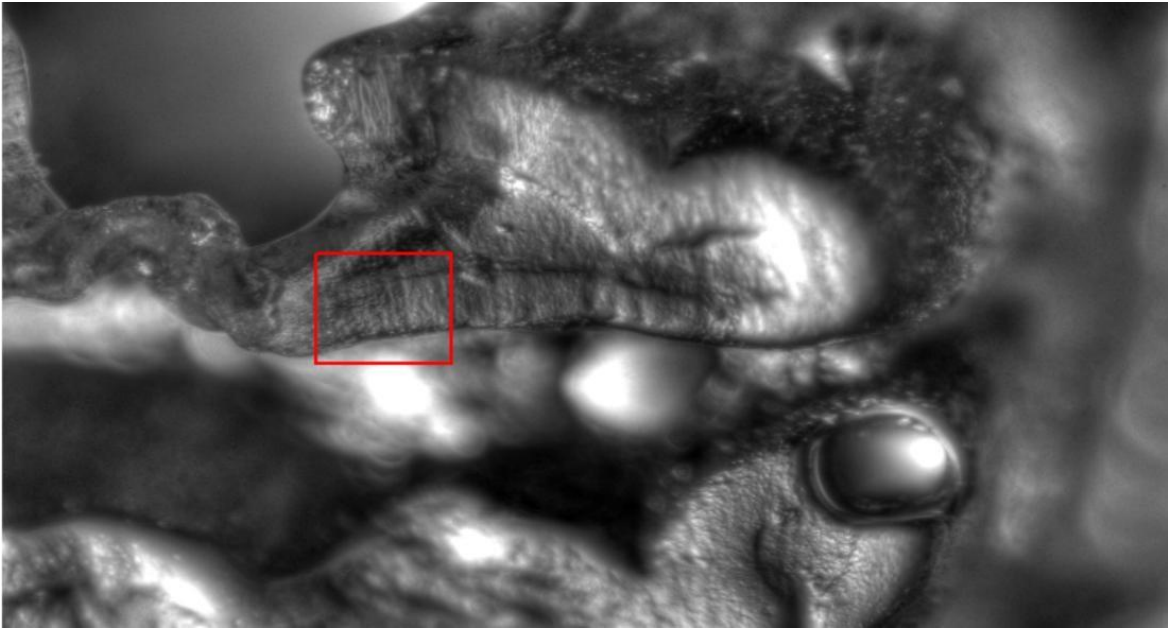
UMPE 971 *Gregorymys veloxikua*



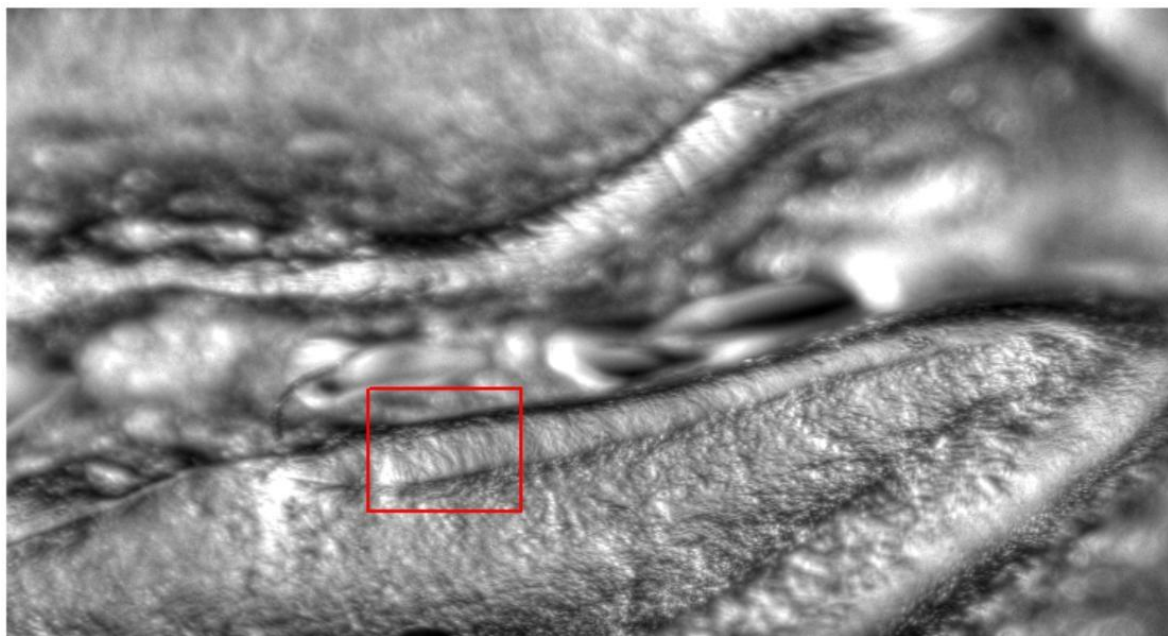
UMPE 712 E *Gregorymys veloxikua*



UMPE 673 *Gregorymys veloxikua*



UMPE 641 *Gregorymys veloxikua*



UMPE 640 *Gregorymys veloxikua*