



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

**DOCTORADO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN**

TESIS DOCTORAL

**DESCRIPCIÓN TAXONÓMICA, FILOGENIA Y
BIOGEOGRAFÍA DE *Gregorymys* (MAMMALIA:
RODENTIA, GEOMYIDAE) DEL OLIGOCENO DE
OAXACA**

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

PRESENTA

M. en C. Elizabeth Ortiz Caballero

Director

Dr. Víctor M. Bravo Cuevas

Codirector

Dr. Eduardo Jiménez Hidalgo

Mineral de la Reforma, Hgo., México., junio 2022



Mineral de la Reforma, Hgo., a 21 de junio de 2022

Número de control: ICBI-D/860/2022
Asunto: Autorización de impresión de tesis.

M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR DE LA UAEH

Por este conducto le comunico que el comité revisor asignado a la C. Elizabeth Ortiz Caballero, alumna del Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación con número de cuenta 143211, autoriza la impresión del proyecto de tesis titulado "Descripción taxonómica, filogenia y biogeografía de *Gregorymys* (Mammalia: Rodentia, Geomyidae) del Oligoceno de Oaxaca", en virtud de que se han efectuado las revisiones y correcciones pertinentes.

A continuación se registran las firmas de conformidad de los integrantes del comité revisor.

PRESIDENTE Dr. Juan Márquez Luna

*Matrquez
Jm Luna*

SECRETARIO Dr. Eduardo Jiménez Hidalgo

E Jiménez Hgo

VOCAL Dr. Victor Manuel Bravo Cuevas

Victor Manuel Bravo Cuevas

SUPLENTE Dr. Julián Bueno Villegas

Sin otro particular reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración.

Atentamente
"Amor, Orden y Progreso"

Dr. Otilio Arturo Acavedo Sandoval
Director del ICBI



OAAS/CIAF



Ciudad del Conocimiento
Carretera Pachuca-Tulancingo km 4.5 Colonia
Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo,
México. C.P. 42184
Teléfono: 771 71 720 00 ext. 2231 Fax 2109
direccion_icbi@uaeh.edu.mx

www.uaeh.edu.mx

Mi hermosa estrella lejana

Tuve un amor, de esos que te dan la vida, de esos que nunca olvidas, de esos que si lo recuerdas te acarician el alma, era un amor que tenía esa mirada... como la luz de una hermosa estrella lejana.

Tuve un amor, que pensó siempre en darme todo, su nombre era muy corto, su esencia era muy sabia, su sonrisa era franca, sus manos eran tibias, pero nunca temblaban, y tenía esa mirada... como la luz de una hermosa estrella lejana.

Tuve un amor, que mientras me arrullaba sus labios me cantaban, y yo embelesada la observaba mientras grababa en mi corazón esa dulce voz y esa mirada... como la luz de una hermosa estrella lejana.

Tuve un amor, que un día sin su compañía me dejó es porque para mí luchaba, peleó importantes guerras y enfrentó fuertes batallas, la vida siempre le dijo que grandes pruebas la esperaban, pero nada que ella viviera le pudo

cambiar esa mirada... como la luz de una hermosa estrella lejana.

Tuve un amor, uno verdadero, que escribió en mí lo mejor de su esencia, y otras veces los pedazos de su vida rota, un amor tan real, tan imperfecto, tan a su manera y tan humano, siempre con esa mirada... como la luz de una hermosa estrella lejana.

Tuve un amor, que no se ha ido para siempre, porque en mi corazón y en mi mente cada día está presente.

Gracias Mamá, por todo y por tanto.

Gracias por ser y estar.

Gracias por la esencia buena que habitaba en ti y dejaste en mí.

Gracias por esa mirada... como la luz de una hermosa estrella lejana, la dejaste tan grabada en mí y ahora siempre me acompaña.

J. Warren

Juanita te amo, te extraño y me haces mucha falta.

Agradecimientos

A mi madre Juana Caballero Saucedo, que siempre me apoyó, creyó en mí, se alegró y enorgulleció de mis logros.

A mi padre Juan Ortiz Ortiz, papá te amo.

A mi esposo por su amor y apoyo.

A mis directores de tesis Dr. Eduardo Jiménez Hidalgo y Dr. Victor Bravo Cuevas, por sus enseñanzas e infinita paciencia aún en aquellos momentos en los que deseábamos renunciar todos.

A mis asesores Dr. Juan Márquez Luna y Dr. Julián Bueno Villegas, por su tiempo dedicado a revisar mi trabajo, asistir a las reuniones tutoriales y a realizar los comentarios que sin duda fueron de sustancial importancia para el mejoramiento de esta tesis.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para la realización de este proyecto.

A mi compañero de posgrado Francisco Zaragoza por su ayuda y asesoramiento en el uso de RASP.

A mi compañero Alexis Pérez por su ayuda con los mapas.

A mis amigas Mariana por ser mi mejor y única amiga ARMY, Citlalli por tu amistad y confianza, Ana Laura por la confianza y el desahogo, e Ilse por la compañía y los buenos ánimos para culminar esta etapa.

"In the middle of the road,
in the moment you want to give up,
shout out even louder..."

"90% of your worries
are an imaginary swamp
that you created.
Just go instead of worrying,
don't get scared, cheer up"

So what?

BTS

TABLA DE CONTENIDO

Resumen.....	1
1. Introducción.....	2
1.1 Los entoptychines.....	3
1.2 Condiciones ambientales predominantes, eventos geológicos y tectónicos durante el Oligoceno y Mioceno de Norteamérica.....	6
1.3 Marco teórico.....	10
1.3.1 Sistemática filogenética.....	10
1.3.2 Biogeografía.....	11
2. Justificación.....	12
3. Hipótesis.....	14
4. Objetivos.....	14
5. Área de procedencia del material fósil.....	14
6. Material y método.....	16
6.1 Identificación taxonómica.....	16
6.1.2 Separación del material de estudio mediante análisis estadísticos.....	20
6.2 Análisis filogenético.....	20
6.3 Análisis biogeográfico.....	25
6.3.1 Panbiogeografía - Análisis de trazos.....	25
6.3.2 Panbiogeografía - Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE).....	28
6.3.3 Biogeografía cladística - Reconstrucción de áreas ancestrales mediante S-DIVA.....	28

7. Resultados.....	31
7.1 Análisis de clúster.....	34
7.2 Análisis de componentes principales.....	36
7.3 Diagramas de Simpson.....	40
7.4. Paleontología Sistemática.....	43
<i>Gregorymys veloxikua</i>	43
Cráneo y dentadura superior.....	44
Mandíbula y dentadura inferior.....	44
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	46
Diagnosis.....	47
Distribución.....	47
Descripción comparativa.....	50
Cráneo.....	50
Dentadura superior.....	51
Mandíbula.....	53
Dentadura inferior.....	54
7.5 Análisis filogenético.....	56
7.5.1 Análisis 1, solo con especies de <i>Gregorymys</i>	56
7.5.2 Análisis 2. Con diez especies de <i>Gregorymys</i> y representantes de los géneros hermanos.....	68
7.6 Análisis biogeográfico.....	82
7.6.1 Análisis de trazos.....	82
7.6.2 Análisis de Parsimonia de Endemismos.....	84

7.6.3 Reconstrucción de áreas ancestrales.....	85
8. Discusiones.....	87
8.1 Análisis estadísticos.....	87
8.2 Paleontología sistemática.....	87
8.3 Sobre la coexistencia de <i>G. mixtecorum</i> y <i>G. veloxikua</i>	89
8.4 Análisis filogenético.....	90
8.5 Análisis biogeográficos.....	95
9. Conclusiones.....	96
10. Referencias bibliográficas.....	98

ÍNDICE DE FIGURAS

1. Alcance biocronológico y distribución de la subfamilia Entoptychinae.....	4
2. Condiciones ambientales y configuración geográfica de Norteamérica durante el Oligoceno y el Mioceno.....	8
3. Área de procedencia del material fósil.....	15
4. Anatomía y nomenclatura base del cráneo, maxila, mandíbula y molares de los geómidos.....	17
5. Regionalización biogeográfica de Norteamérica.....	29
6. Dendrograma de mandíbulas y dentadura inferior.....	35
7. Dendrograma de cráneos y dentadura superior.....	36
8. Gráfica del análisis de componentes principales realizado con mandíbulas y dentadura inferior.....	37
9. Gráfica del análisis de componentes principales realizado con cráneos y dentadura superior.....	37

10. Diagrama de Simpson con las medidas de mandíbulas y dentadura inferior.....	41
11. Diagrama de Simpson con las medidas de cráneos y dentadura superior.....	42
12. Material estudiado perteneciente a <i>Gregorymys veloxikua</i>	45
13. Cráneos, maxilas y dentadura superior de <i>Gregorymys mixtecorum</i>	52
14. Mandíbulas y dentadura inferior de <i>Gregorymys mixtecorum</i>	55
15. Cladograma de las relaciones filogenéticas de especies seleccionadas de <i>Gregorymys</i>	60
16. Cladograma de relaciones filogenéticas de especies seleccionadas de la subfamilia Entoptychinae.....	71
17. Mapas de distribución de especies seleccionadas de la subfamilia Entoptychinae, con trazos individuales y trazo generalizado.....	83
18. Cladograma resultante del Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE)...	84
19. Reconstrucción de áreas ancestrales resultado del Análisis de Dispersión-Vicarianza.....	86
20. Interpretaciones previas de las relaciones de la subfamilia Entoptychinae y dentro del género <i>Gregorymys</i>	92
Anexo.....	111

ÍNDICE DE TABLAS

1. Características que se midieron en los cráneos y dentadura superior.....	18
2. Características que se midieron en las mandíbulas y dentadura inferior.....	19
3. Características evaluadas para construir la matriz de caracteres, y sus estados de carácter.....	21

4. Matriz de presencia/ausencia de la distribución geográfica (a nivel estatal) de las especies de entoptychines, en Norteamérica.....	26
5. Distribución de las especies de entoptychines por región biogeográfica, usada en la reconstrucción de áreas ancestrales.....	30
6. Lista de ejemplares de cráneos y dentadura superior y sus medidas.....	31
7. Lista de ejemplares de mandíbulas y dentadura inferior y sus medidas.....	32
8. Factores de carga y eigenvalores del análisis de componentes principales realizado con mandíbulas y dentadura inferior.....	38
9. Factores de carga y eigenvalores del análisis de componentes principales realizado con cráneos y dentadura superior.....	39
10. Prueba de t para comparar entre los grupos “morfo chico” y “morfo grande”, usando las variables con mayor factor de carga.....	40
11. Estadística descriptiva del cráneo y dentadura superior de <i>Gregorymys mixtecorum</i>	48
12. Estadística descriptiva de las mandíbulas y dentadura inferior de <i>Gregorymys mixtecorum</i>	49
13. Medidas del cráneo y dentadura superior de especies seleccionadas de <i>Gregorymys</i>	53
14. Medidas de la mandíbula y dentadura inferior de especies seleccionadas de <i>Gregorymys</i>	56
15. Matriz de caracteres generada para el análisis filogenético de especies seleccionadas de <i>Gregorymys</i>	57
16. Número de nodos y de caracteres del cladograma de las especies de <i>Gregorymys</i> , con las sinapomorfias / autapomorfias que los definen.....	62
17. Especies y caracteres agregados a la matriz para el análisis filogenético de especies seleccionadas del género <i>Gregorymys</i> y la subfamilia Entoptychinae...68	

**18. Número de nodos y de caracteres de las especies seleccionadas de
Gregorymys y sus géneros hermanos *Entoptychus*, *Pleurolicus* y *Ziamys*, con las
sinapomorfias / autapomorfias que los definen.....74**



RESUMEN

Se estudió el material perteneciente a geómidos encontrado en el municipio de Santiago Yolomécatl, en el estado de Oaxaca. Se describieron e identificaron taxonómicamente los restos fósiles, encontrando que en la muestra había organismos pertenecientes a dos especies, la ya descrita *Gregorymys veloxikua*, y la aquí erigida *Gregorymys mixtecorum*. Ambas representan los registros más sureños del género.

La nueva especie *G. mixtecorum* posee las características básicas del género, pero se diferencia del resto de las especies por la presencia de uno o dos anterostílicos en el p4, y una combinación de caracteres única como ser la tercera especie con mayor tamaño, solo por detrás de *G. veloxikua* y *G. tavenneri*.

Se realizaron dos análisis filogenéticos, uno solamente con las especies del género, en el que se buscaba conocer las relaciones al interior de este, y un segundo que incluyó especies de los géneros hermanos para tratar de recuperar las relaciones dentro de la subfamilia Entoptychinae. En el primer análisis se ubicó a la nueva especie como taxón hermano de *G. veloxikua*, perteneciente a la misma localidad fosilífera, y ambas como clado hermano de *G. formosus*, que es la especie tipo del género.

En el segundo análisis, se reconoció una estrecha relación entre los géneros *Gregorymys* y *Entoptychus*, conexión que había sido declarada con anterioridad por otros autores con base en las similitudes morfológicas. También se recuperó la cercanía filogenética entre *G. mixtecorum*, *G. veloxikua* y *G. formosus*. En ninguno de los dos análisis realizados las especies oaxaqueñas resultaron como las más plesiomórficas, a pesar de ser de las más antiguas.

Se recopiló la información de distribución geográfica de 27 especies de entoptychines para utilizarla en análisis biogeográficos, de los cuales se realizaron tres en total: de trazos, de parsimonia de endemismos y de reconstrucción de áreas ancestrales. En los tres análisis las áreas que resultan ser complejas son el centro de



las Grandes Planicies y la del Pacífico Noroeste. Estos datos apuntan a un centro de diversificación a partir de esas áreas, sin embargo, las edades permiten plantear la evolución sincrónica de distintas especies de entoptychines en varias partes de Norteamérica durante el Oligoceno.

1. Introducción

El orden Rodentia es el grupo de mamíferos más diverso con alrededor de 2277 especies, lo que representa aproximadamente el 41 % de los mamíferos actuales (Fabre *et al.*, 2012). Los roedores presentan una variedad de tamaños, formas de locomoción, preferencias dietarias, y especializaciones cráneo-dentales. Esta amplia gama de características les ha permitido colonizar prácticamente todos los ecosistemas terrestres del planeta (Fabre *et al.*, 2012).

Los geómidos (familia Geomyidae) son roedores de tamaño pequeño a mediano que presentan características distintivas como la estructura cigomasetérica esciuromorfa, los forámenes incisivos cortos, y la presencia de la fosa parapterigoide (Korth, 1994). Es un grupo de organismos que desde su aparición en el Oligoceno temprano (Vaughan *et al.*, 2015) únicamente se han distribuido en el continente americano, desde Saskatchewan, Canadá hasta el norte de Colombia (Villa y Cervantes, 2003; Reid, 2009; Ceballos y Hafner, 2014; Fernández *et al.*, 2014; Vaughan *et al.*, 2015). Tienen hábitos exclusivamente fosoriales y se encuentran en hábitats diversos, desde climas tropicales hasta boreales, alimentándose de una amplia variedad de plantas (Vaughan *et al.*, 2015). Durante la mayor parte del Cenozoico, estos organismos, junto con otros grupos de roedores, fueron un componente característico de los ecosistemas norteamericanos, particularmente en las grandes planicies de los Estados Unidos (Flynn *et al.*, 2008).

La familia Geomyidae se divide en dos subfamilias: Geomyinae (las tuzas) y Entoptychinae (los entoptychines) (Flynn *et al.*, 2008). Geomyinae se integra por seis géneros actuales (*Cratogeomys*, *Thomomys*, *Orthogeomys*, *Geomys*, *Pappogeomys* y



Zygoeomys) (Villa y Cervantes, 2003; Fernández *et al.*, 2014), y cuatro géneros fósiles (*Pliosacomys*, *Reynoldsomys*, *Parapliosacomys* y *Pliogeomys*) (Flynn *et al.*, 2008). Aparecen en el Mioceno medio (13.8 Ma) y actualmente existen 40 especies, de las cuales la mitad se encuentran en México y 13 son endémicas (*Cratogeomys fumosus*, *C. goldmani*, *C. gymnurus*, *C. merriami*, *C. neglectus*, *C. tylorhinus*, *C. zinseri*, *Geomys tropicalis*, *Orthogeomys cuniculus*, *O. lanius*, *Pappogeomys alcorni*, *P. bulleri* y *Zygoeomys trichopus*) (Villa y Cervantes, 2003; Reid, 2009; Ceballos y Hafner, 2014; Fernández *et al.*, 2014; Vaughan *et al.*, 2015).

1.1 Los entoptychines

Por su parte, en la subfamilia Entoptychinae encontramos a cuatro géneros de geómidos fósiles que formaron parte importante de las faunas de mamíferos por aproximadamente 18 millones de años, desde el Oligoceno temprano (29 Ma) hasta el Mioceno medio (13.8 Ma) (Flynn *et al.*, 2008) (Figura 1). Según la clasificación de edad de mamíferos terrestres de Norteamérica, el lapso de mayor auge de los entoptychines fue el Arikareano de los 30 a los 18.6 millones de años (Albrighth *et al.*, 2008; Wood, 1936). Este intervalo fue particularmente importante para todos los geomyioideos, ya que familias como Eomyidae y Heliscomide decayeron, mientras que otras como Florentiamyidae tuvieron su nivel más alto de diversidad, y algunas más como Geomyidae y Heteromyidae iniciaron su diversificación (Korth, 1994).

Los entoptychines se distribuyeron en Norteamérica, desde el noroeste y las Grandes Planicies de Estados Unidos hasta el sur de México (Flynn *et al.*, 2008; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2015, 2018, 2021; Caledo y Rasmussen, 2020; Ortiz Caballero *et al.*, 2020).

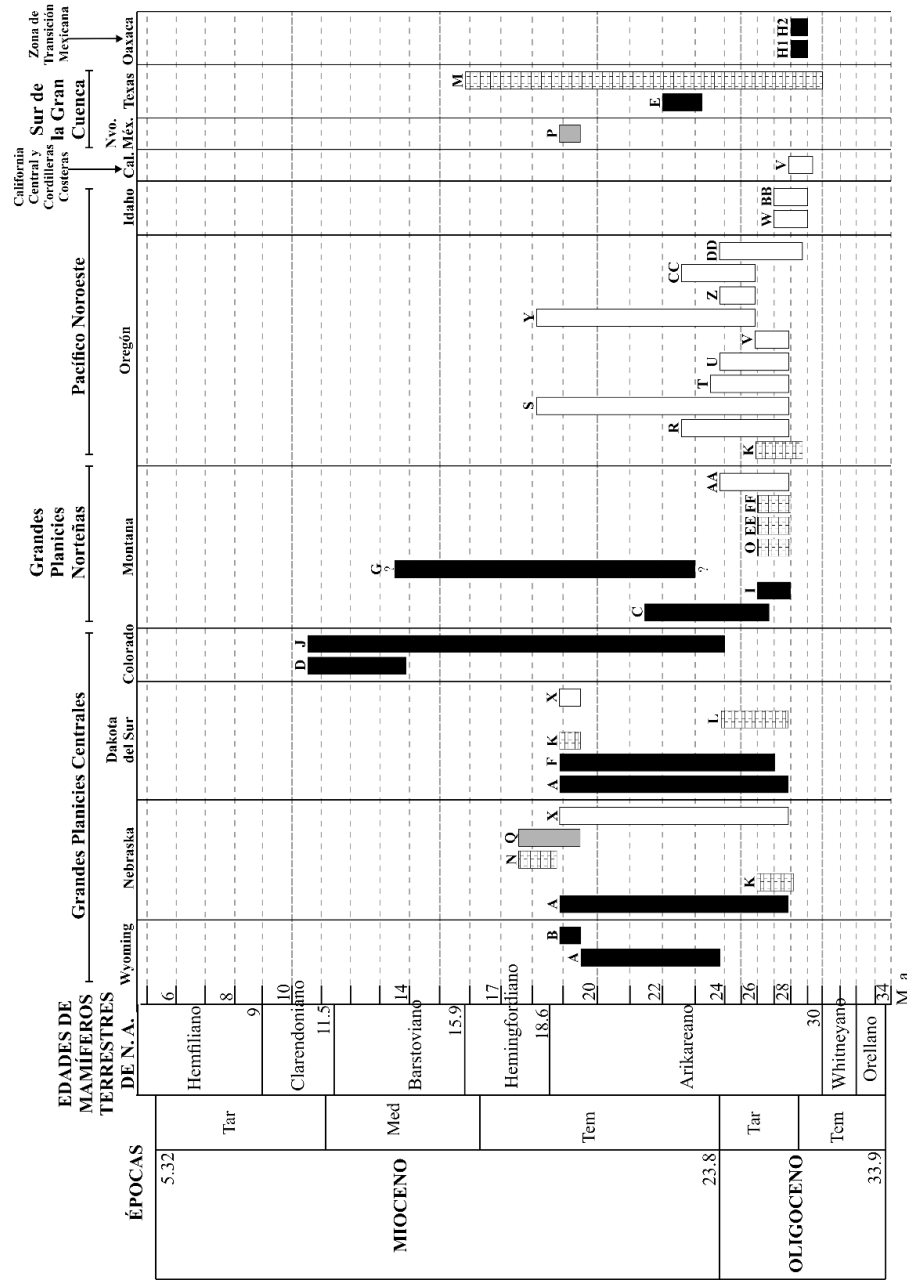


Figura 1. Alcance biocronológico y distribución de la subfamilia Entoptychinae de la familia Entoptychidae. Barras negras *Gregorymys*. A: *G. formosus*, B: *G. riggsi*, C: *G. douglassi*, D: *G. larsoni*, E: *G. riograndensis*, F: *G. curtus*, G: *G. kayi*, H1: *G. veloxikua*, H2: *G. mixtecorum*, I: *G. taveneri*, J: *G. montanus*; barras a cuadros *Pleurolicus*. K: *P. sulcifrons*, L: *P. dakotensis*, M: *P. sellardsi*, N: *P. henningfordensis*, O: *P. rensbergeri*, EE: *P. nelsoni*, FF: *P. gwinni*; barras grises *Ziamys*. P: *Z. tedfordi*, Q: *Z. hugeni*; barras blancas *Entoptychus*. R: *E. cavifrons*, S: *E. planifrons*, T: *E. germannorum*, U: *E. minor*, V: *E. basilaris*, W: *E. fieldsi*, X: *E. grandiplanus*, Y: *E. individens*, Z: *E. lewisi*, AA: *E. montanensis*, BB: *E. sheppardi*, CC: *E. transitorius*, DD: *E. wheelerensis*.



El género con mayor diversidad es *Entoptychus* (Cope, 1878) (Fig. 1, barras blancas) con 14 especies (Flynn *et al.*, 2008), que se distribuyeron en los estados de California, Idaho, Oregón, Montana, Dakota del Sur y Nebraska. Aparecieron en el registro fósil a finales del Oligoceno temprano y se extinguieron a mediados del Mioceno temprano (Cope, 1878; Nichols, 1976; University of California Berkeley, 2020).

La segunda mayor diversidad la tiene *Gregorymys* (Wood, 1936) (Fig. 1, Barras negras), con 11 especies descritas hasta ahora: *G. formosus*, *G. curtus*, *G. riggsi*, *G. douglassi*, *G. kayi*, *G. larsoni*, *G. riograndensis*, *G. veloxikua*, *G. mixtecorum*, *G. tavenneri* y *G. montanus* (Flynn *et al.*, 2008; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018; Ortiz Caballero *et al.*, 2020; Calede y Rasmussen, 2020; Korth y Kron, 2020). El mayor número de hallazgos se ha hecho en los Estados Unidos de América, distribuidos en la región de las Grandes Planicies (Janis *et al.*, 2008) en los estados de Dakota del Sur, Wyoming, Montana, Colorado, Nebraska y Texas (Wahlert y Souza, 1988; University of California Berkeley, 2020). Mientras que, en Oaxaca, México se encontraron dos especies, las cuales representan hasta ahora los registros más sureños (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018; Ortiz Caballero *et al.*, 2020). Este género posee la distribución geográfica más amplia, y también el mayor alcance biocronológico desde finales del Oligoceno temprano hasta el Mioceno (29-10 m. a. aproximadamente) (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018; Guerrero-Arenas *et al.*, 2020; Ortiz Caballero *et al.*, 2020).

El género *Pleurolicus* (Cope, 1878) (Fig. 1, barras a cuadros) incluye nueve especies (Flynn *et al.*, 2008) que se encontraron en los estados de Oregón, Dakota del Sur, Nebraska, Montana y Texas. Con registros desde la última parte del Oligoceno temprano hasta el final del Mioceno temprano (Cope, 1878; Korth, 1996; University of California Berkeley, 2020). Y, finalmente el género *Ziamys* (Gawne, 1975) (Fig. 1, barras grises) únicamente con dos especies restringidas a Nebraska y Nuevo México, que vivieron solamente durante el Mioceno temprano.



1.2 Condiciones ambientales predominantes, eventos geológicos y tectónicos durante el Oligoceno y Mioceno de Norteamérica

Se ha visto que los mamíferos pequeños responden más rápidamente a los cambios en su ambiente, ya que el tiempo que transcurre de una generación a otra es más breve, sus rangos de dispersión son más cortos y sus poblaciones se encuentran más localizadas (Badgley *et al.*, 2014; Samuels y Hopkins, 2017). Por eso es importante conocer las condiciones ambientales que ocurrían durante el tiempo en el que los entoptychines y otros mamíferos pequeños estaban habitando Norteamérica.

Durante el Oligoceno y Mioceno en todo el mundo hubo una tendencia hacia la aridez y al enfriamiento (Prothero, 2006; Strömberg, 2011; Samuels y Hopkins, 2017). Entre las evidencias que se han usado para argumentar el enfriamiento del planeta se encuentran pruebas de isotopía, las cuales demuestran que hubo un descenso en la temperatura del mar profundo alrededor de todo el mundo, quedando con una temperatura media de 5° C, durante el límite del Eoceno-Oligoceno (Prothero, 2006). Asimismo, un análisis del margen de hojas fósiles realizado entre los años 1971 a 1992, sugiere que hubo un cambio en las floras de Norteamérica, ya que la temperatura anual estuvo enfriándose entre 8 y 12° C. También las faunas fósiles testifican el enfriamiento, al encontrar organismos con mayor tolerancia a temperaturas bajas y condiciones secas como caracoles terrestres, anfibios y reptiles (Prothero, 2006).

Los cambios ambientales mencionados se han documentado muy bien en las Grandes Planicies, donde se sabe que el entorno tuvo una transición de hábitats más boscosos en el Eoceno, a ambientes más abiertos con combinaciones de parches de vegetación arbustiva y sabana en el Eoceno tardío, hasta convertirse en pastizales durante el Mioceno (Strömberg, 2011; Retallack, 2013). Al parecer, estos cambios en el entorno favorecieron la abundancia de mamíferos pequeños como los roedores, entre ellos hamsters, tuzas, castores y ardillas, así como conejos e



insectívoros, los cuales se cree que tuvieron éxito en esos ambientes por su adaptación a la vida subterránea (Prothero, 2006).

También en México se ha podido encontrar la misma tendencia al enfriamiento y aridez ambiental, entre otros estudios gracias a la paleobotánica. En el norte del país se estudió la paleoflora de la Formación la Carroza de Nuevo León, la cual testifica un ambiente de mayor aridez durante el Eoceno; por su parte, en el centro del país se encontró la flora de Los Ahuehuetes en Puebla, la cual data del Oligoceno y permite inferir aridez durante esa época. Asimismo, en Simojovel Chiapas se encontraron paleofloras de condiciones tropicales-húmedas durante el Oligoceno-Mioceno (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012).

Por su parte, en Yolomécatl, Oaxaca la localidad de donde provienen los restos de *Gregorymys*, se ha sugerido un ambiente de hábitats abiertos con poca cobertura herbácea, de tipo matorral o estepa, esto mediante evidencias de isotopía, paleosuelos y fauna asociada (Guerrero-Arenas *et al.*, 2017).

En la Figura 2 (con información de Scotese, 2004), podemos observar que durante el Oligoceno predominaban las condiciones de aridez en Estados Unidos y México. Mientras que, para el Mioceno, se redujo la franja de condiciones áridas, quedando la mayor parte de Estados Unidos dentro de un clima templado y la mitad centro-sur del territorio mexicano con ambientes tropicales.

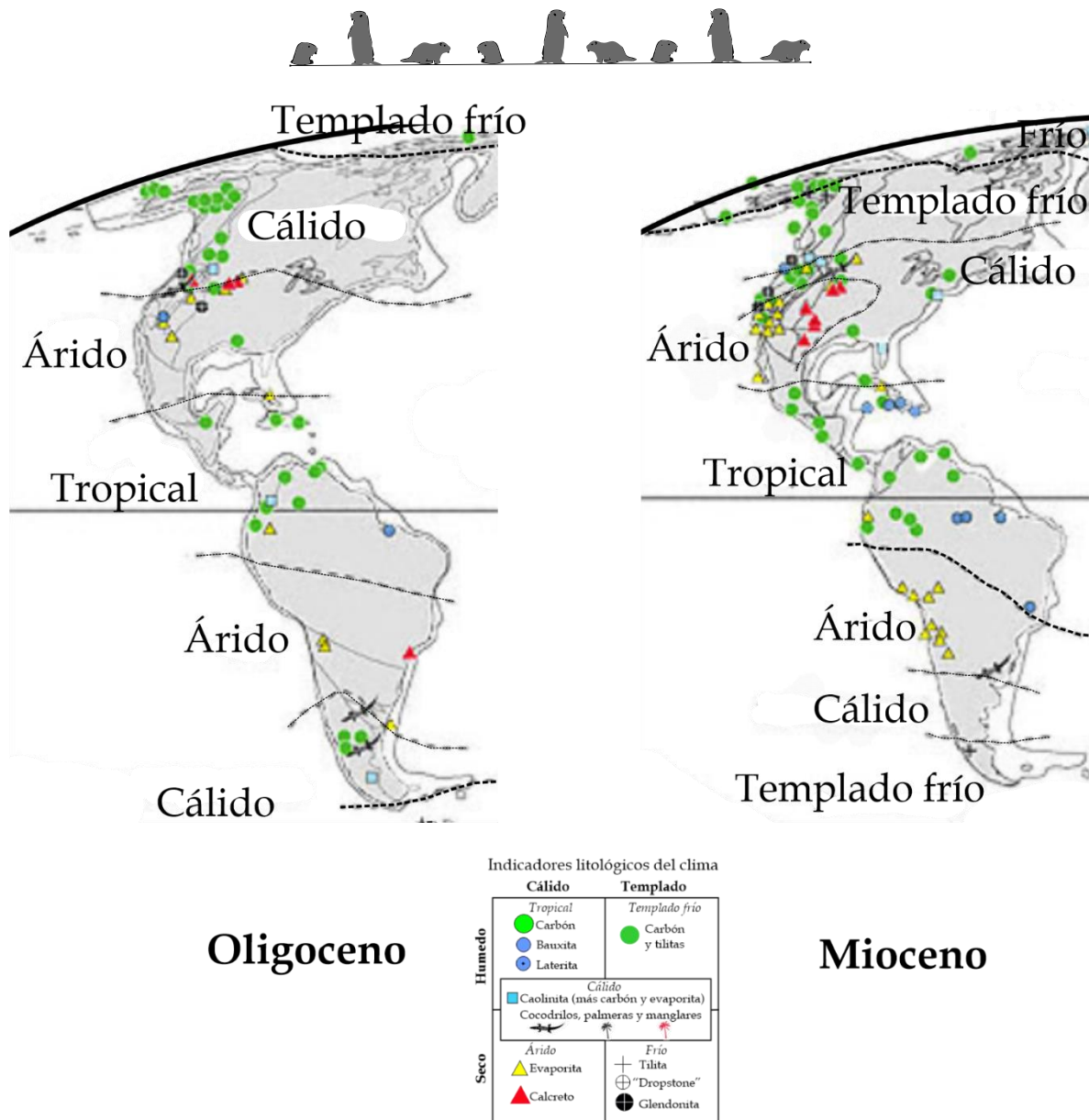


Figura 2. Condiciones ambientales y configuración geográfica de América durante el Oligoceno y el Mioceno.

Otro factor que influye en la biodiversidad regional son los procesos tectónicos, ya que, al incrementar la complejidad de la topografía, se da lugar a la creación de nuevos hábitats, la formación de relieves que permiten el aislamiento, o que sirven como puentes para dispersión. De igual manera, los cambios en el relieve y elevación afectan las condiciones climáticas del hábitat a muchas escalas espaciales



(Badgley, 2010), por eso se considera importante conocer los fenómenos tectónicos que estuvieron ocurriendo durante el Oligoceno y Mioceno en Norteamérica.

En Estados Unidos sucedió el movimiento de la placa del Pacífico a mediados del Oligoceno (30-29 Ma), así como la activación del cinturón volcánico Garibaldi Pemberton (27 Ma) el cual se encuentra en la Columbia Británica, cercana a Washington. Asimismo, hacia finales del Oligoceno los primeros segmentos del borde del Pacífico llegaron a Baja California (26 Ma), además del desarrollo de la falla de San Andrés y el levantamiento de la Meseta de Colorado (24 Ma) (Graham, 1999). Más adelante, en el Mioceno temprano, hace 23 Ma se inició el levantamiento y la actividad volcánica en las cordilleras de California, así como la extensión del desierto de Sonora y la continuación de la formación de las montañas Rocosas desde la Columbia Británica y Alberta, Canadá, siguiendo hacia el sur por Idaho, Montana, Wyoming, Colorado y Nuevo México en Estados Unidos. Posteriormente, hace cerca de 18 Ma se generó un bloque de fallas y un levantamiento diferencial en la Meseta de Colorado. Después, alrededor de los 17 Ma se formó el cinturón volcánico Cascade, el cual se encuentra en la parte suroeste de la Columbia Británica, Washington, Oregón y el norte de California. Además de los depósitos de basalto “Columbia River” que ocupan la parte este de Oregón y Washington, el oeste de Idaho y el norte de Nevada. Finalmente, en el Mioceno medio (14 Ma) la extensión del desierto Valle de la Muerte en California se amplió (Graham, 1999).

De la misma manera, en México también estaban sucediendo una serie de eventos geológicos y tectónicos como el levantamiento de la Sierra Madre Occidental desde el Cretácico hasta el Mioceno medio (Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005), en donde hubo constantes episodios volcánicos durante el Oligoceno temprano (Ferrari *et al.*, 2005). Posteriormente, desde el Oligoceno hasta el Mioceno medio se formó la parte sur de la Mesa Central (Nieto-Samaniego *et al.*, 2005). Asimismo, la Sierra Madre Oriental también se estuvo moldeando desde el Cretácico tardío



hasta el Mioceno medio, junto con una serie de regresiones marinas que permitieron el aumento de la superficie continental (Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005). Otro evento que tuvo lugar fue la formación de la Sierra Madre del Sur, que se dio desde el Paleoceno hasta el Mioceno medio (Morán-Zenteno *et al.*, 2005).

Aunado a lo anterior, se ha documentado la modificación de la corteza terrestre como consecuencia de movimientos tectónicos en distintas partes de México como Taxco (Morán Zenteno *et al.*, 2005), Huatulco (Tolson *et al.*, 1993), Guerrero y Oaxaca (Alaniz-Álvarez *et al.*, 2002), y en la costa del Pacífico por el movimiento del bloque Chortis (Anderson y Schmidt, 1983).

1.3 Marco teórico

1.3.1 Sistemática filogenética

La sistemática es el sistema general de referencia de la biología (Hennig, 1966), y se ayuda de la taxonomía para identificar, clasificar y dar nombre a las especies y los taxones supraespecíficos (Morrone, 2013). En 1961, Simpson la definió como “el estudio científico de la diversidad de los seres vivos y sus relaciones”. Durante el siglo XX se desarrollaron distintas perspectivas dentro de la sistemática, tales como la filogenética, la evolutiva, la práctica, la molecular, el feneticismo, la cladística numérica y la cladística de patrón; en la actualidad predomina el uso de la sistemática filogenética o cladística que se nutre de los métodos que utilizan la parsimonia y la probabilidad (Morrone, 2013).

La sistemática filogenética analiza la diversidad de los organismos a través de sus relaciones genealógicas, las cuales se manifiestan en la clasificación natural de los mismos (Wiley, 1981). Charles Darwin puede ser considerado como el precursor de esta disciplina (Simpson, 1961), ya que en sus trabajos encontramos los principios del pensamiento evolutivo (Mayr, 1991). Los objetivos de la sistemática filogenética



son brindar información mediante la clasificación de los organismos, que proporcione las bases para realizar interpretaciones evolutivas, y poder predecir propiedades de organismos poco conocidos (Morrone, 2000). Además, el uso de las filogenias en la reconstrucción de la historia de la distribución de los taxones y la identificación de los eventos geológicos que la moldearon es una herramienta muy útil en los estudios biogeográficos (Ronquist, 1997).

Durante los siglos XX y XXI se realizaron algunos intentos para identificar las relaciones de los entoptychines a distintos niveles taxonómicos (Wood, 1936; Wahlert, 1985; Wahlert y Souza, 1988; Korth, 1994; Korth, 1996; Flynn, *et al.*, 2008), muchos de ellos basados en las semejanzas morfológicas y la distribución geográfica, pero sin realizar un análisis filogenético. En los últimos cinco años se han realizado los primeros estudios filogenéticos formales dentro de la subfamilia Entoptychinae (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018; Ortiz Caballero *et al.*, 2020; Caledo y Rasmussen, 2020).

1.3.2 Biogeografía

Los patrones de distribución de las especies que existieron en el pasado geológico son abordados por la biogeografía histórica, la cual analiza la repartición geográfica de las especies y taxones de mayor orden jerárquico a escalas espaciales grandes y escalas temporales que abarcan desde miles hasta millones de años, buscando dar explicación a los patrones de distribución con base en factores históricos (Morrone *et al.*, 1996; Morrone, 2000).

Desde sus inicios en el siglo XIX y gran parte del siglo XX en la biogeografía histórica se siguió la corriente dispersalista en la que se hipotetizaba que habían existido centros de origen a partir de los cuales las especies se dispersaban atravesando los obstáculos para colonizar nuevas áreas, y posteriormente diferenciarse en taxones nuevos. Desde mediados del siglo pasado, la visión dispersalista se fue reemplazando por una en donde las barreras físicas



evolucionan a la par de la biota, y en lugar de centros de origen se le nombra área ancestral al lugar en el que evolucionó un taxón (Morrone, 2000).

Existen dos principales corrientes dentro de la biogeografía histórica que permiten hipotetizar acerca de los patrones de distribución de los organismos, la panbiogeografía y la biogeografía cladística (Spellerberg y Sawyer, 1999). La panbiogeografía se centra en el análisis de la dimensión espacial, sin tomar en cuenta las relaciones filogenéticas para explicar los patrones de distribución y los procesos evolutivos, permitiendo el reconocimiento de la homología espacial, es decir, las biotas ancestrales (Craw *et al.*, 1999; Morrone, 2000). Mientras que, la biogeografía cladística utiliza la filogenia y las relaciones entre las áreas para determinar el orden de separación de estas (Spellerberg y Sawyer, 1999; Morrone, 2000). Según Morrone (2004), la panbiogeografía puede ser vista como un método que permite realizar un análisis exploratorio de datos, para posteriormente implementar un análisis de biogeografía cladística. Por lo que se puede considerar a los métodos panbiogeográficos y cladísticos como complementarios (Morrone, 2000).

Los entoptychines no han sido objeto de un estudio biogeográfico, sin embargo, se han realizado algunas interpretaciones de acuerdo a la distribución de los hallazgos de las especies, en los que se considera a las Grandes Planicies como un posible centro de diversificación del grupo (Badgley *et al.*, 2014).

2. Justificación

El hallazgo de nuevos registros y especies de pequeños mamíferos en México siempre es importante para enriquecer el registro fósil del país y poder encaminarse hacia un entendimiento más completo de los ecosistemas antiguos, ya que suele restarse importancia a los grupos pequeños u obviarse por no ser tan evidentes como las especies más grandes y carismáticas, como por ejemplo los dinosaurios y la megafauna. El registro de especies de roedores fósiles es



relativamente bajo comparado con la riqueza actual de estos en el país, por lo que es necesario continuar con los trabajos de búsqueda e identificación.

Por otra parte, en el grupo de los geómidos la mayor parte de los estudios filogenéticos se han realizado usando especies recientes (Spradling *et al.*, 2004; Sudman *et al.*, 2006; Belfiore *et al.*, 2008; Hafner *et al.*, 2009; Trujano-Alvarez y Álvarez-Castañeda, 2013; Hafner *et al.*, 2014). Sin embargo, a pesar del amplio interés en estos organismos, algunos de los eventos más fundamentales en la historia de la familia, tales como las relaciones filogenéticas, las áreas ancestrales y las áreas de diversificación, aún permanecen en controversia (Lindsay, 1972; Fahlbusch, 1985; Spradling *et al.*, 2004).

Autores como Hafner y Hafner (2009), creen que la parte central de México pudo haber sido el probable centro de diversificación del grupo, mientras que otros autores sugieren que en Centroamérica existió algún geómido ancestral, el cual aún no ha sido descubierto debido a lo incompleto del registro fósil en dicha área (Russell, 1968; Wahlert y Souza, 1988). Por su parte, autores como Rensberger (1971) consideran que quizás fue algún taxón similar a *Gregorymys* el que pudo haber dado origen a los geómidos. El hallazgo de dos especies nuevas en el estado de Oaxaca (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018; Ortiz Caballero *et al.*, 2020), que además son los registros más antiguos de la familia Geomyidae, permiten pensar en la posibilidad de esta hipótesis.

El descubrimiento de estas especies indica por el momento, que la diversificación temprana de *Gregorymys* y de la familia Geomyidae tuvo lugar en el sur de México, debido a la ausencia de reportes de localidades fósiles comparables en el resto del país (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018).

A pesar del amplio conocimiento que se tiene de los entoptychines aún quedan tópicos por esclarecer, como las relaciones entre sus integrantes, su historia evolutiva y biogeográfica.



3. Hipótesis

- Se espera que los materiales fósiles pertenezcan a una especie distinta a *Gregorymys veloxikua*, con base en las diferencias observadas de sus características y tamaño.
- En el análisis filogenético se plantea que el material de estudio presente autapomorfías que permitan distinguirlo como una especie diferente, soportando a su vez la identificación taxonómica. Asimismo, se prevé que las especies que aparecieron primero presenten los caracteres más plesiomórficos.
- Finalmente, en el análisis biogeográfico la expectativa es que al ser los taxones presentes en México los de mayor antigüedad se logre esclarecer si realmente los primeros entoptychines aparecieron en México y/o Centroamérica.

4. Objetivos

- Describir del material fósil, mediante el estudio comparado con ejemplares seleccionados para establecer su identidad taxonómica.
- Realizar un análisis filogenético de las especies de *Gregorymys* mediante el programa TNT, buscando esclarecer las relaciones dentro de este género.
- Hacer un análisis biogeográfico que permita contribuir al entendimiento de la historia biogeográfica del género *Gregorymys*, que sirva de base para futuras interpretaciones sobre el género y la subfamilia.

5. Área de procedencia del material fósil

El material de estudio se encontró en la parte noroeste de Oaxaca, en el municipio de Santiago Yolomécatl, perteneciente a la región de la Mixteca en el distrito de Teposcolula (INEGI, 2008) (Figura 3).

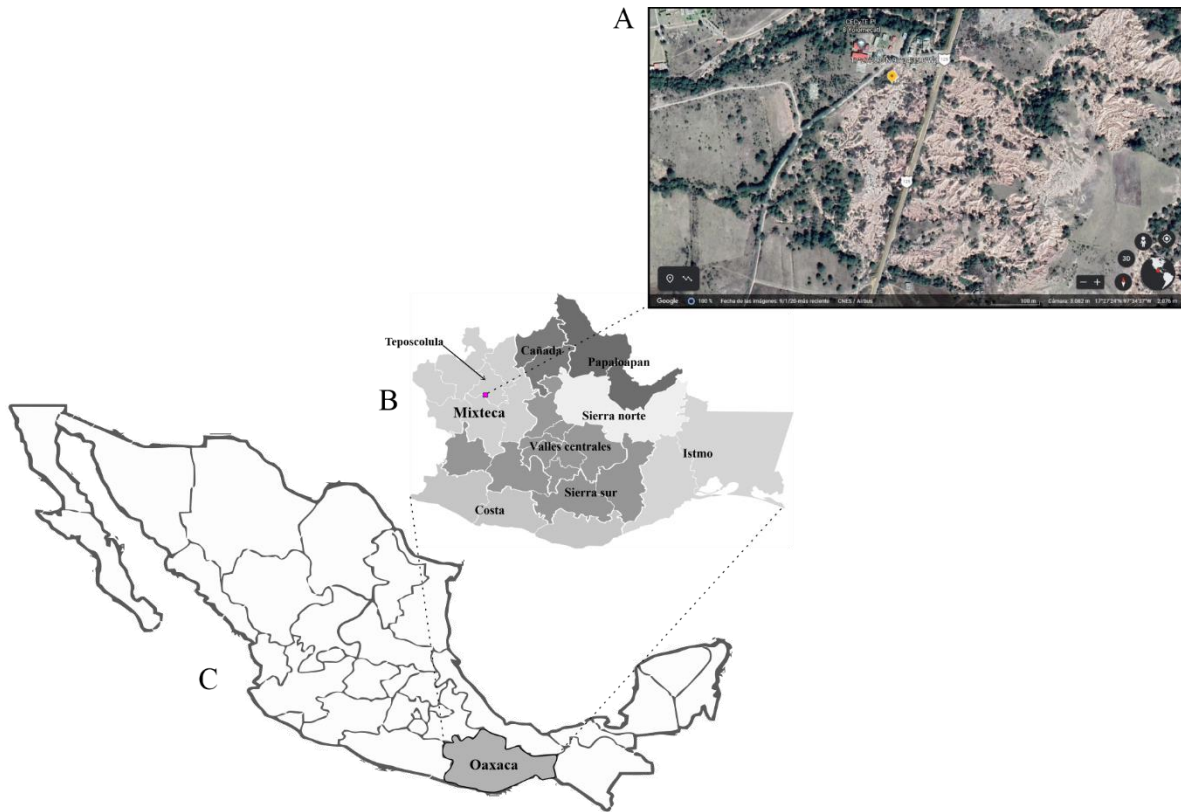


Figura 3. A) Área de procedencia del material fósil, ubicada en el municipio de Santiago Yolomécatl; B) dentro del Distrito de Teposcolula, en la región Mixteca; C) del estado de Oaxaca.

Los restos fósiles se encontraron entre sedimentos limo-arcillosos que son parte de la Formación Chilapa (Santamaría-Díaz *et al.*, 2008; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2021). La litología se compone en la parte baja de capas alternadas de lutita roja, fragmentos volcánicos, arena volcánica gris-verdosa, una matriz de conglomerado volcarenítico, limolita verdosa y blanquecina, y capas de caliza parcialmente silicificadas. La parte alta tiene capas comprimidas de lutita rojiza con intercalación de paleosuelos, junto con capas de conglomerado volcánico y calcreta silicificada (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2019; Rodríguez-Caballero, 2019). Las unidades litológicas indican un ambiente fluvio-lacustre con paleosuelos (Guerrero-Arenas *et al.*, 2020; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2021)



Los fósiles provienen de la unidad superior de la Formación Chilapa, en la parte media de la sucesión de sedimentos finos (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2021). Estos organismos forman parte de la Fauna Local Iniyoo (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2015), fechada inicialmente como Eoceno tardío, y posteriormente como Oligoceno temprano (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2021). Según la clasificación de edad de los Mamíferos Terrestres de Norteamérica (NALMA en inglés), la Fauna Iniyoo pertenece al Arikariano 1, con base en la primera aparición de *Mammacyon* y las últimas apariciones de *Perchoerus probus* y *Subhyracodon*, con una edad absoluta de entre 28 a 29 millones de años (Tedford *et al.*, 2004; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2021).

6. Material y método

El material estudiado incluye 67 partes fósiles, 12 cráneos parciales y maxilas, y 55 son mandíbulas con dientes y dientes aislados. Inicialmente se separaron los materiales en dos grupos (morfo grande y morfo chico), únicamente por la evidente diferencia en tamaño a simple vista. Los ejemplares fueron preparados (ver anexo) en el Laboratorio de Paleobiología, Instituto de Recursos, Universidad del Mar, campus Puerto Escondido, Oaxaca, y son parte de la Colección Científica del Laboratorio de Paleobiología de la misma Institución.

6.1 Identificación taxonómica

La nomenclatura y medidas utilizadas fueron tomadas de Wood (1936), Munthe (1977), Wahlert y Souza (1988), Korth (1993), y Korth y Branciforte (2007) (Figura 4, Tablas 1 y 2). Todas las medidas están expresadas en milímetros (mm) y fueron tomadas con un calibrador digital, con resolución de 0.01 mm y precisión de 0.003 mm.

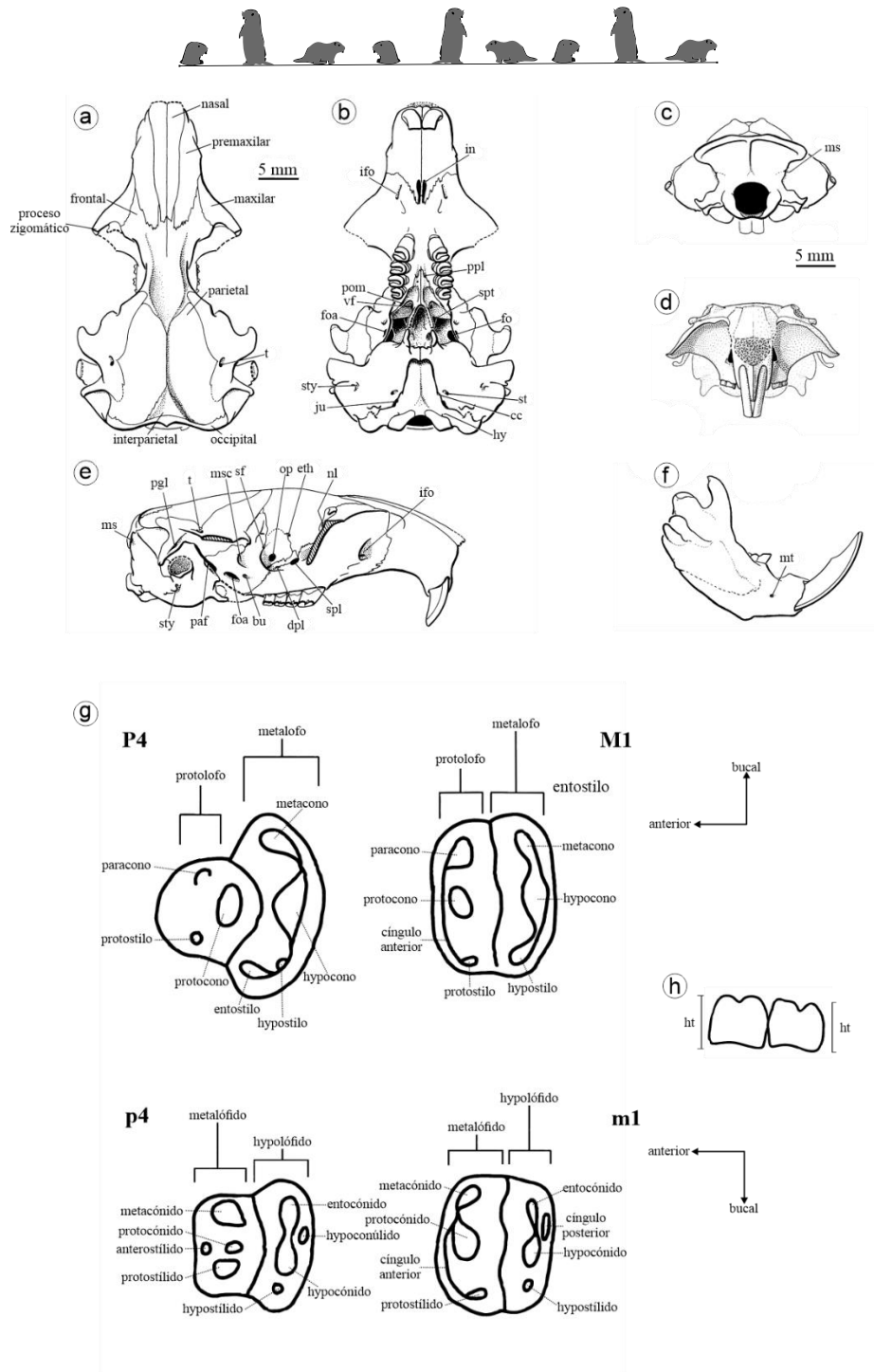


Figura 4. Anatomía y nomenclatura base de: **a, b, c y e**) cráneo en vista dorsal, vista ventral, vista posterior, y vista lateral de *Gregorymys formosus*, (modificado de Wahlert y Souza, 1988); **d**) cráneo en vista anterior de *Sanctimus simonisi* (Wahlert, 1983); **f**) mandíbula en vista labial de *Pappogeomys merriami* (Wahlert, 1985)); **g y h**) premolares y molares superiores e inferiores de un geomorfo (modificado de Korth y Branciforte, 2007).

Abreviaturas de forámenes y otras estructuras: **bu**- buccinador, **cc**- canal carotídeo, **dpl**- palatino dorsal, **eth**- etmoidal, **fo**- oval, **foa**- oval accesorio, **ht**- altura, **hy**-



hipogloso, **ifo-** infraorbital, **in-** incisivos, **ju-** yugular, **ms-** mastoideo, **msc-** masticatorio, **mt-** mental, **nl-** nasolacrimal, **op-** óptico, **paf-** fisura postalar, **pgl-** post glenoideo, **pom-** maxilar posterior, **ppl-** palatino posterior, **sf-** esfenofrontal, **spl-** esfenopalatino, **spt-** canal esfenopterigoideo, **st-** estapedial, **sty-** estilomastoideo, **t-** temporal, **vf-** foramen venoso en la fosa pterigoide.

Tabla 1. Características medidas en los cráneos y dentadura superior.

Cráneo y dentadura superior	
P4-M3 L	Longitud alveolar de la serie 4° premolar al 3° molar superiores
P4L	Longitud del 4° premolar superior
P4pr	Anchura del protofofo del 4° premolar superior
P4me	Anchura del metalofo del 4° premolar superior
M1 L	Longitud del 1° molar superior
M1pr	Anchura del protofofo del 1° molar superior
M1me	Anchura del metalofo del 1° molar superior
M2 L	Longitud del 2° molar superior
M2pr	Anchura del protofofo del 2° molar superior
M2me	Anchura del metalofo del 2° molar superior
M3 L	Longitud del 3° molar superior
M3pr	Anchura del protofofo del 3° molar superior
M3me	Anchura del metalofo del 3° molar superior
IW	Anchura del incisivo superior
M1-M3 L	Longitud de la serie 1° molar al 3° molar superiores
PWM1	Anchura palatal entre los alveolos de los primeros molares superiores
BP4	Amplitud maxilar máxima al nivel de los cuartos premolares superiores
DL	Longitud del diastema
CBL	Longitud condilobasilar



Tabla 2. Características medidas en las mandíbula y dentadura inferior.

Mandíbula y dentadura inferior	
p4-m3 L	Longitud alveolar de la serie 4° premolar al 3° molar inferiores
p4 L	Longitud del 4° premolar inferior
p4met	Anchura del metalófido del 4° premolar inferior
p4hy	Anchura del hypolófido del 4° premolar inferior
m1 L	Longitud del 1° molar inferior
m1met	Anchura del metalófido del 1° molar inferior
m1hy	Anchura del hypolófido del 1° molar inferior
m2 L	Longitud del 2° molar inferior
m2met	Anchura del metalófido del 2° molar inferior
m2hy	Anchura del hypolófido del 2° molar inferior
m3 L	Longitud del 3° molar inferior
m3met	Anchura del metalófido del 3° molar inferior
m3hy	Anchura del hypolófido del 3° molar inferior
iW	Anchura del incisivo inferior
m1-m3 L	Longitud de la serie 1° molar al 3° inferiores
dl	Longitud diastemal
dema	Profundidad de la mandíbula al nivel de 1° molar inferior

La muestra fue comparada con ejemplares fósiles seleccionados, previamente publicados pertenecientes a *Gregorymys formosus*, *G. curtus*, *G. douglassi*, *G. rigssi*, *G. riograndensis*, *G. kayi*, *G. larsoni*, *G. veloxikua* y *G. tavenneri* (Wood, 1936, 1950; Munthe, 1977; Stevens, 1977; Wahlert y Souza, 1988; Flynn, 1994; Flynn *et al.*, 2008; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018; Caledo y Rasmussen, 2020). El trabajo descriptivo y comparativo se realizó en el Laboratorio de Paleobiología de la Universidad del Mar, así como en el Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.



6.1.2 Separación del material de estudio mediante análisis estadísticos

Adicionalmente, como una alternativa para clasificar el material de estudio con base en sus medidas se decidió aplicar análisis de agrupamiento (Análisis de Cluster y Análisis de Componentes Principales (ACP)), mediante el programa estadístico Past3 (Hammer *et al.*, 2001), además de generar diagramas de proporción de Simpson (1941). Los diagramas de Simpson permiten representar las observaciones (medidas) homólogas de distintos especímenes o especies, mostrando las proporciones con respecto a un estándar fijo que en este caso es *Gregorymys formosus*. Para hacerlos se calculan los logaritmos de las medidas absolutas, y lo que se grafica es la diferencia entre el logaritmo del espécimen a comparar y el logaritmo del estándar (Simpson, 1941). Cuanto más recta sea la línea resultante quiere decir que el espécimen es más parecido en proporciones al estándar, aunque se trate de organismos de diferente tamaño. Las medidas que sean mayores que las del estándar estarán en la parte de arriba, y las menores en la parte de abajo (Simpson, 1941).

Se generaron dos diagramas, uno para los elementos craneales y otro para los elementos mandibulares. En cada uno, además del material de estudio se incluyeron también las especies de *Gregorymys* que tuvieran la información disponible, con la finalidad de compararlo con estas.

6.2 Análisis filogenético

Las características craneales y dentales del material estudiado fueron agregadas a la matriz de caracteres elaborada por Jiménez-Hidalgo *et al.* (2018), la cual contiene 48 caracteres en total de los que 12 son índices biométricos y fueron tratados como continuos, mientras que los restantes son caracteres discretos y seis de ellos se declararon como aditivos (Tabla 3, C0 - C48). Además, se añadió un carácter nuevo (C48) que se refiere al número de anterostílicos en el p4.



Tabla 3. Características evaluadas, que se usaron para construir la matriz de caracteres.

CARACTERES CONTINUOS	
C0	Longitud de la serie dental mandibular (p4 - m3 L)
C1	Anchura del incisivo inferior dividido entre la longitud de la serie dental maxilar (iW / P4 - M3 L)
C2	Longitud del diastema mandibular dividido entre la longitud de la serie dental maxilar (dl / P4 - M3 L)
C3	Profundidad de la mandíbula dividida entre la longitud de la serie dental maxilar (dema / P4 - M3 L)
C4	Longitud de la serie dental maxilar (P4 - M3 L)
C5	Anchura del incisivo superior dividido entre la longitud de la serie dental maxilar (IW / P4 - M3 L)
C6	Longitud del diastema maxilar dividido entre la longitud de la serie dental maxilar (DL / P4 - M3 L)
C7	Longitud condilobasilar dividida entre la longitud de la serie dental maxilar (CBL / P4 - M3 L)
C8	Anchura palatal dividida entre la longitud de la serie dental maxilar (PWM1 / P4 - M3 L)
C9	Profundidad de la mandíbula dividida entre la longitud de la serie dental mandibular (dema / p4 - m3 L)
C10	Longitud del diastema mandibular dividida entre la longitud de la serie dental mandibular (dl / p4 - m3 L)
C11	Anchura del incisivo inferior dividida entre la longitud de la serie dental mandibular (iW / p4 - m3 L)
CARACTERES DISCRETOS Y SUS ESTADOS	
C12	Número de cúspides en el metacono del P4 (0= tres, 1= cuatro)
C13	Número de cúspides en el metalofo de los molares (0= tres, 1= cuatro, 2= dos)



C14	Surcos sobre los incisivos superiores (0= ausentes, 1= presentes)
C15	Cúspide accesoria adjunta al protostílido (0= ausente, 1= presente)
C16	Cúspide cingular anteroexterna en los molares inferiores (0= presente, 1= ausente) ADITIVO
C17	Cresta supraorbital / borde (0= ausente, 1= débil, 2= marcada) ADITIVO
C18	Profundidad de la fosa parapterigoide (0= somera, 1= moderada, 2= profunda) ADITIVO
C19	Posición del foramen esfenopalatino (0= dorsal al M1, 1= entre el P4 y M1, 2= dorsal al P4, 3= dorsal al M2)
C20	Forma del margen externo de los incisivos inferiores (0= redondeada, 1= plana)
C21	Hipsodoncia de los dientes (0= braquidontos, 1= mesodontos, 2= hypsodontos, 3= hypselodontos) ADITIVO
C22	Forma del diastema superior (0= aplanado, 1= curvo, 2= muy curvo) ADITIVO
C23	Tamaño del foramen óptico (0= mayor a 1 mm, 1= menor o igual a 1 mm)
C24	Esmalte en la base de los molares (0= no ondulado, 1= ondulado) ADITIVO
C25	Longitud del p4 en relación al m1 (0= p4 menor o igual al m1, 1= p4 mayor al m1)
C26	Longitud del P4 en relación al M1 (0= P4 menor o igual al M1, 1= P4 mayor al M1)
C27	Anterostílicos en el p4 (0= ausentes, 1= presentes) ADITIVO
C28	Crestas sagital y lambdoial (0= débiles, 1= marcadas)
C29	Perforación rostral (0= ausente, 1= presente)
C30	Paladar estrecho y estriado (0= ausente, 1= presente)
C31	Forámenes incisivos (0= no muy reducidos, 1= muy reducidos)
C32	Posición de la fisura alar anterior (0= no dorsal a los molares posteriores, 1= dorsal a los molares posteriores)
C33	Foramen estapedial (0= presente, 1= fosa, 2= ausente) ADITIVO
C34	Fosa mandibular (0= ausente, 1= presente)
C35	Raíces de los incisivos (0= no extendidas, 1= extendidas)



- C36** Caída del diastema en vista lateral (0= no inclinada anteriormente, 1= fuertemente inclinada anteriormente)
- C37** Canal esfenopterigoide (0= ausente, 1= presente)
- C38** Posición de los forámenes etmoides (0= dorsal al M3, 1= dorsal a la unión del M2 y M3, 2= en medio o anterior al M2)
- C39** Protuberancia anterior a la fosa glenoidea (0= no presente, 1= presente, 2= muy prominente)
- C40** Anchura interparietal (0= amplia o constreñida por la inflación bular, 1= angosta sin relación con la inflación bular)
- C41** Origen de la musculatura temporal (0= alcanza o casi alcanza la línea media, 1= restringida lateralmente, 2= muy restringida lateralmente) ADITIVO
- C42** Posición de las narinas externas (0= proyectadas significativamente por delante del incisivo superior, 1= coinciden con el incisivo superior en plano transverso)
- C43** Los procesos mediales de las bulas (0= no se unen, 1= se unen)
- C44** Posición de los forámenes ópticos (0= posterodorsal al M3, 1= dorsal al M3, 2= dorsal a la unión del M2 y M3, 3= dorsal al M2, 4= dorsal a la unión del M1 y M2) ADITIVO
- C45** Longitud del foramen incisivo entre la longitud del diastema (0= mayor a 0.40, 1= de 0.20 a 0.40, 2= de 0.10 a 0.19)
- C46** Fisura alar posterior (0= ausente, 1= presente pero separada del foramen oval, 2= presente y unida con el foramen oval)
- C47** Posición del foramen postglenoideo (0= en el hueso escamoso, 1= en el hueso escamoso y otro entre el escamoso y el periótico, 2= entre los huesos y continuo con la fisura alar posterior)
- C48** Número de anterostílicos en el p4 (0= sin anterostílicos, 1= un anterostílico, 2= dos anterostílicos, 3= tres o más anterostílicos)
- C49** Forma del rostrum (0= corto y amplio, 1= alargado)
- C50** Unión de los lófos de los molares inferiores (0= se unen centralmente, 1= se unen primero en el lado labial)



C51	Tamaño del protofofo del M3 (0= más corto anteroposteriormente que el metalofo, 1= más largo anteroposteriormente que el metalofo)
C52	Cúspides en el protofofo del P4 (0= multicuspidado, 1= unicuspidado)
C53	Momento en el que los lofos de los molares superiores se fusionan (0= temprano en el uso, 1= con el uso avanzado)
C54	Presencia del proceso posteromedial del metacónido en los m1 y m2 (0= ausente, 1= presente)
C55	Desarrollo de tractos de dentina (0= no, 1= sí)
C56	Surco central en los incisivos superiores (0= ausente, 1= presente)

En un análisis inicial, se incluyeron únicamente las ocho especies del género *Gregorymys* que se conocían hasta ese momento, además de la muestra del material estudiado y la subfamilia Geomyinae (Bonaparte, 1845) representada por los géneros *Thomomys* (Wied-Neuwied, 1839) y *Cratogeomys* (Merriam, 1895). Como grupos externos se designaron a la familia Heteromyidae (Gray, 1868), que es el taxón hermano de Geomyidae; la familia Florentiamyidae (Wood, 1936), y el género *Tenudomys* (Rensberger, 1973) los cuales son taxones basales dentro del grupo de los geomyioideos (Flynn *et al.*, 2008). Principalmente se buscaba ver el comportamiento de la muestra estudiada y su relación con respecto a los miembros del género.

Posteriormente se realizó un segundo análisis añadiendo ocho caracteres nuevos a la matriz (Tabla 3, C49 - C56), así como a *Gregorymys tavenneri*, especie nueva recientemente descrita (Calede y Rasmussen, 2020), y seis especies de los géneros hermanos de *Gregorymys*: *Pleurolicus sulcifrons* (especie tipo) (Cope, 1878), *Pleurolicus rensbergeri* (Calede y Rasmussen, 2020), *Ziamys tedfordi* (especie tipo) (Gawne, 1975), *Ziamys hugeni* (Korth *et al.*, 1990), *Entoptychus cavifrons* (especie tipo) (Cope, 1878), y *Entoptychus individens* (Rensberger, 1971). La información de las especies agregadas proviene de las fuentes bibliográficas citadas, además de usar



ejemplares de referencia de la colección fotográfica (CalPhotos) (University of California Berkeley, s. f.) del Museo de Paleontología de la Universidad de California, específicamente los ejemplares UCMP 69127 perteneciente a *Entoptychus* y UCMP 86196 de *Pleurolicus sulcifrons*. El objetivo de este nuevo análisis fue profundizar en las relaciones de *Gregorymys* dentro de la subfamilia Entoptychinae.

Los análisis fueron realizados mediante el programa TNT v. 1.5 (Goloboff *et al.*, 2016), con la opción de enumeración implícita, que permite la búsqueda del árbol más corto. Además, se calculó el soporte de Bremer con la finalidad de medir el número de pasos extras antes de que un clado se colapse en el árbol de consenso estricto (Kitching *et al.*, 1998).

6.3 Análisis biogeográfico

6.3.1 Panbiogeografía - Análisis de trazos

Se usó el método base de la panbiogeografía, propuesto por Croizat (1958, 1964), y desarrollado posteriormente por diversos biogeógrafos como Craw, Grehan, Heads y Henderson, entre otros (Craw *et al.*, 1999).

Este método consiste en representar los datos de distribución de un taxón en un mapa, unir los puntos entre sí priorizando los de mayor proximidad formando lo que se conoce como trazo individual (Croizat, 1958). Los trazos individuales pueden tener una dirección, la cual se asigna de alguna de las siguientes tres formas: 1) conocer la filogenia del grupo, 2) reconocer en el mapa rasgos geológicos como por ejemplo cadenas montañosas; o 3) determinar el centro de masa, es decir, el sitio de mayor concentración de la diversidad de un taxón (Crisci y Morrone, 1992).

Una vez que se tienen los trazos individuales, si al menos dos de estos coinciden, se forma un trazo generalizado, que representaría la presencia de biotas ancestrales



que fueron fragmentándose por diversos procesos climáticos, geológicos o tectónicos (Morrone y Crisci, 1995; Craw, 1998). Además, si varios trazos generalizados concuerdan se reconoce un nodo que representa un área compuesta de convergencia geobiótica con una historia geológica compleja (Morrone, 2004; Contreras-Medina, 2006).

Para realizar el análisis, se recopiló la información de distribución geográfica a nivel estatal de 27 especies de los cuatro géneros de la subfamilia Entoptychinae, ocho de *Gregorymys*, cuatro de *Pleurolicus*, dos de *Ziamys* y quince de *Entoptychus* (Tabla 4). Los datos de distribución se obtuvieron de la base de datos MIOMAP (Carrasco *et al.*, 2005), y publicaciones científicas (Wood, 1936; Whalert y Souza, 1988; Flynn *et al.*, 2008; Janis *et al.*, 2008; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018; Ortiz Caballero *et al.*, 2020; Calede y Rasmussen, 2020).

Tabla 4. Matriz de presencia/ausencia de la distribución geográfica (a nivel estatal) de las especies de entoptychines, en Norteamérica. 0: ausencia, 1: presencia.

	<i>Gregorymys</i>								<i>Pleurolicus</i>			
	<i>formosus</i>	<i>riggsi</i>	<i>douglassi</i>	<i>larsoni</i>	<i>riograndensis</i>	<i>curtus</i>	<i>veloxikua</i>	<i>mixtecorum</i>	<i>sulcifrons</i>	<i>dakotensis</i>	<i>sellardsi</i>	<i>hemingfordensis</i>
Oaxaca	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Wyoming	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nebraska	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Dakota S	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0
Montana	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Colorado	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Texas	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Oregón	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0



N.México	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Idaho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	<i>Ziamys</i>		<i>Entoptychus</i>												
	<i>tedfordi</i>	<i>hugeni</i>	<i>cavifrons</i>	<i>planifrons</i>	<i>germannorum</i>	<i>minor</i>	<i>basilaris</i>	<i>feldsi</i>	<i>grandiplanus</i>	<i>indioidens</i>	<i>lewisi</i>	<i>montanensis</i>	<i>sheppardi</i>	<i>transitorius</i>	<i>wheelerensis</i>
Oaxaca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Wyoming	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nebraska	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Dakota S	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Montana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Colorado	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Texas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Oregón	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1
N.México	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Idaho	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
California	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
California	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Se buscó reconocer los elementos clave como son trazos individuales, trazos generalizados y nodos. En este estudio se aplicó el método sin direccionar los trazos, debido a que: 1) no se cuenta con la filogenia de todos los taxones implicados; 2) como se trabajó a nivel de estados dentro de un país los rasgos geológicos no son tan sobresalientes por lo que se dificulta reconocerlos para direccionar los trazos; y 3) derivado también de la escala de trabajo no se recupera el área de mayor concentración de los taxones, aunado a que el concepto de centros de masa ha sido criticado por su ambigüedad y confundirse con los términos de la corriente dispersalista de centros de origen (Morrone, 2004;



Contreras-Medina, 2006). Además, según Morrone (2004), lo más aconsejable es realizar los análisis panbiogeográficos a partir de trazos individuales sin orientar.

6.3.2 Panbiogeografía – Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE)

Con la misma información de distribución de las especies usada en el análisis de trazos (Tabla 4), se realizó un PAE basado en localidades (Rosen, 1988; Crisci *et al.*, 2000) usando la Tabla 4 como una matriz de presencia-ausencia de taxones por áreas, que posteriormente fue analizada en un software que permite la aplicación de parsimonia (TNT) para obtener cladogramas que representan hipótesis de relación entre las áreas de endemismo (Rosen, 1988; Crisci *et al.*, 2000; Escalante y Morrone, 2003; Contreras-Medina, 2006).

6.3.3 Biogeografía cladística – Reconstrucción de áreas ancestrales mediante RASP

Se realizó una reconstrucción de áreas geográficas ancestrales mediante el software RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies) v4.2 (Yu *et al.*, 2015). Este programa permite reconstruir estados ancestrales combinando la información filogenética y la de distribución geográfica (Yu *et al.*, 2019), y se ha usado para inferir historias biogeográficas en distintos grupos de organismos (Sosa *et al.*, 2016; Huang *et al.*, 2018). Se aplicó el método S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis) (Yu *et al.*, 2010), que se basa en el Análisis de Dispersión-Vicarianza desarrollado por Ronquist (1997). Este método reconstruye las distribuciones ancestrales en una filogenia dada sin ningún supuesto previo sobre las relaciones de área, con base en los criterios de optimización de caracteres y dando por hecho que la especiación ocurre por vicarianza. Se busca la reconstrucción más parsimoniosa sumando en los casos de dispersión y restando los eventos de extinción, que tienen un costo de 1 cada uno (Ronquist, 1997).



Para la distribución de las especies se usó la escala de regiones biogeográficas, tomando para el territorio estadounidense la regionalización de Janis *et al.* (2008) y para México la de Morrone (2019) (Figura 5, Tabla 5), y se usó el cladograma resultante del segundo análisis filogenético que incluye a seis taxones de los géneros hermanos de *Gregorymys*.

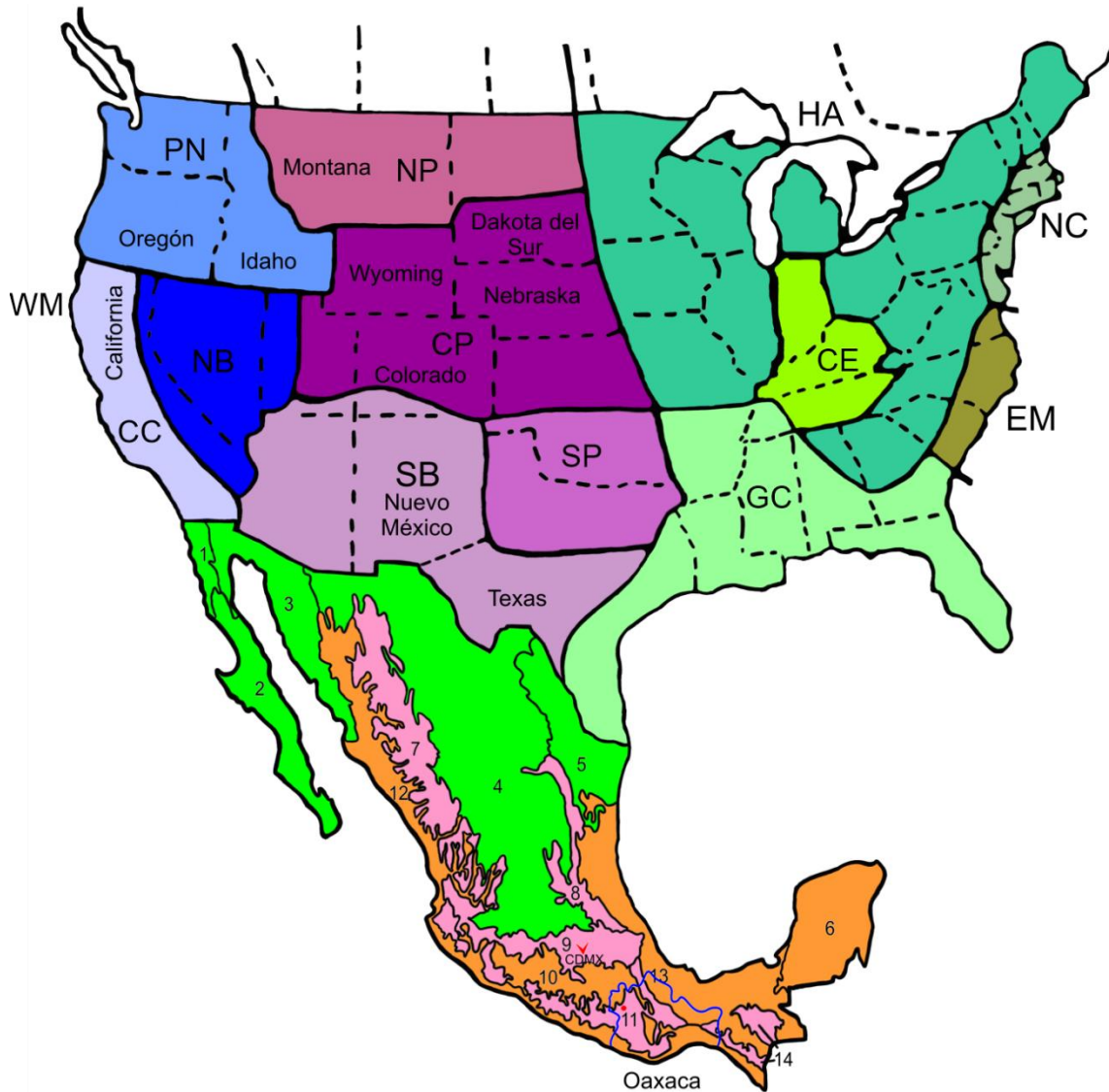


Figura 5. Mapa de regionalización usada, basada en Janis *et al.* (2008) y Morrone (2019). En Estados Unidos: **WM**- Costa Marína del Oeste, **PN**- Pacífico noroeste, **CC**- California Central y Cordilleras Costeras, **GC**- Costa del Golfo, **NB**- Norte de la Gran Cuenca, **SB**- Sur de la Gran Cuenca, **SP**- Sur de las Grandes Planicies, **CP**- Centro de las Grandes Planicies, **NP**- Norte de las Grandes Planicies, **NC**- Norte



de la Costa Este, **CA**- Centroamericana, **HA**- Alto Ártico Canadiense, **CE**- Centro del Este de Estados Unidos.

En México: **Región Neártica** (verde), **Neotropical** (naranja), **Zona de Transición Mexicana** (rosa). Provincias: **1**- Californiana, **2**- de Baja California, **3**- de Sonora, **4**- del desierto Chihuahuense, **5**- de Tamaulipas, **6**- Península de Yucatán, **7**- Sierra Madre Occidental, **8**- Sierra Madre Oriental, **9**- Faja Volcánica Transmexicana, **10**- Cuenca del Balsas, **11**- Sierra Madre del Sur, **12** - Tierras bajas del Pacífico, **13**- Veracruzana, **14**- Tierras Altas de Chiapas. Punto rojo área de estudio.

Tabla 5. Distribución de las especies de entomochines por región biogeográfica, usada en la reconstrucción de áreas ancestrales. Regionalización basada en Janis *et al.* (2008) y Morrone (2019). A: región central de California y cordilleras costeras, B: Ártico alto canadiense, C: Grandes Planicies centrales, D: este de América central, E: Costa del Golfo, F: norte de la Gran Cuenca, G: norte de las Grandes Planicies, H: Pacífico noroeste, I: sur de la Gran Cuenca, J: sur de las Grandes Planicies, K: Neártica, L: Zona de Transición Mexicana, M: Neotropical.

Taxones	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M
Florentiamyidae	X	X	√	X	X	X	√	√	X	X	X	X	X
Heteromyidae	√	X	√	X	√	√	√	√	√	X	X	X	X
<i>Tenudomys</i>	√	X	√	X	X	X	√	X	X	X	X	X	X
Geomyinae	√	√	√	√	√	X	√	X	√	√	√	√	√
<i>P. sulcifrons</i>	X	X	√	X	X	X	√	√	X	X	X	X	X
<i>P. rensbergeri</i>	X	X	X	X	X	X	√	X	X	X	X	X	X
<i>E. cavifrons</i>	X	X	X	X	X	X	X	√	X	X	X	X	X
<i>E. individens</i>	X	X	X	X	X	X	X	√	X	X	X	X	X
<i>Z. tedfordi</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	√	X	X	X	X
<i>Z. hugeni</i>	X	X	√	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>G. formosus</i>	X	X	√	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>G. curtus</i>	X	X	√	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>G. riggsi</i>	X	X	√	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>G. riograndensis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	√	X	X	X	X
<i>G. larsoni</i>	X	X	√	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>G. douglassi</i>	X	X	X	X	X	X	√	X	X	X	X	X	X
<i>G. kayi</i>	X	X	X	X	X	X	√	X	X	X	X	X	X
<i>G. veloxikua</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	√	X
<i>G. mixtecorum</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	√	X
<i>G. tavenneri</i>	X	X	X	X	X	X	√	X	X	X	X	X	X



7. Resultados

Con la información que se obtuvo después de medir los ejemplares, se generaron las Tablas 6 y 7. Con esa misma información se procedió a realizar los análisis estadísticos.

Tabla 6. Ejemplares de cráneos y dentadura superior y sus medidas. En rojo están los ejemplares del morfo pequeño; en negro están los ejemplares del morfo grande; d= lado derecho de la maxila, i= lado izquierdo de la maxila. Unidad de medida milímetros.

Ejemplar	P4-M3 L	P4L	P4pr	P4me	M1 L	M1pr	M1me	M2 L	M2pr	M2me	M3 L	M3pr	M3me	IW	M1-M3 L	PWM1	BP4	DL	CBL
UMPE-260 d	x	2.54	2.05	2.60	1.77	2.54	2.59	x	x	x	x	x	x	x	x	3.02	8.36	x	x
UMPE-260 i	8.92	2.41	2.14	2.60	1.91	2.65	2.32	1.62	2.46	2.29	1.61	2.11	1.80	x	5.10	3.02	8.36	x	x
UMPE-267 d	8.10	2.67	2.47	2.91	1.73	2.74	2.66	1.71	2.50	2.39	1.70	2.23	1.94	x	5.40	3.08	8.49	x	x
UMPE-267 i	8.10	2.68	2.40	2.91	1.59	2.74	2.71	1.71	2.62	2.48	1.70	2.29	x	x	5.26	3.08	8.49	x	x
UMPE-674	x	3.62	2.63	3.00	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
UMPE-319 d	x	2.27	2.00	1.98	1.65	2.52	2.43	1.59	3.34	2.21	x	x	x	x	x	2.57	8.38	x	x
UMPE-319 i	x	2.13	2.09	2.24	1.63	2.59	2.41	1.49	2.42	2.21	x	x	x	x	x	2.57	8.38	x	x
UMPE-671 d	x	2.77	2.38	2.8	2.01	2.65	2.37	x	x	x	x	x	x	x	x	2.61	8.35	x	x
UMPE-671 i	9.26	2.67	2.34	2.81	2.06	2.69	2.49	1.74	2.55	2.18	1.5	2.24	1.92	x	5.48	2.61	8.35	x	x
UMPE-693	x	2.89	1.48	2.26	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
UMPE-712 A	x	x	2.27	2.57	1.95	2.60	2.42	1.84	2.51	2.34	x	x	x	x	x	x	x	x	x
UMPE-712 B	x	x	x	x	x	x	x	1.87	2.48	2.29	1.47	1.95	1.77	x	x	x	x	x	x
UMPE-304 a	x	2.89	2.66	3.04	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x

Tabla 7. Ejemplares de mandíbulas y dentadura inferior y sus medidas. *= medida parcial. En rojo están los ejemplares del morfo pequeño; en negro están los ejemplares del morfo grande. Unidad de medida milímetros.



Ejemplar	p4-m3 L	p4 L	p4met	p4hy	m1 L	m1met	m1hy	m2 L	m2met	m2hy	m3 L	m3met	m3hy	iW	m1-m3 L	dl	dema
UMPE-178	8.43	2.24	1.80	2.03	1.87	2.04	1.76	1.74	1.74	1.85	1.51	1.70	1.54	x	5.16	x	7.23
UMPE-212	x	x	x	x	1.90	2.68	2.86	1.95	2.67	2.66	2.16	2.46	2.15	x	6.22	x	8.72
UMPE-234	9.79	2.84	x	2.97	1.89	2.44	2.83	2.06	2.79	2.81	2.13	2.41	1.89	x	6.21	x	8.06
UMPE-240	9.96	2.74*	2.83*	2.97	1.85	2.90	3.28	1.77	2.90	2.72	1.88	x	1.74	x	5.61	x	8.34
UMPE-278-D	8.55	2.53	2.28*	2.43	1.78	2.54	2.78	1.71	2.59	2.36*	1.95	2.25	1.77*	x	5.34	x	8.45
UMPE-304 b	x	x	x	x	x	x	x	1.57	2.43	2.64	1.71	2.27	1.89	x	x	x	x
UMPE-305 a	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	6.48
UMPE-314	x	2.26	1.9	2.27	1.74	2.45	2.67	1.73	2.36	2.36	x	x	x	x	x	x	7.12
UMPE-317	x	2.83	2.44	2.65	1.82	2.67	2.73	x	x	x	x	x	x	x	x	x	7.03
UMPE-318	x	x	x	x	1.85*	2.89	2.95	1.88	2.71	2.75	2.25	1.96	1.51	x	6.25	x	8.52
UMPE-320	x	2.79	2.09	2.51	2.02	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	7.86
UMPE-321	x	3.03	1.94*	2.55	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
UMPE-346	x	1.93	1.24	1.82	1.38	2.13	2.17	1.39	1.97	1.89	x	x	x	x	x	x	x
UMPE-365	x	1.84	1.60	1.97	1.47	1.92	2.00	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
UMPE-369	9.71	2.11	1.91	2.41	1.91	2.29	2.54	1.97	2.23	2.21	1.44	2.07	1.48	x	5.89	x	x
UMPE-376	x	x	x	x	1.99	2.51	2.54	1.86	2.30	2.17	1.36	2.06	1.87	x	5.75	x	x
UMPE-389	x	2.79	2.29	2.23	1.83	2.46	2.56	1.90	2.30	2.55	x	x	x	x	x	x	7.39
UMPE-403	x	2.48	2.08	2.47	1.68	2.46	2.69	1.79	2.53	2.48	x	x	x	1.82	x	x	7.24
UMPE-404	x	2.98	2.09	2.73	2.09	2.72	2.94	2.04	2.78	2.82	x	x	x	x	x	x	8.21
UMPE-431	x	2.77	2.00	2.51	x	x	x	x	x	x	x	x	x	1.86	x	7.34	x
UMPE-433	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	2.26	x	6.57	x
UMPE-438	8.10	1.85	1.71	2.00	1.63	2.38	2.45	1.55	2.25	2.16	x	x	x	x	x	x	6.75
UMPE-440 a	x	x	x	x	x	x	x	1.82	2.63	2.52	1.71	2.01	1.51	x	x	x	x
UMPE-636	8.31	2.19	1.92	2.05	1.75	2.16	2.58	1.71	2.25	2.30	1.79	1.93	1.87	x	5.16	x	7.82
UMPE-666	x	2.58*	x	2.87	1.78	2.77	3.07	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
UMPE-667	9.86	2.73	2.55	2.73	1.97	2.57	2.95	2.02	x	x	2.39	2.55	2.13	x	5.99	x	8.02
UMPE-668	9.45	2.57	2.00	2.49	1.90	2.28	2.51	2.07	2.47	2.54	1.93	2.18	1.87	x	5.97	x	7.54
UMPE-669	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	7.92
UMPE-670	9.60	2.95	2.16	2.81	1.75	2.93	2.95	1.82	2.95	2.96	2.23	2.77	2.16	x	6.03	x	8.56



UMPE-673	x	3.25	2.62	3.23	2.17	2.93	3.13	2.14	3.06	2.87	x	x	x	x	x	x	9.54
UMPE-677	x	2.96	2.20	2.59	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
UMPE-678	x	x	x	x	1.90	2.70	2.91	2.12	2.93	2.84	2.16	2.63	2.21	x	6.01	x	8.34
UMPE-680	x	2.10	1.77	2.18	1.73	2.45	2.57	x	x	x	x	x	x	x	x	x	7.44
UMPE-683	9.42	2.89	2.11	2.61	1.82	x	x	1.49	x	x	1.95	2.35	1.99	x	5.51	x	8.47
UMPE-684	x	x	x	x	1.89*	2.60	2.90	1.91	2.66	2.83	x	x	x	x	x	x	8.41*
UMPE-686	8.35	2.03	1.77	2.13	1.78	2.43	2.51	1.81	2.43	2.43	1.51	1.92	1.47	x	5.23	x	7.17
UMPE-689	9.42	3.08	x	2.26	1.43	x	x	1.56	x	x	1.62	x	x	2.48*	5.02	x	x
UMPE-692	x	2.47	1.88	2.15	x	x	x	x	x	x	x	x	x	1.90	x	8.28	x
UMPE-709 A	x	x	x	x	1.73	2.74	2.87	1.86	2.70	2.74	x	x	x	x	x	x	7.56
UMPE-709 B	x	x	x	x	1.96	2.52	2.61	2.19	2.75	2.43	1.82	2.22	1.80	x	6.51	x	6.94
UMPE-710	8.44	2.42	1.94	2.50	1.49	2.56	2.61	1.67	2.66	2.53	1.75	2.18	1.68	x	4.99	x	7.47
UMPE-711 B	x	2.44	2.01	2.35	1.66	2.66	2.61	1.72	2.64	2.53	x	x	x	x	x	x	x
UMPE-712 C	x	x	x	x	1.95	2.49	2.68	1.67	2.49	2.44	1.55	1.98	1.65	x	5.22	x	x
UMPE-712 D	x	2.4	2.08	2.43	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
UMPE-712 E	x	2.25	1.86	2.21	1.91	2.54	2.64	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
UMPE-713 A	x	x	x	x	x	x	x	2.08	2.55	2.37	x	x	x	x	x	x	x
UMPE-713 B	x	x	x	x	x	x	x	2.02	x	x	1.89	2.65	2.79	x	x	x	7.49
UMPE-714	x	2.86	2.19	2.56	1.69	2.49	2.71	x	x	x	x	x	x	x	x	x	7.36
UMPE-715	x	x	x	x	1.65	1.82	2.03	x	x	x	x	x	x	x	x	x	7.23
UMPE-716	7.88	2.39	1.93	2.12	1.66	2.31	2.65	1.49	2.49	2.56	1.53	1.99	1.65	x	4.66	x	6.85
UMPE-717 A	x	2.11	1.67	2.06	1.84	2.12	2.27	1.84	2.12	2.08	x	x	x	x	x	x	5.99
UMPE-717 B	7.88	2.00	1.62	1.99	1.79	2.09	2.24	1.76	2.17	2.31	1.63	1.98	1.36	1.57	4.97	x	5.50
UMPE-777	7.22	1.79	1.48	1.94	1.42	1.70	1.99	1.25	1.92	1.86	1.26	1.70	1.41	x	4.18	x	5.76
UMPE-778	8.55	2.23	1.92	2.04	1.80	2.19	2.16	1.82	2.10	2.05	1.49	1.75	1.70	x	5.28	x	5.85
UMPE-779	x	x	x	x	1.55*	2.39*	2.45*	x	x	x	x	x	x	x	x	x	7.00



7.1 Análisis de clúster

Se utilizó el algoritmo “paired group (UPGMA)” y el índice de disimilitud Euclidiano, se trató primero a las mandíbulas y dentadura inferior y, debido a que el programa PAST no admite celdas sin valores, se eliminaron las categorías iW (anchura del incisivo), y dl (longitud del diastema), además de los ejemplares UMPE-669, UMPE-305a, UMPE-433, UMPE-321, UMPE-431, UMPE-712D, UMPE-713A, UMPE-677, UMPE-692, UMPE-779, UMPE-715, UMPE-320, UMPE-304b, UMPE-365, UMPE-440a, UMPE-666, UMPE-712E y UMPE-713B, que contaban con pocos datos.

Como resultado, se obtuvo el dendrograma (Figura 6) en el que se puede observar la división en dos conjuntos principales, el primero a la izquierda con seis ejemplares (346, 777, 717A, 778, 717B y 178 = grupo 1), mientras que el segundo contiene 31 elementos. A su vez esta segunda agrupación se subdivide en otros dos conjuntos, el primero de izquierda a derecha, desde el ejemplar 314 hasta el 689, en total 19 elementos (= grupo 2). Y el segundo con doce ejemplares desde el 212 hasta el 673 (= grupo 3).

Al analizar los datos en las tablas de mediciones, se pudo observar que los elementos del grupo 1 son los de menor tamaño, mientras que, los del grupo 3 son los de mayor tamaño. Por su parte en el grupo 2 se encuentra una mezcla de elementos de diferentes medidas. Para poder hacer la separación entre grandes y pequeños, se usaron las longitudes de la serie dental completa (p4-m3 L) y del p4 (p4L).

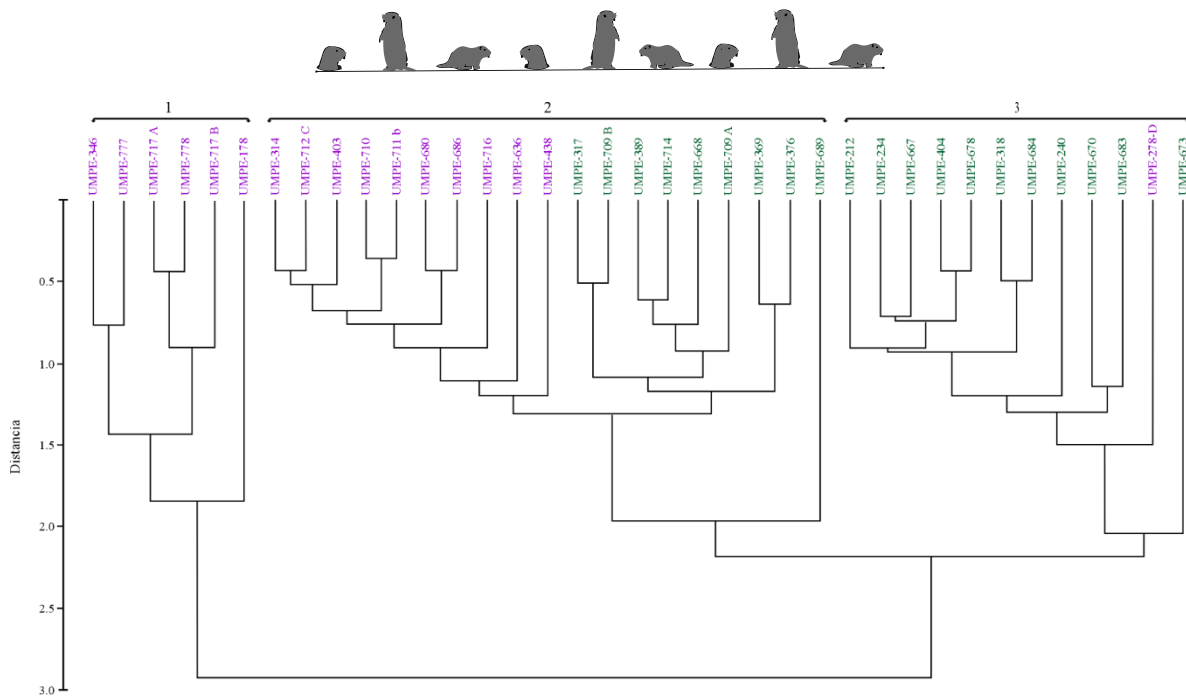


Figura 6. Dendrograma resultado del análisis de clúster de mandíbulas. En morado ejemplares de morfo pequeño, en verde ejemplares de morfo grande.

Con base en este criterio, el grupo “pequeño” quedó integrado por los siguientes 22 elementos: UMPE-178, UMPE-346, UMPE-717 A, UMPE-717 B, UMPE-777, UMPE-778, UMPE-278-D, UMPE-314, UMPE-712 C, UMPE-403, UMPE-710, UMPE-711 b, UMPE-680, UMPE-686, UMPE-716, UMPE-636, UMPE-438, UMPE-365, UMPE-305 a, UMPE-692, UMPE-715, y UMPE-779.

Mientras que el grupo “grande” se conformó por los siguientes 20 elementos: UMPE-212, UMPE-234, UMPE-667, UMPE-404, UMPE-678, UMPE-318, UMPE-684, UMPE-240, UMPE-670, UMPE-683, UMPE-673, UMPE-317, UMPE-709 B, UMPE-389, UMPE-714, UMPE-668, UMPE-709 A, UMPE-369, UMPE-376, y UMPE-689.

Por su parte, en los cráneos, maxilas y dentadura superior dado que la muestra fue pequeña con únicamente nueve ejemplares, en lugar de eliminar los que contaran con pocos datos se realizó la imputación de datos mediante la función de Excel =ALEATORIO.ENTRE, para rellenar los espacios sin datos con valores entre los mínimos y máximos de cada categoría. Así, el software generó el dendrograma de



la Figura 7. En este puede verse la división en dos grupos, los cuales al observar los datos de las mediciones es posible distinguir una diferencia en tamaños. Por lo que queda un primer grupo definido como “pequeño” formado por 6 ejemplares (UMPE-671, UMPE-260, UMPE-712 A, UMPE-319, UMPE-712 B, y UMPE-693. Y un segundo grupo llamado “grande” integrado por tres elementos (UMPE-267, UMPE-304 a, y UMPE-674). Sin embargo, con base en la medida P4-M3 L y P4L se consideró que el ejemplar UMPE-267 debería ser cambiado al grupo “pequeño”.

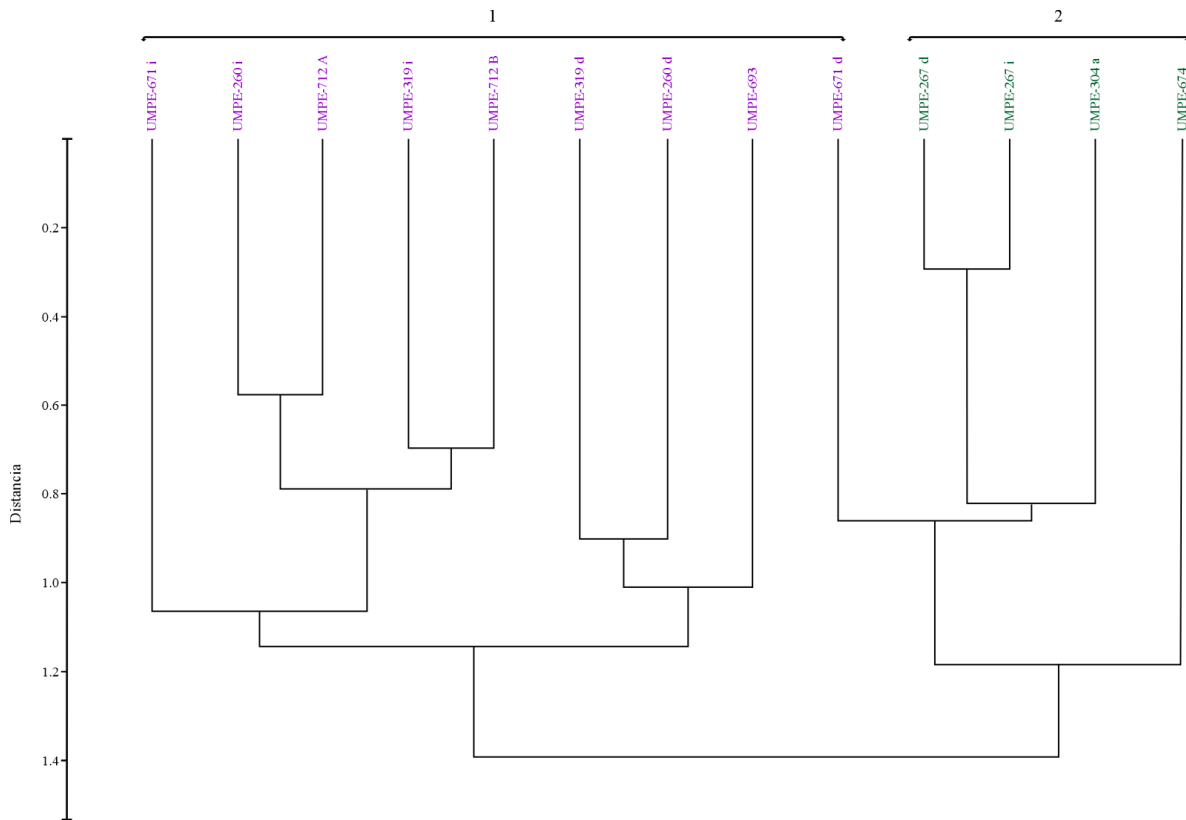


Figura 7. Dendrograma resultado del análisis de clúster con cráneos y dentadura superior. En morado ejemplares de morfo pequeño, en verde ejemplares de morfo grande. d: lado derecho, i: lado izquierdo.

7.2 Análisis de componentes principales

Por otra parte, al realizar análisis de componentes principales por separado entre cráneos-dentadura superior y mandíbulas-dentadura inferior, fue posible observar



una segregación que coincide con la previa clasificación en pequeños y grandes (Figuras 8 y 9).

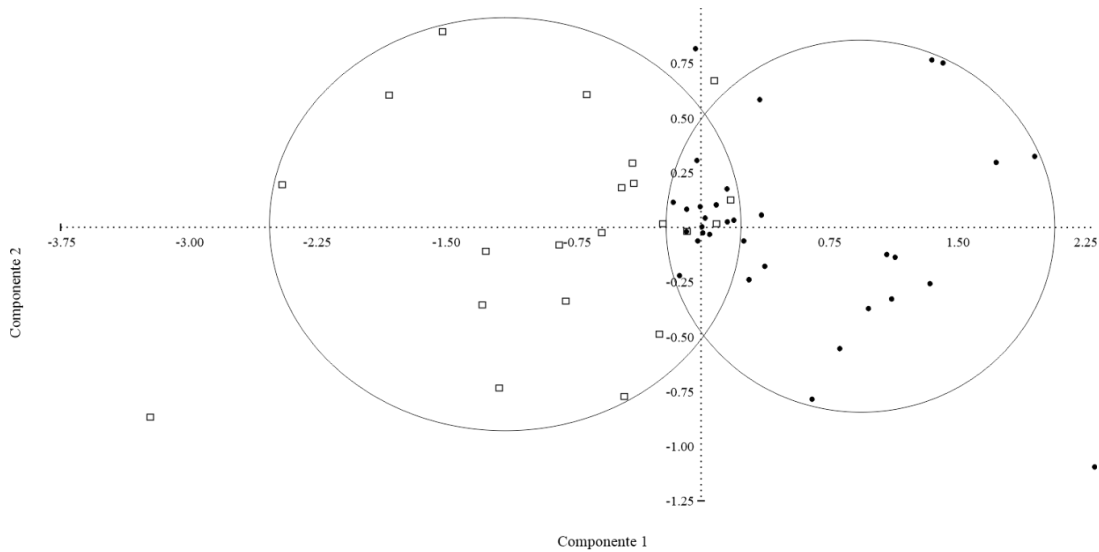


Figura 8. Gráfica del Análisis de Componentes Principales con mandíbulas y dentadura inferior. Cuadrados: ejemplares de morfo pequeño, círculos: ejemplares de morfo grande.

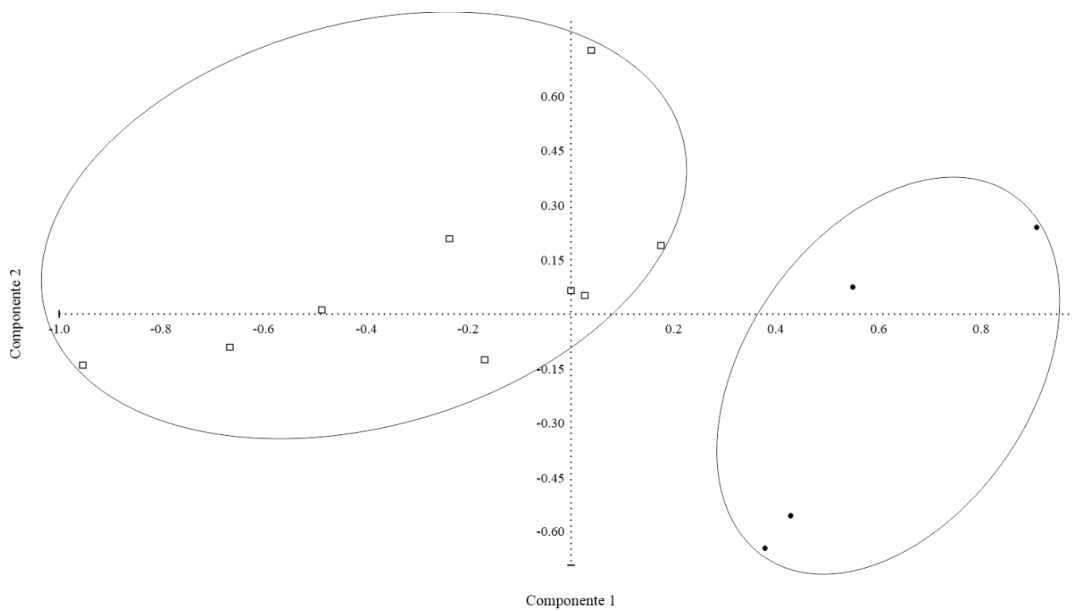


Figura 9. Gráfica del Análisis de Componentes Principales con cráneos y dentadura superior. Cuadrados: ejemplares de morfo pequeño, círculos: ejemplares de morfo grande.



En las Tablas 8 y 9 se muestran los factores de carga y eigenvalores del análisis de componentes principales. Las variables que aportan mayor información en el caso de las mandíbulas son p4-m3L, m1hy, m2L, m2met, m1-m3L y dema. Así mismo, para las maxilas son P4-M3L, P4L, P4pr, P4me y M1L.

Tabla 8. Factores de carga y Eigenvalores del Análisis de Componentes Principales realizado con mandíbulas. Resaltados en rojo los tres valores más altos para cada componente.

	PC 1	PC 2	PC	Eigenvalue	% Variance
p4-m3 L	0.73394	0.56275	1	0.996845	59.873
p4 L	0.72054	0.037064	2	0.179545	10.784
p4met	0.69833	0.050921	3	0.130156	7.8176
p4hy	0.80333	0.090192	4	0.0892345	5.3597
m1 L	0.49908	0.08875	5	0.0622367	3.7381
m1met	0.78977	-0.0462	6	0.0505816	3.0381
m1hy	0.80356	-0.059883	7	0.0288426	1.7324
m2 L	0.52667	0.35245	8	0.0282594	1.6973
m2met	0.80674	-0.058226	9	0.0246254	1.4791
m2hy	0.77743	-0.072396	10	0.018111	1.0878
m3 L	0.69	0.20907	11	0.0163926	0.98458
m3met	0.65461	0.28781	12	0.0116801	0.70154
m3hy	0.47328	0.19123	13	0.00965945	0.58017
iw	0.20726	-0.016085	14	0.00618595	0.37155
m1-m3 L	0.65383	0.51234	15	0.00465885	0.27982
dl	-0.0093972	-0.0049562	16	0.00314162	0.18869
dema	0.91656	-0.33598	17	0.00282124	0.16945
dm2r	0.50481	0.20159	18	0.0019467	0.11692



Tabla 9. Factores de carga y Eigenvalores del Análisis de Componentes Principales con dentadura superior. Resaltados en rojo los tres valores más altos para cada componente.

	PC 1	PC 2	PC	Eigenvalue	% Variance
P4-M3 L	-0.14216	0.79497	1	0.263951	45.884
P4L	0.54486	0.2271	2	0.119654	20.8
P4PR	0.48247	0.025657	3	0.0733311	12.748
P4ME	0.59917	0.042977	4	0.0582381	10.124
M1 L	0.058323	0.3332	5	0.0201227	3.4981
M1PR	0.076497	-0.034765	6	0.0145739	2.5335
M1ME	0.084503	-0.20572	7	0.0112698	1.9591
M2 L	0.08689	0.035562	8	0.00758011	1.3177
M2PR	-0.18432	-0.081643	9	0.00311725	0.54189
M2ME	0.078588	-0.16177	10	0.00200098	0.34784
M3 L	0.023148	-0.13746	11	0.00129491	0.2251
M3PR	0.027043	-0.058672	12	0.00012092	0.021021
M3ME	0.015446	-0.011558			
M1-M3 L	0.023967	0.043271			
PWM1	0.15443	-0.29905			
BP4	0.03333	-0.10733			

Con base en estas variables que tienen mayor factor de carga, se realizaron pruebas de t entre los dos grupos (Tabla 10). En las variables que corresponden a medidas de la mandíbula se observa que en todas ellas el valor de p es menor a 0.05, lo que indica diferencias estadísticamente significativas entre las medidas del morfo pequeño y del morfo grande. Mientras que, en las variables de medidas de la dentadura superior únicamente se incluye a tres de las cinco que tienen mayor factor de carga en el ACP, debido a que dos de ellas (P4-M3L y M1L) no tienen el número de datos suficiente para realizar la prueba. Dos de estas variables (P4pr y



P4me) tienen valor de p menor a 0.05, mientras que una (P4L) tiene un valor de p mayor.

Tabla 10. Resultado de la prueba de t entre los grupos pequeño y grande, usando las variables con mayor factor de carga según el análisis de componentes principales (ACP). n: número ejemplares, P: morfo pequeño, G: morfo grande. En tinta roja todos los valores que son menores a 0.05.

Variable	n		Media		Valor de p
	P	G	P	G	
p4-m3L	11	7	8.39	9.51	0.0017027
m1hy	17	23	2.33	2.81	1.66E-07
m2L	14	24	1.66	1.89	0.00080166
m2met	13	21	2.2	2.65	2.07E-06
m1-m3L	10	13	5.05	5.89	7.81E-05
dema	15	22	6.77	7.99	3.61E-06
P4 L	7	4	2.52	2.96	0.070583
P4PR	8	4	2.09	2.54	0.014533
P4ME	8	4	2.48	2.96	0.0099552

7.3 Diagramas de Simpson

En la Figura 10 se presenta el diagrama de Simpson con las medidas de las mandíbulas y dentadura inferior. Puede observarse que la muestra del material estudiado clasificado como grande coincide en su mayoría con las medidas de *G. veloxikua*. Por su parte, la muestra clasificada como pequeño, presenta similitudes en algunas medidas con *G. kayi*, *G. riggsi* y *G. curtus*. Se asemeja a *G. curtus* en la



longitud del p4 (p4L), en la anchura del metalófico del m3 (m3met), en la longitud del m1 al m3 (m1-m3L) y en la profundidad de la mandíbula (dema). De igual modo, se parece a *G. kayi* en las anchuras de los metalóficos del p4 (p4met) y m1 (m1met) y en la longitud del m3 (m3L). Y con *G. riggsi* tiene semejanza en la longitud del p4 (p4L) y en la anchura del hypolófico del m3 (m3hy).

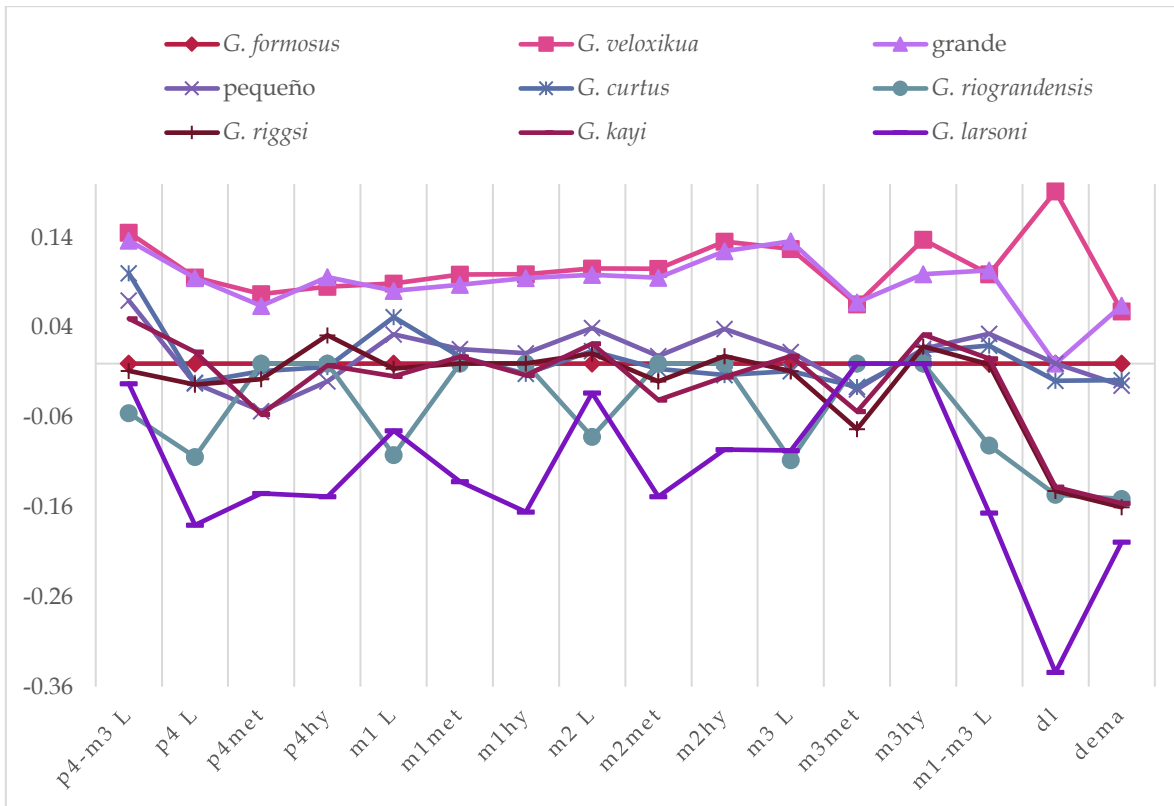


Figura 10. Diagrama de Simpson de 16 medidas de la mandíbula y dentadura inferior de los dos grupos encontrados en el material de estudio (pequeño y grande), y siete especies de *Gregorymys*.

p4-m3L: Longitud alveolar de la serie 4° premolar al 3° molar inferiores, **p4L:** Longitud del 4° premolar inferior, **p4met:** Anchura del metalófico del 4° premolar inferior, **p4hy:** Anchura del hypolófico del 4° premolar inferior, **m1L:** Longitud del 1° molar inferior, **m1met:** Anchura del metalófico del 1° molar inferior, **m1hy:** Anchura del hypolófico del 1° molar inferior, **m2L:** Longitud del 2° molar inferior, **m2met:** Anchura del metalófico del 2° molar inferior, **m2hy:** Anchura del hypolófico del 2° molar inferior, **m3L:** Longitud del 3° molar inferior, **m3met:** Anchura del metalófico del 3° molar inferior, **m3hy:** Anchura del hypolófico del 3° molar inferior, **m1-m3L:** Longitud de la serie 1° molar al 3° inferiores, **dl:** Longitud diastemal, **dema:** Profundidad de la mandíbula al nivel de 1° molar inferior



En el caso de las medidas craneales y de dentadura superior (Figura 11), ambos grupos (pequeño y grande) presentan dos similitudes la longitud del M2 (M2 L) y la anchura máxima del maxilar a nivel de los P4 (BP4). Además, ambos miden casi lo mismo del M1 al M3 (M1-M3L), pero esta medida se parece también a la de *G. veloxikua* y *G. douglassi*. El morfo grande se parece a *G. douglassi* en la longitud del M1, mientras que, por su parte el morfo pequeño es similar a *G. veloxikua* en la longitud del M3 (M3L) y en la anchura del protofofo del M3 (M3pr).

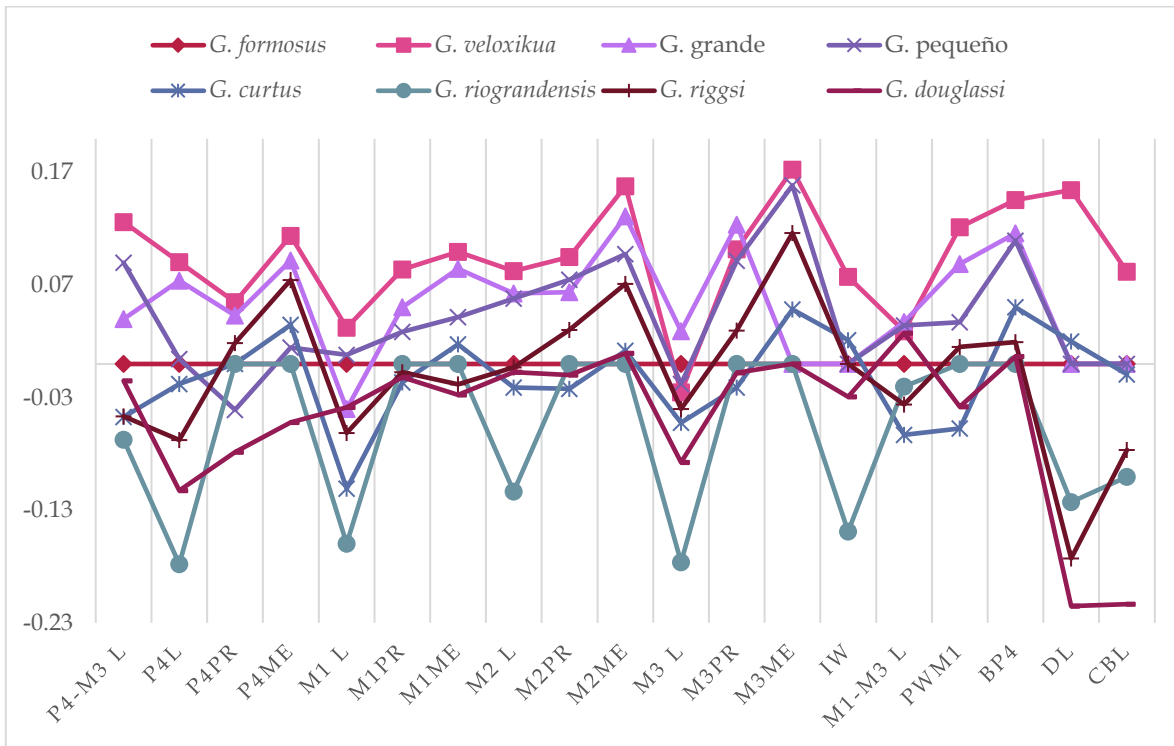


Figura 11. Diagrama de Simpson de 19 medidas del cráneo y dentadura superior de los dos grupos encontrados en el material de estudio (morfo pequeño y morfo grande), así como seis especies de *Gregorymys*.

P4-M3L: Longitud alveolar de la serie 4° premolar al 3° molar superiores, **P4L:** Longitud del 4° premolar superior, **P4PR:** Anchura del protofofo del 4° premolar superior, **P4ME:** Anchura del metalofo del 4° premolar superior, **M1L:** Longitud del 1° molar superior, **M1PR:** Anchura del protofofo del 1° molar superior, **M1ME:** Anchura del metalofo del 1° molar superior, **M2L:** Longitud del 2° molar superior, **M2PR:** Anchura del protofofo del 2° molar superior, **M2ME:** Anchura del metalofo del 2° molar superior, **M3L:** Longitud del 3° molar superior, **M3PR:** Anchura del protofofo del 3° molar superior, **M3ME:** Anchura del metalofo del 3° molar superior, **IW:** Anchura del incisivo superior, **M1-M3L:** Longitud de la serie 1° molar al 3° molar superiores, **PWM1:** Anchura palatal entre los alveolos de los



primeros molares superiores, **BP4**: Amplitud maxilar máxima al nivel de los cuartos premolares superiores, **DL**: Longitud del diastema, **CBL**: Longitud condilobasilar.

7.4 Paleontología Sistemática

Orden Rodentia Bowdich, 1821

Superfamilia Geomyoidea Bonaparte, 1845

Familia Geomyidae Bonaparte, 1845

Subfamilia Entoptychinae Miller y Gidley, 1918

Género *Gregorymys* Wood, 1936

Especie tipo: *Gregorymys formosus* (Matthew, 1907) del Oligoceno de Dakota del Sur.

Gregorymys veloxikua Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018, (= morfo grande)

Figura 12

Material referido: UMPE-304a, fragmento de cráneo; UMPE-674, fragmento de maxila con P4; UMPE-212, mandíbula derecha con m1-m3; UMPE-234, mandíbula izquierda con p4-m3; UMPE-240, mandíbula izquierda con p4-m3; UMPE-304b, mandíbula con m2-m3; UMPE-317, mandíbula izquierda con p4-m1; UMPE-318, mandíbula izquierda con m1-m3; UMPE-320, mandíbula derecha con p4-m1; UMPE-321, mandíbula derecha con p4; UMPE-369, mandíbula derecha con p4-m3; UMPE-376, mandíbula con m1-m3; UMPE-389, mandíbula con p4-m2; UMPE-404, mandíbula izquierda con p4-m2; UMPE-431, mandíbula con incisivo y p4; UMPE-433, mandíbula con incisivo; UMPE-440a, mandíbula con m2-m3; UMPE-666, mandíbula con p4-m2; UMPE-667, mandíbula con p4-m3; UMPE-668, mandíbula con p4-m3; UMPE-669, mandíbula con p4-m1; UMPE-670, mandíbula con incisivo y p4-m3; UMPE-673, mandíbula con p4-m2; UMPE-677, mandíbula con p4; UMPE-



678, mandíbula con m1-m3; UMPE-683, mandíbula con p4-m3; UMPE-684, mandíbula con incisivo, m2 y m3; UMPE-689, mandíbula izquierda con incisivo y p4-m3; UMPE-709A, mandíbula derecha con m1-m2; UMPE-709B, mandíbula derecha con m1-m3; UMPE-713A, mandíbula derecha con m2; UMPE-713B, mandíbula derecha con m2-m3; UMPE-714, mandíbula con p4-m1.

Descripción

Cráneo y dentadura superior: los dos ejemplares son fragmentos de maxila que solo conservan el P4, en promedio la longitud del P4 es 3.25 mm, la anchura del protofofo de 2.64, y la anchura del metalofo 3.02.

Mandíbula y dentadura inferior: El cuerpo mandibular mide 8.05 mm de profundidad mandibular (dema) en promedio. En la porción lateral se encuentra el foramen mentoniano, el cual mide 0.41 mm de alto y se encuentra en posición anterior al p4. La cresta masetérica está bien desarrollada.

El tamaño de los molares disminuye anteroposteriormente y el p4 es mayor que el m1. La longitud de la serie dental (p4-m3L) es de 9.65 mm, mientras que la del p4 de 2.81 mm. La anchura del incisivo únicamente se pudo medir en el ejemplar UMPE-689 y es de 2.48 mm.

En el incisivo se puede observar la banda de esmalte, y en los molares las ondulaciones que se forman en la base. El metalófido del p4 tiene tres cúspides y un anterostílido; de tres ejemplares solamente UMPE-389 presenta dos anterostilidos. El hypolófido tiene tres cúspides, el entocónido en el extremo lingual es ligeramente mayor que el hypocónido y el hypostílido los cuales son de tamaño similar.

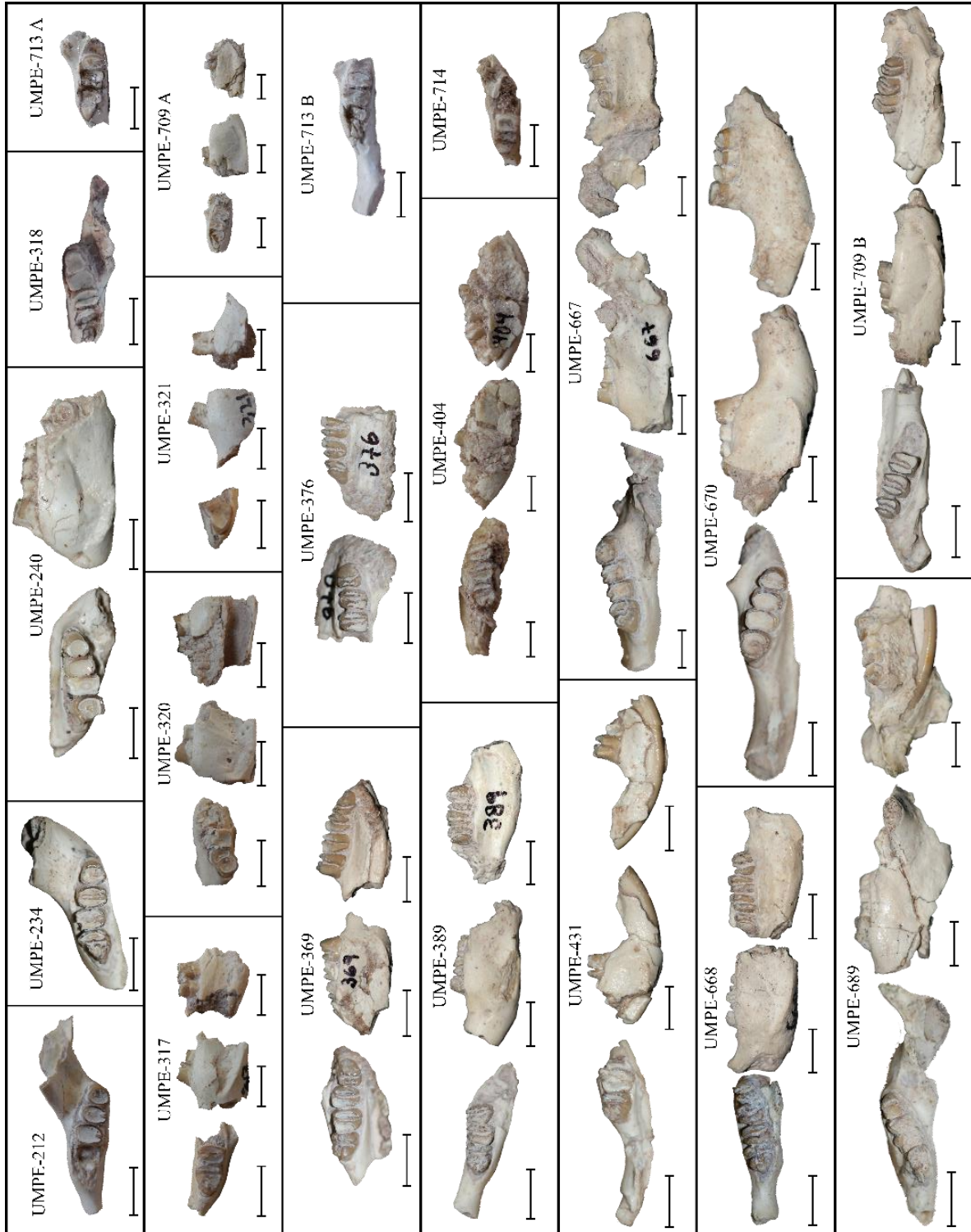


Figura 12. Material estudiado perteneciente a *G. veloxikua*, en vistas oclusal, labial y lingual. Todas las escalas representan 5 mm.



Los m1 y m2 ya se encuentran desgastados por lo que no se aprecia el número de cúspides, pero en los ejemplares UMPE-376 y UMPE-668 se ven las tres cúspides del metalófido e hipolófido de los m3. En el metalófido el metacónido y protocónido son de tamaño similar y más grandes que el protostílido, mientras que en el hipolófido el entocónido e hypocónido son similares en dimensión y más grandes que el hypostílido. A pesar del desgaste en los molares se puede ver la presencia del cingulo anterolabial.

El desgaste de los molares comienza en el lado labial, y se forman lagos de esmalte centrales.

Discusión taxonómica referente al material asignado a *G. veloxikua*

Los ejemplares se asignan a *G. veloxikua* debido a la presencia de dos a cuatro anterostílicos, una cúspide accesoria al protostílido y la coincidencia en las dimensiones, con esta especie, principalmente en las medidas de la mandíbula, tal como se observa en los diagramas de Simpson (Figuras 10 y 11).

Gregorymys mixtecorum nueva especie Ortiz-Caballero, E., Jiménez-Hidalgo, E., & Bravo-Cuevas, V. M., 2020 (=morfo chico)

Figuras 13 y 14, Tablas 11 y 12

Holotipo: UMPE-260, cráneo parcial, con P4-M3 izquierda y P4-M1 derecha.

Paratipos: UMPE-267, cráneo parcial con ambas series dentales completas; UMPE-314, mandíbula derecha con p4-m3; UMPE-438, mandíbula derecha con incisivo y p4-m3; UMPE-777, mandíbula izquierda con p4-m3.

Otros materiales referidos: UMPE-319, cráneo parcial con P4-M2 derecho e izquierdo e incisivos rotos; UMPE-693, premaxila con incisivo roto y P4 izquierdo; UMPE-712A, fragmento de maxila con P4-M2; UMPE-712B, fragmento de maxila con M2-M3; UMPE-671, maxila rota con p4-m1 derecho y p4-m3 izquierdo; UMPE-



178, mandíbula derecha con p4-m3; UMPE-278D, mandíbula izquierda con p4-m3; UMPE-305a, mandíbula derecha con m1-m2 rotos; UMPE-365, mandíbula derecha con p4-m1; UMPE-346, mandíbula con p4-m2; UMPE-403, mandíbula derecha con incisivo y p4-m2; UMPE-636, mandíbula derecha con p4-m3; UMPE-680, mandíbula izquierda con p4-m1; UMPE-686, mandíbula derecha con p4-m3; UMPE-692, mandíbula izquierda con incisivo y p4-m1; UMPE-710, mandíbula con p4-m3; UMPE-711B, mandíbula izquierda con p4-m2; UMPE-712C, mandíbula izquierda con m1-m3; UMPE-712D, mandíbula izquierda con p4; UMPE-712E, mandíbula derecha con p4-m1; UMPE-715, mandíbula derecha con incisivo y m1; UMPE-716, mandíbula derecha con incisivo y p4-m3; UMPE-717A, mandíbula derecha con p4-m2; UMPE-717B, mandíbula izquierda con p4-m3; UMPE-778, mandíbula izquierda con p4-m3; UMPE-779, mandíbula derecha con m1.

Diagnosis: A diferencia de las otras especies de *Gregorymys*, tiene generalmente un anterostílido o rara vez dos en el p4; es más grande que las otras especies, solo por debajo de *G. veloxikua* y *G. tavenneri*; P4 más corto que el de *G. tavenneri* y *G. veloxikua*, un poco más largo que los de *G. formosus* y *G. curtus*, y más largo que el de las otras especies; p4 más largo que *G. larsoni* y *G. riograndensis*, similar a *G. riggsi* y *G. curtus* y más pequeño que las demás especies; mandíbula menos profunda que *G. veloxikua*, *G. formosus* y *G. curtus*, y más profunda que las demás especies.

Distribución: Oligoceno temprano (Arikareano 1, edad de mamíferos terrestres de Norteamérica), Formación Chilapa, Santiago Yolomécatl, Oaxaca, México.



Tabla 11. Estadística descriptiva de las medidas del cráneo y dentadura superior de *G. mixtecorum*. Datos tomados de Ortiz-Caballero *et al.*, 2020. **n**= tamaño de la muestra, **s.d.**= desviación estándar, **c.f.**= coeficiente de variación, **P4-M3 L**= longitud alveolar de la serie dental P4-M3, **P4 L**= longitud del P4, **P4pr**= anchura del protofofo del P4, **P4me**= anchura del metalofo del P4, **M1 L**= longitud del M1, **M1pr**= anchura del protofofo del M1, **M1me**= anchura del metalofo del M1, **M2 L**= longitud del M2, **M2pr**= anchura del protofofo del M2, **M2me**= anchura del metalofo del M2, **M3 L**= longitud del M3, **M3pr**= anchura del protofofo del M3, **M3me**= anchura del metalofo del M3, **IW**= anchura del I, **M1-M3 L**= longitud de M1-M3, **PWM1**= anchura palatal entre los alvéolos del M1, **BP4**= máxima amplitud maxilar al nivel de los P4.

	n	Rango	Promedio	s.d.	c.f.
P4-M3 L	4	8.92-9.26	8.59	0.24	2.64
P4 L	9	2.13-2.89	2.55	0.27	10.83
P4PR	10	1.48-2.47	2.16	0.28	13.55
P4ME	10	1.98-2.91	2.56	0.29	11.83
M1 L	9	1.63-2.06	1.81	0.17	9.29
M1PR	9	2.52-2.74	2.63	0.06	2.37
M1ME	9	2.32-2.71	2.48	0.09	3.57
M2 L	8	1.49-1.87	1.69	0.15	8.86
M2PR	8	2.42-3.34	2.61	0.35	13.41
M2ME	8	2.18-2.48	2.29	0.06	2.76
M3 L	5	1.47-1.70	1.59	0.07	4.83
M3PR	5	1.47-2.29	2.16	0.15	6.92
M3ME	4	1.77-1.94	1.85	0.08	4.34
M1-M3 L	4	5.10-5.48	5.31	0.27	5.08
PWM1	8	2.57-3.08	2.82	0.22	8.15
BP4	8	8.35-8.49	8.39	0.01	0.16



Tabla 12. Estadística descriptiva de las medidas de la mandíbula y dentadura inferior de *G. mixtecorum*. Datos tomados de Ortiz-Caballero *et al.*, 2020. **n**= tamaño de muestra, **s.d.**= desviación estándar, **c.f.**= coeficiente de variación, **p4-m3 L**= longitud alveolar de la serie p4-m3, **p4 L**= longitud del p4, **p4met**= anchura del metalófidio del p4, **p4hy**= anchura del hypolófidio del p4, **m1 L**= longitud del m1, **m1met**= anchura del metalófidio del m1, **m1hy**= anchura del hypolófidio del m1, **m2 L**= longitud del m2, **m2met**= anchura del metalófidio del m2, **m2hy**= anchura del hypolófidio del m2, **m3 L**= longitud del of m3, **m3met**= anchura del metalófidio del m3, **m3hy**= anchura del hypolófidio del m3, **iW**= anchura del i, **m1-m3 L**= longitud de m1-m3, **dema**= profundidad de la mandíbula a nivel del m1.

	n	Rango	Promedio	s.d.	c.f.
p4-m3 L	10	7.22-8.55	8.17	0.41	5.09
p4 L	18	1.79-2.53	2.18	0.24	11.01
p4met	18	1.24-2.28	1.80	0.23	13.07
p4hy	18	1.82-2.50	2.13	0.19	9.04
m1 L	20	1.38-1.95	1.68	0.15	9.16
m1met	20	1.70-2.66	2.26	0.26	11.58
m1hy	20	1.76-2.78	2.39	0.29	12.25
m2 L	18	1.25-1.84	1.67	0.15	9.44
m2met	18	1.74-2.66	2.32	0.27	11.84
m2hy	18	1.85-2.56	2.28	0.24	10.74
m3 L	10	1.26-1.95	1.59	0.19	12.04
m3met	10	1.70-2.25	1.93	0.18	9.59
m3hy	10	1.36-1.87	1.61	0.16	10.06
iW	3	1.57-1.90	1.76	0.17	9.76
m1-m3 L	10	4.18-5.34	5.02	0.35	7.06
dema	17	5.50-8.45	6.90	0.79	11.29



Descripción comparativa

Cráneo (Figura 13): Las crestas supraorbitales son marcadas como en *G. veloxikua* y *G. formosus*, a diferencia de *G. curtus*, *G. riggsi* y *G. douglassi* en los que son poco evidentes (Wood, 1936; Whalert y Souza, 1988; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018; Calede y Rasmussen, 2020). Se unen posteriormente formando la cresta sagital, que es muy notoria, similar a *G. veloxikua* y *G. formosus*, y contrario de *G. curtus* en donde es baja (Wood, 1936; Whalert y Souza, 1988; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018). La anchura interparietal es amplia, condición típica del género *Gregorymys* (Whalert y Souza, 1988).

El foramen infraorbital se posiciona en la parte baja del rostrum, hundido en la pared rostral, como también ocurre en *G. formosus* y *G. curtus* (Whalert y Souza, 1988). El diastema es cóncavo dorsalmente y se curva hacia los incisivos, al igual que en las otras especies de *Gregorymys* y otros miembros de Entoptychinae (Whalert y Souza, 1988; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018). El paladar se ensancha anteroposteriormente, tal como en otros entoptychines y geomyines (Whalert y Souza, 1988). La anchura del paladar entre los alveolos de los M1 es más pequeña que en *G. veloxikua* y mayor que en las demás especies, aunque es más parecida a la de *G. riggsi*. La amplitud del maxilar a nivel de los P4 es menor que la de *G. veloxikua* y bastante más grande que la de las demás especies del género.

Los forámenes esfenopalatinos son dorsales a los P4, como en *G. veloxikua* (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018), mientras que en *G. formosus* y *G. curtus* son dorsales a la parte anterior del M1, y en *G. riggsi* son dorsales a la unión del P4-M1 (Whalert y Souza, 1988). El foramen óptico se ubica dorsal al M2, al igual que en *G. curtus*, en tanto que en *G. riggsi* es dorsal a la unión del M1-M2, y dorsal al M3 en *G. formosus* (Whalert y Souza, 1988). Los forámenes palatinos dorsales están sobre el M1, tal como en *G. veloxikua*, mientras que en *G. formosus* son dorsales a la unión M2-M3 (Whalert y Souza, 1988). Los forámenes palatinos posteriores se hallan sobre la sutura maxilar-palatino, paralelos al metalofo del M2, al igual que en *G.*



veloxikua, y a diferencia de otras especies de *Gregorymys* en las que se encuentran entre los M1 y los M2 (Whalert y Souza, 1988; Calede y Rasmussen, 2020). Al igual que en *G. formosus*, *G. veloxikua*, *G. riggsi* y *G. tavenneri* la fosa parapterigoide es profunda (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018; Calede y Rasmussen, 2020). El canal esfenopterigoide se halla inmediatamente posterior a la fosa parapterigoide, tal como en *G. formosus* y *G. riggsi* (Whalert y Souza, 1988).

Dentadura superior (Figura 13): La longitud de la serie dental es menor que la de *G. veloxikua* y *G. tavenneri* (Tabla 13), pero mayor que en las demás especies del género. Los molares son más anchos que largos, se comprimen anteroposteriormente, y su tamaño disminuye de adelante hacia atrás. Estas características se presentan también en *G. curtus* y *G. douglassi* (Wood, 1936).

Los incisivos no tienen surco como tampoco lo hay en *G. veloxikua* y *G. curtus*, mientras que en *G. formosus*, *G. riggsi*, *G. riograndensis*, *G. larsoni*, *G. kayi* y *G. douglassi* hay un surco poco profundo (Whalert y Souza, 1988; Flynn *et al.*, 2008; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018). La anchura del incisivo de UMPE-260 es menor que en *G. veloxikua* y similar a *G. formosus*, *G. curtus*, *G. riggsi* y *G. tavenneri* (Tabla 13).

El protofofo del P4 tiene tres cúspides al igual que *G. veloxikua* y *G. riggsi*, y a diferencia de *G. formosus* que solo tiene una y *G. tavenneri* que tiene dos (Wood, 1936; Whalert y Souza, 1988; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018; Calede y Rasmussen, 2020). La cúspide más grande del protofofo es el protocono, al igual que en *G. veloxikua* (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018). El metalofo tiene de tres a cuatro cúspides de tamaño semejante, aunque el hypostilo es un poco más pequeño. El P4 es aproximadamente un 25 % más grande que el M1, como sucede en otras especies de *Gregorymys* (Wood, 1936).

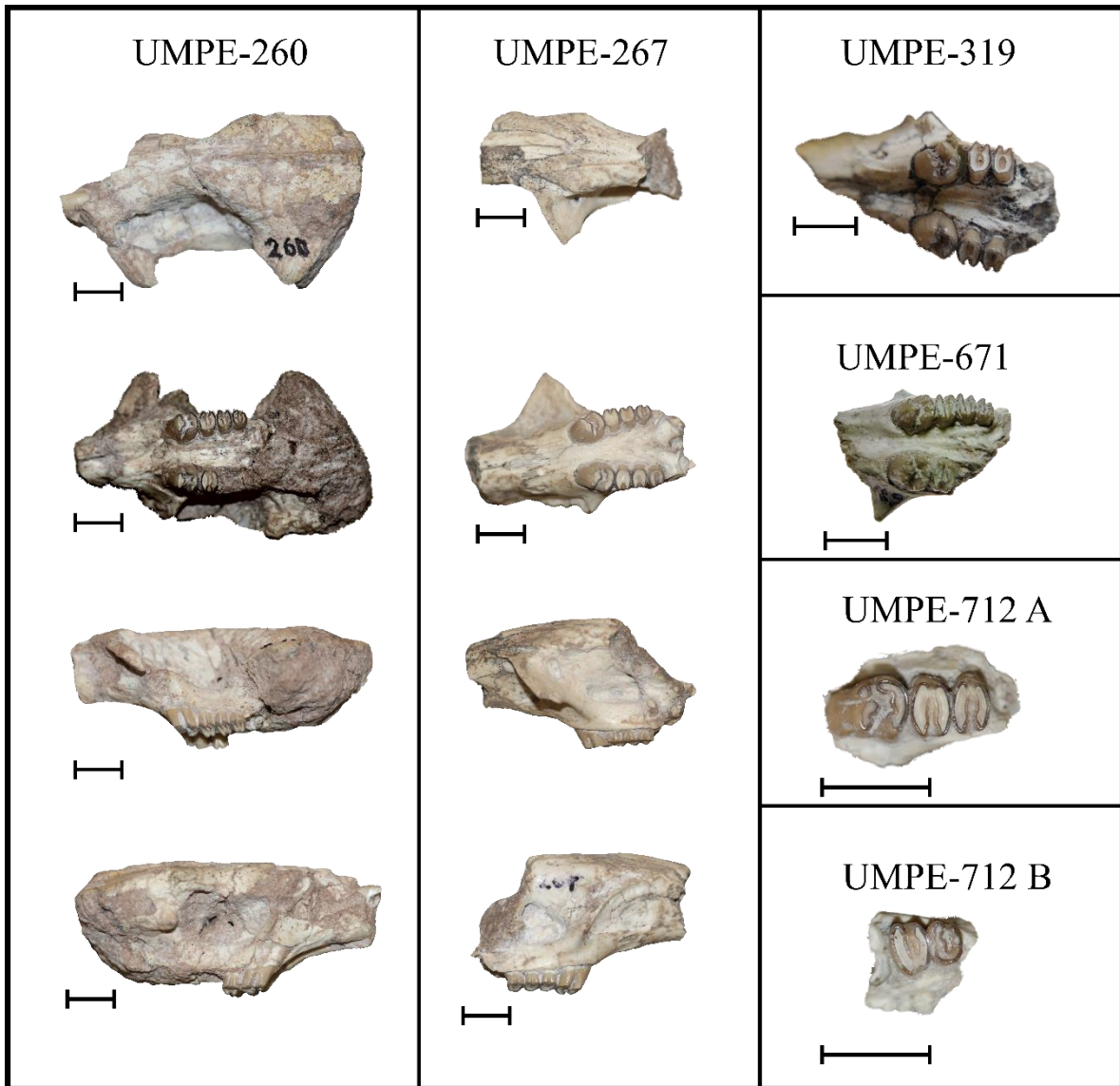


Figura 13. Cráneos, maxilas y dentadura superior de *G. mixtecorum*, vistas dorsal, oclusal y laterales. Todas las escalas representan 5 mm.



Tabla 13. Medidas del cráneo y dentadura superior de especies seleccionadas de *Gregorymys*. **CBL**= longitud condilobasilar, **P4-M3 L**= longitud alveolar de la serie P4-M3, **P4 L**= longitud del P4, **IW**= anchura del I, **DL**= longitud del diastema, **PWM1**= anchura palatal entre los alvéolos de los M1, **BP4**= máxima amplitud maxilar a nivel de los P4, **x**= valor perdido, *****= medido en un solo ejemplar.

Especies	CBL	P4-M3 L	P4 L	IW	DL	PWM1	BP4
<i>G. mixtecorum</i>	32.21*	8.59	2.55	2.1*	x	2.82	8.39
<i>G. veloxikua</i>	45.67	9.88	3.08	2.39	18.27	3.32	9.09
<i>G. tavenneri</i>	x	9.00	3.24	2.00	16.20	x	x
<i>G. formosus</i>	37.80	7.55	2.40	2.00	12.80	2.51	6.50
<i>G. curtus</i>	37.00	8.40	2.40	2.10	13.40	2.20	7.30
<i>G. riograndensis</i>	30.00	6.33	1.66	1.42	9.65	x	x
<i>G. riggsi</i>	31.71	8.18	2.14	2.00	8.60	2.60	6.80
<i>G. douglassi</i>	23.12	7.14	1.93	1.87	7.80	2.30	6.60

En los molares el protolofa tiene tres cúspides y el metalofa cuatro, igual que en *G. veloxikua* (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018). Con el desgaste las cúspides desaparecen, y los lófos se unen comenzando en el lado lingual formando primero una U y después lagos de esmalte centrales, todo esto ocurre en general en todas las especies de *Gregorymys* (Wood, 1936; Flynn *et al.*, 2008).

Mandíbula (Figura 14): La mandíbula es robusta al igual que en *G. veloxikua*, *G. formosus*, *G. curtus* y *G. tavenneri* (Whalert y Souza, 1988; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018; Calede y Rasmussen, 2020). La profundidad de la mandíbula al nivel del m1 es parecida a la de *G. curtus* y más pequeña que en *G. formosus* y *G. veloxikua* (Tabla 14). En la mayoría de los ejemplares se observa parte del proceso coronoides, que comienza a nivel de la unión m1-m2.



La cresta masetérica ventral está bien desarrollada, como ocurre en *G. veloxikua*, *G. formosus*, *G. douglassi* y *G. tavenneri* (Whalert y Souza, 1988; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018; Calede y Rasmussen, 2020). La fosa masetérica es profunda al igual que en *G. riggsi* y *G. tavenneri* (Wood, 1936; Calede y Rasmussen, 2020). El foramen mentoniano se halla en posición ventral al diastema, anterior al p4, similar a *G. larsoni* y *G. veloxikua* (Munthe, 1977; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018).

Dentadura inferior (Figura 14): La anchura de los incisivos se parece a la de *G. curtus*, y es menor que la de *G. veloxikua*, *G. tavenneri*, *G. kayi* y *G. riggsi* (Tabla 14). La longitud del diastema es mayor que las demás especies de *Gregorymys* excepto por *G. veloxikua* y *G. tavenneri*, y sucede lo mismo con la longitud de la serie dental (Tabla 14).

Nuevamente el tamaño de los molares disminuye de adelante hacia atrás y son más anchos que largos, tal como ocurre en los molares superiores. Estas condiciones son comunes en las especies de *Gregorymys* (Wood, 1936).

El p4 es aproximadamente un 30 % más grande que el m1. Tiene tres cúspides en el metalófido, de las cuales el metacónido es la de mayor tamaño y el protocónido y protostílido son de tamaño semejante. Los p4 tienen uno o dos anterostílicos, mientras que *G. veloxikua* tiene de dos a cuatro, *G. curtus* tiene tres grandes y dos pequeños, y *G. riggsi*, así como *G. larsoni* tienen tres (Wood, 1936; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018). El hypolófido, el entocónido e hypoconido son de tamaño similar y más grandes que el hypostílido.

Los molares tienen tres cúspides tanto en el metalófido como en el hypolófido, además de un cingúlido anterolabial entre el protoconido y el protostílido, que se va conectando con esas cúspides conforme avanza el desgaste. El protostílido está más distal que en *G. curtus*, y el cingúlido anterolabial se destaca más que en *G. curtus*, *G. veloxikua* o *G. larsoni*.

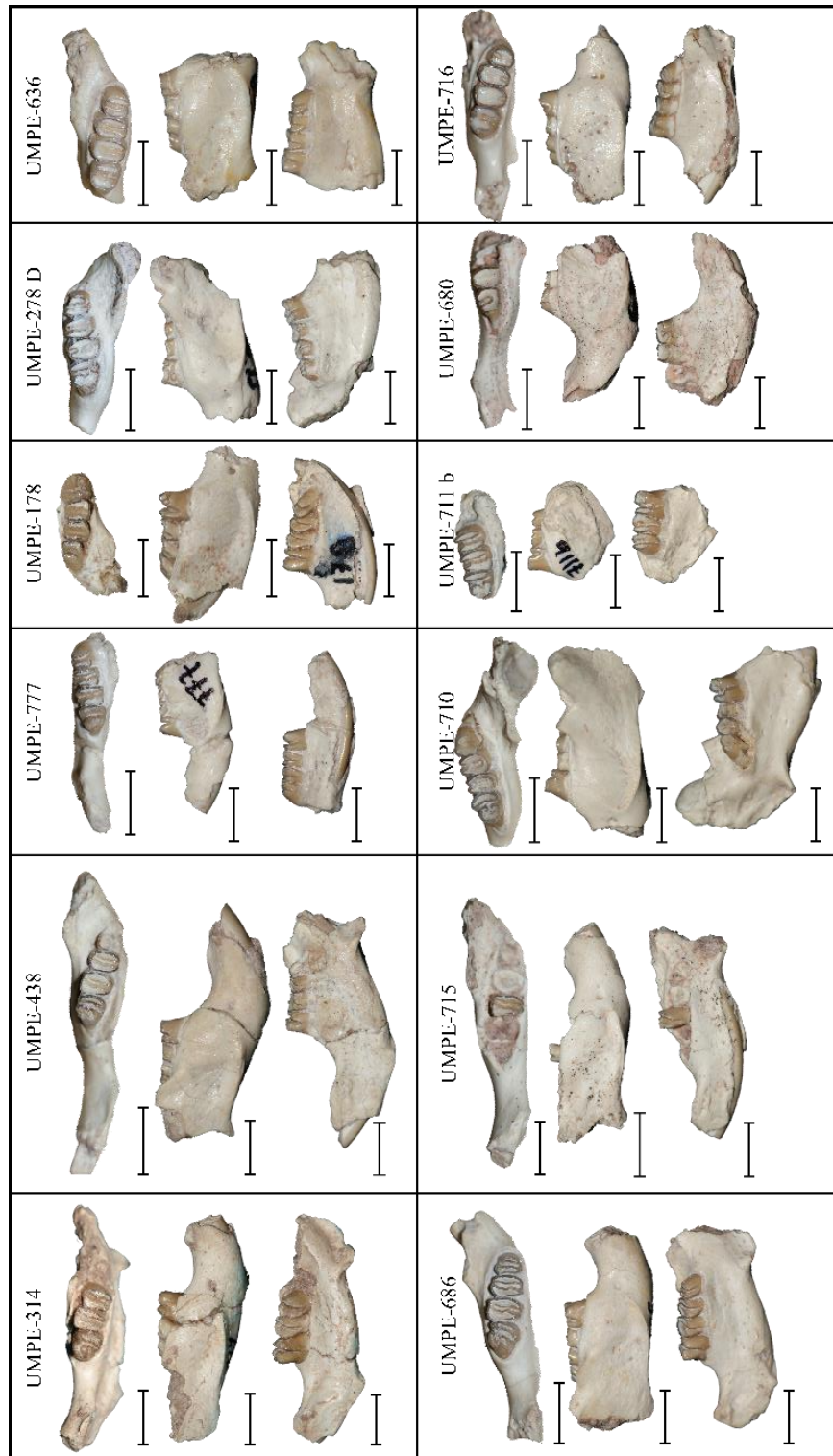


Figura 14. Mandíbulas y dentadura inferior de *G. mixtecorum*. vistas oclusal, labial y lingual. Todas las escalas representan 5 mm.



Tabla 14. Medidas de la mandíbula dentadura inferior de especies seleccionadas de *Gregorymys*. **p4-m3 L**= longitud alveolar de la serie p4-m3, **p4 L**= longitud del p4, **iW**= anchura del i, **dl**= longitud del diastema, **dema**= profundidad de la mandíbula a nivel del m1, **x**= valor perdido, *****= medido en un solo ejemplar.

Especies	p4-m3 L	p4 L	iW	dl	dema
<i>G. mixtecorum</i>	8.17	2.18	1.76	8.28*	6.90
<i>G. veloxikua</i>	9.73	2.87	2.40	10.89	8.35
<i>G. tavenneri</i>	9.35	2.37	2.10	10.00	4.40
<i>G. formosus</i>	7.32	2.30	x	7.00	7.30
<i>G. curtus</i>	7.60	2.19	1.75	6.70	7.00
<i>G. riograndensis</i>	6.12	1.81	1.16	5.00	5.16
<i>G. riggsi</i>	6.82	2.18	1.96	5.05	5.05
<i>G. kayi</i>	7.80	2.37	1.99	5.10	5.10
<i>G. larsoni</i>	6.60	1.52	1.53	3.17	4.62

Al igual que en los molares superiores, al desgastarse se forma una U entre los dos lofos para posteriormente dejar un lago de esmalte central, y a diferencia de los molares superiores el desgaste comienza primero en el lado labial.

Tanto los molares superiores como inferiores tienen coronas mesodontas, con esmalte ondulado en su base, tal como ocurre en otras especies de *Gregorymys* (Flynn *et al.*, 2008).

7.5 Análisis filogenético

7.5.1 Análisis 1, solo con especies de *Gregorymys*

Con base en la matriz de caracteres (Tabla 15), donde se incluyó a nueve especies de *Gregorymys*, se obtuvo un solo árbol más parsimonioso de 94.784 pasos, con índice de consistencia de 0.751 e índice de retención de 0.722 (Figura 15).



Tabla 15. Matriz de caracteres generada para el análisis filogenético de especies seleccionadas de *Gregorymys*. ?= carácter inobservable, []= presencia de varios estados

Taxones / Caracteres	C0 p4-m3L	C1 iW/P4-M3L	C2 dl/P4-M3L	C3 dema/P4-M3L	C4 P4-M3L	C5 IW/P4-M3L	C6 DL/P4-M3L	C7 CBL/P4-M3L	C8 PWM1/P4-M3L
Florentiamyidae	8.500	0.166	1.261	0.964	8.400	0.190	1.900	5.523	0.523
<i>Tenudomys</i>	6.000	0.153	0.793	0.810	5.800	?	?	?	0.706
Geomyinae	7.400-15.580	0.265-0.327	0.841-1.000	0.763-1.309	5.500-17.580	0.275-0.363	1.313-2.000	3.412-5.163	0.170-0.363
Heteromyidae	3.500-4.900	0.140	0.800	0.800	3.340-5.000	0.180	1.438	6.000	1.880-1.920
<i>Gregorymys formosus</i>	7.300	0.231	0.927	0.966	7.550	0.264	1.695	5.000	0.332
<i>G. curtus</i>	7.600	0.208	0.797	0.833	8.400	0.250	1.595	4.400	0.261
<i>G. riggsi</i>	6.800	0.239	0.617	0.617	8.180	0.244	1.051	4.889	0.317
<i>G. douglassi</i>	?	?	?	?	7.140	0.261	1.092	?	0.322
<i>G. riograndensis</i>	6.100	0.183	0.789	0.815	6.330	0.224	1.524	4.739	?
<i>G. kayi</i>	7.800	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>G. larsoni</i>	6.600	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>G. veloxikua</i>	9.700	0.243	1.103	0.845	9.880	0.240	1.849	4.622	0.336
<i>G. mixtecorum</i>	8.171	0.204	0.963	0.803	8.595	0.244	?	3.749	0.328
Taxones / Caracteres	C9 dema/p4-m3L	C10 dl/p4-m3L	C11 iW/p4-m3L	C12 cusp metacono P4	C13 cusp metafo molares	C14 surco incisivo superior	C15 cusp accesoria protostfido	C16 cusp cíngulo anterior	C17 cresta supraorbital
Florentiamyidae	0.952	1.247	0.164	0	0	0	0	0	[01]
<i>Tenudomys</i>	0.783	0.766	0.148	0	2	?	0	0	0
Geomyinae	0.861-0.972	0.743-0.910	0.243-0.299	0	0	[01]	0	0	[01]
Heteromyidae	1.142	1.142	0.200	0	0	[01]	0	0	[01]
<i>G. formosus</i>	1.000	0.958	0.239	1	?	1	0	1	2
<i>G. curtus</i>	0.921	0.881	0.230	?	?	0	0	1	0
<i>G. riggsi</i>	0.742	0.742	0.288	1	1	1	0	1	1
<i>G. douglassi</i>	?	?	?	?	?	1	0	1	0
<i>G. riograndensis</i>	0.845	0.819	0.190	1	0	0	0	1	0
<i>G. kayi</i>	0.653	0.653	0.255	?	?	?	0	1	?
<i>G. larsoni</i>	0.700	0.480	0.231	?	?	?	0	1	?
<i>G. veloxikua</i>	0.860	1.122	0.247	1	1	0	1	1	2
<i>G. mixtecorum</i>	0.844	1.013	0.215	[01]	[01]	0	1	1	2



Taxones / Caracteres	C18 prof fosa parapterigoide	C19 pos forám esfenopalatinos	C20 margen ext incisivo inferior	C21 hipsodoncia	C22 forma diastema superior	C23 tamaño forámen óptico	C24 esmalte base molares	C25 p4 respecto a m1	C26 P4 respecto a M1
Florentiamyidae	0	0	0	0	0	0	0	[01]	[01]
<i>Tenudomys</i>	1	3	0	0	?	1	0	0	0
Geomyinae	2	0	1	[23]	2	1	0	1	1
Heteromyidae	0	1	0	[012]	0	[01]	0	0	[01]
<i>Gregorymys</i> <i>formosus</i>	2	0	?	1	1	1	1	1	1
<i>G. curtus</i>	0	0	?	1	1	1	1	1	1
<i>G. riggsi</i>	0	1	?	1	1	1	1	1	1
<i>G. douglassi</i>	?	?	?	1	1	?	1	1	1
<i>G. riograndensis</i>	?	?	0	1	1	?	1	1	1
<i>G. kayi</i>	?	?	1	1	?	?	1	1	1
<i>G. larsoni</i>	?	?	1	1	?	?	1	1	1
<i>G. veloxikua</i>	2	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>G. mixtecorum</i>	2	0	0	1	1	?	1	1	1
Taxones / Caracteres	C27 anterostíldos p4	C28 crestas sagital y lambdoidal	C29 perforación rostral	C30 paladar estrecho y estriado	C31 forámenes incisivos	C32 posición fisura alar anterior	C33 foramen estapedial	C34 fosa mandibular	C35 raíces de los incisivos
Florentiamyidae	0	0	0	0	0	0	0	0	?
<i>Tenudomys</i>	0	0	0	0	0	0	?	0	?
Geomyinae	0	[01]	0	1	1	1	1	1	[01]
Heteromyidae	0	0	1	0	0	0	[02]	0	?
<i>G. formosus</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>G. curtus</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>G. riggsi</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>G. douglassi</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>G. riograndensis</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>G. kayi</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>G. larsoni</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>G. veloxikua</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>G. mixtecorum</i>	1	1	0	0	?	?	?	?	1



Taxones / Caracteres	C36 caída diastema vista lateral	C37 canal esfenopterigoide	C38 pos. forámenes etmoides	C39 protu. anterior fosa glenoidea	C40 anchura interparietal	C41 origen muscul. temporal	C42 posición narinas externas	C43 proceso medial de la bula	C44 posición foramen óptico
Florentiamyidae	0	0	1	0	0	2	0	0	0
<i>Tenudomys</i>	0	?	0	?	?	?	?	?	0
Geomyinae	1	1	2	2	1	0	1	0	[34]
Heteromyidae	0	1	[12]	1	0	[12]	0	[01]	[012]
<i>Gregorymys formosus</i>	1	1	2	2	1	0	1	1	1
<i>G. curtus</i>	1	1	2	2	1	0	1	1	3
<i>G. riggsi</i>	1	?	0	?	?	?	?	?	4
<i>G. douglassi</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>G. riograndensis</i>	1	?	?	?	1	0	1	?	?
<i>G. kayi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>G. larsoni</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>G. veloxikua</i>	1	1	1	?	1	0	1	1	4
<i>G. mixtecorum</i>	1	1	?	?	1	?	?	?	3

Taxones / Caracteres	C45 L_foramen incisivo/L_diastema	C46 fisura alar posterior	C47 pos. foramen postglenoideo	C48 no. anterosfíldos p4	C49 forma del rostrum	C50 unión de lofos molares inferiores	C51 tamaño protofalo de M3	C52 cúspides en protofalo de P4	C53 fusión lofos superiores
Florentiamyidae	[12]	0	0	0	?	?	?	?	?
<i>Tenudomys</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?
Geomyinae	0	[12]	2	0	?	?	?	?	?
Heteromyidae	[12]	2	2	0	?	?	?	?	?
<i>G. formosus</i>	[12]	1	1	?	0	1	0	0	0
<i>G. curtus</i>	[12]	1	1	3	0	1	0	0	0
<i>G. riggsi</i>	[12]	1	1	3	0	1	0	0	0
<i>G. douglassi</i>	?	?	?	?	0	1	0	0	0
<i>G. riograndensis</i>	?	?	?	3	0	1	0	0	0
<i>G. kayi</i>	?	?	?	?	0	1	0	0	0
<i>G. larsoni</i>	?	?	?	3	0	1	0	0	0
<i>G. veloxikua</i>	[12]	1	1	3	0	1	0	0	0
<i>G. mixtecorum</i>	?	1	1	[12]	0	1	0	0	0



Taxones / Caracteres	C54 proceso posteromedial metaconido en m1 y m2	C55 desarrollo tractos dentina	C56 surco central incisivos superiores
Florentiamyidae	?	?	?
<i>Tenudomys</i>	?	?	?
Geomyinae	?	1	?
Heteromyidae	?	?	?
<i>Gregorymys formosus</i>	0	0	0
<i>G. curtus</i>	0	0	0
<i>G. riggsi</i>	0	0	0
<i>G. douglassi</i>	0	0	0
<i>G. riograndensis</i>	0	0	0
<i>G. kayi</i>	0	0	0
<i>G. larsoni</i>	0	0	0
<i>G. veloxikua</i>	0	0	0
<i>G. mixtecorum</i>	0	0	0

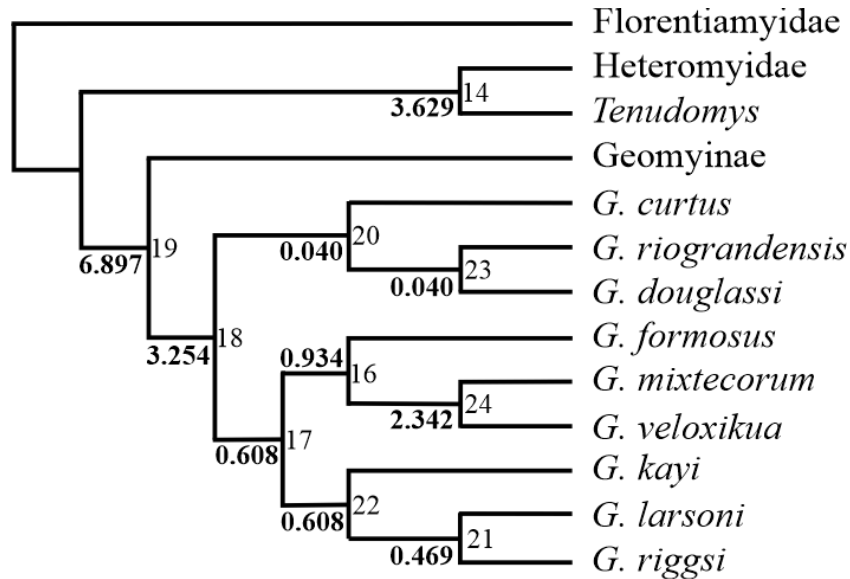


Figura 15. Cladograma resultante del análisis de las relaciones de *Gregorymys*. 94.784 pasos, índice de consistencia= 0.751, índice de retención= 0.722. Cifra a la izquierda del nodo, en negritas= valor del soporte de Bremer; cifra a la derecha del nodo= número de nodo.



En la Tabla 16 se encuentra el desglose de las sinapomorfias y autapomorfias que definen a los nodos. Tenemos que la familia Geomyidae se delimita por 14 sinapomorfias relacionadas a características craneales y mandibulares (nodo 19). A su vez, este grupo se subdivide en dos clados donde Geomyinae (nodo 10) tiene 12 autapomorfias, mientras que todas las especies de *Gregorymys* (nodo 18) se encuentran en un solo grupo con siete sinapomorfias (nodo 18), de las que cinco son características dentales y dos son craneales.

Dentro de *Gregorymys* hay tres grupos. 1) El primer grupo (nodo 20) con solo una sinapomorfia, contiene a *G. curtus*, *G. riograndensis* y *G. douglassi*. 2) En el segundo grupo (nodo 16) se encuentran *G. formosus*, *G. mixtecorum* y *G. veloxikua*, con cinco sinapomorfias, de las que tres tienen que ver con las proporciones de la longitud del diastema y longitud dental superiores e inferiores, y las otras dos son características craneales. Finalmente, 3) el tercer grupo (nodo 22) está formado por *G. kayi*, *G. larsoni* y *G. riggsi*, que comparten tres sinapomorfias, todas ellas de la mandíbula y los incisivos inferiores.

Las especies de Oaxaca *G. mixtecorum* y *G. veloxikua* resultaron ser especies hermanas (nodo 24), basado en siete sinapomorfias, todas son caracteres continuos que tienen que ver con la longitud de las series dentales superior e inferior, las proporciones de la anchura de los incisivos, la longitud condilobasilar y del diastema inferior, así como la posición de los forámenes esfenopalatinos y las crestas sagital y lambdoidea. Hay siete autapomorfias que definen a *G. mixtecorum*, las cuales tienen que ver con proporciones de los incisivos, la profundidad de la mandíbula, el tamaño del cráneo y el número de anterostílicos en el p4.

El soporte de Bremer (Figura 15, números en negritas) muestra que las ramas mejor soportadas son: la que une a *Tenudomys* y Heteromyidae (B= 3.629), la que incluye a todos los representantes de la familia Geomyidae (B= 6.897), la que reúne a los miembros del género *Gregorymys* (3.254), y la que une a *G. veloxikua* y *G. mixtecorum* (B= 2.342).



Tabla 16. Número de nodos y de caracteres del cladograma de las especies de *Gregorymys*, con las sinapomorfias/autapomorfias que los definen.

Nodo	Carácter	Sinapomorfia/Autapomorfia
14	C0	p4-m3 longitud: 7.400 - 7.600 → 6.000
	C1	Anchura i/P4-M3 longitud: 0.166 → 0.153
	C3	Profundidad de la mandíbula/P4-M3 longitud: 0.815 - 0.833 → 0.810
	C4	P4-M3 longitud: 8.180 → 5.800
	C8	Anchura palatal/P4-M3 longitud: 0.523 → 0.706
19	C1	Anchura i/P4-M3 longitud: 0.166 → 0.208 - 0.231
	C5	Anchura I/P4-M3 longitud: 0.190 → 0.244 - 0.250
	C7	Longitud condilobasilar/P4-M3 longitud: 5.523 → 4.889 - 5.163
	C8	Anchura palatal/P4-M3 longitud: 0.523 → 0.322 - 0.363
	C11	Anchura i/p4-m3 longitud: 0.164 - 0.200 → 0.230 - 0.239
	C21	Hipsodontia de los molares: 0 (braquiodontos) → 1 (mesodontos)
	C22	Forma del diastema superior: 0 (aplanado) → 1 (curvo)
	C31	Forámenes incisivos: 0 (no muy reducidos) → 1 (muy reducidos)
	C32	Posición de la fisura alar anterior: 0 (no dorsal a los molares posteriores) → 1 (dorsal a los molares posteriores)
	C36	Inclinación del diastema en vista lateral: 0 (no inclinado anteriormente) → 1 (fuertemente inclinado anteriormente)
C40	Anchura interparietal: 0 (Amplia, o constreñida por la inflación bular) → 1 (angosta, sin relación con la inflación bular)	
C41	Origen de la musculatura temporal: 1, 2 (restringida lateralmente o restringida muy lejos lateralmente) → 0 (alcanza la línea media, o casi)	



	C42	Posición de las narinas externas: 0 (proyectadas significativamente en frente del incisivo superior) → 1 (coincidente con el incisivo en plano transversal)
	C44	Posición del foramen óptico: 0 (posterodorsal al M3) → 3 (dorsal al M2)
18	C12	Número de cúspides en el metacono del P4: 0 (tres) → 1 (cuatro)
	C16	Cúspide cingular anteroexterna en los molares inferiores: 0 (presente) → 1 (ausente)
	C24	Base de esmalte sobre los molares: 0 (no ondulado) → 1 (ondulado)
	C27	Anterostílicos en el p4: 0 (ausentes) → 1 (presentes)
	C43	Procesos mediales de las bulas: 0 (no se unen) → 1 (se unen)
	C47	Foramen postglenoideo: 2 (entre los huesos y continuo con la fisura alar anterior) → 1 (en el hueso escamoso y otro entre el escamoso y el periotico)
20	C7	Longitud condilobasilar/P4-M3 longitud: 4.889 → 4.739
23	C4	P4-M3 longitud: 8.180 → 7.140
17	C13	Número de cúspides en el metalofo de los molares: 0 (tres) → 1 (cuatro)
	C17	Crestas supraorbitales/borde: 0 (ausente) → 1 (presente pero débil)
16	C2	Longitud del diastema inferior/P4-M3 longitud: 0.797 - 0.841 → 0.91 - 0.927
	C6	Longitud del diastema superior/P4-M3 longitud: 1.524 - 1.595 → 1.695
	C10	Longitud del diastema inferior/p4-m3 longitud: 0.881 - 0.910 → 0.958
	C17	Crestas supraorbitales/borde: 1(débil) → 2 (fuerte)
	C18	Profundidad de la fosa parapterigoide: 0 (somera) → 2 (profunda)



22	C9	Profundidad de la mandíbula/p4-m3 longitud: 0.860 - 0.921 → 0.700 - 0.742
	C10	Longitud del diastema inferior/p4-m3 longitud: 0.881 - 0.910 → 0.653 - 0.742
	C20	Forma del margen externo de los incisivos inferiores: 0 (redondeado) → 1 (aplanado)
24	C0	p4-m3 longitud: 7.40 - 7.60 → 8.170
	C4	P4-M3 longitud: 8.180 → 9.090
	C5	Anchura del incisivo superior/P4-M3 longitud: 0.244 - 0.250 → 0.240
	C7	Longitud condilobasilar/P4-M3 longitud: 4.889 → 4.622
	C10	Longitud del diastema inferior/p4-m3 longitud: 0.958 → 1.012
	C19	Posición del foramen esfenopalatino: 0 (dorsal al M1) → 2 (dorsal al P4)
	C28	Crestas sagital y lambdoidea: 0 (débiles) → 1 (marcadas)
21	C0	p4-m3 longitud: 7.400 - 7.600 → 6.800
Heteromyidae	C0	p4-m3 longitud: 6.000 → 3.500 - 4.900
	C1	Anchura del incisivo inferior/P4-M3 longitud: 0.153 → 0.140
	C3	Profundidad de la mandíbula/P4-M3 longitud: 0.810 → 0.800
	C4	P4-M3 longitud: 5.800 → 3.340 - 5.000
	C8	Anchura palatal/P4-M3 longitud: 0.706 → 1.880 - 1.920
	C9	Profundidad de la mandíbula/p4-m3 longitud: 0.861 - 0.952 → 1.142
	C29	Perforación rostral: 0 (ausente) → 1 (presente)
Tenudomys	C2	Longitud del diastema inferior/P4-M3 longitud: 0.800 → 0.793
	C9	Profundidad de la mandíbula/p4-m3 longitud: 0.861 -



		0.952 → 0.783
	C10	Longitud del diastema inferior/p4-m3 longitud: 0.881 - 1.142 → 0.766
	C11	Anchura del incisivo inferior/p4-m3 longitud: 0.164 - 0.200 → 0.148
	C13	Número de cúspides en el metalofo de los molares: 0 (tres) → 2 (dos)
	C18	Profundidad de la fosa parapterigoide: 0 (somera) → 1 (moderada)
	C38	Foramen etmoide: 1 (en la unión M3/M2), 2 (media o anterior al M2) → 0 (dorsal al M3)
Geomyinae	C1	Anchura del incisivo inferior/P4-M3 longitud: 0.208 - 0.231 → 0.265-0.327
	C5	Anchura del incisivo superior/P4-M3 longitud: 0.244 - 0.250 → 0.275 - 0.363
	C11	Anchura del incisivo inferior/p4-m3 longitud: 0.230 - 0.239 → 0.243 - 0.299
	C18	Profundidad de la fosa parapterigoide: 0 (somera) → 2 (profunda)
	C20	Forma del margen externo de los incisivos inferiores: 0 (redondeada) → 1 (aplanada)
	C21	Hipsodoncia de los molares: 1 (mesodontos) → 2, 3 (hipsodontos o hipselodontos)
	C22	Forma del diastema superior: 1 (curvo) → 2 (fuertemente curvo)
	C30	Surco del paladar estrecho: 0 (ausente) → 1 (presente)
	C33	Foramen estapedial: 0 (presente) → 1 (fosa)
	C34	Fosa mandibular: 0 ausente → 1 (presente)
	C35	Raíces de los incisivos: 0 (no extendidas) → 1 (extendidas)
	C45	Longitud del foramen incisivo/longitud diastemal): 1, 2 (0.20 - 0.40 o 0.10 - 0.19) → 0 (> 0.40)



<i>Gregorymys curtus</i>	C4	P4-M3 longitud: 8.180 → 8.400
	C7	Longitud condilobasilar/P4-M3 longitud: 4.739 → 4.400
	C8	Anchura palatal/P4-M3 longitud: 0.322 → 0.261
<i>Gregorymys riograndensis</i>	C4	P4-M3 longitud: 7.140 → 6.33
	C5	Anchura del incisivo superior/P4-M3 longitud: 0.244 - 0.250 → 0.224
<i>Gregorymys douglassi</i>	C5	Anchura del incisivo superior/P4-M3 longitud: 0.244 - 0.250 → 0.261
	C6	Longitud del diastema superior/P4-M3 longitud: 1.524 → 1.092
	C14	Surcos en los incisivos superiores: 0 ausentes → 1 (presentes)
<i>Gregorymys formosus</i>	C0	p4-m3 longitud: 7.400 - 7.600 → 7.300
	C3	Profundidad de la mandíbula/P4-M3 longitud: 0.815 - 0.845 → 0.966
	C4	P4-M3 longitud: 8.180 → 7.550
	C5	Anchura del incisivo superior/P4-M3 longitud: 0.244 - 0.250 → 0.264
	C7	Longitud condilobasilar/P4-M3 longitud: 4.889 → 5.000
	C9	Profundidad de la mandíbula/p4-m3 longitud: 0.860 - 0.921 → 1.000
	C44	Posición del foramen óptico: 3,4 (dorsal al M2 o dorsal a la unión M1-M2) → 1 (dorsal al M3)
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	C1	Anchura del incisivo inferior/P4-M3 longitud: 0.231 → 0.193
	C3	Profundidad de la mandíbula/P4-M3 longitud: 0.815 - 0.845 → 0.759
	C5	Anchura del incisivo superior/P4-M3 longitud: 0.240 → 0.231
	C8	Anchura palatal/P4-M3 longitud: 0.322 - 0.332 → 0.300



	C7	Longitud condilobasilar/P4-M3 longitud: 4.622 → 3.543
	C9	Profundidad de la mandíbula/p4-m3 longitud: 0.860 → 0.844
	C11	Anchura del incisivo inferior/p4-m3 longitud: 0.239 → 0.215
<i>Gregorymys veloxikua</i>	C0	p4-m3 longitud: 8.170 → 9.700
	C1	Anchura del incisivo inferior/P4-M3 longitud: 0.231 → 0.243
	C2	Longitud diastemal inferior/P4-M3 longitud: 0.910 - 0.917 → 1.103
	C4	P4-M3 longitud: 9.090 → 9.880
	C8	Anchura palatal/P4-M3 longitud: 0.322 - 0.332 → 0.336
	C10	Longitud distemal inferior/p4-m3 longitud: 1.012 → 1.122
	C11	Anchura del incisivo inferior/p4-m3 longitud: 0.239 → 0.247
	C15	Cúspide accesoria en el protostílido: 0 (ausente) → 1 (presente)
C44	Posición del foramen óptico: 3 (dorsal al M2) → 4 (dorsal a la unión del M1-M2)	
<i>Gregorymys kayi</i>	C0	p4-m3 longitud: 7.400 - 7.600 → 7.800
	C9	Profundidad de la mandíbula/p4-m3 longitud: 0.700 - 0.742 → 0.653
<i>Gregorymys larsoni</i>	C0	p4-m3 longitud: 6.800 → 6.600
	C10	Longitud diastemal inferior/p4-m3 longitud: 0.653 - 0.742 → 0.480
	C11	Anchura del incisivo inferior/p4-m3 longitud: 0.239 - 0.255 → 0.231
<i>Gregorymys riggsi</i>	C11	Anchura del incisivo inferior/p4-m3 longitud: 0.239 - 0.255 → 0.288



7.5.2 Análisis 2. Con diez especies de *Gregorymys* y representantes de los géneros hermanos

Se caracterizaron y agregaron al análisis dos representantes de cada uno de los tres géneros hermanos *Entoptychus*, *Pleurolicus* y *Ziamys*, así como la especie más recientemente descrita *Gregorymys tavenneri* (Tabla 17). Se obtuvo un solo árbol más parsimonioso de 128.036 pasos, con índice consistencia de 0.619 e índice de retención de 0.643 (Figura 16).

Tabla 17. Especies y caracteres agregados a la matriz para el análisis filogenético de especies seleccionadas del género *Gregorymys* y la subfamilia Entoptychinae. ?= carácter inobservable, []= presencia de varios estados

Taxones / Caracteres	C0 p4-m3L	C1 iW/P4-M3L	C2 dl/P4-M3L	C3 dema/P4-M3L	C4 P4-M3L	C5 IW/P4-M3L	C6 DL/P4-M3L	C7 CBL/P4-M3L	C8 PWMl/P4-M3L
<i>Pleurolicus sulcifrons</i>	?	?	?	?	7.470	0.196	1.538	4.170	0.401
<i>P. rensbergeri</i>	6.930	0.184	0.985	0.434	7.050	0.177	1.560	5.007	?
<i>Entoptychus cavifrons</i>	?	?	?	?	5.837	0.260	1.787	5.699	0.274
<i>E. individens</i>	9.300	0.260	?	0.690	10.000	0.300	1.780	4.940	?
<i>Ziamys tedfordi</i>	?	0.271	?	?	6.272	0.330	?	?	?
<i>Z. hugeni</i>	5.500	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Gregorymys tavenneri</i>	9.350	0.233	1.111	0.488	9.000	0.222	1.800	?	?
Taxones / Caracteres	C9 dema/p4-m3L	C10 dl/p4-m3L	C11 iW/p4-m3L	C12 cusp metacono P4	C13 cusp metalofo molares	C14 surco incisivo superior	C15 cusp accesoria protostifido	C16 cusp cíngulo anterior	C17 cresta supraorbital
<i>P. sulcifrons</i>	?	?	?	0	?	1	?	0	[12]



<i>P. rensbergeri</i>	0.441	1.002	0.187	1	0	0	?	?	1
<i>E. cavifrons</i>	?	?	?	?	1	1	0	0	2
<i>E. individens</i>	0.741	?	0.279	0	0	0	?	?	?
<i>Z. tedfordi</i>	?	?	?	?	?	1	?	?	?
<i>Z. hugeni</i>	?	?	0.272	?	?	1	?	?	?
<i>G. tavenneri</i>	0.470	1.069	0.224	0	0	0	?	?	?

Taxones / Caracteres	C18 prof fosa parapterigoide	C19 pos forám esfenopalatinos	C20 margen ext incisivo inferior	C21 hipsodondia	C22 forma diastema superior	C23 tamaño forámen óptico	C24 esmalte base molares	C25 p4 respecto a m1	C26 P4 respecto a M1
<i>P. sulcifrons</i>	?	?	0	[12]	1	?	1	0	1
<i>P. rensbergeri</i>	?	0	?	1	0	?	0	?	?
<i>E. cavifrons</i>	?	?	0	2	1	?	1	1	1
<i>E. individens</i>	?	?	?	3	1	?	1	V	?
<i>Z. tedfordi</i>	?	?	?	0	2	?	?	?	1
<i>Z. hugeni</i>	?	?	?	1	?	?	0	?	?
<i>G. tavenneri</i>	?	?	?	2	1	?	1	?	1

Taxones / Caracteres	C27 anterostíldos p4	C28 crestas sagital y lambdoidal	C29 perforación rostral	C30 paladar estrecho y estriado	C31 forámenes incisivos	C32 posición fisura alar anterior	C33 foramen estapedial	C34 fosa mandibular	C35 raíces de los incisivos
<i>P. sulcifrons</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	1
<i>P. rensbergeri</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>E. cavifrons</i>	1	1	?	?	?	?	?	?	0
<i>E. individens</i>	1	1	?	?	?	?	?	?	0
<i>Z. tedfordi</i>	?	?	0	0	?	?	?	?	1
<i>Z. hugeni</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>G. tavenneri</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	1

Taxones / Caracteres	C36 caída diastema vista lateral	C37 canal esfenopterigoide	C38 pos. forámenes etmoides	C39 protu. anterior fosa glenoidea	C40 anchura interparietal	C41 origen muscul. temporal	C42 posición narinas externas	C43 proceso medial de la bula	C44 posición foramen óptico
<i>P. sulcifrons</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	3
<i>P. rensbergeri</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>E. cavifrons</i>	?	?	?	?	1	?	1	[01]	?



<i>E. individens</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Z. tedfordi</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Z. hugeni</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>G. tavenneri</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?
Taxones / Caracteres	C45 L_foramen incisivo/L_diaistema	C46 fisura alar posterior	C47 pos. foramen postglenoideo	C48 no. anteroestílicos p4	C49 forma del rostrum	C50 unión de lofos molares inferiores	C51 tamaño protofalo del M3	C52 cúspides en protofalo de P4	C53 fusión lofos superiores
<i>P. sulcifrons</i>	?	?	?	?	0	?	1	0	0
<i>P. rensbergeri</i>	?	?	?	?	0	?	1	0	0
<i>E. cavifrons</i>	?	?	0	?	1	1	1	0	0
<i>E. individens</i>	?	?	?	?	1	1	1	0	0
<i>Z. tedfordi</i>	?	?	?	?	0	1	?	1	1
<i>Z. hugeni</i>	?	?	?	?	0	1	?	1	1
<i>G. tavenneri</i>	?	?	?	?	0	1	0	0	0
Taxones / Caracteres	C54 proceso posteromedial metaconito en m1 y m2	C55 desarrollo tractos dentina	C56 surco central incisivos superiores						
<i>P. sulcifrons</i>	0	0	0						
<i>P. rensbergeri</i>	0	0	0						
<i>E. cavifrons</i>	1	1	0						
<i>E. individens</i>	1	1	0						
<i>Z. tedfordi</i>	0	0	1						
<i>Z. hugeni</i>	0	0	1						
<i>G. tavenneri</i>	0	0	0						

Las dos especies de *Entoptychus* formaron un grupo con las especies de *Gregorymys*, soportado con un valor de Bremer de 2.124 (Figura 16, nodo 32). La agrupación se dio con base en seis caracteres discretos (Tabla 18, nodo 32): cuatro cúspides en el metacono del P4 (C12), la presencia de la cúspide cingular anteroexterna en los molares inferiores (C16), la presencia de anteroestílicos en el p4 (C27), la unión del proceso medial de la bula (C43), la posición del foramen postglenoideo (C47), y la presencia de tres o más anteroestílicos en el p4 (C48). El carácter 12 es homoplásico.

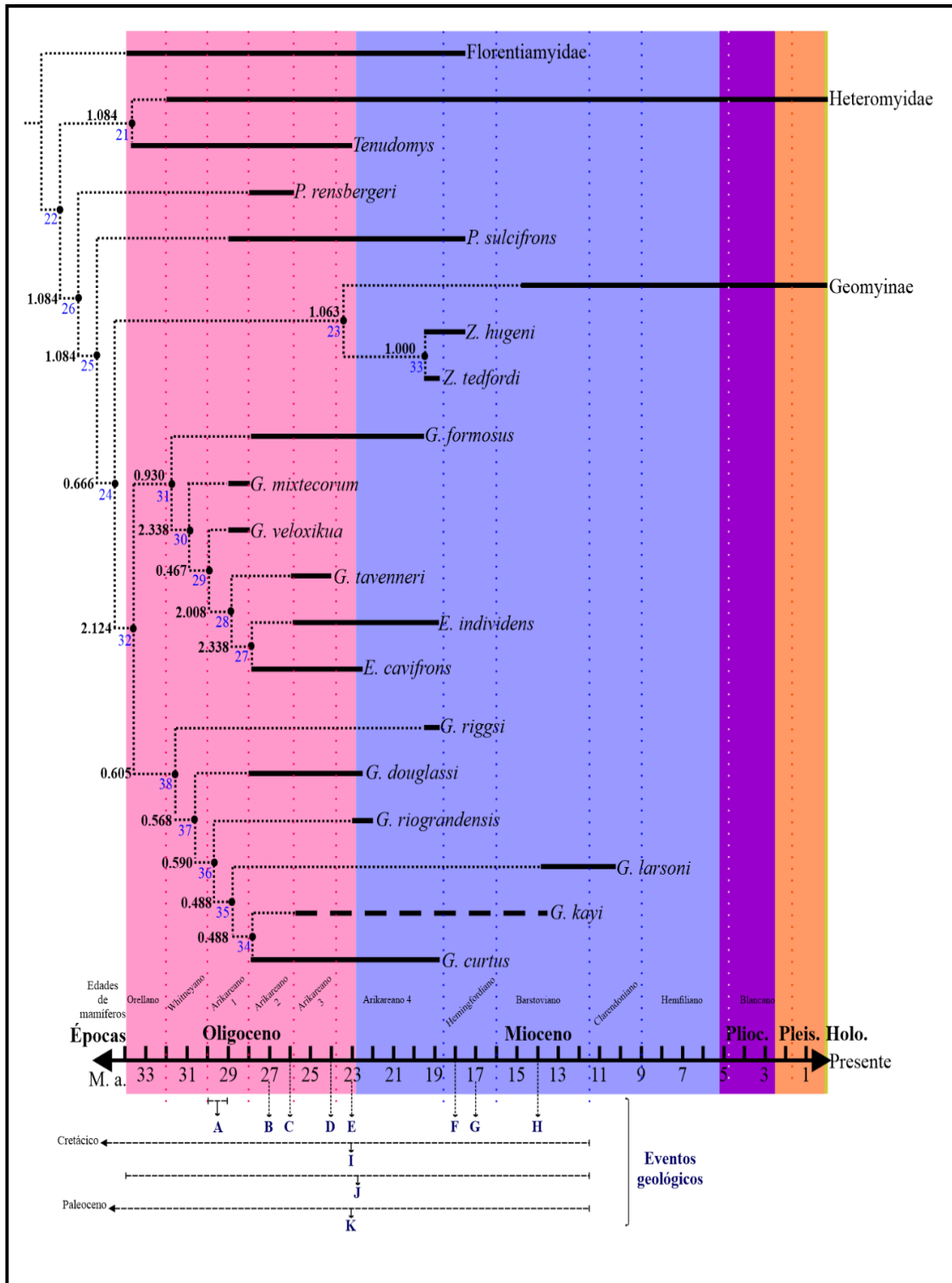


Figura 16. Cladograma resultante del análisis filogenético de especies seleccionadas de la subfamilia Entoptychinae, indicando alcance biocronológico y resumen de eventos geológicos.



Pasos= 128.036, índice de consistencia= 0.614, índice de retención= 0.638. Línea continua: alcance biocronológico; cifra en color azul: número de nodo; cifra en negritas: valor de soporte de Bremer.

(Eventos: **A**) Movimiento de la Placa del pacífico; **B**) Actividad del Cinturón volcánico Garibaldi Pemberton; **C**) Llegada a Baja California de los primeros segmentos del borde del Pacífico; **D**) Desarrollo de la Falla de San Andrés y levantamiento de la Meseta del Colorado; **E**) Inicio del levantamiento y actividad volcánica de las cordilleras de California, extensión del desierto de Sonora, continuación de la formación de las montañas Rocosas; **F**) Generación de un bloque de fallas y levantamiento diferencial en la Meseta del Colorado; **G**) Formación del cinturón volcánico Cascade, formación de los depósitos de basalto "Columbia River"; **H**) Extensión del desierto "Valle de la Muerte, California; **I**) Levantamiento de la Sierra Madre Occidental, formación de la Sierra Madre Oriental, regresiones marinas que aumentaron la corteza continental; **J**) Formación de la parte sur de la Mesa Central; **K**) Formación de la Sierra Madre del Sur.)

En este conjunto se distinguen dos clados, A) un anidamiento en el que *G. curtus* es el taxón hermano de *G. kayi*, y hacia la base (nodo 38) con divisiones dicotómicas se encuentran *G. larsoni*, *G. riograndensis*, *G. douglassi* y *G. riggsi*; este clado (Tabla 18, nodo 38) se define por la disminución de la longitud de la serie dental inferior (C0), así como disminución de otras cuatro proporciones dentales, craneales y mandibulares (C2, C6, C8 y C10); y por tener una fosa parapterigoide poco profunda (C18). De acuerdo al valor de soporte de Bremer (0.605), este grupo no tiene un buen soporte.

B) El segundo clado es otro anidamiento con *E. cavifrons* y *E. individens* como especies hermanas y hacia la base están *G. tavenneri*, *G. veloxikua*, *G. mixtecorum* y *G. formosus* como el taxón más externo. Las sinapomorfias que definen a este grupo son un aumento en la longitud de la serie dental inferior (C0), un incremento en la proporción del cráneo (C6), y las crestas supraorbitales muy notorias (C17) (Tabla 18, nodo 31). El sostén de este grupo es mejor, ya que está cercano a 1 (0.930).



La monofilia de los taxones de *Entoptychus* (nodo 27) está bien soportada con un valor de Bremer de 2.338, así como el aumento en la proporción de la anchura del incisivo superior con respecto a la longitud de la serie dental superior (C5), las raíces de los incisivos no extendidas (C35), el rostrum alargado (C49), el protolofo del M3 más largo anteroposteriormente que el metalofo (C51), la presencia del proceso posteromedial del metacónido (C54), y el desarrollo de tractos de dentina (C55).

El grupo más emparentado con el complejo *Gregorymys* + *Entoptychus* es Geomyinae + *Ziamys*, que se soporta con un valor de 1.063 y tres caracteres discretos de aumento en la proporción de los incisivos y las series dentales (C1, C5, C11), además del diastema superior muy curvo (C22) (nodo 23). A su vez, las especies de *Ziamys* se agruparon (nodo 33) únicamente con base en el C21 que corresponde a la presencia de molares braquidontos, y con un valor de Bremer de 1.000.

El género *Pleurolicus* aparece hacia la base del cladograma como un taxón parafilético. La monofilia de la familia Geomyidae (nodo 26) se definió por el aumento en dos proporciones dentales y craneales (C1, C7), además de la presencia de molares mesodontos (C21), y el foramen óptico dorsal al M3 (C44). El valor de Bremer que soporta a este grupo es de 1.084.

Las ramas con mayor soporte son la del nodo 27 (2.338) en la que se agrupan las especies de *Entoptychus*, al igual que la rama del nodo 30 que tiene el mismo valor y es donde se reúnen las especies de *Entoptychus* con las especies de *Gregorymys* de mayor tamaño (*G. veloxikua*, *G. mixtecorum* y *G. tavenneri*). Además de la rama del nodo 32 (2.124) que reúne al complejo *Entoptychus* + *Gregorymys*, y la del nodo 28 (2.008) que sustenta el clado *G. tavenneri* + *E. individens* + *E. cavifrons*.



Tabla 18. Número de nodos y de caracteres de las especies seleccionadas de *Gregorymys* y sus géneros hermanos *Entoptychus*, *Pleurolicus* y *Ziamys*, con las sinapomorfias/autapomorfias que los definen.

Nodo	Carácter	Sinapomorfia / Autapomorfia
Florentiamyidae	No	
22	No	
21	C0	p4-m3 longitud: 6.930 → 6.000
	C1	Anchura i/P4-M3 longitud: 0.166 → 0.153
	C2	Longitud del diastema inferior/P4-M3 longitud: 0.841 - 0.985 → 0.800
	C4	P4-M3 longitud: 7.050 - 7.470 → 5.800
	C8	Anchura palatal/P4-M3 longitud: 0.523 → 0.706
Heteromyidae	C0	p4-m3 longitud: 6.000 → 3.500 - 4.900
	C1	Anchura i/P4-M3 longitud: 0.153 → 0.140
	C3	Profundidad de la mandíbula/P4-M3 longitud: 0.803 - 0.810 → 0.800
	C4	P4-M3 longitud: 5.800 → 3.340 - 5.000
	C8	Anchura palatal/P4-M3 longitud: 0.706 → 1.880 - 1.920
	C9	Profundidad de la mandíbula/p4-m3 longitud: 0.844 - 0.952 → 1.142
	C11	Anchura i/p4-m3 longitud: 0.164 - 0.187 → 0.200
	C29	Perforación rostral: 0 (ausente) → 1 (presente)
Tenudomys	C2	Longitud del diastema inferior/P4-M3 longitud: 0.800 → 0.793
	C9	Profundidad de la mandíbula/p4-m3 longitud: 0.844 - 0.952 → 0.783
	C10	Longitud del diastema inferior/p4-m3 longitud: 1.002 - 1.142 → 0.766



	C11	Anchura i/p4-m3 longitud: 0.164 - 0.187 → 0.148
	C13	Número de cúspides en el metalofo de los molares: 0 (tres) → 2 (dos)
	C38	Posición del foramen etmoide: 1 (en la unión M3/M2) o 2 (media o anterior al M2) → 0 (dorsal al M3)
26 (Geomyidae)	C1	Anchura del incisivo inferior/P4-M3 longitud: 0.166 → 0.184
	C7	Longitud condilobasilar/P4-M3 longitud: 5.523 → 5.007
	C21	Hipsodoncia de los molares: 0 (braquidontos) → 1 (mesodontos)
	C44	Posición del foramen óptico: 0 (posterodorsal al M3) → 1 (dorsal al M3)
<i>Pleurolicus rensbergeri</i>	C3	Profundidad de la mandíbula/P4-M3 longitud: 0.803 - 0.810 → 0.434
	C5	Anchura del incisivo superior/P4-M3 longitud: 0.180 - 0.190 → 0.177
	C9	Profundidad de la mandíbula/p4-m3 longitud: 0.844 - 0.861 → 0.441
	C12	Número de cúspides en el metacono del P4: 0 (tres) → 1 (cuatro)
25	C5	Anchura del incisivo superior/P4-M3 longitud: 0.180 - 0.190 → 0.196
	C7	Longitud condilobasilar/P4-M3 longitud: 5.007 → 4.739 - 4.889
	C14	Surcos en los incisivos superiores: 0 (ausentes) → 1 (presentes)
	C22	Forma del diastema superior: 0 (plano) → 1 (curvo)
	C44	Posición del foramen óptico: 1 (dorsal al M3) → 3 (dorsal al M2)
<i>Pleurolicus sulcifrons</i>	C7	Longitud condilobasilar/P4-M3 longitud: 4.739 - 4.889 → 4.170
24	C5	Anchura del incisivo superior/P4-M3 longitud: 0.196 →



		0.244 - 0.250
	C8	Anchura palatal/P4-M3 longitud: 0.401 → 0.328 - 0.363
	C25	Longitud del p4 con respecto al m1: 0 (p4 ≤ m1) → 1 (p4 > m1)
	C36	Inclinación del diastema en vista lateral: 0 (no inclinado anteriormente) → 1 (fuertemente inclinado anteriormente)
23	C1	Anchura del incisivo inferior/P4-M3 longitud: 0.231 → 0.265 - 0.271
	C5	Anchura del incisivo superior/P4-M3 longitud: 0.244 - 0.250 → 0.275 - 0.330
	C11	Anchura del incisivo inferior/p4-m3 longitud: 0.239 → 0.243 - 0.272
	C22	Forma del diastema superior: 1 (curvo) → 2 (marcadamente curvo)
Geomyinae	C0	p4-m3 longitud: 6.930 → 7.400 - 15.580
	C21	Hipsodoncia de los molares: 1 (mesodontos) → 2, 3 (hypsodontos, hypselodontos)
	C30	Surco del paladar estrecho: 0 (ausente) → 1 (presente)
	C55	Desarrollo de tractos de dentina: 0 (no) → 1 (si)
33	C21	Hipsodoncia de los molares: 1 (mesodontos) → 0 (braquidontos)
<i>Ziamys hugeni</i>		No
<i>Ziamys tedfordi</i>		No
32 (<i>Gregorymys</i> + <i>Entoptychus</i>)	C12	Número de cúspides en el metacono del P4: 0 (tres) → 1 (cuatro)
	C16	Cúspide cingular anteroexterna en los molares inferiores: 1 (ausente) → 0 (presente)
	C27	Anteroestílicos en el p4: 0 (ausentes) → 1 (presentes)
	C43	Procesos mediales de las bulas: 0 (no se unen) → 1 (se unen)



	C47	Foramen postglenoideo: 2 (entre los huesos y continuo con la fisura alar anterior) → 1 (en el hueso escuamoso y otro entre el escuamoso y el periótico)
	C48	Número de anterostílicos en el p4: 0 (sin anterostílicos) → 3 (tres o más)
31	C0	p4-m3 longitud: 6.930 → 7.300
	C6	Longitud del diastema superior/P4-M3 longitud: 1.538 - 1.560 → 1.695
	C17	Crestas supraorbitales/borde: 1 (presentes pero débiles) → 2 (marcadas)
<i>Gregorymys formosus</i>	C3	Profundidad de la mandíbula/P4-M3 longitud: 0.803 - 0.810 → 0.966
	C5	Anchura del incisivo superior/P4-M3 longitud: 0.244 - 0.250 → 0.264
	C7	Longitud condilobasilar/P4-M3 longitud: 4.739 - 4.889 → 5.000
	C9	Profundidad de la mandíbula/p4-m3 longitud: 0.844 - 0.861 → 1.000
	C44	Posición del foramen óptico: 3 (dorsal al M2) → 1 (dorsal al M3)
30	C0	p4-m3 longitud: 7.300 → 8.170
	C4	P4-M3 longitud: 7.550 → 8.595
	C10	Longitud del diastema inferior/p4-m3 longitud: 0.958 → 1.012
	C14	Surcos en los incisivos superiores: 1 (presentes) → 0 (ausentes)
	C19	Posición del foramen esfenopalatino: 0 (dorsal al M1) → 2 (dorsal al P4)
	C28	Crestas sagital y lambdoidea: 0 (débiles) → 1 (marcadas)
<i>Gregorymys mixtecorum</i>	C1	Anchura del incisivo inferior/P4-M3 longitud: 0.231 → 0.204
	C7	Longitud condilobasilar/P4-M3 longitud: 4.622 - 4.889



		→ 3.749
	C11	Anchura del incisivo inferior/p4-m3 longitud: 0.239 → 0.215
	C48	Número de anterostílicos en el p4: 3 (tres o más) → 1 (uno)
29	C0	p4-m3 longitud: 8.170 → 9.300 - 9.350
	C1	Anchura del incisivo inferior/P4-M3 longitud: 0.231 → 0.233 - 0.243
	C2	Longitud del diastema inferior/P4-M3 longitud: 0.963 → 1.103
	C4	P4-M3 longitud: 8.595 → 9.000
	C10	Longitud del diastema inferior/p4-m3 longitud: 1.012 → 1.069
<i>Gregorymys veloxikua</i>	C0	p4-m3 longitud: 9.300 - 9.350 → 9.700
	C3	Profundidad de la mandíbula/P4-M3 longitud: 0.803 - 0.810 → 0.845
	C4	P4-M3 longitud: 9.000 → 9.880
	C6	Longitud del diastema superior/P4-M3 longitud: 1.787 - 1.800 → 1.849
	C8	Anchura palatal/P4-M3 longitud: 0.328 - 0.332 → 0.336
	C10	Longitud distemal inferior/p4-m3 longitud: 1.069 → 1.122
	C13	Número de cúspides en el metalofo de los molares: 0 (tres) → 1 (cuatro)
28	C3	Profundidad de la mandíbula/P4-M3 longitud: 0.815 → 0.833
	C9	Profundidad de la mandíbula/p4-m3 longitud: 0.844 - 0.860 → 0.741
	C12	Número de cúspides en el metacono del P4: 1 (cuatro) → 0 (tres)
	C21	Hipsodoncia de los molares: 1 (mesodontos) → 2



		(hypsodontos)
<i>Gregorymys tavenneri</i>	C3	Profundidad de la mandíbula/P4-M3 longitud: 0.690 → 0.488
	C5	Anchura del incisivo superior/P4-M3 longitud: 0.240 - 0.244 → 0.222
	C9	Profundidad de la mandíbula/p4-m3 longitud: 0.741 → 0.470
	C11	Anchura del incisivo inferior/p4-m3 longitud: 0.239 - 0.247 → 0.224
	C36	Inclinación del diastema en vista lateral: 1 (fuertemente inclinado anteriormente) → 0 (no inclinado anteriormente)
27	C5	Anchura del incisivo superior/P4-M3 longitud: 0.240 - 0.244 → 0.260
	C35	Raíces de los incisivos: 1 (extendidas) → 0 (no extendidas)
	C49	Forma del rostrum: 0 (corto y amplio) → 1 (alargado)
	C51	Protofofo del M3: 0 (más corto anteroposteriormente que el metalofo) → 1 (más largo anteroposteriormente que el metalofo)
	C54	Proceso posteromedial del metacónido en m1 y m2: 0 (ausente) → 1 (presente)
	C55	Desarrollo de tractos de dentina: 0 (no) → 1 (si)
<i>Entoptychus individens</i>	C4	P4-M3 longitud: 9.000 → 10.000
	C5	Anchura del incisivo superior/P4-M3 longitud: 0.260 → 0.300
	C6	Longitud del diastema superior/P4-M3 longitud: 1.787 → 1.780
	C21	Hipsodoncia de los molares: 2 (hypsodontos) → 3 (hypsodontos)
<i>Entoptychus cavifrons</i>	C4	P4-M3 longitud: 9.000 → 5.837
	C7	Longitud condilobasilar/P4-M3 longitud: 4.940 → 5.699



	C13	Número de cúspides en el metalofo de los molares: 0 (tres) → 1 (cuatro)
	C14	Surcos en los incisivos superiores: 0 (ausentes) → 1 (presentes)
38	C0	p4-m3 longitud: 6.930 → 6.800
	C2	Longitud del diastema inferior/P4-M3 longitud: 0.927 - 0.963 → 0.789 - 0.797
	C6	Longitud del diastema superior/P4-M3 longitud: 1.538-1.560 → 1.092 - 1.524
	C8	Anchura palatal/P4-M3 longitud: 0.328 - 0.332 → 0.317 - 0.322
	C10	Longitud del diastema inferior/p4-m3 longitud: 0.910 - 0.958 → 0.742 - 0.819
	C18	Profundidad de la fosa parapterigoide: 1 o 2 (moderada o profunda) → 0 (somera)
<i>Gregorymys riggsi</i>	C1	Anchura del incisivo inferior/P4-M3 longitud: 0.231 → 0.239
	C2	Longitud del diastema inferior/P4-M3 longitud: 0.789 - 0.797 → 0.617
	C3	Profundidad de la mandíbula/P4-M3 longitud: 0.803 - 0.810 → 0.617
	C4	P4-M3 longitud: 7.140 - 7.550 → 8.180
	C6	Longitud del diastema superior/P4-M3 longitud: 1.092 - 1.524 → 1.051
	C11	Anchura del incisivo inferior/p4-m3 longitud: 0.239 → 0.288
	C13	Número de cúspides en el metalofo de los molares: 0 (tres) → 1 (cuatro)
	C19	Posición del foramen esfenopalatino: 0 (dorsal al M1) → 1 (entre el P4 y M1)
C38	Posición del foramen etmoide: 2 (media o anterior al M2) → 0 (dorsal al M3)	



	C44	Posición del foramen óptico: 3 (dorsal al M2) → 4 ()
37	C17	Crestas supraorbitales/borde: 1 (presentes pero débiles) → 0 (ausentes)
<i>Gregorymys douglassi</i>	C5	Anchura del incisivo superior/P4-M3 longitud: 0.244 - 0.250 → 0.261
36	C14	Surcos en los incisivos superiores: 1 (presentes) → 0 (ausentes)
<i>Gregorymys riograndensis</i>	C0	p4-m3 longitud: 6.600 - 6.800 → 6.100
	C1	Anchura del incisivo inferior/P4-M3 longitud: 0.208 → 0.183
	C4	P4-M3 longitud: 7.140 → 6.330
	C5	Anchura del incisivo superior/P4-M3 longitud: 0.244 - 0.250 → 0.224
	C11	Anchura del incisivo inferior/p4-m3 longitud: 0.231 → 0.190
35	C20	Forma del margen externo de los incisivos inferiores: 0 (redondeado) → 1 (aplanado)
<i>Gregorymys larsoni</i>	C10	Longitud diastemal inferior/p4-m3 longitud: 0.653 - 0.819 → 0.480
34	C0	p4-m3 longitud: 6.600 - 6.800 → 7.600
<i>Gregorymys kayi</i>	C0	p4-m3 longitud: 7.600 → 7.800
	C9	Profundidad de la mandíbula/p4-m3 longitud: 0.700 - 0.845 → 0.653
	C11	Anchura del incisivo inferior/p4-m3 longitud: 0.231 → 0.255
<i>Gregorymys curtus</i>	C9	Profundidad de la mandíbula/p4-m3 longitud: 0.700 - 0.845 → 0.921
	C10	Longitud del diastema inferior/p4-m3 longitud: 0.653 - 0.819 → 0.881
	C11	Anchura del incisivo inferior/p4-m3 longitud: 0.231 → 0.230



7.6 Análisis biogeográfico

7.6.1 Análisis de trazos

La información recopilada de la distribución de las especies (Tabla 4) permitió elaborar los mapas de distribución de la Figura 17, e identificar lo siguiente:

La distribución de las especies de *Entoptychus* corresponde a los estados de California, Oregón, Montana, Idaho, Wyoming, Nebraska y Dakota del Sur. Abarcan las regiones Noroeste Pacífico, California Central y Cordilleras Costeras, Grandes Planicies Centrales y Grandes Planicies Norteñas.

Por su parte, las especies de *Gregorymys* formaron un trazo que pasa por Montana, Wyoming, Dakota del Sur, Nebraska, Colorado, Texas y Oaxaca. Representando las regiones Grandes Planicies Norteñas, Grandes Planicies Centrales, Sur de la Gran Cuenca y la Zona de Transición Mexicana.

A su vez, las especies de *Pleurolicus* se encuentran en los estados de Oregón, Dakota del Sur, Nebraska y Texas. Las regiones representadas son Noroeste Pacífico, Grandes Planicies Centrales y Costa del Golfo. Finalmente, el trazo para *Ziamys* solo consiste en dos puntos que están en los estados de Nebraska y Nuevo México. Y las regiones biogeográficas que corresponden son Grandes Planicies Centrales y Sur de la Gran Cuenca.

Los géneros *Entoptychus* y *Gregorymys* tienen las distribuciones más amplias, mientras que *Ziamys* es el género más restringido.

Los cuatro trazos individuales permitieron reconocer un solo trazo generalizado que pasa por Wyoming, Dakota del Sur y Nebraska, el cual se definió por los trazos individuales de los géneros *Entoptychus* y *Gregorymys*. Este trazo queda exactamente en la región Central de las Grandes Planicies.

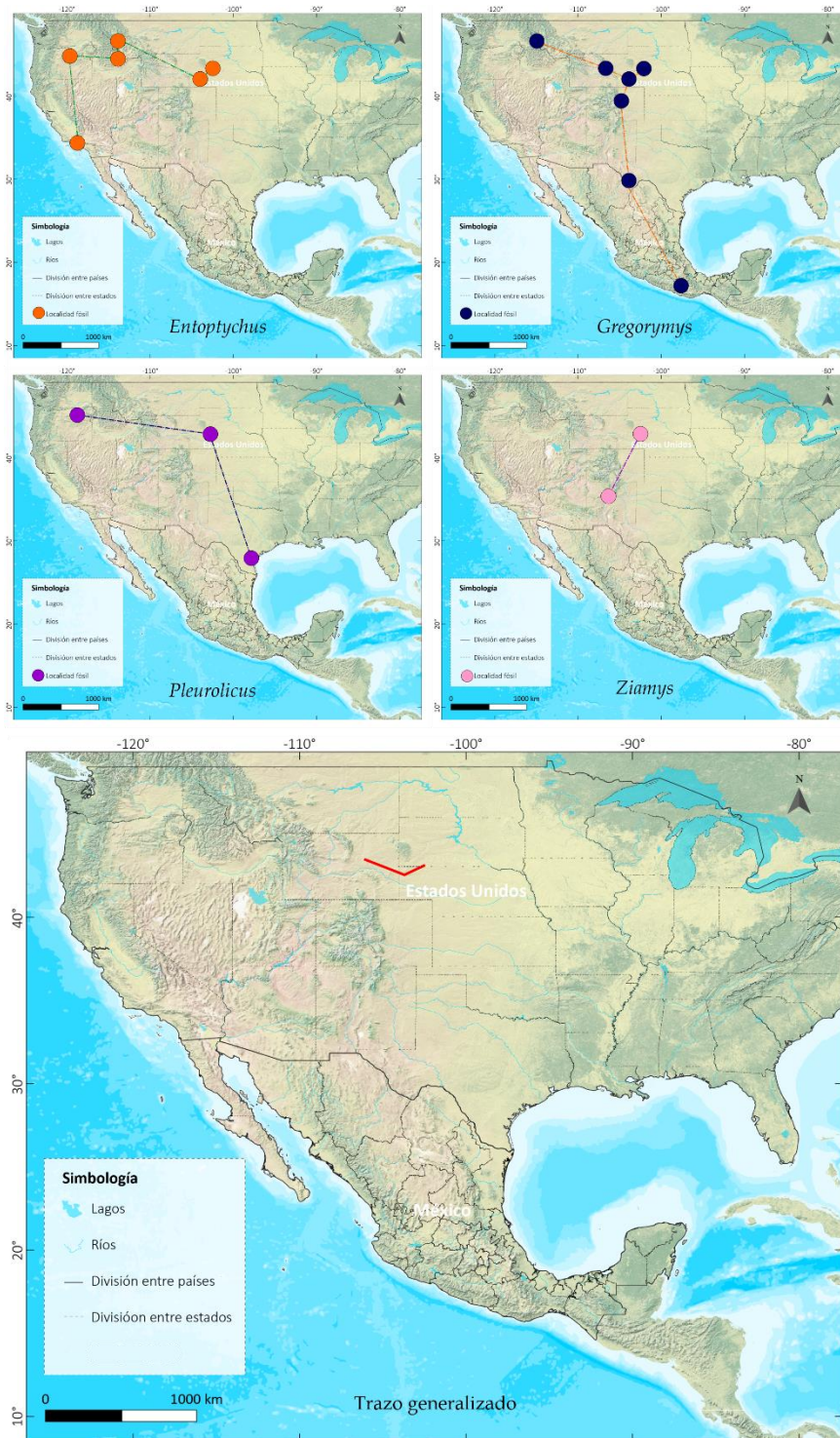


Figura 17. Mapas de distribución y trazos individuales de los cuatro géneros de Entoptychinae. En el mapa de abajo se muestra el trazo generalizado con base en los trazos individuales de *Entoptychus* y *Gregorymys*.



7.6.2 Análisis de Parsimonia de Endemismos

Una vez analizada la matriz de presencia/ausencia (Tabla 4) mediante TNT, se obtuvo un cladograma de áreas (Figura 18) que muestra que los estados Wyoming, Dakota del Sur y Nebraska están relacionados por la presencia de *Gregorymys formosus* (nodo 2), en tanto que *Pleurolicus sulcifrons* y *Entoptychus grandiplanus* son la base de la relación entre Nebraska y Dakota del Sur (nodo 3). Además, se reconoce otra relación de áreas entre Oregón y California, determinada por la especie *Entoptychus basilaris* (nodo 1).

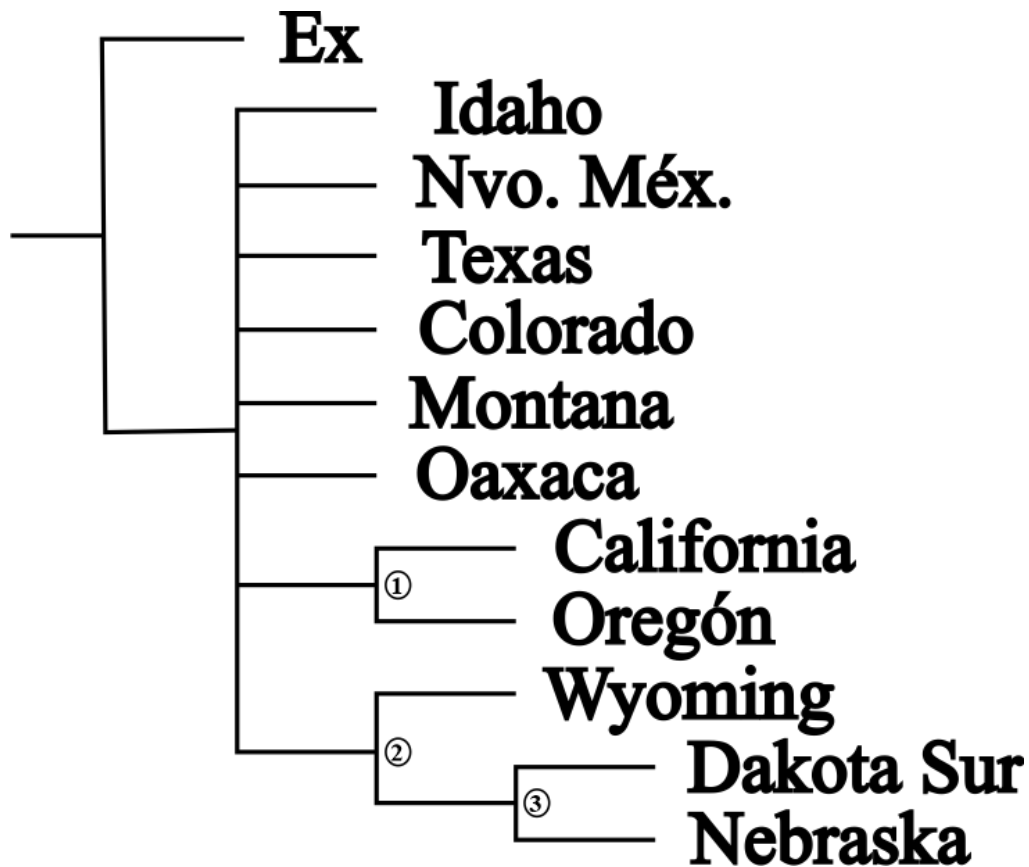


Figura 18. Cladograma a partir de la matriz de distribución a nivel estatal de las especies de entoptychines, resultado del Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE). Definición de nodos: 1) *Entoptychus basilaris*; 2) *Gregorymys formosus*; 3)

Entoptychus grandiplanus y *Pleurolicus sulcifrons*.



7.6.3 Reconstrucción de áreas ancestrales

El análisis de Dispersión-Vicarianza (S-DiVa) (Figura 19) propone un papel muy importante de la dispersión en la configuración de la distribución de las especies de entoptychines. Se calculan un total de treinta y un eventos de dispersión, de los cuales 11 ocurrieron en el nodo 23, ocho en el nodo 21, tres en el nodo 39, mientras que en los nodos 27, 33 y 36 hubo dos y en los nodos 30, 34 y 37 solo ocurrió uno. Asimismo, se deducen ocho procesos de vicarianza, que ocurrieron uno a la vez en los nodos 22, 25, 26, 28, 29, 31, 32 y 38. Finalmente, se pronostica un solo evento de extinción en el nodo 38.

En el clado A fueron tres eventos de dispersión y tres de vicarianza los que aparentemente originaron la distribución de los taxones involucrados. Mientras que, en el clado B hubo únicamente dos sucesos de dispersión y tres de vicarianza. Particularmente, en el nodo 27 que da lugar a *Gregorymys mixtecorum* S-DiVa propone dos acontecimientos de dispersión, y en el 26 uno de vicarianza.

Aparentemente en el nodo 34 ocurrió un evento de dispersión, a partir del cual se distribuyeron todas las especies de *Gregorymys* y *Entoptychus*. Ocurre la misma situación en el nodo 37 en donde se originan todos los miembros de la familia Geomyidae.

Las tres regiones que se sugieren como ancestrales son las Grandes Planicies centrales (C), el norte de las Grandes Planicies (G) y la del Pacífico noroeste (H).

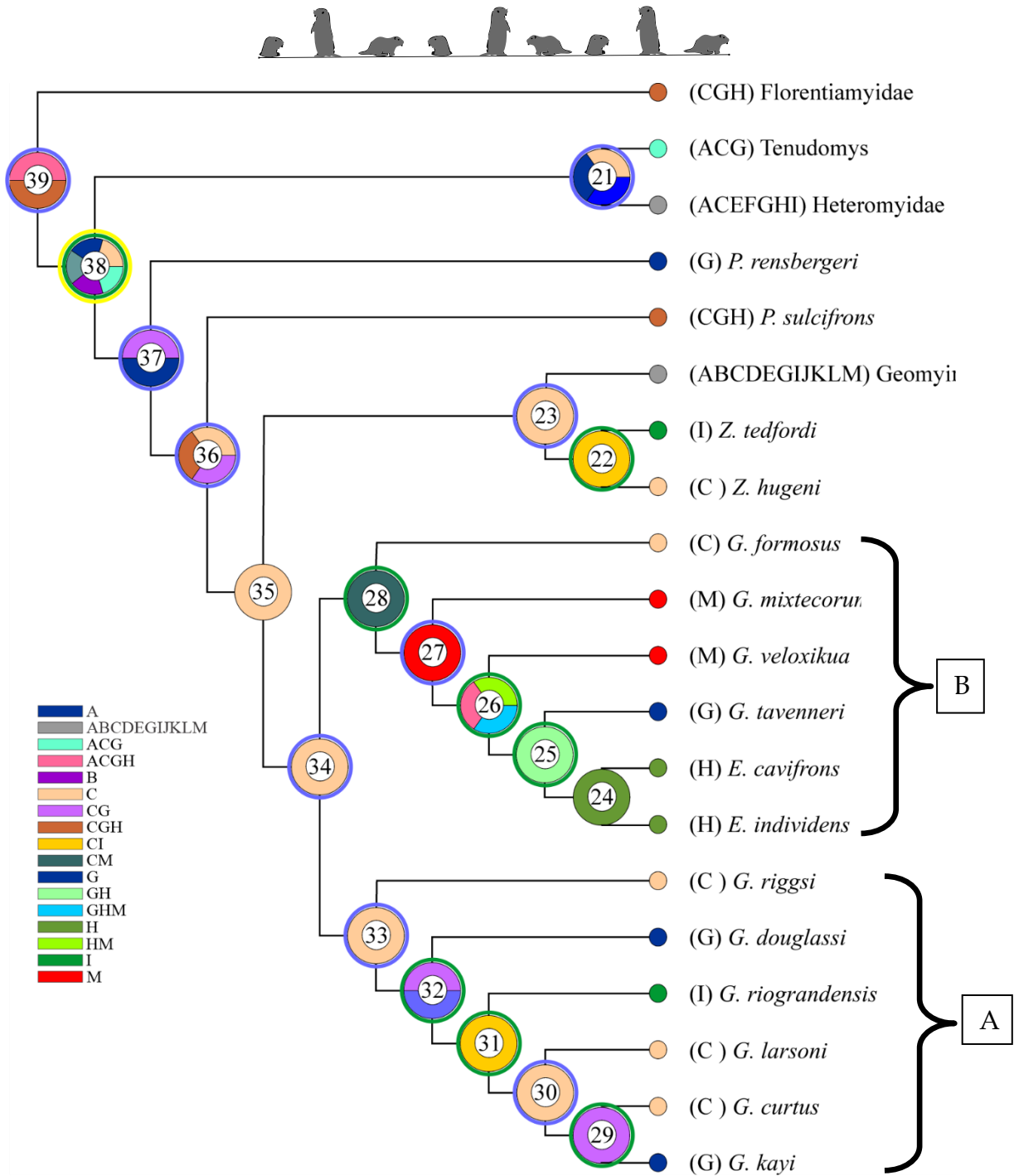


Figura 19. Reconstrucción de áreas ancestrales. Círculos azules: eventos de dispersión, círculos verdes: eventos de vicarianza, círculo amarillo, evento de extinción.

Regionalización basada en Janis *et al.* (2008) y Morrone (2019). **A:** región central de California y cordilleras costeras, **B:** alto Ártico canadiense, **C:** Grandes Planicies centrales, **D:** este de América central, **E:** Costa del Golfo, **F:** norte de la Gran



Cuenca, **G**: norte de las Grandes Planicies, **H**: Pacífico noroeste, **I**: sur de la Gran Cuenca, **J**: sur de las Grandes Planicies, **K**: Neártica, **L**: Neotropical, **M**: Zona de Transición Mexicana.

8. Discusiones

8.1 Análisis estadísticos

Las pruebas estadísticas de clúster y componentes principales permitieron reconocer que en efecto dentro de la muestra estudiada se tenían dos grupos estadísticamente distintos. En los diagramas de Simpson se puede ver que el material estudiado del “morfo chico” es semejante a varias de las especies en algunas proporciones, pero no es exactamente igual a ninguna; en cambio, los ejemplares del “morfo grande” presentaron proporciones iguales a la especie *G. veloxikua*. Asimismo, puede notarse que la especie de mayor tamaño es *G. veloxikua*, que además es la que presenta la línea más recta, lo cual significa que es la que posee las proporciones más parecidas a la especie guía.

Con base en las medidas tomadas, los diagramas de Simpson y las características descritas, se reconoció que el “morfo grande” se trata de la especie *Gregorymys veloxikua*, y a su vez el “morfo chico” se erigió como una especie nueva.

8.2 Paleontología sistemática

Con la revisión de nuevos ejemplares de *G. veloxikua*, se pudo adicionar a las características de esta especie la presencia de un cingúlido anterolabial en los molares inferiores, que no se había observado en la descripción original.

Por su parte, la nueva especie descrita quedó formalmente reconocida con el nombre de *Gregorymys mixtecorum*, en honor a los pobladores de la región Mixteca (Ortiz Caballero *et al.*, 2020). Esta nueva especie fue incluida dentro del género *Gregorymys* basado en las siguientes características: molares mesodontos con base



de esmalte ondulada; P4 más grande que el M1, un protolofa con varias cúspides; p4 más grande que el m1, con un cíngulo anterior e hypolofido con tres cúspides; al desgastarse los lófos de los molares superiores se unen primero en el lado lingual, mientras que en los molares inferiores se unen en el lado labial; y con el desgaste avanzado se forman lagos centrales de esmalte (Wood, 1936; Flynn et al., 2008).

También se revisaron las características de los géneros relacionados a *Gregorymys* y se encontraron las siguientes diferencias:

La especie nueva *G. mixtecorum* es diferente a los integrantes del género *Ziamys* porque estos son de tamaño menor, tienen un rostrum corto y amplio, un diastema corto, molares de corona baja, las cúspides de sus molares se unen en un estado de desgaste avanzado, los incisivos superiores tienen un surco medial o central y medial, el p4 tiene un protostílo alargado anteroposteriormente, el P4 tiene protolofa unicuspidado, los lófos de los molares inferiores pierden las conexiones marginales, y se unen por la parte central al desgastarse (Gawne, 1975; Korth et al., 1990).

A su vez, *G. mixtecorum* discrepa de *Pleurolicus* ya que este último presenta surcos longitudinales someros en los incisivos superiores e inferiores, el P4 tiene un protolofa más angosto que el metalofa, los lófos se unen cuando el desgaste ya es muy avanzado, el p4 es relativamente corto sin la presencia de cíngulo anterior, y los lófos de los molares superiores tienen un cíngulo anterior delgado (Rensberger, 1973; Korth et al., 1992; Flynn et al., 2008).

Finalmente, *G. mixtecorum* es distinto a *Entoptychus* porque este tiene un rostrum muy alargado, molares hipsodontos, incisivo superior con surco medial, tractos de dentina bien desarrollados, y p4 con cíngulo anterior sutil (Rensberger, 1971; Korth, 1990; Flynn et al., 2008).



8.3 Sobre la coexistencia de *G. mixtecorum* y *G. veloxikua*

Con el hallazgo de una nueva especie de *Gregorymys* en el área de Yolomécatl, tenemos la presencia de por lo menos dos especies de geómidos en esa zona durante el Oligoceno temprano, asimismo, existen otros sitios en los que han encontrado dos o más especies de entoptychines en una misma localidad fósil. Por ejemplo, en las Grandes Planicies se encontraron las especies *Gregorymys formosus* y *G. curtus* en el Arikareano 2 de la Formación Rosebud, y posteriormente a *G. riggsi* en el Arikareano 4 de la misma formación geológica (Flynn *et al.*, 2008). De igual manera, en las Montañas Rocosas se encontraron en los mismos depósitos cuatro especies de entoptychines, *Pleurolicus gwinni*, *P. nelsoni*, *P. rensbergeri* y *Gregorymys tavenneri* (Calede y Rasmussen, 2020). Según Calede y Rasmussen (2020), la presencia de muchos geómidos en la Formación Renova de Montana y un gran número de especies de entoptychines en la Formación John Day en Oregón son hallazgos atípicos, sin embargo, proponen que esta cantidad de diversidad de roedores indica que las Montañas Rocosas fueron un “hot spot” de geómidos durante el Arikareano.

En Norteamérica los geómidos son los roedores que más construyen madrigueras, y para ello poseen adaptaciones musculares, esqueléticas y dentales especiales que les permiten desarrollar esta actividad (Samuels y Van Valkenburgh, 2009; Samuels y Hopkins, 2017). Al igual que sus congéneres recientes, debido a la morfología observada se cree que los entoptychines tenían hábitos fosoriales; además de que se han encontrado madrigueras fósiles en algunos lugares de hallazgos de entoptychines, con partes de los roedores dentro y marcas de los incisivos en ellas (Calede, 2016; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018).

Para la coexistencia de varias especies con hábitos similares en una misma área de manera exitosa se puede pensar en estrategias como la repartición de los recursos y la explotación de distintos microhábitats, comportamientos que permiten amortiguar la competencia interespecífica (Palmer *et al.*, 2003; Galetti *et al.*, 2016;



Calede *et al.*, 2019). En el trabajo de Calede y colaboradores (2019) en el que mediante morfometría geométrica y análisis multivariados examinaron la capacidad de construir madrigueras de varias especies de entoptychines y otros roedores excavadores para asignar de manera más confiable su tipo de hábito, encontraron que algunos como *Entoptychus individens*, *E. wheelerensis* y *Pleurolicus sulcifrons* eran fosoriales, mientras que, *E. minor*, *Gregorymys formosus* y *P. rensbergeri* eran terrestres. Al parecer esta diferencia en el tipo de hábito en diferentes especies de entoptychines tuvo que ver con sus distintas capacidades para construir madrigueras de acuerdo a su morfología y factores externos como la dureza del suelo y los recursos disponibles (Calede *et al.*, 2019). Estos argumentos apoyan la hipótesis de que hubo repartición de recursos y aprovechamiento de distintos microhábitats que permitieron la presencia de varias especies de entoptychines en localidades como la Formación John Day en Oregón y las capas Cabbage Patch en Montana.

Otro rasgo que beneficia la diferenciación de nicho es la presencia de especies con diferentes tamaños, característica que impacta directamente en sus aptitudes y rendimiento en el ambiente (Bonner, 2011; Ritchie y Olf, 1999). Las diferencias en tamaño observadas en las especies simpátricas tanto en las montañas Rocosas, en las Grandes planicies y en el sur de México permiten pensar en una diferenciación de nichos por tamaño, además de la repartición de los recursos disponibles y aprovechamiento de distintos microhábitats.

8.4 Análisis filogenético

En 1950, Wood manifestó que había una morfología muy similar entre *Gregorymys kayi* y *Entoptychus*. Más adelante, en 1971, Rensberger propuso que *Gregorymys* y *Entoptychus* pudieron haberse diferenciado a partir de un organismo parecido a *Gregorymys*, debido a la semejanza que observó en estos géneros. Posteriormente, Korth (1994) interpretó que existe una politomía entre *Entoptychus*, *Gregorymys* y



Ziamys, dejando a *Pleurolicus* como el taxón hermano de todos (Figura 20-A). Mientras que, Flynn *et al.* (2008) concluyeron que *Pleurolicus* y *Entoptychus* son taxones hermanos, a su vez *Ziamys* es hermano de ellos y *Gregorymys* es el hermano de todos (Figura 20-B).

Si bien diversos autores han expresado la idea de que, los géneros *Gregorymys* y *Entoptychus* están más relacionados (Wood, 1950; Rensberger, 1971; Stevens, 1977; Korth, 1994; Calede y Glusman, 2017), no hay un acuerdo sobre quien es más cercano a *Gregorymys* y *Entoptychus*, si *Pleurolicus* o *Ziamys* (Korth, 1994; Calede y Glusman, 2017).

Al interior del género *Gregorymys*, Munthe (1977) hipotetizó una cercanía entre *G. larsoni* y *G. riggsi*. Por su parte, Stevens (1977) expuso lo que él consideró una sucesión evolutiva de tres niveles, con base en la morfología, la edad y la posición estratigráfica; en donde *G. riograndensis* y *G. douglassi* estarían en el primer nivel como los taxones “primitivos”, en el segundo nivel tendríamos a *G. curtus* y *G. riggsi* como los “intermedios”, y a *G. formosus* en el tercer nivel como el taxón “avanzado”.

Cuarenta años después, Jiménez-Hidalgo y colaboradores (2018) realizaron uno de los primeros análisis filogenéticos en el que se evidenció la monofilia del género *Gregorymys*, y al interior de este se formaron tres clados: uno con *G. larsoni*, *G. riggsi* y *G. kayi*; otro con *G. formosus* y *G. veloxikua*; y un tercero con *G. riograndensis*, *G. douglassi* y *G. curtus* (Figura 20-C).

Posteriormente, Calede y Rasmussen (2020) realizaron el primer análisis filogenético de la subfamilia Entoptychinae, en el que incluyeron a todas las especies de *Pleurolicus*, de *Ziamys*, de *Gregorymys* (excepto *G. mixtecorum* y *G. montanus*), y solo una especie de *Entoptychus*. El cladograma resultante (Figura 20-D) muestra a los integrantes de *Gregorymys* y el representante de *Entoptychus* como un grupo monofilético, a su vez, las dos especies de *Ziamys* se unen y se ubican



como el clado hermano de *Gregorymys* y *Entoptychus*, mientras que, hacia la parte más externa están las especies de *Pleurolicus* de manera parafilética.

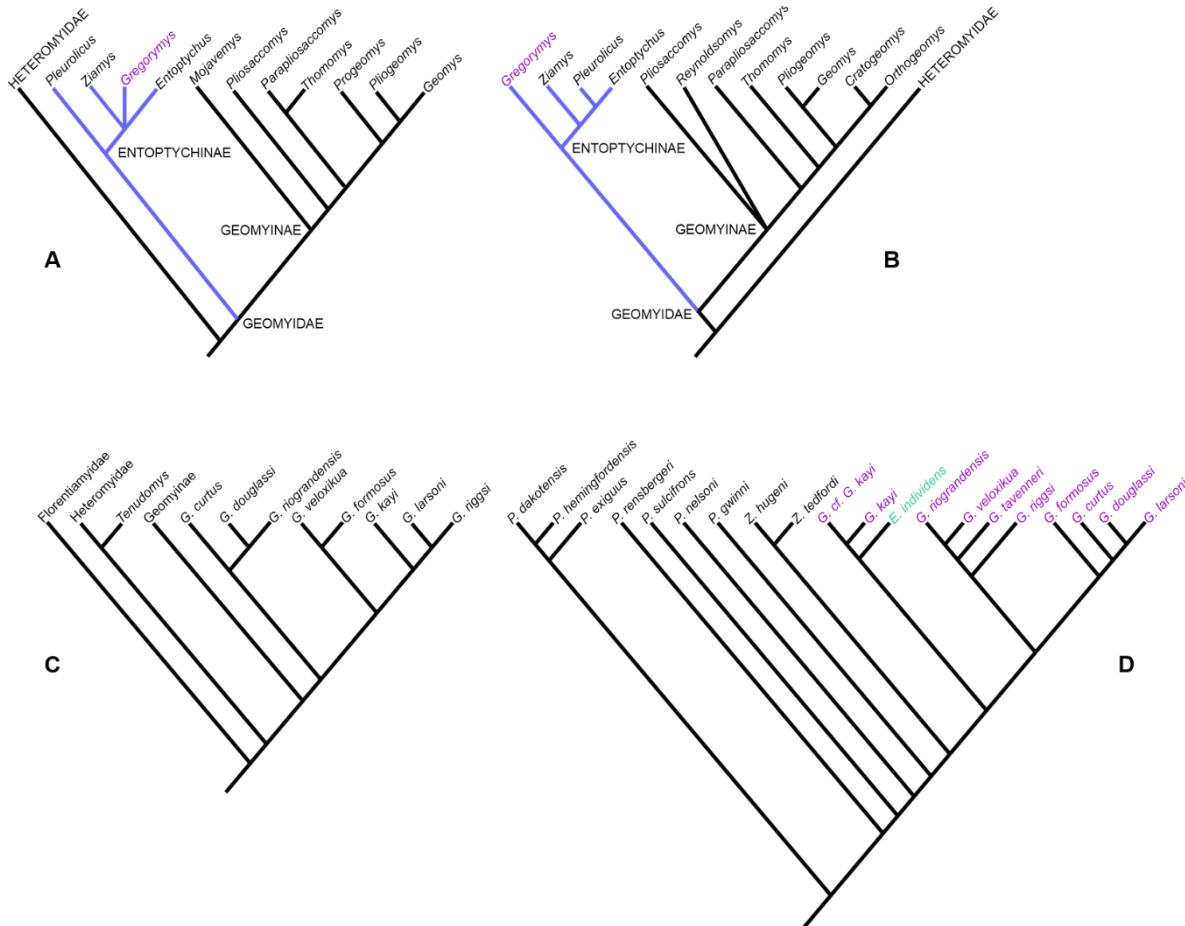


Figura 20. Interpretaciones previas de las relaciones de la subfamilia Entoptychinae (**A:** Korth, 1994; **B:** Flynn *et al.*, 2008), **C:** cladograma del género *Gregorymys* (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2018), **D:** cladograma de miembros seleccionados de la subfamilia Entoptychinae (Calede y Rasmussen, 2020).

Los miembros de *Gregorymys* se dividieron en dos grupos, uno con las especies “sureñas” *G. riograndensis*, *G. veloxikua*, *G. riggsi* y *G. tavenneri*; y otro con las especies “norteñas” *G. formosus*, *G. curtus*, *G. douglassi* y *G. larsoni*, que son las que se hallaron en las grandes planicies y las montañas Rocosas; mientras que, *Entoptychus individens* resultó como taxón hermano de *G. kayi*.



En el análisis filogenético realizado en este estudio, y que sólo se incluye a las especies del género *Gregorymys* se observa monofilia y se mantienen las relaciones que obtuvieron Jiménez-Hidalgo y colaboradores (2018), excepto que la especie nueva *G. mixtecorum* se convierte en el taxón más relacionado a *G. veloxikua*. Sin embargo, al agregar taxones de los géneros *Entoptychus*, *Pleurolicus* y *Ziamys*, todas las relaciones al interior de *Gregorymys* se modifican en mayor o menor grado, pero si queda evidenciada la cercanía entre *Gregorymys* y *Entoptychus*, al igual que ocurre en el análisis de Calede y Rasmussen (2020). Esta relación entre *Gregorymys* y *Entoptychus* coincide con la visión de autores como Wood (1950), Rensberger (1971), Stevens (1977), Korth (1994), y Calede y Glusman (2017) de alta similitud entre estos dos géneros. De igual forma, el resultado de este estudio también coincide con la hipótesis de Korth (1994) así como con el resultado de Calede y Rasmussen (2020), en donde *Pleurolicus* es el grupo más lejanamente relacionado con los otros tres géneros.

Dentro de *Gregorymys*, la relación entre *G. larsoni* y *G. riggsi* que expresó Munthe (1977), se mantiene en el análisis 1 (solo con especies de este género); sin embargo, en el análisis 2, si bien se mantienen dentro del mismo grupo, no resultan como especies hermanas. Por su parte, en el resultado de Calede y Rasmussen (2020) esos taxones se encuentran en clados distintos.

En el análisis de Calede y Rasmussen (2020), la especie *E. individens* resultó como taxón hermano de *G. kayi*, a diferencia de este estudio en el que las dos especies de *Entoptychus* se unen y su especie hermana es *G. tavenneri*, mientras que *G. kayi* queda en otro clado. Por su parte, en el estudio de Jiménez- Hidalgo *et al.* (2018), *G. veloxikua* resulta taxón hermano de *G. formosus*, a diferencia de esta tesis en donde, aunque quedan dentro del mismo grupo no son especies hermanas. Muy por el contrario, en el trabajo de Calede y Rasmussen (2020) *G. veloxikua* es el taxón más relacionado a *G. riograndensis*.



En el análisis realizado no se encontró relación entre los taxones por la ubicación geográfica como ocurre en el análisis de Calede y Rasmussen (2020), en donde encuentran una separación entre especies “sureñas” y “norteñas”. Tampoco se encontró evidencia de que exista una sucesión evolutiva como menciona Stevens (1977).

Al igual que en este estudio, el trabajo de Calede y Rasmussen (2020) tomó como base la matriz de caracteres de Jiménez-Hidalgo *et al.* (2018), además de publicaciones científicas previas y caracteres que identificaron con base en sus observaciones del material descrito; así mismo, incluyeron en sus codificaciones caracteres continuos. Estas similitudes en el procedimiento pueden ser las causantes de las semejanzas en resultados en cuanto a la monofilia de la subfamilia Entoptychinae, así como la relación cercana entre *Gregorymys* y *Entoptychus*, la posición de *Ziamys* como su grupo hermano, y *Pleurolicus* como el taxón más externo. Por otro lado, las diferencias en las relaciones al interior del género *Gregorymys* pueden ser producto de la codificación de diferentes caracteres, ya que por ejemplo mientras que en este trabajo la matriz incluye 12 caracteres continuos y 45 discretos, en el estudio de Calede y Rasmussen (2020) se codificaron 23 caracteres continuos y 34 discretos, de los cuales solo se comparten 6 continuos y 14 discretos. Aun así, el patrón general de las relaciones de los entoptychines se recupera en ambos análisis, sin embargo, hace falta agregar a las especies restantes de la subfamilia Entoptychinae y homologar las matrices de caracteres para verificar si se mantienen las relaciones.

En el análisis filogenético se pueden rastrear cambios repetidos en la morfología de varios géneros de entoptychines, lo cual se ve reflejado también en los relativamente altos índices de consistencia y retención que indican que existen numerosas homoplasias, al igual que resultó en el análisis de Calede y Rasmussen (2020).



8.5 Análisis biogeográficos

En los tres análisis realizados, la zona conocida como Grandes Planicies Centrales (o centro de las Grandes llanuras) resultan ser un área compleja con las biotas ancestrales, especialmente los estados de Wyoming, Nebraska y Dakota del Sur. Asimismo, en el análisis de parsimonia de endemismos y el de reconstrucción de áreas ancestrales la región del Pacífico Noroeste también queda resaltada como área compleja, en especial el estado de Oregón. Estos resultados se obtuvieron con base en la información de hallazgos fósiles de entoptychines disponibles hasta ahora, en los cuales podemos notar que la mayor parte de la diversidad ha sido encontrada en esas dos regiones biogeográficas.

Las especies oaxaqueñas *G. veloxikua* y *G. mixtecorum* son dos de los registros más antiguos de la familia Geomyidae (29-28 Ma), junto con *Pleurolicus sulcifrons* de la formación John Day en Oregón que también se ha calculado tiene una edad de entre 29 y 28 Ma (Korth y Samuels, 2015), y algunas fuentes indican que hay un registro de este género cercano a los 30 m. a. en Texas (Hibbard y Wilson, 1950; Flynn *et al.*, 2008). Además de un reporte de *G. formosus* en Dakota del Sur con alrededor de 27.9 Ma (Samuels y Hopkins, 2017).

En el año 2018, Jiménez-Hidalgo *et al.* ponían en consideración una posible divergencia de la familia Geomyidae a partir del sur de México o en Centroamérica a partir del hallazgo de *G. veloxikua*, coincidiendo con las hipótesis previas de Wahlert y Souza (1988) y de Hafner y Hafner (2009). Otros autores consideran que el hallazgo reciente de *Pleurolicus* en Montana permite proponer una diversificación temprana de ese género, para posteriormente expandirse hacia el este desde la Meseta de Columbia y su posterior radiación en las Grandes Planicies (Korth *et al.*, 1990; Korth, 1996; Caledo y Rasmussen, 2020). Sin embargo, tomando en cuenta que existen diversos registros fósiles de edades aproximadas en distintos lugares de Norteamérica, tal vez debería considerarse la radiación de los



entoptychines ocurriendo de manera sincrónica en distintos lugares del subcontinente en lugar de pensar en un solo punto de diversificación.

Durante los dos siglos pasados, los biogeógrafos estuvieron en busca de los mecanismos que rigen la evolución biótica, y parece que finalmente se ha concluido que los más importantes son la dispersión y la vicarianza (Brooks y McLennan, 2001). Ya que cuando los organismos se encuentran en escenarios geográficos y climáticos propicios, pueden expandir su distribución geográfica conforme a su facultad de dispersión hasta llegar a su distribución ancestral. Una vez que han ocupado toda el área disponible, la distribución se afianza y se puede dar el aislamiento en diferentes secciones a partir del surgimiento de barreras geográficas que den paso a la formación de especies nuevas (Morrone, 2013).

El resultado del análisis de reconstrucción de áreas ancestrales, señaló a la dispersión como el proceso más importante para la distribución de los entoptychines; sin embargo, debido a que no se tienen datos de una distribución continua de los miembros de la subfamilia Entoptychinae, puede ser complicado pensar en que se hayan dispersado a través de grandes distancias, por tratarse de organismos de vagilidad reducida. Por otra parte, pensando en que muy probablemente hayan tenido comportamientos similares a sus parientes los geomines, y que estos en la actualidad son muy diversos y se distribuyen por todo norte y centro América, podríamos hipotetizar que sucedió de manera parecida durante el Oligoceno y Mioceno con los entoptychines.

9. Conclusiones

Los miembros del género *Gregorymys* fueron geómidos pertenecientes a la subfamilia Entoptychinae que existieron desde el Oligoceno temprano hasta el Mioceno, distribuyéndose en las regiones biogeográfica que hoy conocemos como las Grandes Planicies, el sur de la Gran Cuenca y la zona de Transición Mexicana. Se distinguen por tener un *rostrum* corto y amplio, un surco medial en el incisivo,



incisivos inferiores aplanados anteriormente, molares mesodontos que siempre están enraizados, cúspides de los molares que se fusionan rápidamente, esmalte en la base de los molares ondulado, los lófos de los molares inferiores se unen primero en el lado labial, protolofo del P4 multicuspidado, y presencia de un cingulo anterior en el p4.

Los hallazgos recientes de especies de *Gregorymys* permiten, luego de varias décadas, ampliar el registro del género y de la subfamilia Entoptychinae hasta el sur de México, siendo *G. mixtecorum* y *G. veloxikua* las especies más sureñas y unas de las más antiguas.

La nueva especie *Gregorymys mixtecorum* fue un geómido con las características dentales y craneales típicas de los organismos fosoriales, las cuales le permitieron la supervivencia ante las condiciones del Oligoceno. Probablemente, las dos especies encontradas en Oaxaca estuvieron viviendo en las mismas zonas mediante estrategias como explotación de diferentes microhábitats y repartición de recursos.

Dentro de la subfamilia Entoptychinae, los análisis filogenéticos apoyan la relación cercana de los géneros *Gregorymys* y *Entoptychus*, con *Ziamys* como el grupo hermano, y *Pleurolicus* como el taxón más lejanamente emparentado. Dada la alta compatibilidad entre *Gregorymys* y *Entoptychus*, tal vez debería reconsiderarse una revisión exhaustiva de los miembros de estos géneros para descartar que se trate en realidad de un solo género.

Tanto la región biogeográfica de las Grandes Planicies como la del Pacífico Noroeste, se reconocieron como áreas complejas / ancestrales, coincidiendo con la alta diversidad de entoptychines que se ha registrado en esas zonas. Sin embargo, al tener en Oaxaca dos especies que representan los registros más sureños y a su vez de los más antiguos, se propone la evolución simultánea del género *Gregorymys*, subfamilia Entoptychinae, familia Geomyidae en diferentes partes de Norteamérica.



10. Referencias bibliográficas

Alaniz-Álvarez, S. A., Nieto-Samaniego, Á. F., Morán-Zenteno, D. J., y Alba-Aldave, L. 2002. Rhyolitic volcanism in extension zone associated with strike-slip tectonics in the Taxco region, southern Mexico. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 118: 1-14.

Albright, L. B. III, Woodburne, M. O., Fremd, T. J., Swisher, C. C. III, MacFadden, B. J., y Scott, G. R. 2008. Revised chronostratigraphy and biostratigraphy of the John Day Formation (Turtle Cove and Kimberly members), Oregon, with implications for updated calibration of the Arikareean North American Land Mammal Age. *The Journal of Geology*, 116: 211-237.

Anderson, T., y Schmidt, R. 1983. The evolution of Middle America and the Gulf of Mexico-Caribbean Sea region during Mesozoic time. *Geological Society of America Bulletin*, 94: 941-966.

Badgley, C. 2010. Tectonics, topography, and mammalian diversity. *Ecography*, 33: 220-231.

Badgley, C., Smiley, T. M., y Finarelli, J.A. 2014. Great Basin mammal diversity in relation to landscape history. *Journal of Mammalogy*, 95: 1090-1106.

Belfiore, N. M., Liu, L., y Moritz, C. 2008. Multilocus phylogenetics of a rapid radiation in the genus *Thomomys* (Rodentia: Geomyidae). *Systematic Biology*, 57: 294-310.

Bonaparte, L. 1845. *Catalogo Metodico deli Mammalia*: Milan, Giacomo Pirola, Milano. 36 pp.

Bonner, J. T. 2011. *Why size matters: from bacteria to blue whales*. Princeton University Press, New jersey. 161 pp.

Bowdich, T. E. 1821. *An Analysis of the Natural Classifications of Mammalia for the Use of Students and Travelers*: Paris, J. Smith. 115 pp.



Brooks, D.R., y McLennan, D.A. 2001. A comparison of a discovery-based and an event-based method of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 28: 757-767.

Calede, J. J. 2016. Comparative taphonomy of the mammalian remains from the Cabbage Patch beds of western Montana (Renova Formation, Arikareean): contrasting depositional environments and specimen preservation. *Palaios*, 31: 497-515.

Calede, J. J., y Glusman, J. W. 2017. Geometric morphometric analyses of worn cheek teeth help identify extant and extinct gophers (Rodentia, Geomyidae). *Palaeontology*, 60: 281-307.

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.

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: 879-907.

Carrasco, M. A., Kraatz, B. P., Davis, E. B., y Barnosky, A. D. 2005. Miocene Mammal Mapping Project (MIOMAP). University of California Museum of Paleontology, <http://www.ucmp.berkeley.edu/miomap/>

Ceballos, G., y Hafner, M. S. 2014. Family Geomyidae. *En: Ceballos, G. (ed.), Mammals of Mexico.* Johns Hopkins University Press, Baltimore. pp. 245-270.

Cevallos-Ferriz, S. R. S., González-Torres, E. A., y Calvillo-Canadell, L. 2012. Perspectiva paleobotánica y geológica de la biodiversidad en México. *Acta Botánica Mexicana*, 100: 317-350.

Cevallos-Ferriz, S. R. S., y González-Torres, E. A. 2005. Geological setting and phytobiodiversity in Mexico. *En: Vega, F. J., Nyborg, T. G., Perrilliat, M. C.,*



Montellano, M., Cevallos, S., y Quiroz, S. (eds.), *Studies on Mexican paleontology*. Springer. Dordrecht, Holanda. pp. 1-15.

Contreras-Medina, R. 2006. Los métodos de análisis biogeográfico y su aplicación a la distribución de las gimnospermas en México. *Interciencia*, 31 (3): 176-182.

Cope, E. D. 1878. Description of new extinct vertebrates from the upper Tertiary and Dakota formations. *Bulletin of the United States Geological and Geographical Survey*, 4: 379-96.

Craw, R. 1988. Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. *Systematic Zoology*, 37: 291-310.

Craw, R. C., Grehan, J. R., y Heads, M. J. 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido. 229 pp.

Crisci, J. V., y Morrone, J. J. 1992. Panbiogeografía y biogeografía cladística: paradigmas actuales de la biogeografía histórica. *Ciencias*, número especial, 6: 87-97.

Crisci, J. V., Katinas, L., y Posadas, P. 2000. *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires. 169 pp.

Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Publicada por el autor. Caracas. 1731 pp.

----- **1964.** *Space, time, and form: The biological synthesis*, Publicado por el autor, Caracas, Venezuela. 881 pp.

Escalante, T., y Morrone, J. J. 2003. ¿Para qué sirve el análisis de parsimonia de endemismos? *En: Morrone, J. J., y Llorente, J. (eds.), Una perspectiva*



latinoamericana de la biogeografía. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F. pp. 167-172.

Fabre, P. H., Hautier, L., Dimitrov, D., y Douzery, E. J. P. 2012. A glimpse on the pattern of rodent diversification: A phylogenetic approach. *BMC Evolutionary Biology*, 12, 88. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-88>

Fahlbusch, V. 1985. Origin and evolutionary relationships among geomyoids. *En: Lockett, W. P, y Hartenberger, J. L. (eds.), Evolutionary Relationships among Rodents.* Plenum Press. pp. 617-629.

Fernández, J. A., Hafner, M. S., Hafner, D. J., y Cervantes, F. A. 2014. Conservation status of rodents of the families Geomyidae and Heteromyidae of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (85): 576-588.

Ferrari, L., Valencia-Moreno, M., y Bryan, S. 2005. Magmatismo y tectónica en la Sierra Madre Occidental y su relación con la evolución de la margen occidental de Norteamérica. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 57 (3): 343-378.

Flynn, L. 1994. Roots of rodent radiation. *Nature*, 370: 97-98.
<https://doi.org/10.1038/370097a0>

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.

Galetti, M., Rodarte, R. R., Neves, C. L., Moreira, M., y Costa-Pereira, R. 2016. Trophic Niche Differentiation in Rodents and Marsupials Revealed by Stable Isotopes. *PLoS ONE*, 11(4): e0152494. doi:10.1371/journal.pone.0152494

Gawne, C. E. 1975. Rodents from the Zia Sand, Miocene of New Mexico. *American Museum Novitates*, 2586: 1-25.



Goloboff, P. A. y Catalano, S. A. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32: 221-238.

Graham, A. 1999. Late Cretaceous and Cenozoic History of North American Vegetation. Oxford University Press, New York. 370 pp.

Gray, J. E. 1868. VI. – Revision of the species of Hyrax, founded on the specimens in the British Museum. *Journal of Natural History*, 1(1): 35-51.

Guerrero-Arenas, R., Jiménez-Hidalgo, E., y Genise, J. F. 2017. The Oldest Beetle and Bee Ichnofossils from Mexico and their Paleoenvironmental Implications. *Ichnos*, 25 (4): 269-273. DOI: 10.1080/10420940.2017.1386184

Guerrero-Arenas, R., Jiménez-Hidalgo, E., y Genise, F. 2020. Burrow systems evince non-solitary geomyid rodents from the Paleogene of southern Mexico. *Plos One*, 15: 1-22. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230040>

Hafner, M. S., y Hafner, D. J. 2009. Systematics and conservation status of the pocket gophers of Mexico. *En: Cervantes, F. A., Hortelano, Y., y Vargas, J. (eds.), 60 años de la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología, UNAM: aportaciones al conocimiento y conservación de los mamíferos mexicanos.* Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. pp. 301-308.

Hafner, M. S., Hafner, D. J., Demastes, J. W., Hasty, G. L., Light, J. E., y Spradling, T. A. 2009. Evolutionary Relationships of Pocket Gophers of the Genus *Pappogeomys* (Rodentia: Geomyidae). *Journal of Mammalogy*, 90 (1): 47-56.

Hafner, M. S., Hafner, D. J., González, E. E., Demastes, J. W., Spradling, T. A., y Cervantes, F. A. 2014. Rediscovery of the pocket gopher *Orthogeomys lanius* (Rodentia: Geomyidae) in Veracruz, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 95 (4): 792-802.

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.



Hennig, W. 1966. Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press. 280 pp.

Hibbard, C. W., y Wilson, J. A. 1950. A new rodent from subsurface stratum in Bee County, Texas. *Journal of Paleontology*, 24: 621-623.

Huang, J., Yang, L. Q., Yu, Y., Liu, Y. M., Xie, D. F., Li, J., He, X. J., y Zhou, S. D. 2018. Molecular phylogenetics and historical biogeography of the tribe Liliaeae (Liliaceae): bi-directional dispersal between biodiversity hotspots in Eurasia. *Annals of Botany*, 122 (7): 1245-1262. doi: 10.1093/aob/mcy138. PMID: 30084909; PMCID: PMC6324749.

INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2008. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, Santiago Yolomécatl, Oaxaca. Clave Geoestadística 20499. 12 pp.

Janis, C.M., Gunnell, G. F., y Uhen, M. D. 2008. Introduction. *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.* Cambridge University Press, New York. pp. 1-6.

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. *Journal of South American Earth Sciences*, 57: 39-48.

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., Israde-Alcántara, I., Rodríguez-Caballero, N., y Guerrero-Arenas, R. 2019. Cronología y relaciones estratigráficas regionales de los depósitos lacustres y paleosuelos de la formación Yolomécatl, noroeste de Oaxaca, sur de México. *Convención Geológica Nacional 2019, Ciudad de México, Libro de resúmenes.* pp. 185-186.



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.

Kitching, I. J., Forey, P. L., Humphries, C. J., y Williams, D. M. 1998. *Cladistics: The Theory and Practice of Parsimony Analysis*. New York, Oxford University Press. 228 pp.

Korth, W. W. 1992. Fossil small mammals from the Harrison Formation (late Arikareean: earliest Miocene), Cherry County, Nebraska. *Annals of Carnegie Museum*, 61: 69-131.

----- **1993.** The skull of *Hitonkala* (Florentiamyidae, Rodentia) and relationships within the Geomyoidea. *Journal of Mammalogy*, 74: 168-174.

----- **1994.** *The Tertiary Record of Rodents in North America*. Plenum Press, New York. 319 pp.

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

Korth, W. W., y Branciforte, C. 2007. Geomyoid rodents (Mammalia) from the Ridgeview Local Fauna, early-early Arikareean (late Oligocene) of western Nebraska. *Annals of Carnegie Museum*, 76: 177-201.

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.

Korth, W. W., y Samuels, J. X. 2015. New rodent material from the John Day Formation (Arikareean, middle Oligocene to early Miocene) of Oregon. *Annals of Carnegie Museum*, 83: 19-84.



Korth, W. W., Bailey, B. E. y Hunt, R. M. 1990. Geomyoid rodents from the early Hemingfordian (Miocene) of Nebraska. *Annals of Carnegie Museum*, 59: 25-47.

Lindsay, E. H. 1972. Small mammal fossils from the Barstow Formation, California. *University of California, Publications in Geological Sciences*, 93: 1-104.

Matthew, W. D. 1907. A lower Miocene fauna from South Dakota. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 23: 169-219.

Mayr, E. 1991. One long argument: Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 224 pp.

Merriam, C. H. 1895. Monographic revision of the pocket gophers, Family Geomyidae (exclusive of the species of *Thomomys*). *North American Fauna*, 8: 1-259.

Miller, G. S., y Gidley, J. W. 1918. Synopsis of the supergeneric groups of rodents. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 8: 431-448.

Morán-Zenteno, D., 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*, LVII, 3: 319-341.

Morrone, J. J. 2000. El lenguaje de la cladística. Universidad Nacional autónoma de México, Facultad de Ciencias. 100 pp.

----- **2004.** Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*, 48 (2): 149-162.

----- **2013.** Sistemática. Fundamentos, métodos, aplicaciones. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. 508 pp.

----- **2019.** Regionalización biogeográfica y evolución biótica de México: encrucijada de la biodiversidad del Nuevo Mundo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90: e902980.



Morrone, J. J., y Crisci, J. V. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology, and Systematics*, 26: 373-401.

Morrone, J. J., Espinosa Organista, D., y Llorente Bousquets, J. 1996. Manual de biogeografía histórica. México, Universidad Nacional Autónoma de México. 155 pp.

Munthe, J. 1977. A new species of *Gregorymys* (Rodentia, Geomyidae) from the Miocene of Colorado. *Paleobios*, 26: 1-12.

Nichols, R. 1976. Early Miocene mammals from the Lemhi Valley of Idaho. *Tebawi*, 18 (2): 9-47.

Nieto-Samaniego, A. F., Alaniz-Álvarez, S. A., y Camprubí í Cano, A. 2005. La Mesa Central de México: estratigrafía, estructura y evolución tectónica cenozoica. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 57 (3): 285-318.

Ortiz-Caballero, E., Jiménez-Hidalgo, E., y Bravo-Cuevas, V. 2020. A new species of the gopher *Gregorymys* (Rodentia, Geomyidae) from the early Oligocene (Arikarean 1) of southern Mexico. *Journal of Paleontology*, 94(6): 1191-1201. doi:10.1017/jpa.2020.64

Palmer, T. M., Stanton, M. L., y Young, T. P. 2003. Competition and coexistence: Exploring mechanisms that restrict and maintain diversity within mutualist guilds. *American Naturalist*, 162 (4): S63-S79.

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

Reid, F. A. 2009. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. Segunda edición. Oxford University Press. 334 pp.

Rensberger, J. M. 1971. Entoptychine pocket gophers (Mammalia, Geomyoidea) of the early Miocene John Day Formation, Oregon. *University of California Publications in the Geological Sciences*, 90: 1.209.



----- **1973.** Pleurolicine rodents (Geomyoidea) of the John Day Formation, Oregon: and their relationships to taxa from the early and middle Miocene, South Dakota. University of California Publications in the Geological Sciences, 102: 1-95.

Retallack, G. J. 2013. Global cooling by grassland soils of the geological past and near future. Annual Review of Earth Planetary Sciences, 41: 69-86.

Ritchie, M. E., y Olff, H. 1999. Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. Nature, 400: 557-560.

Rodríguez-Caballero, N. W. 2019. Interpretación paleoambiental y tafonomía en yacimientos fosilíferos paleógenos del noroeste de Oaxaca, México [M.Sc. thesis]: Morelia, Mich., México, Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Tierra, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 104 pp.

Ronquist, F. 1997. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. Systematic Biology, 46: 195-203.

Rosen, B. R. 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. *En:* Myers, A. A., y Giller, P. S. (eds.), Analytical Biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions. Chapman & Hall, Londres y Nueva York. pp 437-481.

Russell, R. J. 1968. Evolution and classification of the pocket gophers of the subfamily Geomyinae. University of Kansas Publications Museum of Natural History. 16 (6): 473-579.

Samuels, J. X., y Hopkins, S. S. B. 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. 2009. Craniodental adaptations for digging in extinct burrowing beavers. Journal of Vertebrate Paleontology, 29: 254-268.



Santamaría-Díaz, A., Alaníz-Álvarez, S. A., y Nieto-Samaniego, A. F. 2008. Deformaciones cenozoicas en la cobertura de la falla Caltepec en la región de Tamazulapam, sur de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 25: 494-516.

Scotese, C. R. 2004. Climate history. PALEOMAP Project.
<http://www.scotese.com/climate.htm>

Simpson, G. G. 1941. Large Pleistocene felines of North America. *American Museum Novitates*, 1136: 1-27.

----- **1961.** Principles of animal taxonomy. Columbia University Press, Nueva York. 247 pp.

Sosa, V., Ornelas, J. F., Ramírez-Barahona, S., y Gándara, E. 2016. Historical reconstruction of climatic and elevation preferences and the evolution of cloud forest-adapted tree ferns in Mesoamerica. *PeerJ* 4:e2696; DOI 10.7717/peerj.2696

Spellerberg, I. F., y Sawyer, J. W. D. 1999. An introduction to applied biogeography. Cambridge University Press. 243 pp.

Spradling, T. A., Brant, S. V., Hafner, M. S., y Dickerson, C. J. 2004. DNA data support a rapid radiation of pocket gopher genera (Rodentia: Geomyidae). *Journal of Mammalian Evolution*, 11: 105-125.

Stevens, M. S. 1977. Further study of Castolon Local Fauna (early Miocene), Big Bend National Park, Texas. The Pearce-Sellards Series, Texas Memorial Museum, 28: 1-69.

Strömberg, C. A. E. 2011. Evolution of grasses and grassland ecosystems. *Annual Review of Earth Planetary Sciences*, 39: 517-544.

Sudman, P. D., Wickliffe, J. K, Horner, P., Smolen, Mi. J., Bickham, J. W., y Bradley, R. D. 2006. Molecular systematics of pocket gophers of the genus *Geomys*. *Journal of Mammalogy*, 87: 668-676.



Tedford, R. H., Albright III, L. B., Barnosky, A. D., Ferrusquia-Villafranca, I., Hunt, Jr., R. M., Storer, J. E., Swisher III, C. C., Voorhies, M. R., Webb, S. D., y Whistler, D. P. 2004. Mammalian biochronology of the Arikareean through Hemphillian interval (late Oligocene through early Pliocene Epochs). pp. 169-231. *En:* Woodburne, M. O. (ed.), Late Cretaceous and Cenozoic mammals of North America. Columbia University Press, New York.

Tolson, G., Solís-Pichardo, G., Morán-Zenteno, D. J., Victoria-Morales, A., y Hernández-Treviño, J. T. 1993. Naturaleza petrográfica y estructural de las rocas cristalinas de la zona de contacto entre los terrenos Xolapa y Oaxaca, región de Santa María Huatulco, Oaxaca. *En:* Delgado-Argote, L., y Martín-Barajas, A. (eds.), Contribuciones a la tectónica del occidente de México: Ensenada, B. C. Unión Geofísica Mexicana, Monografía, 1: 327-349.

Trujano-Alvarez, A. L., y Álvarez-Castañeda, S. T. 2013. Phylogenetic structure among pocket gopher populations, genus *Thomomys* (Rodentia: Geomyidae), on the Baja California Peninsula. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 168: 873-891.

University of California Berkeley. s. f. CalPhotos.
<https://calphotos.berkeley.edu/>

Vaughan, T. A., Ryan, J. M., y Czaplewski, N. J. 2015. Mammalogy. Burlington, Massachusetts, Jones and Bartlett Learning. 755 pp.

Villa, R. B., y Cervantes, F. A. 2003. Los Mamíferos de México: Ciudad de México, México, Grupo Editorial Iberoamericana, S. A. de C. V. e Instituto de Biología, UNAM, México. 140 pp.

Wahlert, J. H. 1983. Relationships of the Florentiamyidae (Rodentia, Geomyoidea) based on cranial and dental morphology. *American Museum Novitates*, 2769: 1-23.



----- **1985.** Skull morphology and relationships of geomyoid rodents. *American Museum Novitates*, 2812: 1-20.

Wahlert, J. H., y Souza, R. A. 1988. Skull morphology of *Gregorymys* and relationships of the Entoptychinae (Rodentia, Geomyidae). *American Museum Novitates*, 2922: 1-13.

Wied-Neuwied, Prinz Maximilian zu. 1839. Ber einige Nager mit "ausseren Backentaschen aus dem westlichen Nord-America. I. Uber ein paar neue Gattungen der Nagethiere mit "ausseren Backentaschen. *Nova Acta Physico-Medica, Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae, Naturae Curiosorum*, 19: 365-74.

Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics. Theory and practice of phylogenetic systematic.* John Wiley and sons, New York. 439 pp.

Wood, A. E. 1936. Geomyid rodents from the middle Tertiary. *American Museum Novitates*, 866: 1-31.

Wood, A. E. 1950. A new geomyid rodent from the Miocene of Montana. *Annals of the Carnegie Museum*, 31: 335-338.

Yu, Y., Harris, A. J., y He, X. J. 2010. S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis): a tool for inferring biogeographic histories. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56: 848-850.

Yu, Y., Harris, A. J., Blair, C. y He, X. J. 2015. RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): a tool for historical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 87: 46-49.

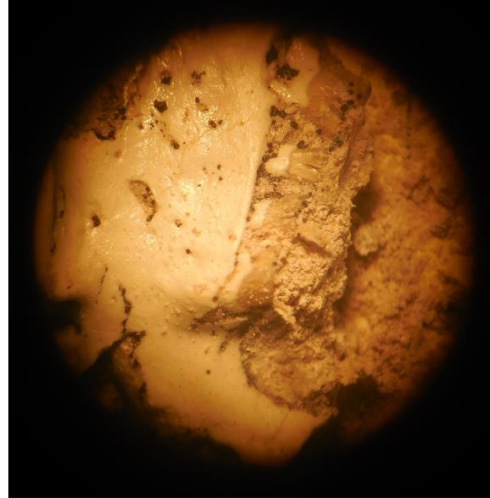
Yu, Y., Blair, C. y He, X. 2019. RASP 4: Ancestral State Reconstruction Tool for Multiple Genes and Characters. *Molecular Biology and Evolution*, 37 (2): 604-606 <https://doi.org/10.1093/molbev/msz257>



Anexo



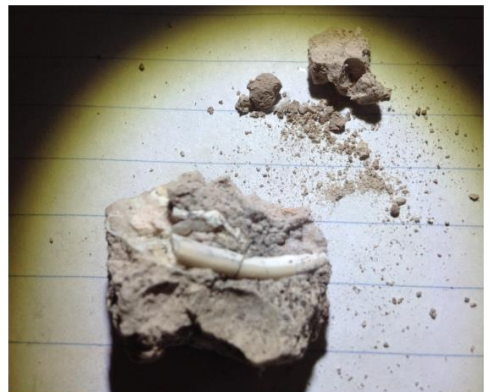
Herramientas utilizadas para la limpieza: pinceles, agujas de disección y lancetas.



Trabajo de limpieza bajo microscopio estereoscópico.



Antes y después de la limpieza.



Ejemplares antes de limpiar.