

# Roedores caviomorfos (Rodentia Hydrochoeridae) del Blancano temprano-tardío – Irvingtoniano de los estados de Guanajuato, Jalisco y Sonora, México: relación con *Phugatherium dichroplax*

Oscar Carranza-Castañeda

Centro de Geociencias, Universidad Nacional Autónoma de México,  
UNAM - Campus Juriquilla, Blvd. Juriquilla 3001, Querétaro, 76230, México.  
carranza@geociencias.unam.mx

## RESUMEN

Se describen los especímenes de roedores caviomorfos colectados en la secuencia sedimentaria de San Buenaventura, Blancano tardío de la cuenca de Tecolotlán, Jalisco. El estudio y comparación han demostrado que presentan caracteres diferentes y más progresivos que *Neochoerus cordobae* del Blancano temprano de San Miguel de Allende, Guanajuato, por lo que son referidos a una nueva especie *Neochoerus occidentalis*, que se caracteriza porque en el m2, el segundo prisma (pr. IIa), la hendidura terciaria interna (h.t.i.), ha dividido al prisma en el lado lingual y está formado por dos láminas aisladas, en el m3, la hendidura secundaria externa (h.s.e.), es mayor al 50% del prisma, y en m1 y m3, la hendidura secundaria interna (h.s.i.), la profundidad alcanza el 90% del prisma. Estos caracteres son compartidos por el espécimen colectado en los depósitos del Blancano tardío-Irvingtoniano de El Golfo de Santa Clara, Sonora, que es referida a *Neochoerus occidentalis*. Se discute la posición taxonómica de *Neochoerus cordobae* y *Phugatherium dichroplax*, especie del Blancano tardío de la fauna de 111 Ranch, Arizona. La presencia de *Neochoerus occidentalis* en faunas de Tecolotlán y El Golfo de Santa Clara, evidencian que la región occidental de México fue un corredor por donde los mamíferos migraban hacia la región norte de México y a la parte sur occidental de América del Norte.

Palabras clave: Blancano tardío; *Neochoerus*; *Hydrochoerus*; *Phugatherium*; carpinchos, México.

## ABSTRACT

The Caviomorphs rodents collected in the late Blancan sedimentary sequence of San Buenaventura, in the Tecolotlán Basin, Jalisco, are described. The study and comparison with *Neochoerus cordobae* fossils collected in the early Blancan San Miguel Allende region have revealed that the Buenaventura specimens have more progressive characters than *N. cordobae*. Distinguishing features of the new species are: 1) the secondary internal flexid (h.t.i.), in the second prism of m2, divides the prism in two isolated plates; 2) the secondary external flexid (h.s.e.), in m3 exceeds 50% of the prism, and 3) the secondary internal flexid (h.s.i.),

in both m1 and m3 has a 90% depth of the prism. These characters are shared with a specimen collected from late Blancan-Irvingtonian sedimentary deposits exposed at Golfo de Santa Clara, Sonora, which is referred to *Neochoerus occidentalis*. The taxonomic position of *Neochoerus cordobae* and *Phugatherium dichroplax* from the late Blancan fauna of 111 Ranch, Arizona is also discussed. The presence of *Neochoerus occidentalis* in Tecolotlán and in the Golfo de Santa Clara faunas is evidence that the western part of Mexico was a corridor where mammals migrated toward the northern region of Mexico and in general to the SW portion of North America.

Key words: late Blancan; *Neochoerus*; *Hydrochoerus*; *Phugatherium*; carpinchos, Mexico.

## INTRODUCCIÓN

En la región central de México se han descrito las faunas del Henfiliano tardío-Blancano temprano, de mayor diversidad de mamíferos al sur de las grandes planicies de América del Norte (Miller y Carranza-Castañeda 1984, Carranza-Castañeda 2006). Los primeros registros de inmigrantes neotropicales se describieron de la secuencia sedimentaria de la localidad de Rancho El Ocote. Las cenizas volcánicas que se encuentran en el estrato basal (nivel Rhino) con fauna del Henfiliano tardío (Hh3), tienen una edad de  $4.8 \pm 0.02$  Ma resultado del análisis por trazas de fisión en zircones, en este estrato se colectó el espécimen de *Megalonyx*, considerado el registro más austral y antiguo en América del Norte (Carranza-Castañeda y Ferrusquía-Villafranca 1978; Flynn *et al.*, 2005; Kowallis *et al.*, 1998a; McDonald y Naples 2008; Woodburne *et al.*, 2006; Woodburne 2010). En el estrato superior (nivel Blanco) referido a lo más tardío del Henfiliano tardío (Hh4), se descubrió *Glossotherium* (Carranza-Castañeda, 2006; Woodburne 2010; Carranza-Castañeda *et al.*, 2013). En discordancia erosional se encuentra la secuencia de Los Corrales, que contiene índices estratigráficos del Blancano temprano *Nannippus peninsulatus* y *Equus simplicidens*, además del inmigrante sudamericano *Plaina*. La edad obtenida de las cenizas que se analizaron por el método de  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ , es de  $4.7 \pm 0.07$  Ma (Kowallis *et al.*, 1998a; Flynn *et al.*, 2005).

La presencia de *Megalonyx* y el pampaterido *Plaina*, en los límites del Henfiliano/Blancano (NALMA North American Land Mammal Ages) de la localidad de Rancho El Ocote, establecen el inicio del Gran Intercambio Biótico entre las Américas (GABI, por sus siglas en inglés), y documenta a los precursores neotropicales que participaron en los primeros impulsos de migración del evento de mayor importancia geológica y biológica que afectó la biota de las Américas (Woodburne, 2010).

En la secuencia sedimentaria del Blancano temprano de la cuenca de San Miguel de Allende (SMA) se ha descrito mayor diversidad de inmigrantes sudamericanos que revelan un intercambio más dinámico; en la localidad GTO 4, Arroyo El Tanque, del área de Los Galvanes, se describieron las primeras evidencias de *Glossotherium* (= *Paramylodon*), *Glyptotherium* y *Nechoerus*, (Montellano-Ballesteros y Carranza-Castañeda, 1981, 1986; Miller y Carranza-Castañeda 1984; Gillette y Carranza-Castañeda, 2013).

En el área de Rancho Viejo, en la localidad GTO 11 Garbani se colectó el holotipo de *Nechoerus cordobae*, la edad de las cenizas intercaladas con los depósitos portadores de los roedores caviomorfos, que se analizaron por trazas de fisión en zircones es de  $4.1 \pm 0.5$  Ma, los paratipos se colectaron en la localidad de GTO 14 Cuesta Blanca, la edad de las cenizas por el método  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  es de  $3.32 \pm 0.02$  Ma, estos resultados han demostrado que son los primeros registros de roedores caviomorfos en el Blancano temprano de México y los más antiguos en América del Norte (Carranza-Castañeda y Miller 1980, 1988; Kowallis *et al.*, 1998a; Flynn *et al.*, 2005).

En el Estado de Jalisco se encuentra la cuenca de Tecolotlán; la secuencia sedimentaria está formada por arenas arcillosas, arcillas y gravas, que contienen dos faunas asociadas de diferentes edades. En la base de la secuencia los depósitos fluviolacustres contienen una importante fauna asociada de mamíferos referida al Henfiliano tardío, el análisis de las cenizas por  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  determina la edad de  $4.89 \pm 0.16$  Ma que es congruente con la edad de la fauna (Kowallis *et al.*, 1998a). En discordancia erosional se encuentra la secuencia de gravas y arenas arcillosas denominadas secuencia de San Buenaventura (Kowallis *et al.*, 1998b, 2003), referida al Blancano tardío/Irvingtoniano, donde se ha colectado *Glyptotherium* y diferentes elementos de capibaras que inicialmente fueron referidos a *Nechoerus cordobae* (Kowallis *et al.*, 2003; Carranza-Castañeda, 2006).

En el noroeste del estado de Sonora, en el área de El Golfo de Santa Clara, en el marco del proyecto de investigación del George C. Page Museum y The University of Arizona and Agriculture Experimental Station, se descubrió el único registro de capibaras en depósitos asignados al Blancano tardío - Irvingtoniano (Figura 1a).

Por otro lado, en la revisión taxonómica de los carpinchos del Blancano temprano de la región central de México, se ha considerado que la especie *Nechoerus dichroplax* del Blancano tardío de Arizona y Florida y *Nechoerus cordobae* de los depósitos del Blancano temprano de San Miguel de Allende, corresponden a la misma especie, con base en la morfología del p4, del m3 y las fisuras presentes en el M3 del material de Arizona y Florida, sin considerar otras diferencias importantes. Como resultado de esta revisión se estableció una nueva combinación *Phugatherium dichroplax*, en la cual incluyen la especie *Nechoerus cordobae* como sinónimo junior (Mones 1984, 1991; Vucetich *et al.*, 2015).

El objetivo de este trabajo, es describir el material de *Nechoerus* del Blancano tardío/Irvingtoniano de los depósitos de San Buenaventura y de El Golfo de Santa Clara, del Blancano tardío - Irvingtoniano de Sonora, estableciendo las diferencias con los registros de *Nechoerus cordobae* del Blancano temprano del centro de México, y determinar las grandes diferencias que tienen con el material de capibaras de la nueva combinación de *Phugatherium dichroplax*.

La cuenca de Tecolotlán se localiza aproximadamente a 100 km al suroeste de la ciudad de Guadalajara; el graben está orientado en dirección norte-sur, su longitud es de 30 km aproximados, el ancho máximo con dirección este-oeste es de 12 km. La secuencia sedimentaria está formada por estratos de arcillas y arenas poco consolidadas, con espesores máximos de hasta 30 metros en el área de Santa María Localidad JalTeco 8 y en la ranchería de San José localidad JalTeco 26 (Figura 1a). Esta secuencia se nombra informalmente secuencia de San José porque en este poblado están mejor expuestos los depósitos, de los cuales se ha obtenido abundante material fósil con gran diversidad de mamíferos del Henfiliano tardío; la fauna ha sido descrita en diferentes trabajos (Miller y Carranza-Castañeda 1999; Kowallis *et al.*, 2003; Carranza-Castañeda, 2006; Carranza-Castañeda *et al.*, 2013). Los équidos son el material más abundante aunque su distribución no es uniforme, *Nannippus aztecus* y *Astrohippus stockii* únicamente se han encontrado en los estratos basales de la localidad JalTeco 8 Santa María asociados con *Neohipparion eurystyle*, *Dinohippus mexicanus*, *Teleoceras fossiger*, *Agriotherium schneideri*, *Machairodus* cf., *M. coloradensis*, *Felis lacustris*, *Borophagus secundus*, *Canis ferox* y una amplia diversidad de roedores, lagomorfos, mandíbulas de reptiles y anfibios. La edad de  $4.89 \pm 0.16$  Ma de la ceniza volcánica, que se encuentra interestratificada en los depósitos de San José, (JAL-20, Kowallis *et al.*, 1998a) es referida al Henfiliano tardío y concuerda con la fauna de mamíferos colectada en estos depósitos.

Los depósitos de San José están cubiertos en discordancia erosional por la secuencia sedimentaria de San Buenaventura; su espesor es irregular y de hasta 25 m en su máximo espesor en la localidad de JalTeco 7, Las Gravas; esta secuencia ha sido referida a la edad de Blancano tardío-Irvingtoniano (Kowallis *et al.*, 2003). El contacto entre los estratos del Henfiliano tardío y los depósitos del Blancano tardío no está claro, debido a las plantas que cubren los estratos; en cambio, los estratos que corresponden al Irvingtoniano son más evidentes en algunos sitios. La secuencia sedimentaria de San Buenaventura consiste de estratos de arenas finas a gruesas parcialmente consolidadas, cubiertos por estratos de gravas, arenas arcillosas y limos; la fauna asociada descubierta en estos depósitos se compone de *Equus simplicidens*, *Platygonus* sp., cérvidos, *Hemiauchenia* sp., *Camelops* sp., fragmentos de mandíbula, placas dorsales y molares de cocrilo además de material de los inmigrantes sudamericanos *Glyptotherium* y *Nechoerus*. Esta fauna fue colectada en la localidad de JalTeco 1 La Chicharra, JalTeco 7 Las Gravas y JalTeco 36, Los Halcones, en las inmediaciones de San Buenaventura. La edad isotópica de los depósitos donde se colectó el material de *Nechoerus* se obtuvo por el método de  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  y es de  $2.6 \pm 0.2$  Ma (Figura 1).

En la localidad JalTeco 47, Los Pitahayos, localizada en el área de la ranchería de Los Corrales, en las inmediaciones del poblado de Juchitlán, distante 9 km al sur de San Buenaventura, se colectaron molares de capibaras asociados con gliptodontes, antilocápridos, *Equus simplicidens*, además, fragmentos de placas de tortugas y molares de cocrilos. En la secuencia sedimentaria del Blancano tardío no se han colectado evidencias de *Nannippus peninsulatus* considerado extinto hace 2.2 Ma (Lindsay 1984, White y Morgan 2005), lo cual es un dato adicional que confirma la edad de Blancano tardío-Irvingtoniano (Figura 1a).

En el proyecto de investigación del George C. Page Museum de los Angeles California y The University of Arizona, en el área de Punta Machorro, de El Golfo de Santa Clara, Sonora, en estratos de arcilla que se encuentran a seis metros sobre la polaridad que corresponde al Chron Matuyama se colectó una mandíbula derecha de capibara referida inicialmente a *Nechoerus dichroplax* (Croxen *et al.*, 2007), esta mandíbula es parte del material que se describe y compara en este trabajo.

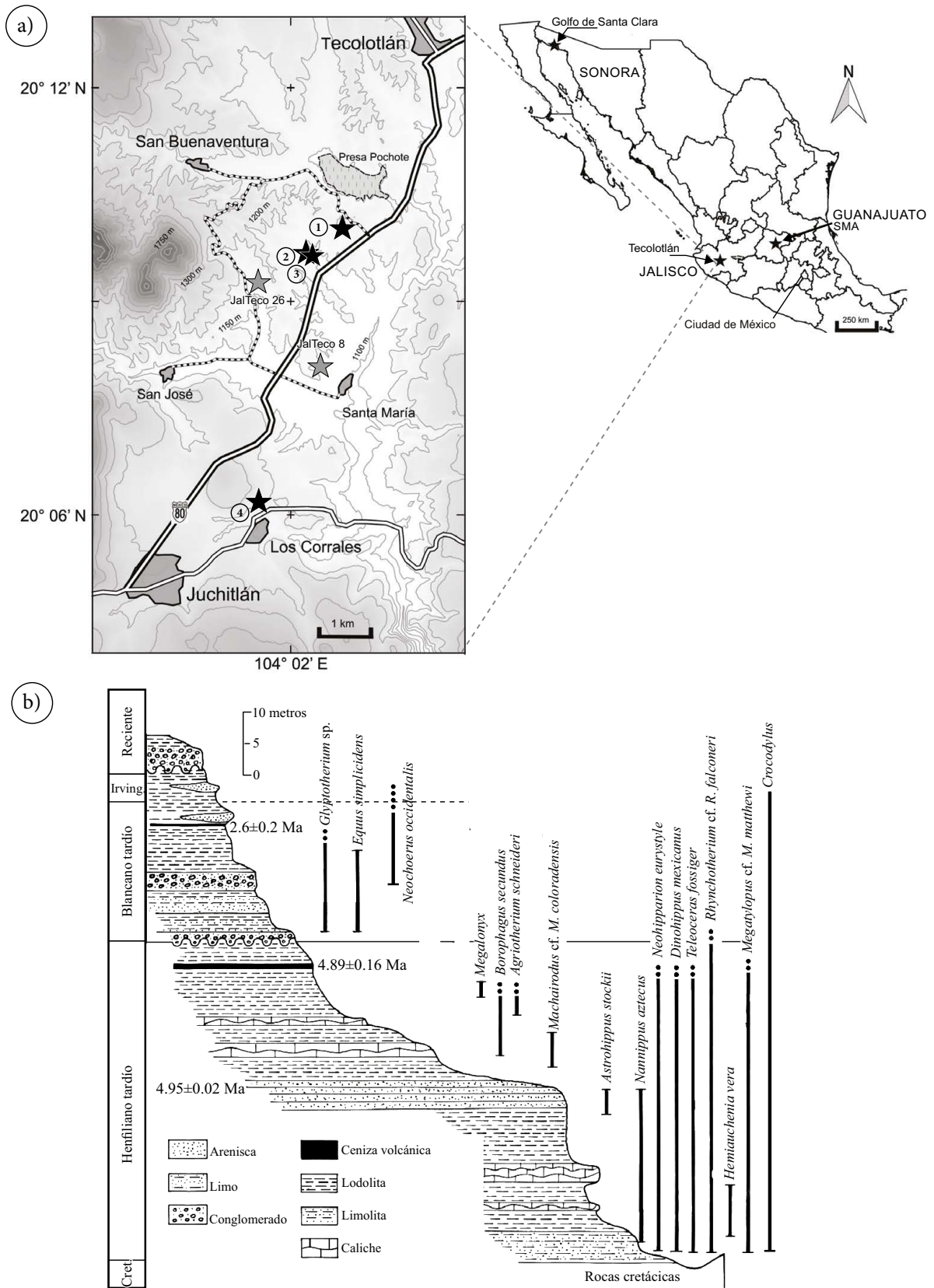


Figura 1. a) Mapa del área de estudio, las estrellas ubican las localidades donde se colectó el material de *Nechoerus* que se describe: 1. JalTeco 1, La Chicharra; 2. JalTeco 7, Las Gravas; 3. Jalteco 36, Los Halcones; 4. JalTeco 46, El Pitahayo. b) Columna estratigráfica compuesta del área de San Buenaventura, donde se muestran las principales localidades del Hemfiliano tardío: JalTeco 8, Santa María; JalTeco 26, Área de San José. Modificado de Carranza-Castañeda (2006). SMA: San Miguel de Allende

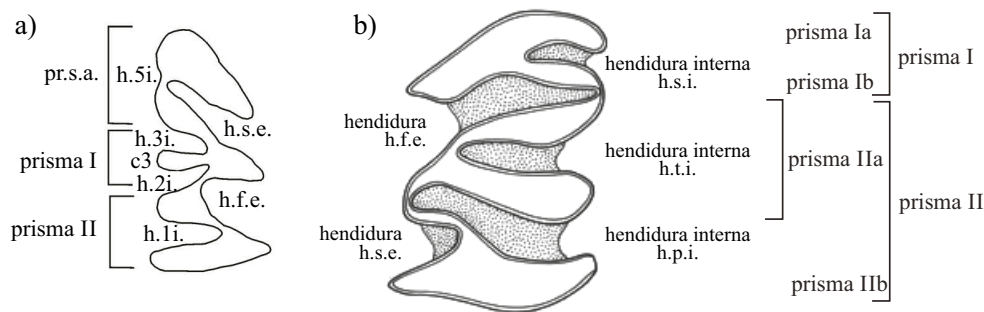


Figura 2. Nomenclatura empleada en el texto para describir las hendiduras y prismas de los molares inferiores. a) nomenclatura para p4; b) nomenclatura para m1 y m2. Tomada de Vucetich *et al.* (2005, 2015).

## ABREVIATURAS

AWC: Arizona Western College; JalTeco: Jalisco-Tecolotlán; IGCU: Instituto de Geología Ciudad Universitaria; IGM: Instituto de Geología México; INAH: Instituto Nacional de Antropología e Historia; MPGJ: Museo de Paleontología Geociencias Juriquilla; SMA: San Miguel Allende; TMM: Vertebrate Collections Museum University of Texas; UALP: University of Arizona Laboratory of Paleontology; UNAM: Universidad Nacional Autónoma de México; GTO: Guanajuato.

Ap: Anteroposterior; c.3: tercera columna interna; h.t.i.: hendidura terciaria interna; h.1i.: primera hendidura interna; h.2i.: segunda hendidura interna; h.3i.: tercera hendidura interna; h.5i.: quinta hendidura interna; h.f.e.: hendidura fundamental externa; h.s.e.: hendidura secundaria externa; h.s.i.: segunda hendidura interna; h.t.i.: tercera hendidura interna; M: molar superior; m: molar inferior; pr. I: primer prisma; pr. II: segundo prisma; pr. III: tercer prisma; pr. IIa: segundo prisma a; pr. IIb: segundo prisma b; pr.s.a.: prisma secundario anterior; pr. IIa'': lámina anterior del pr. IIa; pr. IIa': lámina posterior del pr. IIa; p4: premolar cuatro inferior.

## MATERIAL Y MÉTODO

El material de *Nechoerus* colectado en depósitos del Blancano tardío - Irvingtoniano de las localidades de Tecolotlán, Jalisco y El Golfo de Santa Clara, Sonora, México, fue comparado con el holotipo IGM 5835 (=IGCU 6170) y paratipos IGM 5836 (=IGCU 4182), que se encuentran en la Colección Nacional de Paleontología, del Instituto de Geología, UNAM en Ciudad Universitaria (IGCU). También se comparó con el espécimen UALP 1170, que son fragmentos de mandíbulas derecha e izquierda, referidas en el trabajo de Mones (1980) en la descripción de *Nechoerus lancei* y enlistadas en la descripción original de *Nechoerus dichroplax* (Ahearn y Lance 1980). Además de los especímenes UALP 1186 y MSM 01-127, ambos fragmentos de mandíbula de juvenil provenientes de la fauna de 111 Ranch y que han sido referidos a *Phugatherium dichroplax*; asimismo, se compararon otros elementos de la colección de 111 Ranch, que se encuentran alojados en el Arizona Museum of Natural History de la ciudad de La Mesa, Arizona. Adicionalmente, el material se comparó con el holotipo de *Nechoerus pinckneyi* M3 y la rama mandibular izquierda con p4 y la cresta masetérica completa, que se encuentran en Texas Memorial Museum collection, University of Texas at Austin. También se comparó con la extensa colección de carpinchos, que se encuentra en el Museo Federico Solórzano del INAH en la ciudad de Guadalajara y con los especímenes que se encuentran en la subdirección de apoyo académico del laboratorio de Arqueozoología del INAH, en la ciudad de México. Los ejemplares fueron colectados en el Lago de Chapala, Jalisco. Las medidas de los molares que se mencionan fueron tomadas con vernier y se dan en milímetros, la nomenclatura de las hendiduras fue tomada del modelo de Vucetich *et al.* 2005, 2015 (Figura 2).

## Material de *Nechoerus* de la cuenca de Tecolotlán, Jalisco y El Golfo de Santa Clara, Sonora

Orden Rodentia Bowdich, 1821  
Suborden Caviomorpha Wood and Patterson (en Wood, 1955)  
Familia Hydrochoeridae (Gray, 1825) Gill, 1872  
Género *Nechoerus* Hay, 1926

### *Nechoerus occidentalis* sp. nov.

Figura 3

**Holotipo.** MPGJ 3289, m2 derecho, de un adulto con el prisma anterior en forma de V, la hendidura h.t.i. ha dividido el segundo prisma en dos láminas separadas pr. IIa'' y pr. IIa'; el prisma posterior tiene forma de Y.

**Paratipos.** MPGJ 2968, fragmento de mandíbula de la localidad JalTeco 36, Los Halcones. MPGJ 1513, fragmento de M3, de la localidad JalTeco 7, Las Gravas. MPGJ 1525, fragmento de M3. Localidad JalTeco 47, Los Pitahayos. MPGJ 3363, m3 completo. AWC 20368, mandíbula derecha. Localidad Punta Machorro, El Golfo de Santa Clara, Sonora.

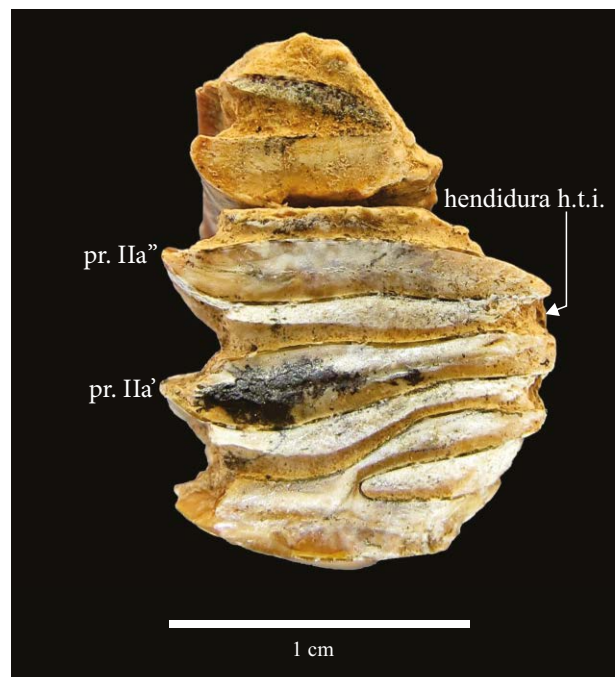


Figura 3. Holotipo MPGJ 3289, m2, el prisma anterior pr. I, con la hendidura h.s.i., profunda. El prisma IIa, la hendidura h.t.i., ha dividido al prisma en dos láminas aisladas pr. IIa'' y pr. IIa' carácter que comparte con el m2 del espécimen de El Golfo de Santa Clara. El prisma posterior pr. IIb en forma de Y.





Figura 4. MPGJ 2698, fragmento de mandíbula con p4-m1 a) Vista oclusal, los incisivos están en las dos ramas, solo conserva el p4-m1 completos, la articulación posterior de la sínfisis mandibular se encuentra debajo del primer prisma de p4., el diastema es corto. b) Vista labial, el borde ventral es recto, en los incisivos se observa el esmalte en la parte inferior.

**Localidad y Edad.** JalTeco 47, Los Pitahayos, 3 km al SE de la población de Juchitlán, estado de Jalisco, solo 300 m al norte de la ranchería Los Corrales (20°05'02"N, 104°05'38"O), cuenca de Tecolotlán, Jalisco.

**Diagnosis.** El m2 presenta el prisma anterior en forma de V con la hendidura que rebasa la mitad del prisma; en el segundo prisma (pr. IIa), la hendidura (h.t.i.) ha dividido al prisma en el lado lingual, el prisma está formado por dos láminas aisladas pr. IIa" y pr. IIa'; el prisma posterior tiene forma de Y con la hendidura tan profunda como la mitad del prisma. El M3 tiene las hendiduras del borde labial de los prismas cuarto, quinto y sexto menores al 5% de profundidad

del prisma. El m3 presenta el pr. I en forma de V, la profundidad de la hendidura es mayor al 90%; tiene dos láminas aisladas y el pr. III en forma de Y, con la profundidad de la fisura (h.s.e.), mayor del 50% del prisma (Figura 3).

En la mandíbula, los incisivos en el borde ventral tienen un ancho surco longitudinal con estriaciones paralelas. El diastema es corto, menor que en la serie p4-m3. La sínfisis está dirigida hacia el borde ventral, la articulación posterior de la sínfisis se encuentra en la parte inferior del alveolo del pr. I de p4. El borde ventral de la mandíbula es recto (Figura 4).

**Etimología.** La especie está nominada por la ubicación geográfica de las localidades de la región occidental de México, donde proviene el material de *Neochoerus* que se describe en este trabajo.

## DESCRIPCIÓN DEL MATERIAL

MPGJ 2968 es un fragmento de mandíbula sin deformaciones; las ramas mandibulares conservan el p4 y m1 en cada una; la sínfisis está completa con los incisivos *in situ* no tienen deformaciones, están completos, son espatulados y ligeramente comprimidos en dirección dorso ventral donde tiene un surco profundo bien definido en la parte media ventral en toda su extensión longitudinal, con estriaciones longitudinales, la porción dorsal no tiene esmalte, su forma es convexa, terminan entre el prisma I-II del m1, ligeramente arriba de la línea del diastema. La sínfisis no tiene deformaciones, la parte dorsal es cóncava, es más estrecha hacia los incisivos; el borde posterior de la sínfisis se encuentra bajo la parte inferior del pr. I de p4. El diastema es corto, la longitud máxima de p4-m1 ocupa el 57% del total, esto implica que la longitud de p4-m3 es mayor a lo largo del diastema, lo que es un carácter de *Neochoerus*; de la cresta masetérica solo se conserva la parte del lado derecho, termina en el pr. II del p4. La fosa masetérica se encuentra en la parte media entre el pr. I-II de m1. La profundidad máxima de la rama mandibular desde el borde del alveolo en el pr. II de p4 hasta el borde ventral es tan solo de 40 mm (Figura 4a y 4b, Tabla 1).

El p4 está formado por tres prismas en forma de V; en el prisma anterior la primera lámina es lobular, con la hendidura (h.5i.) dirigida al esmalte del borde lingual y con 52 % de profundidad; la lámina posterior se une en la región lingual con el segundo prisma (pr. I) por un delgado filamento de esmalte a la lámina anterior de este prisma. El prisma intermedio (pr. I) tiene forma de V; la profundidad de la hendidura anterior (h.3i.) es casi el 50% del total del prisma, está dirigida posteriormente hacia la cúspide labial del prisma; la hendidura posterior (h.2i.) está en dirección opuesta a la anterior y es más profunda, 67 % del prisma, las dos forman la columna c3 en la parte media que ocupa el 60 % del largo del prisma. La hendidura del prisma posterior (h.1i.) es la más profunda, se extiende 74 % del prisma, llega casi al esmalte del borde del lingual. El p4, tiene cinco cúspides en la región lingual y tres en la parte labial (Figura 4a).

El m1 está formado por tres prismas; el prisma I en forma de V está aislado, su lámina anterior es convexa, la hendidura (h.s.i.) rebasa

el 80% del prisma, está abierta lingualmente y su lámina posterior es recta; el pr. IIa tiene forma de V casi simétrico, la abertura lingual (h.t.i.) rebasa el 90% del prisma; este prisma se adhiere en la región labial con la lámina anterior del pr. IIB por medio de un delgado filamento de esmalte que va desde el vértice labial a la rama anterior labial del pr. IIB. Éste tiene las láminas desiguales, la lámina anterior es pequeña y delgada, la posterior es recta y adelgazada en los extremos con una abertura labial (h.s.e.) que no alcanza la mitad del prisma (Figura 4a).

El espécimen MPGJ 1513 es un fragmento de M3, del lado derecho no tiene deformaciones, le falta el prisma anterior que siempre está formado por dos láminas y un prisma laminar; solo conserva 13 prismas, once de ellos son laminares aislados y el prisma posterior formado por dos láminas desiguales unidas en el lado labial con la hendidura inclinada en relación al eje anteroposterior. En los prismas aislados el esmalte del lado labial en la parte anterior está ligeramente más reducido que la parte posterior, esto forma una casi imperceptible depresión del esmalte en toda la longitud del borde labial que no se refleja en los prismas aislados. En la superficie oclusal el cuarto, quinto y sexto prisma, aislado en el lado externo, tienen una diminuta hendidura, la más profunda es menor de 0.5 mm. El prisma posterior tiene forma de U, con una hendidura profunda abierta en la porción lingual, las dos láminas que lo forman son de diferente tamaño, Figura 5a y 5b.

En la misma localidad se colectó el espécimen MPGJ 336, fragmento de m1. Del lado derecho, solo presenta el prisma medio (pr. IIa) en forma de V con la abertura lingual profunda (h.t.i.), la lámina anterior es convexa y la posterior es recta y plana. Esta lámina une con el tercer prisma (pr. IIB) por un delgado filamento de esmalte desde el borde lingual, con la lámina anterior del tercer prisma que tiene forma de Y. El espécimen MPGJ 3362 es un fragmento de m3, fue colectado en el mismo nivel estratigráfico; el pr. I en forma de V, la lámina anterior es convexa, la fisura (h.s.i.) muy profunda, mayor al 90 % del prisma, está abierta en el lado lingual, el pr. II está representado por dos láminas aisladas.

En la localidad JalTeco 47 Los Pitayos se colectó el holotipo de *Neochoerus occidentalis*, asociado con otros fragmentos de molares de capibaras, *Equus simplicidens* y cocodrilos. El espécimen MPGJ 1525 es un fragmento de M3 de la región media que conserva cuatro placas, de las cuales ninguna tiene evidencia de pliegues en el esmalte. El ejemplar MPGJ 3363 es un m3 completo que corresponde al lado derecho, el pr. I tiene forma de V abierto lingualmente, la hendidura (h.s.i.) muy profunda mayor al 90% del prisma; dos prismas laminares aislados y el pr. III más pequeño tiene forma de Y con la hendidura (h.s.e.) que ocupa el 52% del prisma (Figura 6a y 6b).

El espécimen AWC 20369 es una rama mandibular derecha que inicialmente fue referida a *Neochoerus dichroplax* (Croxen *et al.*, 2007), no presenta evidencia de transporte y ninguna deformación. La dentición p4-m2, está completa, el m3 solo conserva el pr. I que tiene forma de V, la hendidura (h.s.i.) tiene una profundidad mayor al 90% del prisma, también conserva el primer prisma laminar. En el p4 la primera lámina está rota, el resto de los prismas están conservados, presentan diferencias en la profundidad de la hendidura h.3i. que es ligeramente mayor que la h.2i., las hendiduras de los demás prismas no tienen mayores diferencias y la c3, está presente bien formada en forma de gota en la parte media del prisma. En el lado labial, las hendiduras h.s.e. y h.f.e. son más profundas que en *P. dichroplax*. El incisivo está incompleto, el borde posterior termina en el pr. I de m1. En el m1, el prisma I, está aislado con la hendidura (h.s.i.) muy profunda, el prisma IIa, está unido por el borde labial al prisma IIB que tiene forma de Y.

En el m2 se encuentran las diferencias fundamentales, el prisma I tiene forma de V, con la hendidura (h.s.i.) muy profunda; en el prisma IIa, la hendidura (h.t.i.) ha dividido al prisma en dos láminas aisladas pr. IIa' y pr. IIa'', este carácter solo se comparte con el holotipo de la

Tabla1. Medidas máximas de la mandíbula MPGJ 2968 *Neochoerus occidentalis*, localidad JalTeco 7 Las Gravas, Blancano tardío de San Buenaventura, cuenca de Tecolotlán, Jalisco, México.

	Dimensión (en mm)
Longitud máxima del borde anterior de la sínfisis hasta el borde posterior del pr.3 de m1.	108
Longitud máxima del diastema.	69
Distancia máxima entre las fosas masetéricas a través del prisma 1 de m1.	~81
Profundidad de la rama mandibular del alveolo de p4 al borde ventral.	40
Longitud máxima anteroposterior entre p4-m1.	39
Distancia máxima desde el borde posterior de la sutura intermandibular hasta el incisivo.	87
Longitud máxima anteroposterior y transversa de p4.	21×10
Longitud máxima anteroposterior y transversa de m1.	19×11

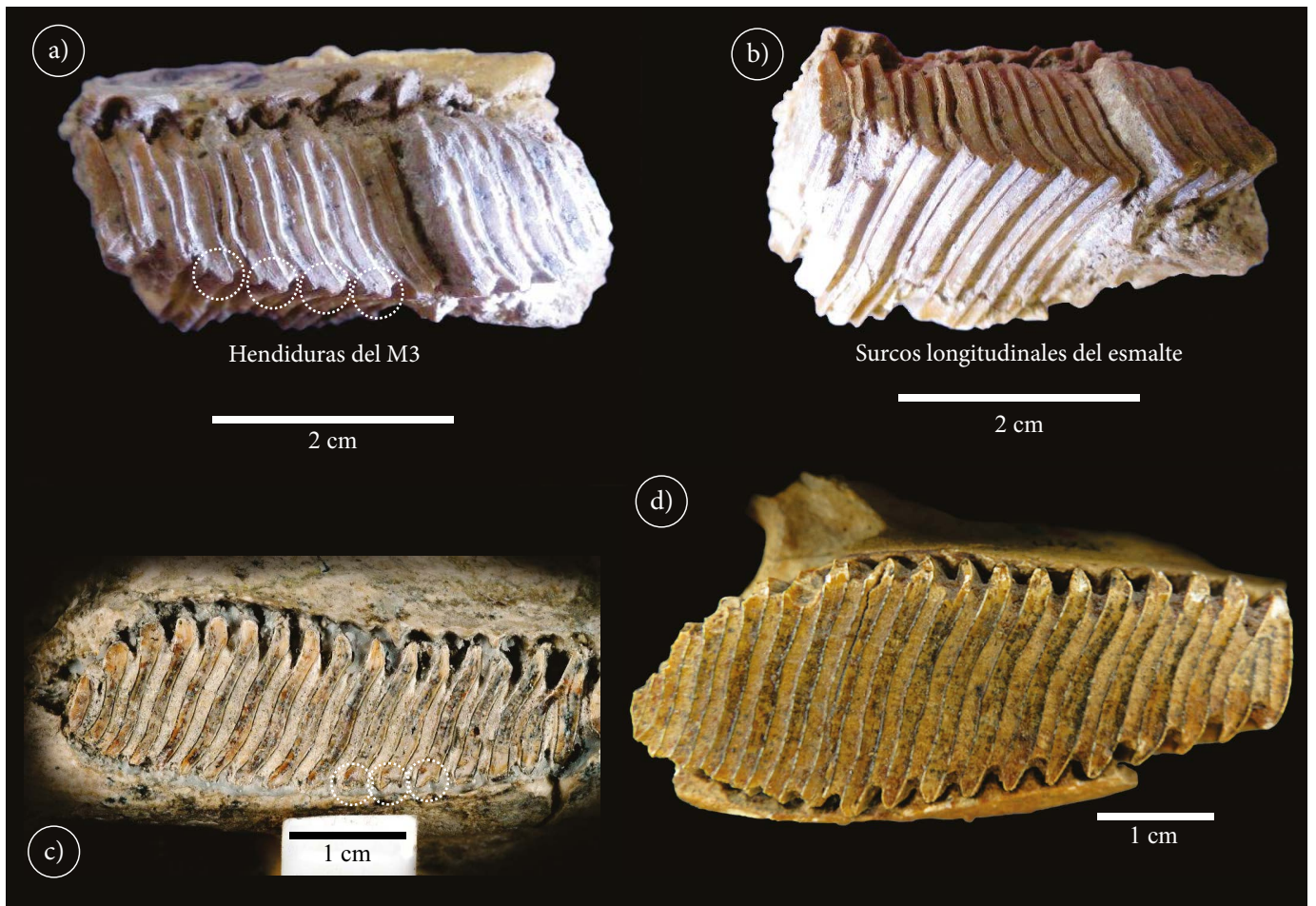


Figura 5. a) Vista oclusal de MPGJ1513 M3 derecho de *Nechoerus occidentalis*. En los prismas aislados, se observan pequeñas y someras invaginaciones del esmalte que no están rellenas de cemento (señalados con círculos). b) Vista lingual, en el borde labial, se observan invaginaciones del esmalte de las láminas aisladas, estas no se reflejan en la superficie oclusal. c) M3 del holotipo IGM5835 *Nechoerus cordobae*, se observan en tres prismas aislados con invaginaciones menores de 0.5 mm (señalados con círculos). d) Holotipo TMM 2406 *Nechoerus pinckneyi*, en la superficie oclusal, en ninguno de los prismas se observan invaginaciones.

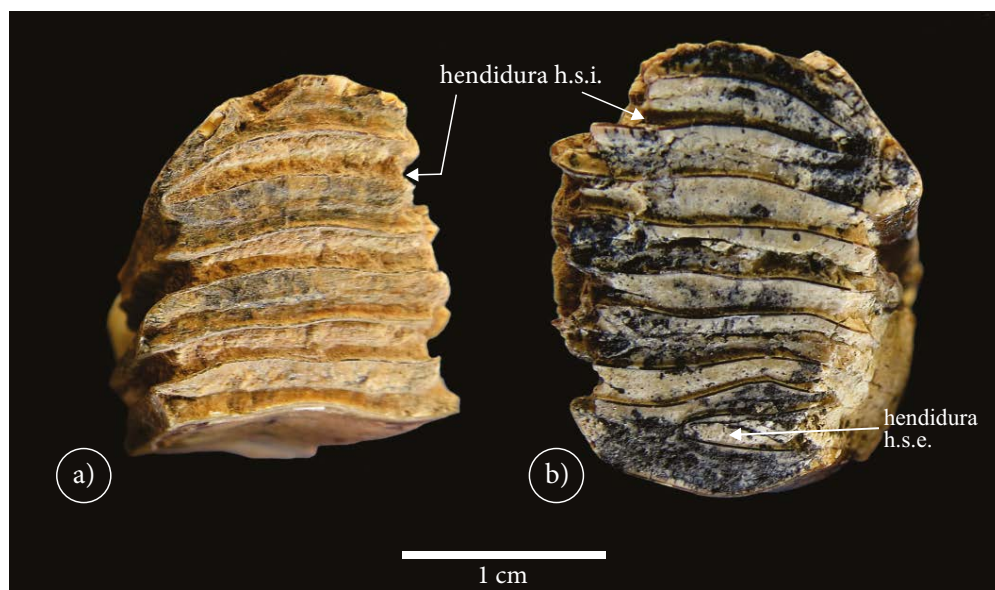


Figura 6. a) MPGJ 3362 fragmento de m3 de *Nechoerus occidentalis* de Tecolotlán Jal.; se observa en los prismas I que la profundidad de la hendidura (h.s.i.) rebasa el 90% de los prismas, los dos prismas intermedios están aislados. b) MPGJ 3363 m3, completo con la hendidura (h.s.e.) que rebasa el 50% del prisma.



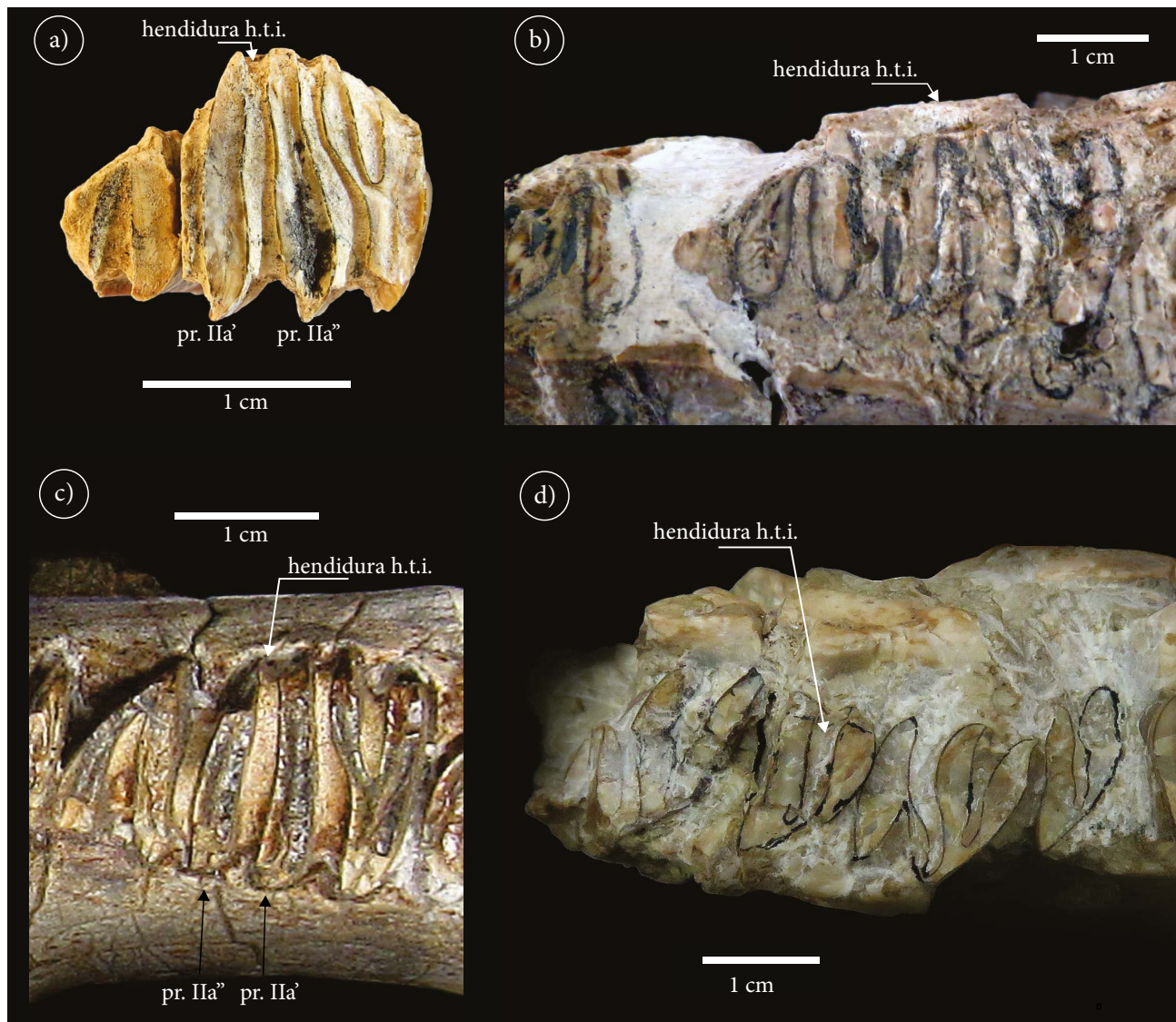


Figura 7. a) Holotipo MPGJ 2968 m2 de *Nechoerus occidentalis*, de Tecolotlán, Jalisco. b) Paratipo IGM 5836 m2 de *Nechoerus cordobae*, cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato. c) Paratipo AWC 20369 m2 de *Nechoerus occidentalis* de El Golfo de Santa Clara, Sonora. d) UALP 1170 m2 de *Phugatherium dichroplax* fauna de 111 Ranch, Az. Se observa en a) y c), en el pr. II, que la hendidura h.t.i., ha dividido al prisma en el lado lingual en dos láminas aisladas, pr. IIa'' y pr. IIa'. En b) y d), en la rama mandibular del lado derecho, en el m2, la hendidura h.t.i. es profunda pero el prisma conserva la forma de V, las láminas están unidas en el lado lingual.

cuenca de Tecolotlán. La cresta masetérica termina en el pr. II de p4, la fosa masetérica se encuentra entre el prisma II de m1. El borde ventral es recto y el ángulo mandibular se inicia en la parte posterior del pr. I de m3. La articulación de la parte posterior de la sínfisis, se encuentra abajo del pr. I de p4 (Figura 7c y Tabla2).

## COMPARACIÓN

### Comparación de las mandíbulas de Tecolotlán y El Golfo de Santa Clara

Las mandíbulas referidas a *Nechoerus occidentalis* MPGJ 2968 de la fauna de Tecolotlán y la mandíbula AWC 20369 de la Fauna de El Golfo de Santa Clara, comparten importantes similitudes: el borde ventral es recto y la sínfisis está orientada hacia el borde ventral. El premolar es similar en la forma y proporciones de las estructuras, la

variabilidad que se observa en las hendiduras está dentro de la variación intraespecífica de la población. El m1 de las dos mandíbulas es similar, el pr. I está aislado y tiene forma de V, el prisma IIa se une al prisma IIb por el esmalte del lado labial, este último prisma tiene forma de Y. En el m3, que se considera diagnóstico, del espécimen AWC 20369 solo se conserva el primer prisma y un prisma aislado (Figura 8c1 y 8c2), ellos son semejantes en la forma y también en la profundidad de la hendidura con el espécimen MPGJ 3363 m3 de Tecolotlán que si está completo. Este molar está compuesto por seis láminas, las dos primeras forman un prisma en forma de V, con la hendidura muy profunda mayor al 90%, dos prismas laminares aislados y el tercer prisma (pr. IIb), con la profundidad de la hendidura h.s.e. mayor del 50 % del prisma (Figura 6b).

La estructura de mayor importancia que el espécimen de El Golfo de Santa Clara comparte con el holotipo de *Nechoerus occidentalis* de Tecolotlán, está en el pr. IIa del m2, dividido en dos láminas, pr. IIa'' y



Tabla 2. Comparación de las medidas y caracteres de las mandíbulas de *Nechoerus* de las faunas del Blancano temprano tardío - Irvingtoniano de México y la fauna de 111 Ranch, Arizona (medidas en mm).

	<b>Jalteco2968</b> <i>Nechoerus occidentalis</i> MPGJ2968	<b>AWG99901</b> <i>Nechoerus occidentalis</i> AWC20369	<b>IGM5836</b> <i>Nechoerus cordobae</i> IGM5836	<b>UALP1170</b> <i>Phugatherium dichroplax</i> UALP1170	<b>UALP1186</b> <i>Phugatherium dichroplax</i> (juvenil)	<b>MSM01-127</b> <i>Phugatherium dichroplax</i> (juvenil)
Edad (NALMA)	Blancano tardío-Irvingtoniano	Blancano tardío-Irvingtoniano	Blancano temprano	Blancano tardío	Blancano tardío	Blancano tardío
Longitud del diastema desde p4 al borde anterior incisivo.	69.98	~60.19		~92.87		
Longitud máxima AP de p4-m1.	39.9	~44.62	~47.63	~52.46		
Longitud máxima AP entre p4 a pr. I de m3.		80.78	112	~88.96		
Profundidad de la mandíbula desde el alveolo de p4 al bordeventral.	40.50	41.39	52.43	41.72		
Ancho de la rama del lado labial al lado lingual en la parte media de p4.	~34.40	~33.17	49.00	~29.73		
Extremo posterior del incisivo.	Bajo pr. II de m1	Bajo pr. II de m1	Bajo pr. II de m1	Bajo pr. III de p4		
Extremo anterior de la cresta masetérica.	En pr. I-II de p4	En pr. I de p4	En pr. I de p4	En pr. III de p4		
Posición de la fosa masetérica.	En pr. II de m1	En pr. II de m1	En pr. I-II de m1	Entre pr. III de p4 y pr. I de m1		
Prisma II de m2.	Dos láminas aisladas	Dos láminas aisladas	En forma de V	En forma de V		
Borde ventral de mandíbula p4-m2.	Recto	Recto	Cóncavo	~Recto		
Porción posterior de la sínfisis mandibular.	Bajo el pr. I de p4	Bajo el pr. I de p4	Bajo pr. I de p4	17 mm delante de p4	8 mm delante de p4	9 mm anterior a p4

pr. IIa', peculiaridad que solo se conoce en *Nechoerus occidentalis*; no se presenta en *N. cordobae* y tampoco en los especímenes referidos a *Phugatherium* de la fauna de 111 Ranch (Figura 7a - 7d). Este carácter se ha mencionado para *Phugatherium novum* de la Calera Avellaneda de Buenos Aires, sin embargo, en *P. Novum* el diastema es más largo y tiene solo cinco placas en el m3 con la hendidura (h.s.e.) muy reducida.

Un carácter compartido en las mandíbulas referidas a *Nechoerus occidentalis* de las localidades de Jalisco y Sonora se encuentra en la articulación de la parte posterior de la sínfisis, que está localizada en la parte inferior del pr. I de p4; en *Nechoerus cordobae* se encuentra debajo de la parte media de p4. En cambio en *Phugatherium dichroplax*, la misma estructura se ha descrito al menos 18 mm anterior al p4. Esta es una gran diferencia entre *Nechoerus cordobae* y *N. occidentalis* con las especies de *Phugatherium* (Prado *et al.*, 1998), Figura 8a - 8d.

La longitud del diastema es otra de las semejanzas entre las mandíbulas de *N. occidentalis*; en el espécimen de Sonora, la sínfisis está parcialmente destruida y no se pueden hacer afirmaciones, no obstante, continuando la curvatura del incisivo, en su unión con el borde dorsal de la sínfisis, la longitud del diastema sería menor que la serie p4-m3, de forma similar al espécimen de Tecolotlán que está completa, este es un carácter diagnóstico de la mandíbula de *Nechoerus occidentalis*. De acuerdo a estas observaciones la mandíbula de El Golfo de Santa Clara comparte semejanzas en sus estructuras que justifican su determinación taxonómica a *N. occidentalis*, Figura 8b y 8c.

El largo del diastema y la articulación de la sínfisis mandibular separan a las especies de *Nechoerus* de México de las especies de *Phugatherium*, afectan la forma del rostro que en *Nechoerus* es más corto (Prado *et al.*, 1998) y en *Phugatherium* se ha descrito como alargado (Vucetich *et al.*, 2014), (Figura 8d).

### Comparación entre *Nechoerus cordobae* y *Phugatherium dichroplax*

En sus trabajos acerca de la familia Hydrochoeridae, Mones (1984, 1991) reconoce en el material de capibaras del Blancano temprano de San Miguel de Allende, Guanajuato, que la morfología de p4, m3 y M3 de *Nechoerus cordobae* (Carranza-Castañeda y Miller, 1988) es semejante a la de *Nechoerus dichroplax* (= *Phugatherium dichroplax*), sin embargo, no describe ninguna diferencia y tampoco las similitudes entre estos molares. En trabajo reciente acerca de la revisión de los carpinchos involucrados en el Gran Intercambio Biótico entre las Américas (Vucetich *et al.*, 2015), Mones (1984) considera que las especies descritas en el Blancano temprano y tardío de Norteamérica corresponden a una sola especie con base en las estructuras del p4, m3 y el M3 y establece la nueva combinación *Phugatherium dichroplax* y determina que *N. cordobae* es un sinónimo junior (Mones 1984, 1991; Vucetich *et al.*, 2015). Sin embargo, en este trabajo solo dan prioridad a la morfología de la dentición, la forma y profundidad de las hendiduras en el p4, que son criterios usuales e importantes en la taxonomía, pero también son caracteres muy variables entre los individuos de la misma especie, inclusive las hendiduras de los molares se pueden modificar con la edad, no obstante no establecen comparaciones entre los M3 (Prado *et al.*, 1998; Vucetich *et al.*, 2005).

Entre los criterios para decidir que *Nechoerus cordobae* es un sinónimo de *Phugatherium dichroplax* no se han considerado los caracteres anatómicos de la mandíbula, que la diferencian de otras especies y que están presentes en el espécimen de Guanajuato (IGM 5835 y paratipos IGM 5836); se trata de diferencias anatómicas relevantes de la mandíbula que se consideran diagnósticas en la descripción de las especies de carpinchos (Prado *et al.*, 1998; Ahearn y Lance 1980).

Los caracteres del M3 han sido utilizados para caracterizar

*Phugatherium dichroplax* y fueron un criterio importante para establecer la sinonimia de *Neochoerus cordobae*; sin embargo, la diagnosis de *Phugatherium dichroplax* difiere con las estructuras presentes en el M3 del holotipo y paratipo de *Neochoerus cordobae*. En el M3 de *Neochoerus cordobae* las fisuras de los prismas laminares solo se presentan en el quinto y sexto prisma aislado pero su máxima profundidad es menor del 5% del largo del prisma, en contraste con *P. dichroplax* donde las fisuras están presentes en todos los prismas y en algunos la profundidad es hasta del 33% del prisma. En *Phugatherium novum* son más numerosas aunque menos profundas y en otras especies de Sudamérica estas fisuras son más numerosas y evidentes que en la especie mexicana. Esto implica que las hendiduras del M3, presentan gran variabilidad entre las especies de *Phugatherium* de Sudamérica y es más evidente entre individuos jóvenes y adultos. En cambio, se reconoce que en *Neochoerus* las hendiduras del M3 son excepcionales y poco profundas (Vucetich *et al.*, 2015). La presencia de las incipientes hendiduras en *Neochoerus cordobae* no es criterio diagnóstico suficiente para ser incluido dentro de *Phugatherium*. En su análisis cladístico, Prado *et al.* (1998) incluyen dentro de las sinapomorfias de *Neochoerus* que las hendiduras pueden no estar presentes y posiblemente solo estén insinuadas, esta observación también es mencionada por Vucetich *et al.* (2015). En la comparación de los M3 de *Neochoerus cordobae* y *Neochoerus occidentalis*, la disposición de las hendiduras y la mínima profundidad que tienen es una condición compartida entre las especies de México, que las diferencia de las especies de *Phugatherium* de América del Sur (Figuras 5a y 5c).

En *Neochoerus cordobae* el p4 está parcialmente destruido, las diferencias que se observan no son objetivas y solo deben considerarse dentro de la variabilidad que se ha descrito para este premolar (Álvarez 1971). El p4 de los especímenes de Tecolotlán y El Golfo de Santa Clara tienen gran similitud en forma y disposición de las estructuras de los prismas, sin embargo, la hendidura fundamental externa (h.f.e.) y la segunda fisura externa (h.s.e.), son ligeramente más profundas que en *Phugatherium dichroplax*.

El m3 en *N. cordobae* está formado por seis láminas; el pr. I tiene forma de V, la profundidad de la fisura (h.s.i.) es mayor del 80% del prisma; le siguen dos laminas aisladas; el tercer prisma (pr. IIb) tiene forma de Y, con la hendidura (h.s.e.) ligeramente más profunda del 50% del prisma (Carranza-Castañeda y Miller 1988). En el espécimen MPGJ 3363 de *Neochoerus occidentalis* la hendidura (h.s.e.), es un poco más profunda (Figura 6a y 6b).

En la mandíbula de *Neochoerus cordobae* se presentan las diferencias más notables comparado con *P. dichroplax*. La cresta masetérica de *N. cordobae* termina en la parte anterior del pr. II, de p4; en *N. occidentalis* termina entre el prisma II de p4; en *P. dichroplax* termina en el pr. III de p4 y la fosa masetérica del material de Guanajuato se encuentra en el pr. II de m1; en *N. occidentalis* la fosa masetérica se encuentra entre el prisma I-II de m1, en *P. dichroplax* se encuentra en el pr. I de m1 (Ahearn y Lance 1980; Carranza-Castañeda y Miller, 1988); estos caracteres fueron considerados importantes para diferenciar estas especies (Ahearn y Lance 1980; Carranza-Castañeda y Miller 1988). No obstante, las divergencias de mayor relevancia entre el paratipo de *Neochoerus cordobae* y la nueva combinación de *Phugatherium dichroplax* son la forma y las estructuras del borde ventral de la mandíbula. En *N. cordobae* la máxima profundidad de la rama mandibular esta desde el alveolo anterior de p4 hasta el borde ventral, que se caracteriza por ser cóncavo. La parte más delgada se encuentra bajo el pr. I de m1 y el ángulo mandibular es muy profundo (Figura 8a, 8c, 8d). Esta configuración determina la forma cóncava del borde ventral, lo que difiere con *P. dichroplax* donde es recta y la profundidad de la mandíbula en p4 es menor. Otra importante diferencia se encuentra en la longitud del diastema de *N. cordobae*, aunque está incompleto, la curvatura del

incisivo y su posible terminación en el diastema sugieren que su longitud es menor que la longitud máxima de p4-m3 que es de 81 mm, en cambio en el diastema de la mandíbula UALP 1170 de *Phugatherium dichroplax* (Figura 8d1 y 8d2), la longitud del diastema es mayor que p4-m3; carácter que es constante en las especies de *Phugatherium*; en *P. vetum* el largo del diastema es similar a la dentición (Vucetich *et al.*, 2015). En el espécimen UALP 1170 *Phugatherium dichroplax* de la fauna de 111 Ranch, la longitud de p4 y m2 es 87 mm y el diastema es de 92 mm. La longitud del diastema es 25% mayor que en los especímenes mexicanos (Figura 8a - 8d).

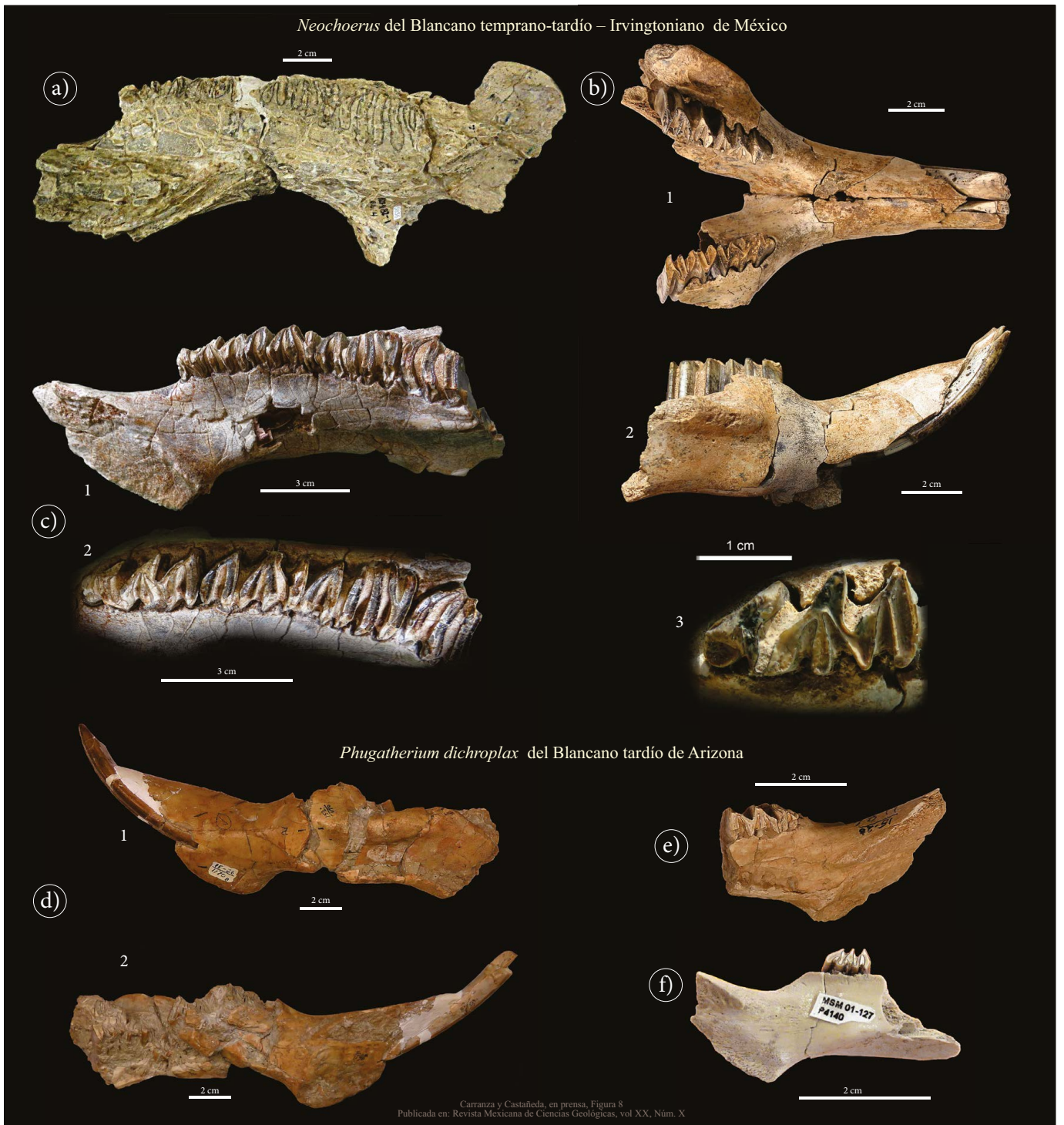
La sínfisis de *Neochoerus cordobae* es más reducida, de forma oval y con dirección anteroposterior (Figura 8a); la mayor diferencia respecto a las especies de América del Sur se encuentra en el borde posterior de la articulación de la sutura mandibular, en *Neochoerus cordobae* se localiza en la parte inferior de p4 (Figura 8a). En cambio, en la mandíbula UALP 1170 de *Phugatherium dichroplax*, se encuentra al menos 18 mm anterior al pr. I de p4 (Figura 8d,1 y 8d2), semejante a la descripción de *Phugatherium novum* (= *Chapalmatherium novum*) en el cual se encuentra 18 mm anterior al p4 (Prado *et al.*, 1998). Este carácter mencionado para *Phugatherium dichroplax*, *Phugatherium novum* y *P. catacliticum* implica que estas especies tenían el rostro más alargado (Prado *et al.*, 1998; Vucetich *et al.*, 2014). Además, es un carácter que también está presente en los dos individuos juveniles de la fauna de 111 Ranch (Figura 8e y 8f), esto implica que la articulación de la sínfisis mandibular por delante de p4 es un carácter propio de la especie de *Phugatherium dichroplax* y no puede atribuirse a diferencias entre estados juveniles y adultos (Vucetich *et al.*, 2014). Esta estructura indica que *Neochoerus cordobae* tuvo un rostro más corto, como lo menciona Prado *et al.* (1998), y *Phugatherium dichroplax* más alargado (Vucetich *et al.*, 2014, 2015), (Figura 8a, 8e y 8f).

De acuerdo a la discusión anterior, es notable que las características mencionadas por Prado *et al.* (1998) para *Neochoerus* están presentes en el espécimen del Blancano temprano de Guanajuato. Las mayores diferencias se encuentran en la forma y disposición del borde ventral de la mandíbula, la articulación del borde posterior de la sínfisis debajo de p4, el diastema más corto que la serie p4-m3, las seis láminas que forman el m3 y en especial la gran diferencia que existe en las hendiduras del M3, que se han usado como el criterio más importante para caracterizar a las especies de capibaras involucradas en el GABI. A diferencia de *Phugatherium dichroplax*, en *N. cordobae* el número de hendiduras en el lado labial es muy reducido y la profundidad casi imperceptible, sin estar rellenas de cemento.

Estos son los caracteres de *Phugatherium dichroplax* que lo diferencian de *Neochoerus cordobae*, que debe considerarse una especie válida del Blancano temprano de Guanajuato, es el registro más antiguo en Norteamérica; parte de la fauna asociada, *Nannippus peninsulatus*, *Equus simplicidens* y *Borophagus diversidens*, son considerados índices estratigráficos de Norteamérica; además, las edades de las cenizas intercaladas a los estratos donde se colectó el material, 3.9-3.3 Ma, determinan la edad de Blancano temprano para *Neochoerus cordobae* (Kowallis *et al.*, 1998a; Flynn *et al.*, 2005).

#### Comparación de las mandíbulas de *Neochoerus cordobae* y *Neochoerus occidentalis*

El fragmento de mandíbula del Blancano tardío de la cuenca de Tecolotlán y la mandíbula del Blancano tardío - Irvingtoniano de El Golfo de Santa Clara, Sonora, referidos a *Neochoerus occidentalis*, se diferencian de la mandíbula de *Neochoerus cordobae* del Blancano temprano de San Miguel de Allende porque la rama mandibular es más esbelta, el borde ventral es recto, la sínfisis es elíptica dirigida hacia el borde ventral y la articulación del borde posterior de la sínfisis que se encuentra debajo del pr. I de p4, lo que implica un rostro



Carranza y Castañeda, en prensa, Figura 8  
 Publicada en: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, vol XX, Núm. X

Figura 8. a) IGM 5836 Holotipo de *Nechoerus cordobae*, Blancano temprano, vista lingual de la mandíbula derecha. b) MPGJ 2968 fragmento de mandíbula y p4 de *Nechoerus occidentalis*, de Tecolotlán, Jalisco; 1- vista oclusal y 2- vista labial, 3- superficie oclusal del p4. c) AWC 20369, Blancano tardío - Irvingtoniano, fragmento de mandíbula derecha de El Golfo de Santa Clara, Sonora; 1- vista lingual, 2- Superficie oclusal p4- y el primer prisma de m3. d) UALP 1170 *Phugatherium dichroplax*, Blancano tardío de 111 Ranch, Az.; 1- vista labial; 2- vista lingual. e) UALP 1186 *Phugatherium dichroplax*, vista lingual de mandíbula, juvenil. f) MSM01-127 fragmento de mandíbula juvenil de *Phugatherium dichroplax*. Es notable que en a), la sínfisis mandibular está orientada en su eje anteroposterior y la articulación se encuentra bajo el p4. En b) y c) la sínfisis está inclinada y la articulación se encuentra en el primer prisma de p4, mientras que en d) la articulación se localiza por delante del pr. I de p4. Esta figura puede descargarse a mayor resolución y tamaño dando [CLICK AQUÍ](#) o en el portal web de la Revista dentro de la tabla de contenidos de este número.



corto; sin embargo, comparten el diastema corto menor que la serie p4-m3, (Figura 4a y 4b; Figura 8a - 8c). Estos caracteres difieren en la mandíbula UALP 1170 de *Phugatherium dichroplax* de la fauna de 111 Ranch Az, que tienen el diastema más largo que la serie p4-m3, la sínfisis inclinada hacia el borde ventral y la diferencia mayor es la articulación posterior de la sínfisis que esta 18 mm anterior al p4, de igual forma que en individuos juveniles (Figura 8e y 8f), esto hace un rostro más alargado, característico de las especies de *Phugatherium* (Prado *et al.*, 1998, Vucetich *et al.*, 2014, 2015).

### Molares Inferiores

Las estructuras que se consideran diagnósticas en los molares inferiores son las hendiduras y la forma de los prismas, sin embargo, el reducido número de especímenes que se conocen y la variación que se presenta en una población influyen para considerar que las diferencias que se mencionan pueden ser solo subjetivas; un número mayor de especímenes de individuos en diferentes estados ontogenéticos es lo ideal para establecer el rango de variación de la forma y tamaño de las estructuras y darles un valor de mayor importancia; las ilustraciones son importantes para mostrar con claridad las estructuras que se describen, pero deben tener precisión para establecer comparaciones objetivas.

La comparación del p4, de *N. cordobae* no es objetiva debido a su deficiente estado de preservación. En el p4 de la mandíbula MPGJ 2968 de *Nechoerus occidentalis*, aunque tiene semejanza, se observan diferencias entre la profundidad y dirección de las hendiduras. El prisma secundario anterior (pr.s.a), tiene forma similar al que se presenta en la ilustración de *Phugatherium dichroplax*, la hendidura (h.1i.) del pr. II es transversal al eje AP y ocupa el 80% del prisma; en el pr. I, la hendidura (h.3i.) ocupa solo el 60% del prisma y la hendidura (h.2i.), es más profunda con 70% del prisma, ambas convergen hacia la parte central del prisma, lo que deja una columna (c.3) bien definida, con su longitud comparable a las láminas del pr. I, similar a la descripción de *Phugatherium dichroplax*. No obstante, el p4 del espécimen AWC 20369 de El Golfo de Santa Clara presenta ciertas diferencias, la hendidura (h.3i.), es ligeramente más profunda que la hendidura (h.2i.), sin embargo, en el reducido número de especímenes que se tienen, esta desigualdad no tiene significado y se considera dentro de la variabilidad del p4 (Álvarez, 1971).

Esta disposición también se observa en el espécimen MPGJ 3616, el p4 de un individuo joven de la localidad Jal Teco 1, La Chicharra, que tiene una morfología similar a los p4 anteriores y equivalente a los especímenes juveniles de *Phugatherium dichroplax* de la fauna de 111 Ranch; (Figura 8e y 8f). La mayor diferencia se encuentra en el grosor del esmalte que une los prismas, sin embargo, este carácter del grosor del esmalte en individuos juveniles ya ha sido mencionada e ilustrada por Kraglievich (1941) y Mones (1991). Las mínimas diferencias que tienen en las hendiduras son parte de la variabilidad de este premolar y no se consideran como criterio diagnóstico como lo ha mencionado Álvarez (1971), y también expresada por Kerber y Ribeiro (2011).

El p4, de *Nechoerus occidentalis*, se comparó con el p4, que está incluido en la mandíbula TMM- 2406 que se encuentra en *Vertebrate Paleontology Collection*, de la *University of Texas*. En el primer prisma (pr.s.a.), la abertura es más reducida; en el prisma intermedio (pr. I) las hendiduras (h.3i. y h.2i.) tienen una disposición diferente, son más someras, no alcanzan el 50% del prisma, la c3 está muy reducida, el prisma tiene forma de Y; el tercer prisma (pr. II) tiene forma de V, la hendidura (h.1i.) es la más profunda mayor del 50% del prisma. La forma de los prismas y estructuras divergen del p4 de los especímenes de México y de *Phugatherium dichroplax*.

El molar que presenta mayor regularidad en su forma es el m1. La descripción que Ahearn y Lance (1980) hacen del m1 difiere en la

profundidad de las hendiduras del pr. I de *N. cordobae*, especialmente en el pr. I y el pr. II, que tienen forma parecida a una V; las fisuras del pr. I y pr. II alcanzan hasta 70% de profundidad. El pr. IIb está roto en *N. cordobae*. En el m1 del espécimen de Tecolotlán el pr. I y pr. II también tienen forma de V; el pr. II se une con el pr. Iib, que tiene forma de Y, por una delgada banda de esmalte; la fisura rebasa el 50%. Esta disposición es compartida por el espécimen de El Golfo de Santa Clara.

La mayor diferencia de *Nechoerus cordobae* con el holotipo de *Nechoerus occidentalis* se encuentra en el prisma intermedio (pr. IIa) del m2. En *Nechoerus occidentalis* el pr. I tiene forma de V, con la hendidura profunda, mientras que en el prisma dos (pr. IIa) la hendidura (h.t.i.) ha dividido al prisma en dos láminas aisladas; este carácter es compartido con el espécimen AWC 20369, en el cual el m2 también está dividido en láminas aisladas. (Figura 7a, 7c). Esta característica no se presenta en *Nechoerus cordobae* del Blanco temprano de Guanajuato, también está ausente en *Phugatherium dichroplax* del Blanco tardío de Arizona (Figura 7b y 7d), los cuales tienen forma de V, por la unión de los pr. IIa" y pr. IIa' y la hendidura (h.t.i.), que no llega al borde labial. Este es un carácter específico que solo se presenta en las especies del Blanco tardío y el Pleistoceno de Norteamérica. En Sudamérica solo se ha mencionado para *Phugatherium novum* de la fauna de Calera de Avellaneda, de Argentina, sin embargo, esta especie tiene otras diferencias notables como la longitud del diastema, que es mayor que en la serie de los molares, la presencia de solo cinco láminas en el m3, y la hendidura (h.s.e.) que es muy somera. Estas son diferencias importantes que los distinguen de *Nechoerus occidentalis* (Prado *et al.*, 1998; Vucetich *et al.*, 2015).

La importancia de la separación de este prisma está fundamentada en los principios y leyes de los molares de los carpinchos aplicados a la reconstrucción filogenética de estos roedores, (Kraglievich, 1930, 1941, p. 475, primera ley: "Toda especie de carpinchos cuyos molares presentan elementos disgregados descendiendo de otra más o menos remota con esos elementos unidos y una especie en esta última condición no puede descender de aquella"). Con base en esto, se considera que los especímenes de Tecolotlán y de El Golfo de Santa Clara pertenecen a una población diferente, con caracteres más progresivos representados por la mayor profundidad de las hendiduras en los prismas de los molares inferiores y fundamentalmente en la separación en dos láminas aisladas del pr. II de m2, que los distingue de *N. cordobae* de San Miguel de Allende y *Phugatherium dichroplax* de la fauna de 111 Ranch de Arizona.

Los especímenes, de m3 de *Nechoerus occidentalis*, de Tecolotlán y la fauna de El Golfo de Santa Clara, comparten la forma en el pr. I y la profundidad de la hendidura (h.s.i.), la cual es mayor al 90%. En el tercer prisma, que tiene forma de Y, la hendidura (h.s.e.) es ligeramente mayor del 50% del prisma. En el m3 del paratipo de *Nechoerus cordobae*, la hendidura (h.s.i.) del pr. I es menos profunda, similar a la ilustración de *P. dichroplax* (Ahearn y Lance, 1980). El tercer prisma solo se describe en *N. cordobae*, el pr. IIb tiene forma de Y, y la hendidura (h.s.e.) es un poco mayor al 50% del prisma. Es notable que en los carpinchos de Norteamérica el m3 siempre está formado por seis láminas, a diferencia de las especies de Sudamérica *Phugatherium catacliticum* y *Phugatherium novum*, que tienen solo cinco láminas (Figura 5b).

### Comparación del M3 de *Nechoerus cordobae* y *Phugatherium dichroplax*

El M3 del holotipo IGM 5835 de *Nechoerus cordobae* de la localidad GTO 14 Cuesta Blanca es diferente en forma y estructuras a el M3 de *Phugatherium dichroplax*, en el cual la profundidad de las hendiduras es hasta 33% del total del prisma y están rellenas de cemento (Mones,

1991). En la descripción original de *Neochoerus dichroplax* la bifurcación de las láminas constituye el criterio de mayor importancia en la diagnosis, en él se fundamentó esta especie, y también es el criterio considerado diagnóstico en la nueva combinación de *Phugatherium dichroplax* (Ahearn y Lance, 1980; Vucetich *et al.*, 2015). Como ya se mencionó, este carácter es casi inexistente en las especies de *Neochoerus cordobae* y *Neochoerus occidentalis* de México. Esta diferencia es advertida por Vucetich *et al.* (2015) quien menciona que las hendiduras en *Neochoerus* son excepcionales y poco profundas (Figura 5a y 5c).

El M3 de *Neochoerus cordobae* y *Neochoerus occidentalis* se compararon con el holotipo TAM 2406 de *Neochoerus pinckneyi* (Hay, 1923, 1926) que se encuentra en *Vertebrate Paleontology Collection, The University of Texas*; como se ha descrito, consta de 17 prismas de los cuales trece son prismas aislados; en el primer prisma, que tiene forma de V, la hendidura es profunda más que en *N. Cordobae*; el último prisma tiene forma de U con las ramas desiguales. En ninguno de los prismas aislados se encuentran evidencias de hendiduras. La única diferencia notable es su mayor tamaño, en *Neochoerus pinckneyi* el eje anteroposterior es de 60 mm y el eje transversal en el noveno prisma aislado es de 24 mm. El M3 de las especies de México es más pequeño, en el holotipo IGM 5835 (=IGCU 6170) la longitud anteroposterior es de 45 mm, en cambio, en el ejemplar de Tecolotlán MPGJ 1513 mide 39 mm; la diferencia en el tamaño se atribuye a la ausencia del Pr. I y un prisma laminar que falta, en caso de estar presentes el tamaño sería similar en ambos especímenes; el ancho máximo transversal en el octavo prisma de *N. cordobae* es de 15 mm y en el espécimen de Tecolotlán es de 14.6 mm en el mismo prisma.

#### Comparación de las mandíbulas

Los caracteres diagnósticos de *Phugatherium dichroplax* están fundamentados en las estructuras de los molares, especialmente en las hendiduras de la superficie oclusal de los prismas aislados de M3, la forma del p4 y del m3; no obstante, es importante resaltar que en *P. dichroplax* además de los caracteres descritos en la diagnosis, existen rasgos anatómicos en la mandíbula que distinguen esta especie de las mandíbulas de *Neochoerus cordobae* y de *Neochoerus occidentalis* del Blancano tardío de Tecolotlán, Jalisco y el Golfo de Santa Clara, Sonora.

#### Diferencias entre *Neochoerus occidentalis* y *Phugatherium dichroplax*

Las mandíbulas, MPGJ 2968, de Tecolotlán y el espécimen AWC 20369 rama mandibular derecha de El Golfo de Santa Clara, Sonora, referidos a *Neochoerus occidentalis* y el espécimen IGCU 4172 paratipo de *Neochoerus cordobae* del Blancano temprano de San Miguel de Allende, Guanajuato, fueron comparados con las ramas de la mandíbula UALP 1170 de *Phugatherium dichroplax* del Blancano tardío de la fauna de 111 Ranch, enlistado en el trabajo de *Neochoerus lancei* y en el trabajo original de *Neochoerus dichroplax* (Mones, 1991; Ahearn y Lance, 1980).

Las mandíbulas presentan diferencias notables, en *Neochoerus occidentalis* la parte anterior del borde ventral es una estructura recta, semejante a la del espécimen UALP 1170 en donde están completas, no obstante todas ellas se diferencian de la mandíbula del paratipo de *N. cordobae* porque en éste el borde ventral es cóncavo y la profundidad entre el m1 y m2 es más angosta. En la parte anterior la profundidad del alveolo de p4 al borde ventral es de 52 mm, además, el ángulo mandibular es más pronunciado, lo que determina la forma cóncava del borde ventral (Figura 8a). El diastema en la mandíbula de Tecolotlán es comparable en longitud (69 mm) con el espécimen del Golfo (61 mm) que está incompleto. En estos especímenes el diastema es menor que la serie p4-m3, en cambio, en el espécimen UALP 1170, referido a *Phugatherium dichroplax*, el diastema de la rama izquierda

que está completo, tiene una longitud máxima de 93 mm y es 25 % más largo que los especímenes de Tecolotlán y de El Golfo de Santa Clara. (Figura 8a - 8d).

El largo del diastema en *P. dichroplax* es uno de los caracteres que se han considerado para incluirlo en el grupo de *Phugatherium* (Vucetich *et al.*, 2015), sin embargo, este carácter difiere en *Neochoerus* que tiene un rostro reducido, peculiaridad que lo distingue (Prado *et al.*, 1998). En la comparación entre los ejemplares *N. cordobae* del Blancano temprano y los especímenes de *N. occidentalis* del Blancano tardío, en uno y otro, el diastema está más reducido, son semejantes en forma y tamaño; además de la articulación de la sínfisis mandibular que se encuentra debajo de p4, son caracteres que los distinguen y separan en especies diferentes respecto a la mandíbula UALP 1170 de *Phugatherium dichroplax* de la fauna de 111 Ranch; esta particularidad sugiere que en los carpinchos de la fauna de 111 Ranch el rostro sea más alargado como se describe para *P. catacliticum* y *Phugatherium novum* (Prado *et al.*, 1998; Vucetich *et al.*, 2014) (Figura 8a - 8d).

#### Comparación con *Hydrochoerus* sp. (= *Hydrachoeis* sp.), de Chapala, Jalisco

La subfamilia Hydrochoerinae, se compone de dos géneros *Hydrochoerus* y *Neochoerus*, que se caracterizan por tener semejanzas en su anatomía (Kerber y Ribeiro 2011). El material de *Neochoerus occidentalis* de Tecolotlán se comparó con la colección de carpinchos colectada en los depósitos del Lago de Chapala, estado de Jalisco, que está formada por cientos de especímenes de elementos poscraneales, mandíbulas, fragmentos de cráneo y molares aislados superiores e inferiores, que se encuentran alojados en las colecciones del INAH, en la ciudad de México y Guadalajara, Jalisco. La historia taxonómica de este material de capibaras, tiene antecedentes complejos, ha sido referido a diferentes especies. Originalmente se asignó a *Hydrochoerus magnus* (Peters, 1951), *Neochoerus aesopi* (Mones, 1991), *Neochoerus pinckneyi*? (Rufolo, 1998) y *Neochoerus aesopi* (Lucas, 2008); sin embargo, Álvarez (1971), que documenta la variabilidad del p4 de los capibaras, los asigna a *Hydrochoerus*.

La cuenca de Tecolotlán se encuentra solo 80 km al suroeste del Lago de Chapala, por este motivo el material de *Neochoerus occidentalis* se comparó con la extensa colección de capibaras que se encuentra en el Laboratorio de Arqueozoología del INAH en la ciudad de México y en el Museo de Paleontología INAH "Ingeniero Federico Solórzano", ubicado en la ciudad de Guadalajara; aunque se desconoce una localidad definida y nivel estratigráfico, toda la fauna del Lago de Chapala ha sido referida al Pleistoceno tardío (Lucas, 2008).

En la revisión del material de capibaras del Lago de Chapala, se observaron 26 terceros molares superiores (M3), en perfecto estado de conservación, de los cuales, 21 de ellos solo tienen 15 prismas (11 aislados), solo cuatro tienen catorce prismas (10 aislados) y en ninguno de estos especímenes se observaron pliegues en el esmalte en su lado labial. En la dentición inferior, el p4 del material de Chapala difiere de su forma y estructuras especialmente en la profundidad de las fisuras; la segunda fisura externa (h.s.e.) es muy profunda anteriormente, en cambio la fisura externa fundamental es más reducida (h.f.e.); en otras mandíbulas de Chapala estas estructuras tienen amplia variabilidad del p4, advertida por Álvarez (1971) (Figura 9a y 9b).

El m1 de los especímenes de Chapala no difieren de lo mencionado para *Hydrochoerus* (Kerber y Ribeiro, 2011) a excepción de las hendiduras en los dos primeros prismas, son más profundas y rebasan más del 80% del total del prisma; sólo en el prisma tres, en forma de Y, la hendidura alcanza hasta el 60% de profundidad.

En relación al m2, la hendidura del pr. I es más profunda y siempre mayor al 70% del prisma, lo importante es la permanente separación del prisma intermedio (pr. IIa) en dos láminas aisladas por la profundidad

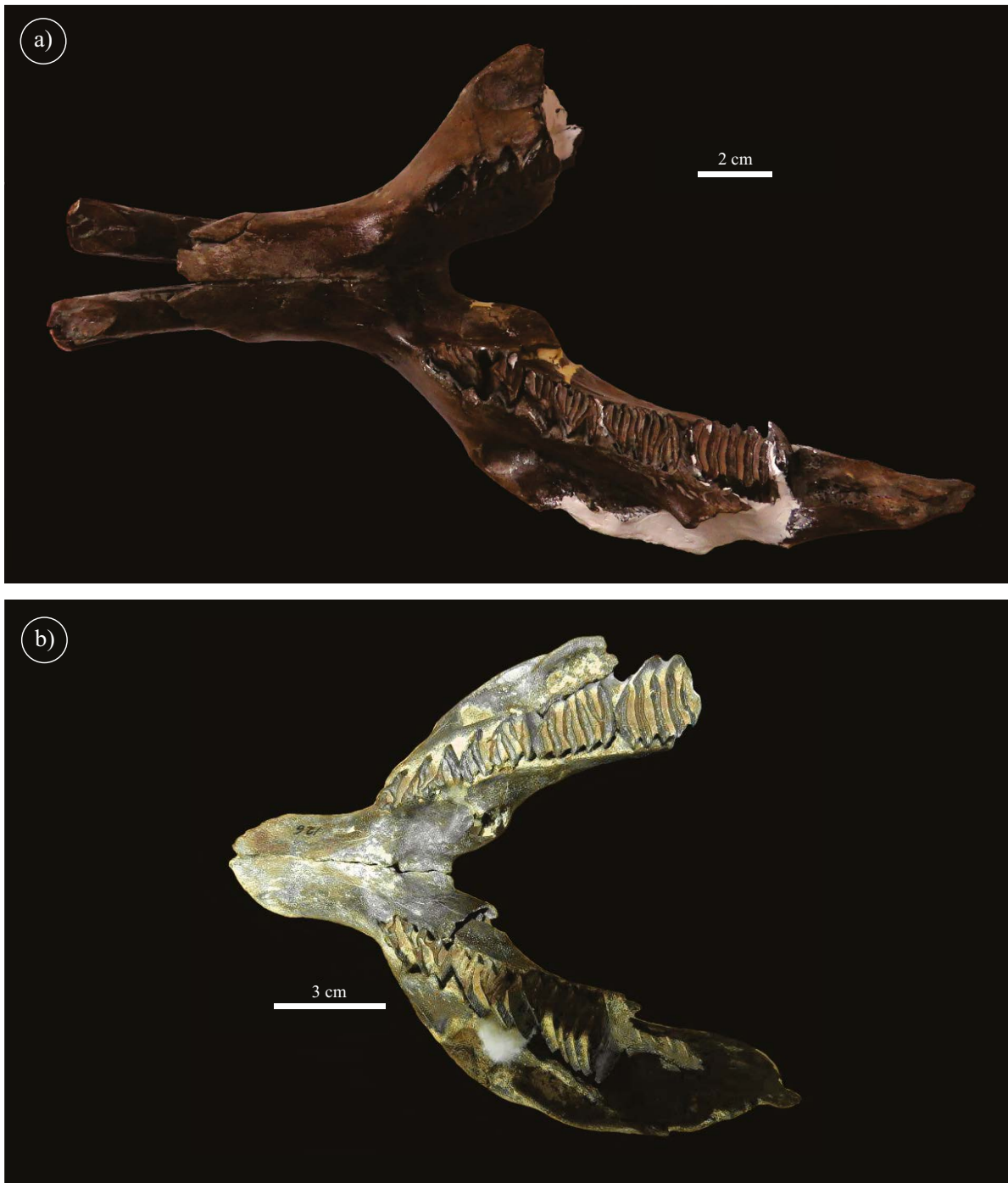


Figura 9. *Hydrochoerus* sp. del Pleistoceno tardío del Lago de Chapala, Jalisco. a) Fragmento de mandíbula (marcada únicamente como número 78); con p4-m3 del lado izquierdo, p4 del lado derecho, los incisivos y diastema. b) Mandíbula (marcada únicamente como número 126); con p4-m2 y parte del m3 del lado derecho y p4 y m2 del lado izquierdo. Se observa el diastema corto en ambos ejemplares, menor que la serie p4-m3, la articulación posterior de la sínfisis mandibular se encuentra bajo el p4. En m3 los cuatro prismas anteriores están aislados.

de la hendidura (h.t.i.). Este carácter es semejante al m2 de *Nechoerus occidentalis* y constante en todos los especímenes observados. En algunos molares la hendidura (h.s.i.) del pr. I, llega a separar las láminas del prisma y, el molar está formado por cuatro láminas aisladas. Otra importante característica del material de Chapala se encuentra en el m3, en algunos ejemplares observados en el pr. I, que tiene forma de V, la hendidura es tan profunda que las dos ramas solo están unidas

por el esmalte y en algunos especímenes (mandíbula marcada como 78 y la 136), el prisma anterior se ha dividido en dos láminas separadas, por lo que el molar queda formado por cuatro prismas laminares y un prisma posterior en forma de V con la hendidura (h.s.e.) mayor al 90% del prisma. En la colección también se encuentran mandíbulas con el m3 y numerosos m3 aislados, que están formados de seis láminas separadas. Esta variación, puede estar relacionada con la edad del



espécimen (Figura 9a y 9b).

La revisión de los ejemplares de *Hydrochoerus* de Chapala, que solo están marcados con el número 78, tienen diferencias notables respecto al tamaño; la longitud del diastema es de 69 mm, la sínfisis es más ancha y recta en toda su extensión, el borde ventral de la rama mandibular es casi recto, la profundidad del alveolo de p4 al borde ventral es de 52 mm. En la dentición, los incisivos son más anchos que en *N. occidentalis*, presentan un surco longitudinal y terminan posteriormente entre el prisma I y II de m1. Es notable la separación de las ramas mandibulares, la distancia interna entre los alveolos del primer prisma de p4 en su lado lingual es de 34 mm, en cambio, en *Neochoerus occidentalis* es de 27 mm. La fosa masetérica está situada en el pr. I de m1, la distancia entre las fosas masetéricas a través del primer prisma de m1 es de 91 mm mientras que en *N. occidentalis* es solo de 79 mm.

Los caracteres observados en la dentición de los capibaras del Lago de Chapala presentan similitudes con *N. occidentalis* solo referente al m2, sin embargo, son mayores las diferencias de la forma y disposición de las hendiduras de p4. En el M3 el número de 15 prismas es constante, pero es frecuente que solo presente 14 prismas, en todos ellos la ausencia de hendiduras en los prismas laminares es notable. En los m3 aislados que se observaron es reiterada la presencia de cuatro prismas laminares, en algunos especímenes se encuentran seis prismas aislados y cuando está presente el tercer prisma la profundidad de la hendidura (h.s.e.) es mayor al 50% del prisma. Es notable que los capibaras de Chapala presentan caracteres que caracterizan al género *Hydrochoerus* (Kerber y Ribeiro, 2011) como lo determinó Álvarez (1971), sin duda estos caracteres son distintos a los referidos para *Neochoerus occidentalis* de Tecolotlán y de El Golfo de Santa Clara del Blancano tardío - Irvingtoniano, que se describen en este trabajo.

En este trabajo se hizo la comparación de la mandíbula de *Neochoerus cordobae* con el ejemplar UALP 1170 mandíbula derecha e izquierda, enlistada en el paratipo de *Neochoerus lancei* (Mones, 1991) y en la descripción original de *Neochoerus dichroplax* (Ahearn y Lance, 1980). Es notable que los caracteres que se ilustran en la mandíbula de *Neochoerus cordobae* no fueron considerados y en la nueva combinación de Vucetich *et al.* (2015) solo se refieren a las estructuras de los molariformes los cuales, de acuerdo al desgaste (=edad), pueden tener un rango de variabilidad mayor, además el número de ejemplares es muy restringido para determinar la variación intraespecífica de una población, por lo tanto solo un mayor número de evidencias anatómicas, especialmente de la mandíbula, permite hacer determinaciones taxonómicas más objetivas.

En su trabajo sobre la familia Hydrochoeridae Mones (1991) hace mención de las especies de *Neochoerus* descritas en el centro de México, *Neochoerus* sp. nov. A y *Neochoerus* sp. nov. B (Carranza-Castañeda y Miller 1980; Carranza-Castañeda *et al.*, 1981), y las considera sinónimos de *Neochoerus dichroplax*; en su diagnóstico solo hace mención del p4 y enfatiza acerca de las bifurcaciones de los prismas aislados de M3, concluye en no encontrar argumentos para separar las especies de Guanajuato y las considera sinónimos de *Neochoerus dichroplax*, sin embargo, tampoco enlista los caracteres en los cuales basa su determinación de pasar a sinonimia el material de capibaras de México.

En la primera mención de *Neochoerus* de Guanajuato (Carranza-Castañeda *et al.*, 1981) está la fotografía del paratipo de *Neochoerus cordobae* (= *Neochoerus* sp. Nov. A), donde se aprecia la forma de la sínfisis, el borde ventral y el diastema corto, caracteres que contrastan con el ejemplar UALP 1170, ramas mandibulares que enlista en la descripción de *Neochoerus lancei* y la revisión que hizo del material de 111 Ranch referido a *N. dichroplax*. Este mismo ejemplar UALP 1170, ha sido fundamental para determinar las diferencias que se han mencionado en las comparaciones con *Neochoerus cordobae* y la nueva

especie de *Neochoerus occidentalis*.

En una publicación reciente, al referirse al material de capibaras del Blancano de México, Vucetich *et al.* (2015) legitiman los comentarios de Mones (1991) y establecen una nueva combinación *Phugatherium dichroplax*, incluyen como sinonimia a *Neochoerus cordobae* (Carranza-Castañeda y Miller, 1988). En ese trabajo consideran la forma y disposición de las estructuras del p4 como el criterio importante en la diagnosis de la nueva combinación. En el caso del p4 de *N. cordobae*, la deficiente preservación del p4 no permite establecer comparaciones objetivas con solo la reconstrucción que se ilustra, debido a la variabilidad que se ha reconocido en el p4 (Álvarez, 1971; Carranza-Castañeda y Miller 1988; Kerber y Ribeiro, 2011).

En *Neochoerus dichroplax*, las bifurcaciones del M3 son el principal criterio para fundamentar esta especie. Estas estructuras también se consideran determinantes en la nueva combinación de *Phugatherium dichroplax*, sin embargo, no se ha considerado que el M3 de *Neochoerus cordobae* es diferente como fue mencionado en la descripción de la especie (Carranza-Castañeda y Miller, 1988). En este trabajo, se mencionan las pequeñas bifurcaciones que se presentan en el M3 del holotipo IGCU 5657 M3 de un individuo adulto, del cual se describen bifurcaciones similares al holotipo, sin embargo, en ninguna de estas bifurcaciones la profundidad es mayor al 5% de profundidad, es decir son imperceptibles y nunca están rellenas de cemento como en el caso de *Phugatherium dichroplax* (= *Neochoerus dichroplax*), que ocupan hasta el 33 % del prisma y están cubiertas de cemento (Mones, 1991).

En las especies de *Phugatherium* de América del Sur la variabilidad del número de hendiduras y la profundidad de ellas es un carácter diagnóstico; en *Phugatherium novum* se han descrito bifurcaciones pequeñas presentes en casi todos los prismas aislados del M3 (Deschamps *et al.*, 2012). Con base en este carácter se podría fundamentar la sinonimia de *Neochoerus cordobae*, sin embargo, *P. novum* difiere de las especies de *Neochoerus*, descritas de las faunas del Blancano temprano-tardío de México, porque presenta solo cinco placas en el m3, carácter que es compartido en todas las especies de *Phugatherium* (Deschamps *et al.*, 2012; Vucetich *et al.*, 2015), mientras que en *Neochoerus* se presentan seis.

En el m3 se encuentra otra de las grandes diferencias entre el paratipo de *Neochoerus cordobae*, que tiene seis placas; en el prisma anterior pr. I, la profundidad de la hendidura (h.s.i.) es mayor al 90%; el prisma posterior (pr. IIb), tiene forma de Y con la hendidura (h.s.e.) un poco mayor de 50% de profundidad, son características descritas para *Neochoerus cordobae*. En *Phugatherium dichroplax* la hendidura (h.s.i.) es menos profunda y la gran diferencia con las especies de *Phugatherium* de las faunas de América del Sur es que únicamente tienen cinco placas y la hendidura (h.s.e.) es muy reducida, casi inexistente como se ilustra para *Phugatherium novum*.

En la mandíbula de *Neochoerus cordobae* se encuentran las diferencias más notables, que lo distinguen de *P. dichroplax* (Figuras 9a, 9d). El paratipo de *Neochoerus cordobae* se comparó con la mandíbula UALP 1170 enlistada como paratipo en el trabajo de *Neochoerus lancei* (Mones, 1991), también está en el trabajo original de *Neochoerus dichroplax* (Ahearn y Lance, 1980). Las mandíbulas se diferencian porque en *Neochoerus cordobae* el diastema es muy corto, menor que en la serie p4-m3 lo cual es una de las sinapomorfias que Prado *et al.* (1998) mencionan para *Neochoerus*, y el m3 tiene seis placas; las hendiduras del M3 son muy incipientes (Figura 8a, 8d).

La mandíbula de *N. cordobae*, presenta otras diferencias notables, tales como la sínfisis oval con dirección anteroposterior, la articulación posterior de la sínfisis mandibular está situada en la parte inferior de p4, en cambio en *Phugatherium dichroplax* la misma estructura se encuentra al menos 18 mm delante de p4, como también se observa en los individuos juveniles, lo que permite afirmar que es una carac-

terística de las especies de Sudamérica *Phugatherium catacliticum* y *Phugatherium novum* (Prado *et al.*, 1998; Vucetich *et al.*, 2014, 2015) (Figura 8a, 8d, 8e y 8f).

En comparación con los diferentes especímenes de *Nechoerus* de México, el diastema de *Phugatherium dichroplax* es mayor que en la serie p4-m3 y 25% más largo, como se observa en el espécimen UALP 1170 de la fauna de 111 Ranch (Tabla 2). La mayor longitud del diastema está reconocida en *Phugatherium catacliticum* y *Phugatherium novum*, carácter que también está presente en los individuos juveniles de *P. dichroplax*, lo que implica que no está determinado por la edad (Prado *et al.*, 1998; Vucetich 2015). Esta disposición, hace que el rostro de *Phugatherium* sea más alargado (Figura 8e y 8f). La rama mandibular de *Nechoerus cordobae* ha sido ilustrada (Carranza-Castañeda *et al.*, 1981; Carranza-Castañeda y Miller, 1988), no obstante nunca se comparó en otros trabajos de capibaras. En ella se encuentran diferencias notables entre las especies: el borde ventral de *N. cordobae* es cóncavo, la profundidad de p4 al borde ventral es mayor; la cresta masetérica en *P. dichroplax* termina en pr. III del p4 y la fosa masetérica se encuentra atrás de p4 (Ahearn y Lance, 1980). En el espécimen UALP 1170, la cresta termina entre el pr. I y pr. II del p4 y la fosa está en el pr. I del m1. En *Nechoerus* la cresta se encuentra en pr. I-II de p4 y la fosa masetérica se encuentra en el pr. II, del m1. Estos son los caracteres que diferencian a *Nechoerus cordobae* y por los cuales debe ser considerada una especie válida y diferente de *Phugatherium dichroplax*. En la Tabla 2, se enlistan las diferencias de *N. cordobae* respecto a la nueva combinación de 111 Ranch.

Los especímenes de México, fueron comparados con el holotipo TMM 2406, de *Nechoerus pinkneyi*, asignado a la edad de Plioceno, 3.6 Ma (Sanders, 2002). Esta nueva información sitúa a *Nechoerus pinkneyi* en edades compatibles con las especies de *Nechoerus* de México, sin embargo, las mayores diferencias de *Nechoerus pinkneyi*, son la ausencia total de evidencias de invaginaciones en los prismas laminares de M3; su mayor tamaño de los ejes anteroposterior y transversal y la hendidura del Pr. I que es mayor del 80% del prisma, caracteres que lo separan de *N. cordobae* y *N. occidentalis*.

En el fragmento de mandíbula TMM 2406 de *N. pinkneyi* la cresta masetérica se encuentra completa, presenta depresiones en toda su extensión y es más ancha entre m1-m2 y la fosa masetérica se encuentra en el pr. I de m1; desde esta estructura la cresta se reduce hacia la parte anterior, en la parte media de p4 es más angosta y casi imperceptible en el prisma 1 de p4, este carácter es similar a los especímenes de *Nechoerus* de México, en los cuales la cresta termina hasta la parte anterior de p4.

Los especímenes de capibaras de la cuenca de Tecolotlán y El Golfo de Santa Clara son referidos a *Nechoerus occidentalis* por los caracteres que los diferencian de *Nechoerus cordobae*, la mandíbula de *N. occidentalis* es más esbelta y delgada con el borde ventral plano, casi paralelo con el borde dorsal. La profundidad desde el alveolo de p4 al borde ventral es menor, la sínfisis es elíptica con el eje dirigido hacia el borde ventral, el borde articular posterior de la sínfisis bajo el pr 1 de p4, la terminación de la cresta y la fosa masetérica son los caracteres compartidos entre las mandíbulas referidas a *Nechoerus occidentalis* (Figura 8a - 8c).

#### Caracteres de la dentición

La mayor diferencia de *Nechoerus occidentalis* de Tecolotlán y El Golfo de Santa Clara con los especímenes de *Nechoerus cordobae* está en el m2. En el prisma intermedio (pr. IIa) la hendidura (h.t.i.), cruza el prisma y lo divide en dos láminas aisladas (pr. IIa" y pr. IIa'), Figura 7a y 7c. Este carácter solo se presenta en los especímenes del Blancano tardío de México y se considera un carácter progresivo que permite asignarlo a una nueva especie que tiene caracteres diferentes

de *Nechoerus cordobae* y lo distingue de la nueva combinación de *Phugatherium dichroplax*, Figura 7b y 7d).

De acuerdo al quinto principio de la morfogénesis de los carpínicos de Kraglievich (1941), la división del segundo prisma en dos láminas aisladas demuestra que el material de *Nechoerus occidentalis* de Tecolotlán y El Golfo pertenecen a una población de capibaras con estructuras más progresivas, que lo separa de *Nechoerus cordobae* del Blancano temprano de San Miguel de Allende, Guanajuato y de *Phugatherium dichroplax* del Blancano tardío de la fauna de 111 Ranch, Arizona.

Esta estructura también se ha descrito para *Phugatherium novum* de la localidad de Calera de Avellaneda de la provincia de Buenos Aires, en Argentina, de la parte superior de la Formación Chapadmalal del Plioceno temprano, que en el m2 el prisma se ha dividido y está formado por dos láminas aisladas (Prado *et al.*, 1998; Deschamps *et al.*, 2012), aunque se diferencia de los especímenes de *Nechoerus* de Norteamérica porque solo presenta cinco láminas en el m3 y la mayor longitud del diastema (Figura 7a - 7d).

El espécimen MPGJ 1513, M3 referido a *Nechoerus occidentalis* tiene semejanzas con la misma estructura de *Nechoerus cordobae*, en ambos los prismas laminares tienen diminutas invaginaciones labiales, algunas de ellas imperceptibles, que no están rellenas de cemento. Este es un carácter mencionado como excepcional para *Nechoerus* (Prado *et al.*, 1998; Vucetich *et al.*, 2015), (Figura 5a y 5c).

En *Nechoerus occidentalis* el diastema es muy reducido, menor que en la serie p4-m3. La parte posterior del incisivo está situado en la base del pr. I-II de m1. La terminación de la cresta masetérica en el pr. I-II de p4, la posición de la fosa masetérica en el pr. II de m1 y la unión posterior de la sínfisis mandibular debajo de p4, son estructuras específicas que comparte con *Nechoerus cordobae* y lo diferencian de *Phugatherium dichroplax* del Blancano tardío de Arizona (Figura 8a - 8d).

El resultado de la comparación del material de *Nechoerus occidentalis* con la colección de capibaras del INAH, procedente del Pleistoceno tardío del Lago de Chapala, demostró que existen diferencias fundamentales en los molares. El p4, presenta un alto rango de variación en la profundidad de las hendiduras, variación que ha sido demostrada en trabajos previos (Álvarez, 1971). En el M3, el número constante de prismas es de 15, solo algunos presentan 14 prismas, en todos ellos el primero y el último en forma de V, pero en ninguno de los prismas laminares existen hendiduras. En el m2 es frecuente encontrar molares con el prisma anterior (pr. IIa) donde la hendidura (h.t.i.) divide al prisma en dos láminas aisladas, pero en muchos especímenes, en el pr. I la hendidura (h.s.i.) llega al borde del esmalte del prisma y en algunos molares divide al prisma y presenta cuatro láminas aisladas. En m3 es frecuente que los prismas pueden estar separados en seis láminas aisladas, cuando se presenta el tercer prisma la hendidura (h.s.e.) es más profunda que el 70% del prisma. En resumen, todos los molariformes del material de Chapala difieren del material de *Nechoerus occidentalis* en su forma y disposición del número de prismas. La mandíbula es más grande y ancha (Figura 9a y 9b). Algunos de estos caracteres son similares a los descritos para *Hydrochoerus* del Pleistoceno tardío de Brasil (Kerber y Ribiero, 2011).

Es evidente que las estructuras de los capibaras del INAH son diferentes de los caracteres de los molariformes y mandíbulas que se describen en este trabajo para *Nechoerus occidentalis*. La extensa colección de capibaras que se encuentra en el INAH, del Lago de Chapala, deben ser referidos a *Hydrochoerus* sp., como había sido determinado (Álvarez, 1971).

En resumen, los capibaras de Tecolotlán y El Golfo de Santa Clara son referidos a una nueva especie: *Nechoerus occidentalis*, con base en la disposición de las hendiduras del prisma intermedio de m2, donde

la hendidura (h.t.i.) divide al prisma en dos láminas aisladas; la mayor profundidad de las hendiduras del m3 y el reducido número de prismas que tienen diminutas y someras hendiduras labiales en el M3. En la mandíbula la longitud del diastema es menor que en la serie p4-m3, la sínfisis oval dirigida hacia el borde ventral, con su articulación posterior bajo el pr. I de p4 y el borde ventral recto. De acuerdo con Kraglievich (1930, 1941), la división del prisma intermedio de m2 se considera un carácter progresivo de *Nechoerus occidentalis* que permite diferenciarlo de *Nechoerus cordobae* del Blancano temprano de Guanajuato.

## EDAD DEL MATERIAL

Las cenizas que se encuentran interestratificadas con los estratos donde se han colectado los especímenes de *Nechoerus cordobae*, han determinado edades de 3.9-3.3 Ma (Kowallis *et al.*, 1998a; Flynn *et al.*, 2005); la fauna asociada conformada por *Nannippus peninsulatus*, *Equus simplicidens*, *Borophagus diversidens*, *Rhynchotherium* sp., índices estratigráficos del Blancano temprano de Norteamérica, confirman la edad asignada y puntualizan a *Nechoerus cordobae* de la fauna de San Miguel de Allende como el registro más antiguo en Norteamérica.

Considerando la supuesta sinonimia de *Nechoerus cordobae* con *Phugatherium dichroplax*, Vucetich *et al.* (2015) extienden el rango estratigráfico desde 3.6 Ma hasta 2.2 Ma con base en el registro que mencionan del espécimen TRO 564, que lo refiere a la fauna de Inglis A del Irvingtoniano de Florida; sin embargo, este espécimen está enlistado por Mones (1991) de la fauna local de Sommer's Pit referida a la edad de Blancano tardío (Ahearn y Lance, 1980; Morgan, 2005). Con base en estas evidencias se considera que la edad de *Phugatherium dichroplax* es Blancano tardío, edad que se ha determinado para la fauna de 111 Ranch (Morgan, 2005, 2008; Morgan y White, 2005).

El material de *Nechoerus occidentalis* se colectó en las localidades de Las Gravas y Los Halcones, los estratos donde provienen están interestratificados con las cenizas que determinaron la edad de 2.6 Ma (Kowallis *et al.*, 2003); la fauna asociada *Glyptotherium cylindricum*, *Platygonus* sp., cf. *Stockoceros* y *Equus simplicidens*, dientes de cocodrilo y fragmentos de caparazón de tortugas confirman la edad de Blancano tardío. Es notable que en la secuencia estratigráfica no se han encontrado evidencias de *Nannippus peninsulatus*, índice estratigráfico del Blancano que está ampliamente representado en las localidades del Blancano de la cuenca de San Miguel de Allende, Guanajuato.

El material fósil de capibaras de los depósitos de San Buenaventura y de Juchitlán de la cuenca de Tecolotlán son los primeros registros de *Nechoerus* que se conocen en México de depósitos del Blancano tardío - Irvingtoniano, en la región central de México, se correlaciona cronológicamente con el registro de *Nechoerus occidentalis* de El Golfo de Santa Clara en edades del Blancano tardío - Irvingtoniano temprano.

Estos registros de *Nechoerus* indican una distribución geográfica para la especie desde el norte de la Faja Volcánica Transmexicana hasta El Golfo de Santa Clara, en la región occidental de México. Constituyen los primeros registros de capibaras del Blancano tardío en la región noroeste de México y extienden el alcance estratigráfico hasta el Blancano tardío - Irvingtoniano temprano de El Golfo de Santa Clara, Sonora, México.

## DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Los roedores caviomorfos del género *Nechoerus* integrados a las faunas de mamíferos en el centro de México representan las primeras etapas previas al inicio del GABI. Estos primeros inmigrantes

neotropicales se encuentran en estratos con cenizas intercaladas que dieron edades de 3.9-3.3 Ma a los estratos que contienen el material de *Nechoerus* (Kowallis *et al.*, 1998a; Flynn *et al.*, 2005). Este resultado los sitúa entre los primeros migrantes neotropicales en la región central de México; no se reconocen barreras geológicas o biológicas que limitaran su migración hacia las faunas del norte de México y las faunas de las grandes planicies de Norteamérica.

La continuidad de las investigaciones en las cuencas que se encuentran en la región central y al norte de la Faja Volcánica Transmexicana, ha proporcionado importantes resultados para conocer la diversidad de mamíferos durante las edades Henfiliano - Blancano, sin embargo, los resultados para documentar la presencia de inmigrantes neotropicales han sido limitados. En la cuenca de Juchipila, en el Estado de Zacatecas, se ha demostrado la presencia de *Pliomastanastes* en depósitos de 6.53 Ma (Carranza-Castañeda *et al.*, 2013). Otros registros provienen de la cuenca de Tecolotlán, en donde se colectaron los registros de *Nechoerus occidentalis* que se describen en este trabajo. El descubrimiento en la fauna de El Golfo de Santa Clara de la mandíbula que se describe en este trabajo referida a *Nechoerus occidentalis*, es el único que se conoce en la región noroeste de México y de América del Norte. La fauna de El Golfo de Santa Clara representa un ambiente semitropical con la fauna asociada del Blancano tardío - Irvingtoniano temprano con mayor número de inmigrantes en el noroeste de México, *Myrmecophaga tridactyla*, *Megalonyx wheatleyi*, *Nothrotheriops texanus* y *Erethyson* sp., además de *Nechoerus occidentalis* (Croxen *et al.*, 2007; Shaw and McDonald, 1987; Morgan, 2008).

En la región norte de México, región central de Sonora, se ha mencionado como parte de la fauna de Terapa al género *Hydrachrois* sp. (Mead *et al.*, 2006). En las faunas de Norteamérica, región suroeste de Arizona, *Nechoerus* solo se ha mencionado en la fauna de Cal Tech que se encuentra en San Pedro Valley, designada a la edad de Blancano tardío, *Phugatherium dichroplax* solo se conoce de la fauna de 111 Ranch, Arizona (Ahearn y Lance 1980; Vucetich *et al.*, 2015).

El registro de *Nechoerus occidentalis* del Blancano tardío-Irvingtoniano de la cuenca de Tecolotlán, representa los primeros desplazamientos de inmigrantes sudamericanos del centro de México hacia las faunas del Noroeste de México. De acuerdo a Morgan (2008) no había barreras biológicas que limitaran la migración de faunas hacia el norte y su posible arribo a las grandes planicies de América del Norte. La presencia en la fauna de El Golfo de Santa Clara de la mandíbula referida a *Nechoerus occidentalis*, plantea la posibilidad de que la parte occidental de México fue un corredor de migración de mamíferos hacia las faunas del Norte de México. La mandíbula de El Golfo de Santa Clara, no tiene ninguna evidencia de transporte; las estructuras anatómicas y de la dentición, son similares al espécimen de Tecolotlán; se considera que corresponden a poblaciones de la misma especie separadas geográficamente; la fauna de Tecolotlán y la fauna del Golfo están separadas por cerca de 1,400 km. Esta propuesta debe ser confirmada con nuevos descubrimientos entre estas localidades.

Para el Estado de Florida, EE.UU., se reconocen cinco faunas donde se ha reportado material de capibaras (Morgan, 2005), de éstas, Mule Pen Quarry y Sommer's Pit del Blancano tardío, el material de capibaras esta enlistado como referido de *Nechoerus dichroplax* (Ahearn y Lance, 1980; Morgan, 2005); otras de las localidades del Irvingtoniano temprano de Florida que contienen registros de *Nechoerus* son Leisey Shell Pit y Apollo Beach L.F. En la localidad de Leisey, el M3 que es diagnóstico no se encuentra en los registros de capibaras. En la localidad de Apollo Beach, los M3 presentes en la fauna no se han referido a *Nechoerus dichroplax* porque no presentan las bifurcaciones diagnós-



ticas del M3 y, en comparación con *Nechoerus pinckneyi*, su tamaño es menor (Morgan, 2005). Esta observación induce a considerar una revisión del material fósil de Apollo Beach y su comparación con el material del Blancano tardío de Tecolotlán y El Golfo de Santa Clara, que también son más pequeños que *Nechoerus pinckneyi* y no tiene bifurcaciones en el M3; infortunadamente no se puede hacer referencia con *Phugatherium dichroplax* porque no se han mencionado medidas de los especímenes descritos.

La discusión sobre el origen de *Nechoerus* no es el propósito de este trabajo, sin embargo, la existencia de *Nechoerus cordobae* en el Blancano temprano del centro de México y *Nechoerus occidentalis* en el Blancano tardío - Irvingtoniano en la región occidental de México, representan el linaje de *Nechoerus* que llegó hasta al Plio-Pleistoceno de Norteamérica, representado por *Nechoerus pinckneyi* del Plioceno de Carolina del Sur y *Nechoerus aesopi* del Pleistoceno. La extensa colección de capibaras del género *Hydrochoerus* del Lago de Chapala complementa el linaje *Nechoerus-Hydrochoerus*. La nueva combinación de *Phugatherium dichroplax* del Blancano tardío de la fauna de 111 Ranch de Arizona representa un segundo linaje de capibaras con origen en las faunas de Sudamérica (Vucetich *et al.*, 2015).

## AGRADECIMIENTOS

El Autor agradece al Centro de Geociencias de la Universidad Nacional Autónoma de México por el apoyo durante las investigaciones de campo y laboratorio. Este trabajo se realizó con el apoyo económico del proyecto PAPIIT: IN 109814. A Chris Shaw y Croxen, III, F.W. que facilitaron el espécimen de El Golfo de Santa Clara. Al Dr. Wade E. Miller de *Brigham Young University* por su contribución en las investigaciones en las faunas del Henfiliano - Blancano del centro de México. Al Dr. Bart Kowallis de *Brigham Young University*, por su contribución académica en la descripción de la geología y estratigrafía de la cuenca de Tecolotlán. Al Dr. Robert D. McCord *Chief Curator* del *Arizona Museum of Natural History*, La Mesa Arizona, por las facilidades para estudiar la colección de capibaras de 111 Ranch. Dr. Timothy B. Rowe, director del *Vertebrate Paleontology Laboratory*, *Jackson School of Geosciences The University of Texas*, por las facilidades de estudiar la colección y en especial al holotipo de *Nechoerus pinckneyi* y otros ejemplares de capibaras que se encuentran en este Museo. A J. Chris Sagebiel, *Collections manager* de *Vertebrate Paleontology Collections*, *Jackson School of Geosciences*, *University of Texas* por su asistencia en las colecciones. A la bióloga Hilda Troncoso Altamirano que participó en la colecta del material fósil y preparación de los especímenes. Al Dr. Ascanio Rincón por la información proporcionada y sus comentarios sobre el manuscrito. A *The Center for the Field Research* por su apoyo para realizar el Proyecto "Fossils of the Sierra Madre", especialmente a los voluntarios de *Earth Watch* por su invaluable ayuda en este Proyecto. Al Ing. J. Jesús Silva Corona por su apreciable ayuda en la edición del manuscrito, fotografías de algunos especímenes y la edición de las fotografías que ilustran este trabajo. Al Sr. Antonio Altamira quien tomó fotografías de los especímenes y al Sr. Gerardo Álvarez por su colaboración durante los trabajos de prospección en Tecolotlán.

Se agradece además a los dos árbitros anónimos por los valiosos comentarios y sugerencias que enriquecieron este trabajo.

## APÉNDICE. INFORMACIÓN COMPLEMENTARIA

La Figura 8 de este trabajo puede descargarse en alta resolución y mayor tamaño al dar [CLICK AQUÍ](#) o en [www.rmccg.unam.mx](http://www.rmccg.unam.mx) dentro de la tabla de contenido del presente número.

## REFERENCIAS

- Ahearn, M.E., Lance, J.F., 1980, A new species of *Nechoerus* (Rodentia, Hydrochoeridae) from the Blancan (late Pliocene) of North America: *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 93(2), 435-442.
- Álvarez, T., 1971, Variación de la figura oclusal del Premolar inferior en carpinchos fósiles (Rodentia, Hydrochoeridae), de Jalisco, México: Instituto Nacional de Antropología e Historia (México), Serie Investigaciones, 21, 1-35.
- Bowdich, T.E., 1821, An Analysis of the Natural Classifications of Mammalia for the use of Students and Travelers: Paris, Smith, 115 pp.
- Carranza-Castañeda, O., 2006, Late Tertiary fossil localities in central México between 19° 23'N, en Carranza-Castañeda, Ó., Lindsay, E.H., (eds.), *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange*: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología y Centro de Geociencias, Publicación Especial, 4, 45-60.
- Carranza-Castañeda, O., Ferrusquía-Villafranca, I., 1978, Nuevas investigaciones sobre la fauna Rancho El Ocoté Plioceno medio de Guanajuato, México; informe preliminar: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista 2(2), 163-166.
- Carranza-Castañeda, O., Miller, E.W., 1980, The earliest capybara record in North America, en *Geological Society of America Annual Meeting*: Atlanta, Georgia, U.S.A., Geological Society of America, Abstracts with Programs, p. 399.
- Carranza-Castañeda, O., Miller, E.W., 1988, Roedores caviomorfos de la Mesa Central de México, Blancano temprano (Plioceno tardío) de la fauna local Rancho Viejo, Guanajuato, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, 7(2), 182-199.
- Carranza-Castañeda, O., Ferrusquía-Villafranca, I., Miller, W.E., 1981, Roedores caviomorfos pliocénicos de la región central de México, en *Anais Do II Congresso Latino-Americano de Paleontología*: Porto Alegre, Brazil, 721-729.
- Carranza-Castañeda, O., Aranda-Gómez, J., Wang, X., Iriondo, A., 2013, The early late Hemphillian (Hh2) faunal assemblage from Juchipila Basin, State of Zacatecas, México and its biostratigraphic correlation with other Hemphillian faunas in central México: Los Angeles County Museum, *Contributions in Science*, 521, 13-49.
- Croxen III, F.W., Shaw, C.A., Sussman, D.R., 2007, Pleistocene geology and paleontology of the Colorado River Delta at Golfo de Santa Clara, Sonora, Mexico, en Reynolds, R.E. (ed.), *Wild, scenic and rapid: a trip down the Colorado River trough*, Wild, scenic and rapid—the field trip guide, Abstracts and Proceedings of the 2007 Desert Symposium: California State University, Desert Studies Consortium and LSA Associates Incorporated, 84-89.
- Deschamps, C.M., Vucetich, M.G., Verzi, D.H., Olivares, A.I., 2012, Biostratigraphy and correlation of the Monte Hermoso Formation (early Pliocene, Argentina): the evidence from caviomorph rodents: *Journal of South American Earth Sciences*, 35, 1-9.
- Flynn, J.J., Kowallis, B.J., Nuñez, C., Carranza-Castañeda, O., Miller, E.W., Swisher, C.C., Lindsay, E., 2005, Geochronology of Hemphillian-Blancan aged strata, Guanajuato, Mexico, and implications of the Great American Biotic Interchange: *Journal of Geology*, 113, 287-307.
- Gill, T., 1872, Arrangements of the families of mammals with analytical tables: *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 11, 1, 124 pp.
- Gillette, D., Carranza-Castañeda, O., 2013, Ontogeny and sexual dimorphism in the North American Glyptodont, *Glyptotherium* (Xenarthra-Cingulata), en 73<sup>rd</sup> Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology: Los Angeles California, Society of Vertebrate Paleontology, Program and Abstracts, 117, p. 134.
- Gray, J.E., 1825, An outline of an attempt at the disposition of the Mammalia into tribes and families with a list of the genera apparently appertaining to each tribe: *Annals of Philosophy* (new series), 10, 337-344.
- Hay, O.P., 1923, The Pleistocene of North America and its vertebrate animals from the states east of Mississippi River and from the Canadian Provinces east of the longitude 95: Carnegie Institution of Washington, Publication 322, 499 pp.
- Hay, O.P., 1926, A collection of Pleistocene Vertebrates, from Southwest Texas: *Proceedings of the United States National Museum*, 68, 1-18, 8 plates.
- Kerber, L., Ribeiro A.M., 2011, Capybaras (Rodentia: Hystricognathi: Hydrochoeridae) from the late Pleistocene of southern Brazil: *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie- Abhandlungen*, 261/1, 1-18, DOI: 10.1127/0077-7749/2011/0142.

- Kowallis, J.B., Swisher, C.C., Carranza-Castañeda, O., Miller, E.W., Tingey, G.D., 1998a, Fission-track and single crystal  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  laser fusion ages from volcanic ash layers in fossil-bearing Pliocene sediments in central Mexico, *en* Aguirre-Díaz, G.J. (ed.), Tectonic and magmatic evolution of Mexico during the Cenozoic: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 15(2), 157-160.
- Kowallis, J.B., Carranza-Castañeda, O., Miller, E.W., Toblen, K., Christiansen, E., 1998b, Extension, sedimentation and vulcanism in the Tecolotlán-Juchitlán graben, Jalisco, Mexico *en* Geological Society of America, Annual Meeting: Boulder, Co., Geological Society of America, Abstracts with programs, 30(7), 171.
- Kowallis, B., Miller, W.E., Carranza-Castañeda, O., Christiansen, E.H., Swisher III, C.C., Ross, K.T., Deino, A.L., Tingey, D.G., 2003, The Tecolotlán Graben: a record of sedimentation and volcanism from Cretaceous and Tertiary volcanic arcs, *en* Geological Society of America, Annual Meeting: Seattle, Washington, Geological Society of America, Annual Meeting, Abstracts with Programs, 35(4), 77.
- Kraglievich, L., 1930, Los más grandes carpinchos actuales y fósiles de la subfamilia Hydrochorinae, *en* Marelli C.A., (ed.) Obras completas y trabajos científicos inéditos de Paleontología y Geología: Buenos Aires, Argentina, Ministerio de Obras Públicas de la Provincia de Buenos Aires, 2(58), 501-535.
- Kraglievich, L., 1941, Morfología normal y morfogénesis de los molares de los carpinchos y caracteres filogenéticos de este grupo de roedores. (La primera parte en colaboración con el Sr. Lorenzo J. Parodi), *en* Torcelli, A.J., Morelli, C.A. (eds.), Obras de Geología y Paleontología 3 (Obras completas y trabajos científicos inéditos): Buenos Aires, Ministerio de Obras Públicas de la Provincia de Buenos Aires, 438-484.
- Lindsay, E.H., 1984, Late Cenozoic mammals from northwestern Mexico: Journal of Vertebrate Paleontology, 4, 208-215.
- Lucas, S.G., 2008, Lake Cenozoic fossil mammals from the Chapala rift basin, Jalisco, México, *en* Lucas S.G., Morgan G.S., Spielmann J.A., Prothero D.R., (eds.), Neogene Mammals: New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, 44, 39-49.
- McDonald, H.G., Naples, V.L., 2008, Xenarthra, *en* Janis, C.M., Gunnelland, G.F., Uhen, M.D. (eds.), Evolution of the Tertiary Mammals of North America, Vol. 2, Small Mammals, Xenarthrans, and Marine Mammals: Cambridge University press, 147-190.
- Mead, I.J., Baez A., Swift, S.L., Carpenter, M.C., Hollenshead, M., Czaplewski J.N., Steadman W.D., Bright, J., Arroyo-Cabrales, J., 2006, Tropical Marsh and savanna of the late Pleistocene in northeastern Sonora, Mexico: The Southwestern Naturalist, 51(2), 226-239.
- Miller, W.E., Carranza-Castañeda, O., 1984, The late Cenozoic Mammals in Central México: Journal of Vertebrate Paleontology, 4(2), 216-236.
- Miller, W.E., Carranza-Castañeda, O., 1999, Early South American Immigrants in Central Mexico, and times of their Appearances; *en* Fifty-Ninth Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology: Taylor & Francis, Ltd. on behalf of Journal of Vertebrate Paleontology, Supplement Abstracts of Papers, 19(3), p. 64A.
- Mones, A., 1980, Estudios sobre la familia Hydrochoeridae (Rodentia), IX, *Nechoerus lancei*, nueva especie del Plioceno de Norteamérica: Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo, 1, 171-181.
- Mones, A., 1984, Estudios sobre la familia Hydrochoeridae, XIV. Revisión sistemática (Mamalia: Rodentia): Senckenbergiana Biologica 65, 1-17.
- Mones, A., 1991, Monografía de la Familia Hydrochoeridae (Mammalia, Rodentia). Sistemática–Paleontología–Bibliografía: Courier Forschungs-Institut Senckenberg, 134, 1-235.
- Montellano-Ballesteros M., Carranza-Castañeda, O., 1981, Edentados Pliocénicos de la Región Central de México, *en* Anais Do II Congresso Latino-Americano de Paleontologia, 2: Porto Allegre, Brazil, 683-691.
- Montellano-Ballesteros, M., Carranza-Castañeda, O., 1986, Descripción de un Milodóntido del Blancano temprano de La Mesa Central de México: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, 6(2),193-203.
- Morgan, G.S., 2005, The Great American Biotic Interchange in Florida: Bulletin of Florida Museum of Natural History 45, 271-311.
- Morgan, G.S., 2008, Vertebrate fauna and geochronology of the Great American Biotic Interchange in North America, *en* Lucas, S.G., Morgan, G.S., Spielmann, J.A., Prothero, D.R. (eds.), Neogene Mammals: New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, 44, 93-140
- Morgan, G.S., White, R.S. Jr., 2005, Miocene and Pliocene vertebrates from Arizona: New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin, 29,115-136.
- Peters, R.B., 1951, A preliminary report on the geology of Lake Chapala (Mexico), and the possibility of its being the site of late Pleistocene man: Yearbook Association of Pacific Coast Geographer, 13 ,48.
- Prado, J.L., Cerdeño, E., Roig-Juñent, S., 1998, The giant rodent Chapalmatherium from the Pliocene of Argentina: new remains and taxonomic remarks on the Family Hydrochoeridae: Journal of Vertebrate Paleontology, 18, 788-798.
- Sanders, A.E., 2002, Additions to the Pleistocene mammal faunas of South Carolina, North Carolina, and Georgia: Transactions of the American Philosophical Society, 92, 1-152.
- Shaw, C.A., McDonald, H.G., 1987, First record of giant anteater (Xenarthra, Myrmecophagidae) in North America: Science, 236, 186-188.
- Rufolo, S.J., 1998, Taxonomy and Significance of the fossil mammals of Lake Chapala, Jalisco, México: Provo, Brigham Young University, M.S. Thesis, 146 pp.
- Vucetich, M.G., Deschamps, C.M., Olivares, A.I., Dozo, M.T., 2005, Capybaras, shape, size and time: a model kit: Acta Palaeontologica Polonica, 50, 259-272.
- Vucetich, M.G., Deschamps, C.M., Pérez, M.E., Montalvo, C.I., 2014, The taxonomic status of the Pliocene capybaras (Rodentia) *Phugatherium* Ameghino and *Chapalmatherium* Ameghino: Ameghiniana, 51, 173-183.
- Vucetich, M.G., Deschamps, C.M., Pérez, M.E., 2015, The first capybaras (mammalia, Cavidae, Hydrochorinae) Involved in the Great American Biotic Interchange: Ameghiniana, 52(3), 324-333.
- White R.S., Morgan, G.S., 2005, Arizona Blancan Vertebrate Faunas in Regional Perspective, *en* McCord R.D., Vertebrate Paleontology of Arizona: Mesa Southwest Museum Bulletin, 11, 117-138.
- Wood, A.E., 1955, Revised classification of the Rodents: Journal of Mammalogy, 36(2), 165-187.
- Woodburne, M.O., 2010, The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens: Journal of Mammalian Evolution, 17, 245-264.
- Woodburne, M.O., Cione, A.L., Tonni, E.P., 2006, Central American provincialism and the Great American Biotic Interchange, *en* Carranza-Castañeda, Ó., Lindsay, E.H. (eds.), Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología y Centro de Geociencias, Publicación Especial 4, 73-101.

Manuscrito recibido: Octubre 8, 2015

Manuscrito corregido recibido: Mayo 27, 2016

Manuscrito aceptado: Julio 26, 2016