

# 9 La diversidad en el pasado

---

AUTORES RESPONSABLES: Joaquín Arroyo-Cabrales • Ana Luisa Carreño • Socorro Lozano-García • Marisol Montellano-Ballesteros

COAUTORES: Sergio Cevallos-Ferriz • Eduardo Corona • Luis Espinosa-Arrubarrena • Ana Fabiola Guzmán • Susana Magallón-Puebla • Dante J. Morán-Zenteno • Edna Naranjo-García • María Teresa Olivera • Óscar J. Polaco • Susana Sosa Nájera • Miguel Téllez-Duarte • Rosa Elena Tovar-Liceaga • Lorenzo Vázquez-Selem

AUTORES DE RECUADROS: mismos autores responsables y coautores

REVISORES: Gloria Alencáster Ybarra • María del Carmen Perrilliat • Francisco Sour Tovar

---

## CONTENIDO

- 9.1 Introducción / 228
  - 9.2 Marco geológico / 228
    - 9.2.1 Golfo de California / 229
    - 9.2.2 Sierra de La Giganta / 230
    - 9.2.3 Faja Volcánica Transmexicana / 230
    - 9.2.4 Sierra Madre de Chiapas / 230
    - 9.2.5 Llanura Costera del Golfo de México y Península de Yucatán / 231
    - 9.2.6 Conexiones paleogeográficas de México con Sudamérica / 231
  - 9.3 Cambio climático / 231
    - 9.3.1 Regiones / 232
    - 9.3.2 Último Máximo Glacial / 232
    - 9.3.3 Glacial tardío / 232
    - 9.3.4 Holoceno / 232
  - 9.4 Diversidad en el pasado / 233
    - 9.4.1 Mamíferos del Cuaternario / 233
      - *Diversidad taxonómica* / 233
      - *Extinciones* / 234
    - 9.4.2 Herpetofauna del Cuaternario / 236
      - *Paleodiversidad taxonómica* / 236
    - 9.4.3. Diversidad de aves en el pasado / 239
      - *Diversidad taxonómica* / 241
      - *Patrón de evolución (extinción y origen)* / 244
      - *Migraciones* / 245
      - *Cambios en los patrones geográficos* / 245
    - 9.4.4 Peces dulceacuícolas / 246
      - *Diversidad taxonómica* / 246
      - *Patrón de evolución (extinción y origen)* / 246
      - *Migraciones* / 246
      - *Cambios en los patrones geográficos* / 247
    - 9.4.5 Moluscos continentales pleistocénicos de México / 248
    - 9.4.6 Plantas / 253
    - 9.4.7 Ámbito marino / 255
    - 9.4.8 Casos particulares / 257
      - *Impacto ecológico en sistemas estuarinos: el mensaje de las conchas en el Delta del Río Colorado* / 257
      - *La formación del Golfo de California como un escenario "geológicamente reciente" propicio para el desarrollo de la biodiversidad* / 259
  - 9.5 Conclusión general / 260
- Referencias / 260

## Recuadros

- Recuadro 9.1. *El ámbar de Simojovel, Chiapas* / 230
- Recuadro 9.2. *La biota de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla (Cretácico temprano)* / 256

---

Arroyo-Cabrales, J., A.L. Carreño, S. Lozano-García, M. Montellano-Ballesteros *et al.* 2008. La diversidad en el pasado, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp. 227-262.

## Resumen

El capítulo trata sobre el origen y la evolución de las provincias biogeográficas del país que experimentaron los mayores cambios durante el Neógeno (23.5 a 1.75 millones de años). Se hace hincapié en la duración e intensidad de los eventos geológicos involucrados como elementos generadores de cambios en los patrones de origen, distribución, endemismo y extinción de las especies. Como evento de importancia por su impacto en el territorio mexicano se considera la formación del

Puente de Panamá. Esta síntesis, básicamente terrestre, concentra el mejor registro paleontológico de los últimos dos millones de años; sin embargo, no abarca la paleodiversidad total o real debido a sesgos como el taxonómico y la falta de prospección en el resto del país. A pesar de ello es posible, con base en algunas localidades, apreciar las consecuencias de los cambios climáticos ocurridos durante las glaciaciones sobre la composición de la biota.

## 9.1 INTRODUCCIÓN

México cuenta con localidades fosilíferas que abarcan desde el Precámbrico (*ca.* 560 millones de años) hasta el Holoceno. Debido a la historia geológica del país y a la naturaleza del registro fósil existen periodos que están mejor representados, ambientes que aparecen con mayor frecuencia que otros y grupos biológicos con un registro muy abundante, mientras que en otros éste es escaso o nulo.

No se tiene un registro fósil marino y terrestre que muestre la riqueza biológica de México en los últimos 20 000 años —con excepción del medio lacustre— como referencia para entender la diversidad actual; por ello, se amplió el intervalo hasta el Plioceno-Pleistoceno y, solo en los casos en los que el registro es escaso, como en el ambiente marino, el lapso se consideró hasta hace siete millones de años, época que cuenta con referencias asociadas a líneas de costa.

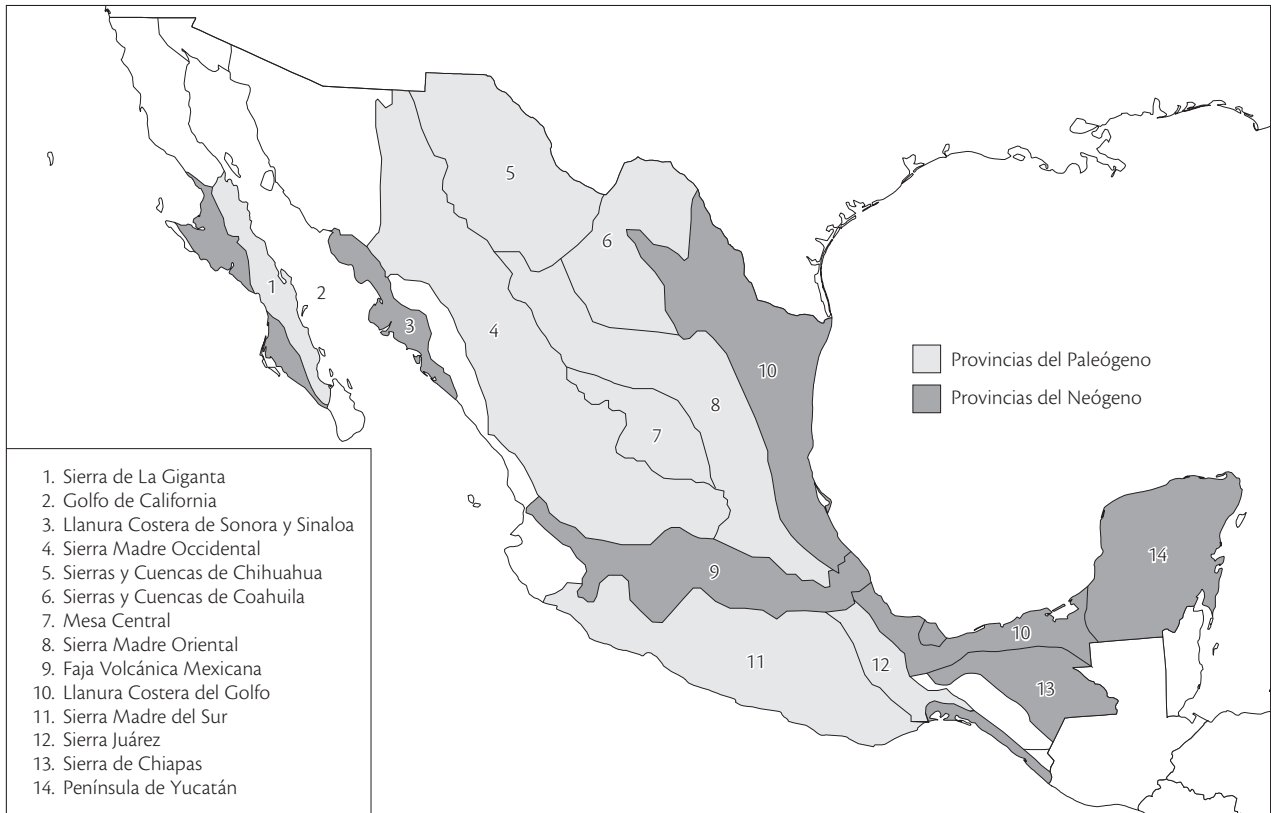
El lector encontrará varios listados que corresponden a los hallazgos paleontológicos que, para el intervalo considerado en este capítulo, se tienen registrados en las colecciones geográficas de referencia y que representan parcialmente la riqueza de la paleodiversidad en nuestro país para esos momentos geológicos en particular. Además, se incluyen dos localidades famosas: una marina, Tepexi de Rodríguez, Puebla, y una continental, Simojovel, Chiapas, ambas mucho más antiguas que el límite arriba establecido, pero con las que se ha querido mostrar, a guisa de ejemplo, la forma en que estos yacimientos extraordinarios proporcionan información valiosa de la vida en el pasado, aunque de forma sesgada debido a la naturaleza propia del registro fósil.

México es un país con muchas áreas aún inexploradas. Restan por estudiar numerosos aspectos de las biotas del pasado como su diversidad, tipo de cambios, distribu-

ción geográfica y relaciones entre ellas. Los estudios futuros deberán proporcionar un entendimiento más claro del Pleistoceno y de las dinámicas involucradas en las extinciones y en la fundación del Holoceno para comprender los escenarios del cambio climático global.

## 9.2 MARCO GEOLÓGICO

Las mayores cadenas montañosas que se formaron en México desde el final del Cretácico (~80 millones de años, Ma), pero sobre todo durante el Paleógeno (65 a 23.5 Ma) y el Neógeno (23.5 a 1.75 Ma), experimentaron diversas historias dinámicas, a gran escala, determinadas por las interacciones tectónicas y magmáticas ocurridas en los límites de placas que convergen en el entorno de México (Morán-Zenteno 1994). Las más importantes provincias fisiográficas conformadas por procesos geológicos ocurridos en la era Cenozoica (de 65 Ma al presente) se muestran en la figura 9.1. Entre las más extensas se encuentran las provincias Golfo de California, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Sierras y Cuencas de Coahuila y Chihuahua, Mesa Central, Faja Volcánica Transmexicana, Llanura Costera del Golfo de México y Península de Yucatán, Sierra de La Giganta, Sierra de Juárez y Sierra Madre de Chiapas. Los procesos que definieron la evolución y la configuración de estas provincias varían desde la apertura incipiente de cuencas oceánicas (Golfo y Península de California), hasta apilamientos volcánicos en zonas de magmatismo de arco (Faja Volcánica Transmexicana). Otros procesos incluyen la deformación por compresión, el acortamiento horizontal y el fallamiento lateral en la Sierra Madre de Chiapas y la emergencia de planicies que previamente pertenecían a plataformas marinas como las franjas litorales de la llanura costera del Golfo de México y la plataforma de Yucatán.



**Figura 9.1** Principales provincias fisiográficas de México que experimentaron cambios significativos en su relieve o configuración durante el Cenozoico.

Las provincias que han sufrido mayores cambios en su configuración o perfil de relieve durante el Neógeno o el Cuaternario (1.75 Ma al presente) son las de Golfo de California, Sierra de La Giganta, Faja Volcánica Transmexicana, Sierra de Chiapas, Llanura Costera del Golfo y Península de Yucatán. Otras provincias menos extensas, representadas por planicies, como Cuenca de Vizcaíno-Purísima, Llanura Costera de Sonora-Sinaloa y Llanura Costera de Tehuantepec, se desarrollaron por procesos de sedimentación costera y retroceso de las líneas de costa. Las cadenas montañosas, como la Sierra Madre Oriental, la Occidental y la del Sur, que se formaron en el Paleógeno, experimentaron en el Neógeno procesos graduales de levantamiento y erosión con perfiles de relativa quietud tectónica.

### 9.2.1 Golfo de California

Su formación presenta las etapas siguientes (Helenes y Carreño 1999): 1] Mioceno temprano (22 Ma), comienzo del fallamiento de transcurrancia debido a la interac-

ción de las placas del Pacífico y de Norteamérica, causando el hundimiento acelerado en la provincia del Borde Continental y algunas áreas adyacentes, que coincide con una elevación global del nivel del mar; 2] Mioceno medio (12 Ma), migración del fallamiento normal y de transcurrancia hacia el oriente, originando hundimiento en el área norte del Golfo de California, donde se depositaron sedimentos marinos, mientras en las regiones central y sur del actual Golfo de California se acumulaban depósitos volcánicos relacionados con la extensión continental; 3] Mioceno tardío (8 Ma), la margen occidental de la península cambió a un régimen de compresión tectónica leve, mientras que el norte del golfo contenía una cuenca marina. El área central del golfo continuó recibiendo depósitos volcánicos, mientras que el bloque de Los Cabos acumulaba sedimentación marina semejante a los depósitos de la margen occidental de Nayarit, Jalisco y Michoacán; 4] a partir del Plioceno (5 Ma), el Golfo de California se desarrolló por fallamiento dextral y expansión, y desde entonces presenta casi su configuración actual.

### 9.2.2 Sierra de La Giganta

Se extiende a lo largo de la costa del Golfo de California y constituye la principal prominencia orográfica del sur de la península. La sierra se forma como resultado del apilamiento de rocas volcánicas que en parte coincide con la apertura del Golfo de California durante el Neógeno (comenzando hace 23 a 20 Ma). La sierra está constituida principalmente por rocas de arco magmático (andesitas) originadas durante el proceso de subducción de la placa Farallón ocurrido alrededor de 12 Ma. En la parte superior de la sucesión volcánica se encuentran ya manifestaciones de volcanismo diferente asociado al proceso de extensión que dio origen al Golfo de California

### 9.2.3 Faja Volcánica Transmexicana

El establecimiento de una franja de volcanismo predominantemente máfico y andesítico de orientación regional E-W en el centro de México comienza hace aproximadamente 20 Ma, acompañada del desarrollo de un arreglo complejo de estructuras de deformación de desplazamiento lateral y de extensión. El apilamiento de grandes espesores de lava y piroclastos propició que la altitud de la zona fuera creciente, induciendo la transformación de sistemas de drenaje regionales y del hábitat —cuyo clima pasó a ser predominantemente templado—, con variaciones relacionadas con cambios climáticos globales. En las zo-

nas de extensión tectónica se desarrollaron cuencas de acumulación volcano-sedimentaria, destacando en la zona occidental las depresiones correspondientes a los grábenes de Tepic-Zacoalco, Chapala y Colima (Demant 1981), mientras que en la zona central sobresalen la depresión de la cuenca de México y el graben de Acambay. Entre las principales franjas de edificación volcánica, durante el último millón de años, se encuentran los alineamientos de estratovolcanes, Ceboruco-Tequila-San Juan-Sangangüey, Nevado de Colima-Volcán de Fuego, Sierra Nevada (Iztaccíhuatl-Popocatepetl) y Cofre de Perote-Pico de Orizaba. Dentro de los campos volcánicos monogenéticos destacan los de Michoacán y Guanajuato y el de la Sierra de Chichinautzin. Estos campos se construyeron principalmente durante los últimos 50 000 años y su origen tectónico no está claramente comprendido, aunque es evidente el efecto de éstos sobre la distribución de flora y fauna.

### 9.2.4 Sierra Madre de Chiapas

Es una provincia de pliegues y fallas de desplazamiento lateral muy activa tectónicamente desde el Mioceno. Está representada por una franja de pliegues y fallas inversas de orientación noroeste-sureste a la que están asociadas fallas regionales de desplazamiento lateral izquierdo con una orientación que varía de noroeste a este-oeste. Las rocas deformadas son acumulaciones marinas y continentales que varían en edad desde el Cretácico hasta el

#### RECUADRO 9.1 EL ÁMBAR DE SIMOJOVEL, CHIAPAS

El ámbar es una resina fósil que procede de una especie de leguminosa del género *Hymenaea* que al parecer vivía en condiciones tropicales en un bosque mixto húmedo del Oligoceno-Mioceno, próximo al Mar Caribe. Fue utilizado por las civilizaciones mesoamericanas como adorno e incienso; a finales del siglo XIX se dio a conocer en el medio científico y desde finales de los años cincuenta y principios de los sesenta se empiezan a estudiar formalmente los invertebrados que se han encontrado en ámbar. De acuerdo con Engel (2004), en la fauna de artrópodos incluidos en ámbar están representadas un total de 176 [sic] familias: una de crustáceos, dos de miriápodos, 31 de arácnidos y 141 de insectos; se han descrito 120 especies, 89 de ellas de insectos, de las cuales 11 especies se encuentran en la fauna moderna, hecho que debe ser

revisado ya que resulta poco probable que una especie de artrópodo tenga una longevidad de casi 25 millones de años. Por el contrario, los taxa identificados en el ámbar de Simojovel pertenecen a géneros actuales o bien a géneros extintos que están cercanamente relacionados con sus contrapartes actuales.

La fauna hallada en el ámbar de Simojovel y de República Dominicana es importante ya que proporciona información sobre la antigüedad de los géneros actuales, y para los estudios de relaciones filogenéticas y de análisis biogeográficos. Recientemente se notificó la presencia en ámbar de una pequeña rana asignada al género *Craugastor*, también presente en República Dominicana.

Oligoceno, siendo el ámbar de Simojovel uno de los ejemplos más notorios de la diversidad de este último periodo (recuadro 9.1). El tectonismo ha sido acompañado por actividad volcánica en centros volcánicos aislados que están relacionados con la subducción de la Placa de Cocos. Los pliegues y fallas de la Sierra de Chiapas parecen representar una amplia faja de deformación inducida por el desplazamiento relativo de la Placa del Caribe respecto a la Norteamericana (Guzmán-Speziale y Meneses-Rocha 2000).

### 9.2.5 Llanura Costera del Golfo de México y Península de Yucatán

Su evolución geológica desde el Neógeno se ha caracterizado por un retroceso general de la línea de costa que ha estado determinado por una tendencia general de descenso del nivel eustático a escala global y una relativa estabilidad tectónica de estas regiones con un relleno abundante de sedimentos marinos, lo cual contribuyó al retiro de la línea de costa. Este retroceso ha propiciado la emersión de al menos 50 000 km<sup>2</sup> en la zona del Pacífico. La pendiente de la plataforma continental es más acentuada que en la zona del Golfo de México y, en donde hay mayores contrastes en el compartimiento tectónico, se observa un escenario más diverso dominado por litorales de emersión y avances marinos locales.

### 9.2.6 Conexiones paleogeográficas de México con Sudamérica

Uno de los detalles más significativos de la evolución tectónica del sur de México y la región del Caribe es la conexión paleogeográfica que ocurrió entre Norte y Sudamérica a partir del efecto combinado de desplazamientos tectónicos y de volcanismo que ocurrieron en el Cenozoico. Durante la existencia del supercontinente Pangea, la región norte de Sudamérica se encontraba contigua a América del Norte incluyendo parte del espacio relativo actual de México. La separación entre estos dos elementos continentales se inició en el Jurásico medio por la formación de *rifts* o fosas tectónicas que evolucionaron hacia la apertura de la cuenca oceánica del Protocaribe (Pindell y Barrett 1990). Durante el Cenozoico se desarrolló un complejo escenario tectónico que se caracterizó por el desplazamiento relativo de la Placa del Caribe hacia el este respecto a Norte y Sudamérica y episodios de deformación en sus márgenes. La parte norte de Centroamérica (suroeste de Guatemala, El Salvador, Hondu-

ras y Nicaragua) se emplazó desde una posición ubicada al occidente o noroccidente hacia su posición actual (Ross y Scotese 1988; Pindell y Barrett 1990). Por encima de este bloque se construyó una cadena volcánica originada por la subducción de la Placa de Nazca debajo de la del Caribe. La presencia del bloque antiguo de Centroamérica dejó entonces un paso relativamente estrecho entre Sudamérica y Centroamérica. Este paso se cerró hace 3.5 Ma como resultado del movimiento hacia el noroeste de la Placa Sudamericana y su colisión con la Cadena Volcánica Centroamericana (Coates *et al.* 1992).

## 9.3 CAMBIO CLIMÁTICO

El clima ha cambiado constantemente desde que la Tierra se formó. Los cambios en el pasado han delineado el paisaje que observamos y han influido en todas las formas vivientes. El clima se define como las condiciones promedio —en alrededor de 30 años— de una región y se mide en términos de temperatura, precipitación, vientos, etc. El cambio climático se refiere a la variación significativa del clima o de su variabilidad, es decir, cambios en el estado promedio del clima. Las causas fundamentales del cambio climático se deben a las alteraciones regulares o cíclicas en la órbita terrestre alrededor del Sol. Los cambios en los parámetros orbitales —precesión, excentricidad y oblicuidad— modifican el balance energético de la Tierra, causando alteraciones en el sistema climático —atmósfera, hidrosfera, biosfera, criosfera. Por ejemplo, notamos los efectos de la inclinación del eje de la órbita por medio de los cambios estacionales: durante el verano la Tierra está inclinada hacia el Sol, mientras que en el invierno está alejada. Cada 41 000 años la inclinación del eje de la Tierra cambia de 21.39° a 24.36° y viceversa, causando una intensificación en la respuesta estacional, o sea inviernos más fríos y veranos más cálidos. El efecto combinado de los mecanismos externos o forzadores del cambio climático con los mecanismos internos del propio sistema climático —volcanismo, cambios en la circulación oceánica, cambios en la composición atmosférica— ha conducido al planeta de un estado glacial a un estado interglacial cada 100 000 años (ciclo de excentricidad). La transición de un estado a otro puede ser más o menos rápida, afectando de manera significativa a la biota.

Las evidencias del cambio climático pasado se encuentran en una amplia variedad de archivos naturales: glaciares de montaña, sedimentos oceánicos y lacustres,

isótopos, geoquímica, corales, anillos de crecimiento en árboles, etc. En estos archivos están contenidos los indicadores del cambio climático, por ello se analizan y se traducen en términos de parámetros ambientales como la temperatura y la precipitación, y se utilizan para la reconstrucción de los ambientes pasados, pudiendo elaborarse escenarios climáticos pretéritos. A los modelos que simulan las condiciones climáticas actuales se les calibra con los datos paleoclimáticos y se contrastan los escenarios pasados con los elaborados por los modelos. Una de las aplicaciones de la simulación del clima pasado es la verificación del modelo sujeto a condiciones diferentes y, si este funciona bien, es posible utilizarlo para predecir las condiciones futuras.

La mitad sur del territorio mexicano se encuentra dentro de los trópicos, mientras que la mitad norte pertenece a las franjas subtropicales áridas. En cada una de estas zonas los cambios climáticos del Cuaternario operaron de diferente manera, lo cual hace de México un caso especialmente interesante y contribuye a explicar sus complejos patrones biogeográficos y su biodiversidad actual. En virtud de lo anterior, otro de los propósitos de este segmento es presentar las diferencias zonales en los climas del Cuaternario tardío (los últimos 25 000 años).

### 9.3.1 Regiones

Como consecuencia de las diferencias latitudinales, a lo largo del Cuaternario las distintas partes del territorio mexicano han respondido de manera diferente ante los cambios en los patrones de circulación general de la atmósfera y de los océanos, determinantes ambos del clima regional. La distinción fundamental se plantea entre la mitad norte, hoy día semiárida y árida, y la mitad sur, hoy templado-húmeda y tropical.

### 9.3.2 Último Máximo Glacial

Diferentes registros paleoecológicos, geomorfológicos y sedimentológicos indican que durante el último Máximo Glacial planetario, ocurrido entre 25 000 y 18 000 años antes del presente, todo el territorio estaba sujeto a temperaturas más bajas que las actuales. Los indicadores glaciales de las altas montañas del centro de México sugieren una disminución de la temperatura media anual del orden de 6 °C para ese periodo (Lachniet y Vázquez-Sellem 2005). Una atmósfera y unos océanos más fríos trajeron como consecuencia menor evaporación, menos nubosidad y menor precipitación pluvial. La Zona Inter-

tropical de Convergencia que hoy alcanza el territorio mexicano durante el verano, trayendo abundantes lluvias, quedó restringida en ese entonces a zonas más cercanas al Ecuador. Así, la lluvia anual en el centro, el sur y el sureste de México, que ocurre fundamentalmente en verano, debió disminuir considerablemente, hasta 40 o 50% según algunas estimaciones (Guilderson *et al.* 1994; Caballero-Miranda *et al.* 2002). Por ello los lagos del centro de México presentaron niveles en general bajos y las comunidades vegetales reconstruidas mediante el registro palinológico indican baja humedad efectiva, todo ello no obstante la reducción en la evaporación asociada al marcado descenso térmico. Lo mismo ocurrió en la Península de Yucatán.

El norte de México, en cambio, experimentó un aumento sustancial de lluvia, ya que los vientos del oeste, al desplazarse hacia el sur, penetraron profundamente en esa zona. El aumento en la lluvia aunado a temperaturas más bajas y menor evaporación, provocaron un incremento de la humedad efectiva. Por ello, extensas zonas planas y sin drenaje del Altiplano septentrional, hoy desérticas, estuvieron cubiertas por lagos, alrededor de los cuales se desarrollaba una vegetación propia de ambientes templados húmedos (Bradbury 1997).

### 9.3.3 Glacial tardío

Este periodo, que se extiende entre 18 000 y 11 000 años antes del presente, se caracteriza por sus condiciones similares a las del Máximo Glacial, pero con un aumento gradual de la temperatura, a veces interrumpido por fases cortas de clima frío. La lluvia en el centro y el sureste aumentan gradualmente, aunque se mantienen en niveles inferiores a los actuales. Los glaciares en las montañas son apenas un poco menores a los del periodo anterior y comienzan a retroceder de manera acelerada hace unos 14 000 años, aunque registran un pequeño repunte al final de esta fase.

### 9.3.4 Holoceno

Durante los últimos 11 000 años las temperaturas se elevaron gradualmente. El patrón regional de lluvia progresivamente adquirió su configuración actual, sobre todo durante la primera mitad del Holoceno. Por un lado, la atmósfera y los océanos más calientes propiciaron un mayor desplazamiento al norte de la Franja Intertropical de Convergencia y, con ello, un aumento en las lluvias de verano sobre gran parte del país, en especial la mitad sur.

Al mismo tiempo, los vientos del oeste dejaron de alcanzar el norte de México, donde el descenso de la lluvia invernal, junto con las escasas precipitaciones de verano, no permitió mantener los altos niveles de humedad efectiva característicos del final del Pleistoceno. El resultado fue un descenso en los niveles lacustres y, en general, condiciones de aridez que se instalaron claramente en el Altiplano septentrional y el noroeste del país (Sonora, Baja California) hacia mediados del Holoceno y que prevalecen hasta la actualidad. En las sierras la lluvia orográfica mantiene climas templados húmedos. Dentro de ese patrón general destacan algunos episodios como la sequía del Holoceno medio alrededor de los 6 000 años antes del presente (Lozano-García y Vázquez-Selem 2005; Metcalfe *et al.* 2000; Metcalfe 2006).

Para evaluar la variabilidad climática reciente (preinstrumental), el análisis de los distintos indicadores para los últimos 2 000 años resulta fundamental ya que contribuye a conocer las causas y los mecanismos del cambio climático. La sequía de finales del primer milenio de nuestra era (sequía del Clásico Maya) no solo abarcó la Península de Yucatán sino que se extendió en la zona central de México (Vázquez-Selem 2000; Vázquez-Selem y Heine 2004; Ortega-Guerrero *et al.* 2006). Tanto la sequía del Holoceno medio como la del Clásico maya se asocian al desplazamiento, hacia una posición más sureña, de la Zona de Convergencia Intertropical (Hodell *et al.* 2005; Haug *et al.* 2003).

Durante el denominado periodo Cálido Medieval, de 950 a 1350 dC, hay evidencias de un incremento de la humedad para el centro y sur de México (Vázquez *et al.* 2008). La Pequeña Edad de Hielo, ocurrida entre los siglos xv y xix en el ámbito planetario, produjo en México avances de los glaciares en los picos más altos y, en general, condiciones más frías, sobre todo en los altiplanos y las montañas (Lozano-García *et al.* 2007). Se relaciona con varias fases de sequía marcada, como la denominada Megasequía —entre 1540 y 1579—, la peor sequía de los últimos 700 años, que, de acuerdo con documentos históricos, causó una alta mortalidad en las poblaciones del centro de México (Acuña-Soto *et al.* 2002). Sin embargo, datos paleoecológicos de la zona tropical de Veracruz indican un aumento en la precipitación invernal asociada al incremento en la intensidad de los “nortes”, evidenciando la importancia en la estacionalidad y la variabilidad climática existente en este periodo (Lozano-García *et al.* 2007).

## 9.4 DIVERSIDAD EN EL PASADO

### 9.4.1 Mamíferos del Cuaternario

Los mamíferos son el grupo zoológico que ha sido más estudiado, tanto en el presente como en el pasado, incluyendo aspectos de su biología y ecología. La información recopilada permite precisar algunos patrones de cambio evolutivos y ecológicos en el registro del Cuaternario. La comparación entre los patrones de los últimos dos millones de años y los actuales hará posible esbozar algunas predicciones acerca de lo que se pueda hallar en el futuro, como resultado de los cambios climáticos. Han pasado cerca de 400 años desde que los restos fósiles de vertebrados pleistocénicos fueron documentados por primera vez en México. Entre los descubrimientos más notables, debido al tamaño de los huesos, estuvieron los mamutes, reconocidos primero como “gigantes” y solo posteriormente como “elefantes”. Animales como los camellos y los bisontes, así como animales marinos que se creía relacionados con las “sirenas” (de hecho eran restos de manatíes), también fueron reconocidos de esa época (Corona *et al.* 2005).

#### Diversidad taxonómica

Para el análisis de la diversidad taxonómica se elaboró la lista de las especies que se han identificado para el Pleistoceno y el Holoceno y se recabaron datos que ayudan a inferir el tipo general de alimentación, el tamaño relativo de los organismos y las posibles rutas de migración como causa de los fenómenos de aparición y extinción de especies durante el intervalo considerado. A continuación se presentan las diversas hipótesis de las extinciones a fines del Pleistoceno para explicar los patrones de diversidad hallados en el territorio nacional.

El Pleistoceno es la época a la que corresponde el mayor número de localidades paleontológicas descubiertas, algunas de ellas estudiadas con mucho detalle. Se conocen más de 770 localidades con vertebrados en México (Arroyo-Cabrales *et al.* 2002). Entre ellas sobresalen El Golfo, Sonora y Arroyo El Cedazo, en Aguascalientes, que contienen fundamentalmente mamíferos de la primera parte del Pleistoceno (Irvingtoniano, *ca.* 1 500 000 años hasta el inicio del Rancholabreano). Para los últimos 120 000 años (Rancholabreano) se han estudiado sitios tan importantes como la Cueva de San Josecito (Wisconsiniano y Holoceno), Chapala, Jalisco (Pleistoceno tardío) y Tequiquiac, Estado de México (Pleistoceno

tardío?) (Montellano-Ballesteros y Jiménez-Hidalgo 2006). Otras localidades, originalmente exploradas por la posible asociación de animales extintos y presencia humana y con un gran potencial paleontológico incluyen El Cedral, San Luis Potosí (Pleistoceno tardío); Tlapacoya, Estado de México (Wisconsiniano y Holoceno); Valsequillo, Puebla (Pleistoceno tardío) y, la más importante en la región tropical de México, la Cueva de Loltún en la Península de Yucatán (Wisconsiniano y Holoceno). Otro aspecto notable de los estudios de los vertebrados pleistocénicos es el creciente uso de las técnicas de recolecta de microvertebrados, que permiten la recuperación de grandes cantidades de material que incluyen pequeños mamíferos, aves y reptiles.

Actualmente se dispone de una base de datos que contiene más de 15 000 registros de mamíferos, que representan 12 órdenes, 42 familias, 146 géneros y 274 especies (Barrios-Rivera 1985; Arroyo-Cabrales *et al.* 2002). En el cuadro 9.1 se presenta el número de especies de mamíferos por orden y familia para el Cuaternario y el Reciente de México. La mayoría de las especies corresponden a animales pequeños, de menos de 1 kg (187, 68.2%), mientras que los medianos (1 a 100 kg) y los grandes (más de 100 kg) representan 9.5% (26) y 22.3% (61 especies), respectivamente. Aunque patrones similares de distribución del tamaño se observan en los mamíferos actuales, existen grandes diferencias con los de la mastofauna pleistocénica, especialmente en lo que se re-

fiere a las especies mayores. Solamente cuatro especies grandes se conocen en el presente: el berrendo (*Antilocapra americana*), el venado bura (*Odocoileus hemionus*), el venado cola blanca (*O. virginianus*) y el borrego cimarrón (*Ovis canadensis*), frente a las —al menos— 61 especies que vivieron en el Pleistoceno, la mayoría de ellas de herbívoros que incluían animales de enorme tamaño (más de una tonelada), como los mamutes (*Mammuthus* sp.), el mastodonte americano (*Mammut americanum*), los gonfoterios (*Cuvieronius*, *Stegomastodon*) y los perezosos terrestres (*Glossotherium*, *Eremotherium*).

### Extinciones

Uno de los eventos más sobresalientes del Pleistoceno fue la extinción de muchos mamíferos grandes, en los ámbitos mundial, regional y local, aunque en los dos últimos casos solo representan extirpaciones en cuanto a su distribución (un taxón sobrevivió en un área totalmente diferente a su distribución pasada). De la paleomastofauna pleistocénica de México, un orden (Notoungulata), seis familias (20.9%), 29 géneros (19.9%) y 77 especies (28.1%) se extinguieron, incluyendo dos de las tres familias del orden Proboscidea (Gomphotheriidae y Mammutidae) y tres de las seis familias de Xenarthra (Glyptodontidae, Megatheriidae y Mylodontidae). Aunque algunas familias no sufrieron extinciones globales, otras perdieron la mayoría de sus especies como en

**Cuadro 9.1** Número de especies de mamíferos por orden y familia para el Cuaternario y el Reciente de México

Orden	Familia	Especies del Cuaternario			Especies del Reciente
		Total	Extintas	Sobrevivientes	
Artiodactyla	Antilocapridae	7	6	1	10
	Bovidae	8	6	2	
	Camelidae	8	8	0	
	Cervidae	6	2	4	
	Tayassuidae	5	3	2	
	<b>Subtotal</b>	<b>34</b>	<b>25</b>	<b>9</b>	
Carnivora	Canidae	9	3	6	34
	Felidae	9	3	6	
	Herpestidae	1	1	0	
	Mustelidae	8	0	8	
	Procyonidae	6	1	5	
	Ursidae	4	3	1	
<b>Subtotal</b>	<b>37</b>	<b>11</b>	<b>26</b>		

Cuadro 9.1 [concluye]

Orden	Familia	Especies del Cuaternario			Especies del Reciente
		Total	Extintas	Sobrevivientes	
Chiroptera	Emballonuridae	3	0	3	138
	Molossidae	8	0	8	
	Mormoopidae	3	0	3	
	Natalidae	1	0	1	
	Phyllostomidae	22	2	20	
	Vespertilionidae	12	0	12	
	<b>Subtotal</b>	<b>49</b>	<b>2</b>	<b>47</b>	
Didelphimorphia	Didelphidae	7	1	6	8
Insectivora	Soricidae	7	0	7	32
Lagomorpha	Leporidae	13	4	9	15
Notoungulata	Toxodontidae	1	1	0	
Perissodactyla	Equidae	5	5	0	1
	Tapiridae	2	1	1	
	<b>Subtotal</b>	<b>7</b>	<b>6</b>	<b>1</b>	
Primates	Atelidae	3	0	3	4
	Hominidae	1	0	1	
	<b>Subtotal</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	
Proboscidea	Elephantidae	2	2	0	0
	Gomphotheriidae	2	2	0	
	Mammutidae	1	1	0	
	<b>Subtotal</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>0</b>	
Rodentia	Cuniculidae	1	0	1	234
	Dasyproctidae	2	0	2	
	Erethizontidae	2	0	2	
	Geomyidae	10	2	8	
	Heteromyidae	11	1	10	
	Hydrochoeridae	1	1	0	
	Muridae	56	9	47	
	Sciuridae	13	0	13	
<b>Subtotal</b>	<b>96</b>	<b>13</b>	<b>83</b>		
Xenarthra	Dasypodidae	4	2	2	4
	Glyptodontidae	3	3	0	
	Megalonychidae	1	1	0	
	Megatheriidae	3	3	0	
	Mylodontidae	1	1	0	
	Myrmecophagidae	2	0	2	
<b>Subtotal</b>	<b>14</b>	<b>10</b>	<b>4</b>		
<b>Total</b>		<b>274</b>	<b>78</b>	<b>196</b>	<b>480</b>

Antilocapridae, Bovidae y Equidae. Todo lo anterior permite proponer que, en contraste con la mayor diversidad de mamíferos pequeños (20) y medianos (8), fueron los grandes (78, es decir, 64.1% del total) los que sufrieron un mayor impacto por las extinciones. De las 78 especies extintas, la mayoría fueron herbívoros (62, 79.5%), seguida por carnívoros (9), omnívoros (5) y hematófagos (2).

Los taxa extirpados incluyen los representantes del orden Proboscidea, con seis familias (Camelidae, Herpestidae, Equidae, Elephantidae, Hydrochoeridae, Megalonychidae), ocho géneros (5.5%) y siete especies (2.6%). Entre ellos se pueden mencionar el perro rojo (*Cuon*), que sobrevive actualmente en Asia, y el oso de anteojos (*Tremarctos*) habitante de Sudamérica; otros ejemplos son el oso hormiguero gigante sudamericano (*Myrmecophaga tridactyla*), y la marmota de vientre amarillo (*Marmota flaviventris*) y el metorito (*Synaptomys cooperi*) en América del Norte.

Los cambios ambientales ocurridos durante el Pleistoceno tuvieron efectos importantes en la distribución de las biotas templadas y tropicales de México. Las expansiones y contracciones, en el ámbito geográfico, de las comunidades de plantas, asociadas con los cambios climáticos glaciares e interglaciares, causaron cambios recurrentes en la distribución, tanto de los mamíferos como de otros organismos, de tal manera que las comunidades de mamíferos actuales se consideran geológicamente jóvenes y están faunísticamente empobrecidas.

Las comunidades de mamíferos pleistocénicos en México fueron más diversas que las actuales. Sin embargo, con objeto de comparar la diversidad y la composición de las mastofaunas fósiles y recientes es necesario contar con una cronología adecuada de las diferentes localidades; de hecho se sabe que varios sitios contienen faunas heterocrónicas, lo que dificulta evaluar su diversidad real. Para la evaluación de las tasas de diversidad y de extinción de las pequeñas especies se debe tener presente que es muy reciente el empleo de técnicas detalladas para la recuperación de restos óseos de pequeños vertebrados, por lo que de momento cualquier comparación tiene el carácter de tentativa.

Se han propuesto diversas hipótesis para explicar las extinciones de la megafauna a fines del Pleistoceno (Graham y Lundelius 1989). Estas se pueden agrupar en dos grandes conjuntos: el primero incluye hipótesis que señalan que los cambios ambientales fueron los causantes de dicha extinción, por la reducción en la disponibilidad de alimentos o de agua para los herbívoros y posteriormente para los carnívoros y, en un caso extremo,

debido a enfermedades que llegaron del Viejo Continente por conducto de portadores animales o del hombre. El otro conjunto de hipótesis involucra la actividad del ser humano en sus relaciones con la fauna, siendo así el agente promotor y causal de su extinción (Koch y Barnosky 2006).

Los mamíferos son el grupo dominante en la era Cenozoica. Su estudio es indispensable para comprender los procesos evolutivos involucrados, así como las relaciones entre los organismos y los cambiantes climas y ambientes; el examen de los pequeños mamíferos fósiles, que se encuentra en un estado incipiente, será de gran importancia en las investigaciones futuras ya que en dichos animales ocurren procesos evolutivos característicos —además de ser muy buenos indicadores ambientales—, por lo que su uso permite una reconstrucción muy precisa del paleoambiente.

#### 9.4.2 Herpetofauna del Cuaternario

El registro pleistocénico de reptiles y anfibios en México es muy pobre: consta de 127 registros publicados, en solo 14 estados (Fig. 9.2), de los cuales 39 son anfibios y 88 reptiles (Tovar-Liceaga y Montellano-Ballesteros 2005). La mayoría de los registros provienen de los estados de Yucatán, México, Jalisco, Sonora, Puebla y Tamaulipas. También se han descrito restos en Aguascalientes, Nuevo León, Zacatecas, San Luis Potosí, Hidalgo, Chihuahua, Tabasco, Durango y Baja California Sur. Esto nos da una idea de lo poco que se conoce de la paleoherpetofauna mexicana, aun cuando México es actualmente el segundo país en diversidad de este tipo de vertebrados, después de Australia.

El escaso conocimiento que se tiene obedece a varios factores; uno de ellos es la falta de uso de técnicas de recolecta de microvertebrados durante las prospecciones paleontológicas. Desde hace relativamente pocos años se ha puesto énfasis en la recolecta de sedimento para tamizar y recuperar restos de anfibios y reptiles. Otro de los factores es la fragilidad del esqueleto, principalmente de los anfibios, lo que hace que su fosilización sea menos probable.

#### Paleodiversidad taxonómica

De la herpetofauna pleistocénica publicada hasta marzo de 2005 se puede observar que solo 19.5% de los géneros actuales tienen representantes fósiles (cuadro 9.2).

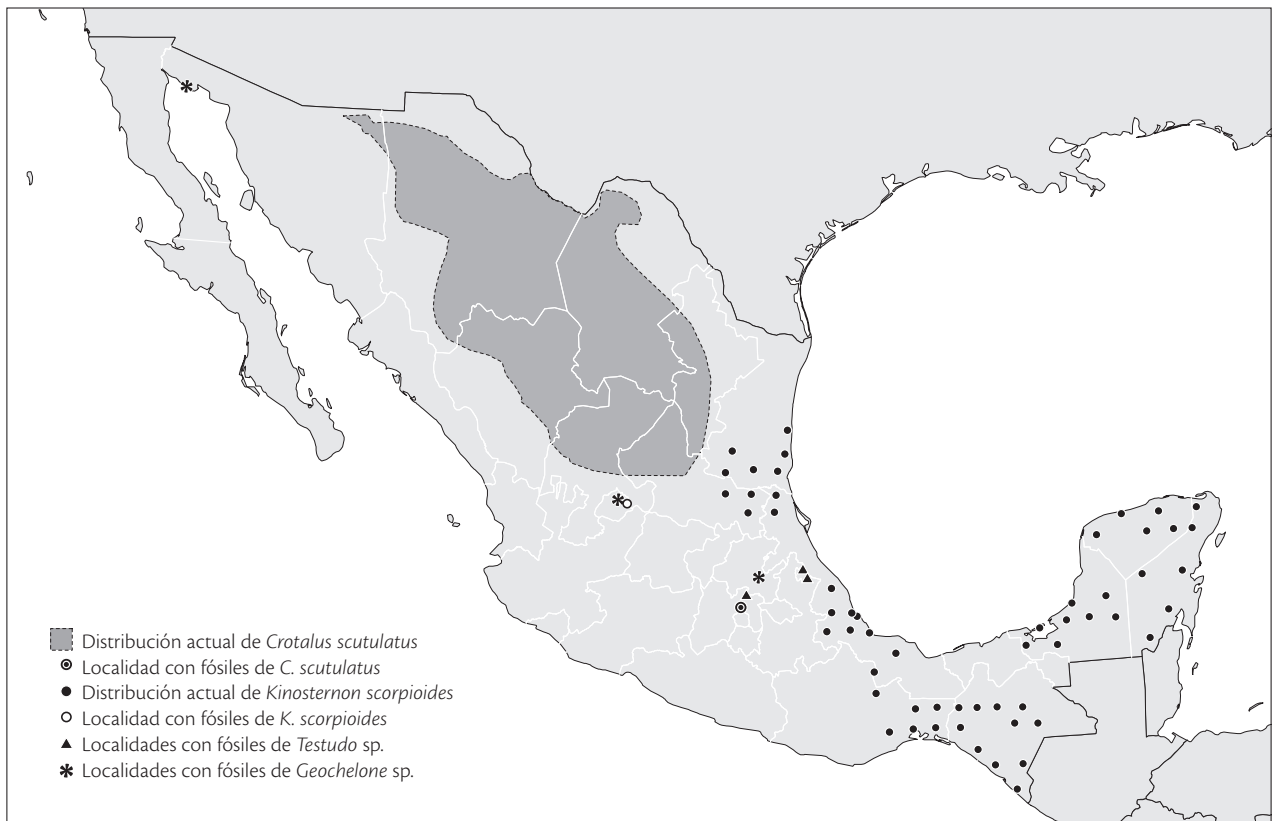


**Figura 9.2** Localidades pleistocénicas con restos fósiles de anfibios o reptiles.

**Cuadro 9.2** Representación fósil de los géneros actuales de la herpetofauna de México

	<b>Taxón</b>	<b>Géneros actuales</b>	<b>Fósiles pleistocénicos</b>	<b>Porcentaje de representación fósil</b>
Amphibia	Anura	29	9	34.6
	Caudata	16	1	6.2
	Gymnophiona	1	0	
Reptilia	Amphisbaenia	1	0	
	Sauria	48	8	16.6
	Serpentes	88	15	17
	Testudines	18	5	27.7
	Crocodylia	2	1	50
Total de Amphibia		43	10	23.2
Total de Reptilia		157	29	18.5
<b>Herpetofauna</b>		<b>200</b>	<b>39</b>	<b>19.5</b>

Fuente: Tomado de Flores-Villela y Canseco-Márquez 2004.



**Figura 9.3** Distribución actual y pleistocénica de *Crotalus scutulatus* y *Kinosternon scorpioides*, y distribución pleistocénica de los géneros *Testudo* y *Geochelone*.

**Reptiles.** Después de aplicar un análisis de sinonimias, los registros fósiles de tortuga se reducen a los siguientes géneros: *Gopherus* (5 spp., 2 indet.), *Kinosternon* (6 spp., 8 indet.), *Geochelone* (3 indet.), *Testudo* (3 indet.), *Trachemys* (1 sp., 1 indet.), *Terrapene* (1 sp., 1 indet.) y *Rhinoclemmys* (1 indet.). Los géneros *Geochelone* y *Testudo* no se encuentran actualmente en el país y el resto de los géneros se distribuyen a lo largo del territorio.

Entre las lagartijas se han identificado *Barisia* (1 sp.), *Sceloporus* (5 spp. y 2 indet.), *Aspidoscelis* (1 sp.), *Lepidophyma* (1 sp. y 1 indet.), *Phrynosoma* (2 spp., 2 indet.), *Ctenosaura* (1 sp.), *Deitatzmenia* (1 sp.), *Callisaurus* (1 sp.) y *Laemanctus* (1 sp.). El género *Deitatzmenia* se conoce únicamente como fósil; el resto de los géneros están presentes en el territorio nacional.

El grupo de las serpientes incluye los géneros *Boa* (1 sp.), *Conopsis* (1 indet.), *Drymarchon* (1 sp.), *Drymobius* (1 sp.), *Elaphe* (1 sp.), *Hypsiglena* (1 sp.), *Lampropeltis* (1 indet.), *Leptodeira* (1 indet.), *Masticophis* (1 sp.), *Salvadora* (1 indet.), *Senticolis* (1 indet.), *Spilotes* (1 sp.),

*Thamnophis* (3 spp. y 2 indet.), *Trimorphodon* (1 sp. y 1 indet.) y *Crotalus* (2 spp. y 3 indet.), todos presentes actualmente en el país (Flores-Villela y Canseco-Márquez 2004). A la fecha solo se ha descrito el género *Crocodylus* para el Pleistoceno de los estados de Hidalgo y Sonora.

**Anfibios.** El registro de anfibios es aún más escaso que el de los reptiles; se ha reportado la presencia de la salamandra del género *Ambystoma* (2 spp. y 3 indet.) y de los anuros *Bufo* (8 spp. y 4 indet.), *Hyla* (1 sp. y 1 indet.), *Pternohyla* (1 sp.), *Eleutherodactylus* (2 spp.), *Leptodactylus* (2 spp.), *Gastrophryne* (1 sp.), *Rana* (1 sp. y 4 indet.), *Rhinophrynus* (1 sp.) y *Scaphiopus* (1 sp. y 1 indet.).

Existen más registros pero solamente están mencionados a un nivel taxonómico superior. De los 42 géneros presentes durante el Pleistoceno, uno está extinto (*Deitatzmenia*), 8 han cambiado su distribución (*Ambystoma*, *Bufo*, *Gopherus*, *Kinosternon*, *Geochelone*, *Testudo*, *Rhinoclemmys* y *Crotalus*) y de 4 de ellos se han descrito



**Figura 9.4** Distribución actual y pleistocénica de *Bufo valliceps*.

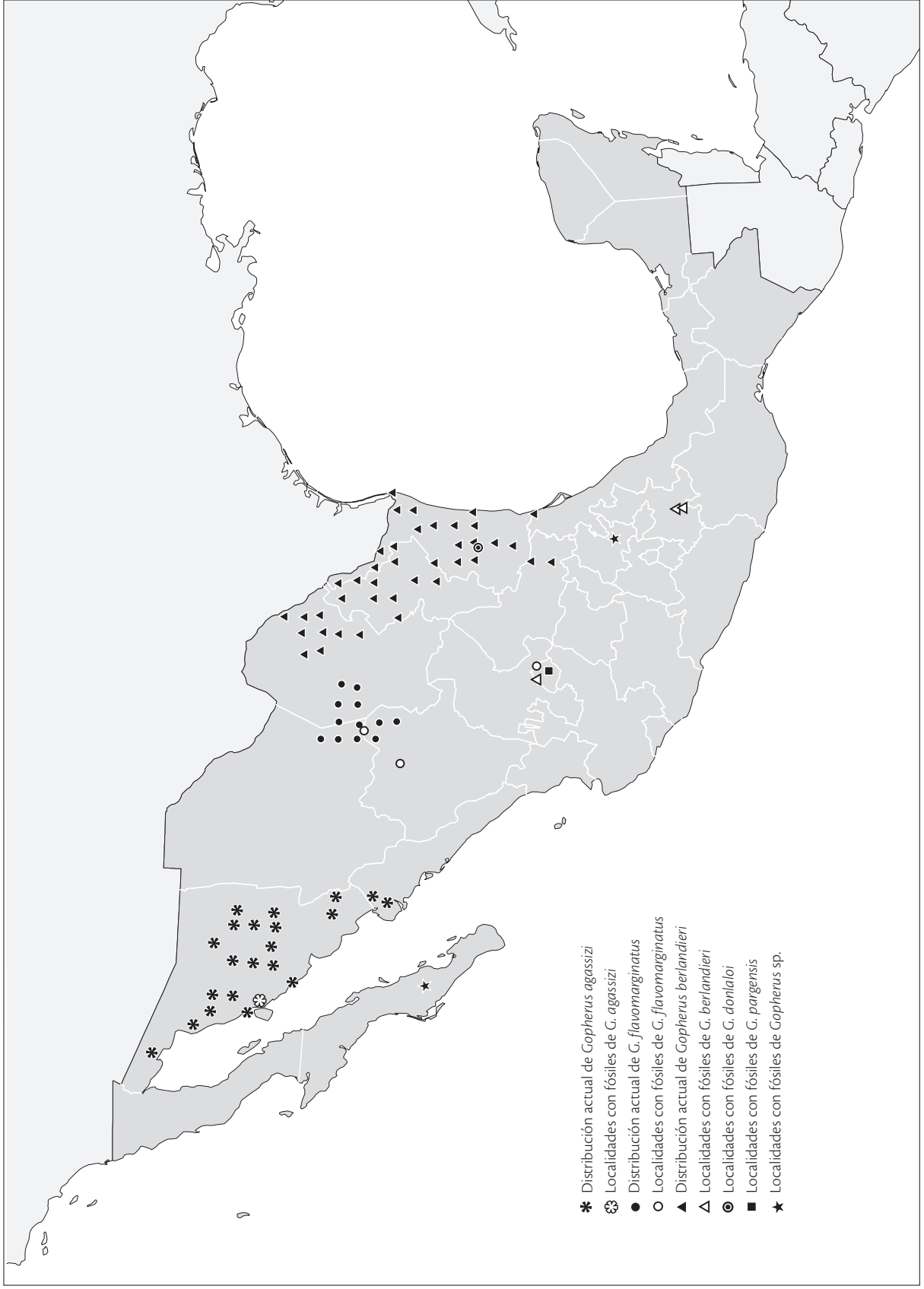
Nota: Frost *et al.* (2006), basados en análisis filogenéticos (elementos anatómicos y genéticos), proponen que los anfibios del género *Bufo* presentes en Norteamérica se agrupan en los géneros *Anaxyrus*, *Rhinella* y *Ollotis*. Debido a que no fue posible ubicar todos los registros publicados del género *Bufo* dentro de los géneros actuales, se decidió mantener la taxonomía tradicional para las especies indeterminadas. Por lo tanto, se reconocen 4 especies para el género *Bufo*, 3 para *Anaxyrus*, 4 para *Ollotis* y una especie para *Rhinella*. Asimismo, desde el año 2000 (Mulcahy y Mendelson 2000) la especie *Ollotis valliceps* (*Bufo valliceps*) fue dividida en *Ollotis valliceps* y *O. nebulifer*, con base en el análisis de ADN mitocondrial, considerando como punto de divergencia para la distribución de ambas especies el centro de Veracruz. El análisis osteológico de representantes de las dos especies impide reconocer diferencias entre ambas, por lo cual se mantuvo la distribución previa al año 2000.

8 especies fuera de su localización actual (*Bufo valliceps*, *Kinosternon scorpioides*, *Gopherus berlandieri* y *Crotalus scutulatus*) (Figs. 9.3-9.5).

*Cambios en patrones geográficos.* Con lo que se conoce actualmente, tanto del registro fósil pleistocénico como de las listas de la fauna actual, se observa que del Pleistoceno a la fecha hay cambios en la distribución geográfica en un bajo porcentaje. Por ejemplo, *Gopherus berlandieri* y *Ambystoma* durante el Pleistoceno alcanzaban una distribución más sureña. En el caso de *Bufo valliceps* su área de distribución llegaba más hacia el oeste y ahora se encuentra a lo largo de la costa del Golfo de México.

### 9.4.3. Diversidad de aves en el pasado

En México la paleontología tiene cerca de 200 años de actividad continua y, sin embargo, el estudio de los restos de aves es parte de una agenda que se ha desahogado lentamente, toda vez que su conocimiento es escaso y poco sistematizado (Corona-M. 2002). En los últimos años el interés por el tema ha crecido, seguramente como una respuesta a las noticias que dan cuenta de importantes descubrimientos en Asia, dando nuevos aires a la paleornitología. Una limitación para su ejercicio es la falta de colecciones osteológicas de comparación, lo que ocasiona problemas de identificación.



**Figura 9.5** Distribución actual y pleistocénica de las especies del género *Gopherus*.

A continuación se discuten de manera detallada los registros de las 50 localidades conocidas que se distribuyen en 19 estados del país. Cabe señalar que en varias de ellas no se tiene la identificación más allá del nivel de clase.

### Diversidad taxonómica

A la fecha se registran 156 taxones, cuya identificación va desde el nivel de familia hasta el de especie, distribuidos en 18 órdenes. Esta diversidad se expone de forma operativa en tres grandes periodos que cubren la cronología conocida:

*Registros preneogénicos.* Aquí se agrupan los registros que van del Mesozoico al Cenozoico temprano. Estos comprenden dos ejemplares que se pueden referir hasta el nivel de género, más cinco registros que se han identificado hasta el nivel de clase y que corresponden a registros indirectos, como fragmentos de cáscaras de huevo, impresiones de pluma y de huellas. En el cuadro 9.3 se

presentan las localidades con registros preneogénicos y neogénicos.

Destacan los dos registros que se han identificado con mayor detalle; uno de ellos es el del ave carinada (*Alexornis antecedens*†) de la localidad El Rosario, Baja California (Fig. 9.6). Este registro, a su vez, forma parte de un grupo de aves cretácicas extintas, muy atractivo en la investigación actual, del denominado orden Enantiornithiformes, que constituyen un grupo cuya anatomía las revela como aves de un vuelo poderoso, perchadoras y de hábitos arbóreos. Anatómicamente presentan dos características que destacan: la primera es que poseen una cintura escapular distinta a la de las aves actuales y la otra es que los metatarsales se encuentran fusionados de forma opuesta a como sucede en las aves actuales, característica que da origen al grupo. Los ejemplares de este orden se registran para el Cretácico temprano en Australia, España y China, mientras que los del Cretácico tardío se ubican en Mongolia, Argentina y América del Norte.

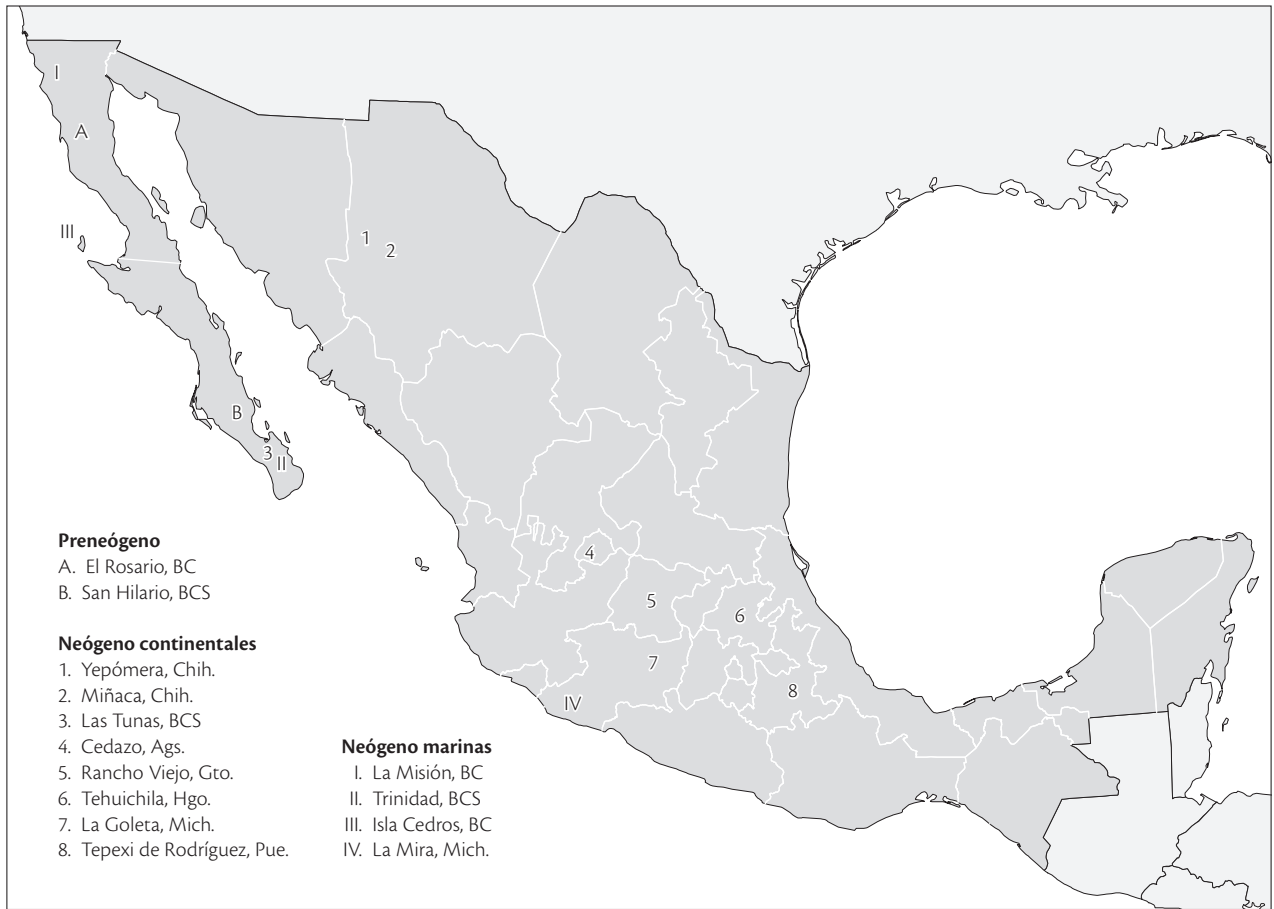
El Paleoceno no presenta ningún registro; sin embar-

**Cuadro 9.3** Localidades prepleistocénicas. Ubicación cronológica aproximada de las localidades mostradas en la figura 9.6, de acuerdo con la columna "Símbolo"

Era	Periodo	Localidades	Símbolo
Neógeno	Plioceno	La Goleta, Mich.	7
		Rancho Viejo, Gto.	5
		Cedazo, Ags.	4
		Yepómera, Chih.	1
		Miñaca, Chih.	2
	Mioceno	Las Tunas, BCS	3
		Tepexi de Rodríguez, Pue.	8
		Isla Cedros, BC	III
		Tehuichila, Hgo.	6
		Rancho Trinidad, BCS	II
Preneógeno	Oligoceno	La Misión, BCS	I
		Cuenca La Mira, Mich.	IV
	Eoceno	Los Ahuehuetes, Pue.	*
		Sinaloa	*
		Arroyo San Hilario, BCS	B
Paleoceno	Cretácico	El Pelillal, Coah.	*
		Río Escondido, Coah.	*
		Rosario, BC	A

\* = localidades con icnofósiles, no ilustradas en la figura.

Nota: El Paleoceno no tiene registros. Más detalles en texto.



**Figura 9.6** Mapa de localidades paleorníticas prepleistocénicas. Las localidades se agrupan de forma operativa en dos grandes temporalidades. El Neógeno se divide en localidades marinas y continentales. Véanse texto y cuadro 9.3.

go, llama la atención que este sea un hueso que también existe en otros grupos de vertebrados mejor representados, como el de los mamíferos.

Para el Eoceno se registra en San Hilario, Baja California Sur (Fig. 9.6), el único taxón de un ave orniturina propia de la radiación moderna de la que se tiene evidencia ósea. Esta se asigna de manera tentativa a un tipo de pelícano de un género y una familia extintas (Pelecaniformes: Pelagornithidae: *Odontopteryx*†).

En suma, para el Preneógeno se conocen dos órdenes, dos familias, dos géneros y una especie que corresponden a un ave marina y otra terrestre (cuadro 9.4).

*Registros neogénicos.* Para esta temporalidad se conocen 32 registros en 12 localidades (cuadro 9.3, Fig. 9.6), que comprenden 10 especies, 13 géneros, 8 familias y 7 órdenes, tanto de aves acuáticas como terrestres (cuadro 9.4). De las primeras se tienen 12 taxones, de los cuales seis ocupan

ambientes marinos, como son las pardelas (*Puffinus*), los alcatraces (*Morus*), los mérgulos (*Synthliboramphus*), las

**Cuadro 9.4** Diversidad histórica del registro paleornítico, agrupado de acuerdo con categorías no taxonómicas

Categoría	Pleistoceno	Neógeno	Preneógeno
Marina	6	6	1
Nadadora	31	3	0
Vadeadora	23	3	0
<b>Subtotal acuáticas</b>	<b>60</b>	<b>12</b>	<b>1</b>
Predadoras/carroñeras	35	1	0
Otras terrestres	25	0	1
Paseriformes	20	1	0
<b>Subtotal terrestres</b>	<b>80</b>	<b>2</b>	<b>1</b>
<b>Total</b>	<b>140</b>	<b>14</b>	<b>2</b>

alquitas (*Cerorhinca*) y dos morfotipos de alcas sin vuelo (*Premancalla†* y *Mancalla†*). Otros tres son patos, seguramente con hábitos nadadores, y tres más son de tipo va-deador; de ellos uno es un playerito (*Calidris*) similar al género actual y dos morfotipos de flamencos, uno extinto y otro similar a los ejemplares recientes (Becker 1987).

La identificación de estas aves, principalmente marinas, es producto de la investigación de localidades en Baja California, mismas que presentan gran similitud con las localidades contemporáneas de la región de San Diego, California. De las terrestres se tiene uno de los registros más antiguos de águila (*Buteo*), de un mímido y un colorin (?*Paserina* sp.), así como un grupo extinto conocido como Teratornithidae, al que se ha reasignado en el género *Ailornist†*.

*Registros del Pleistoceno.* Para el Pleistoceno se conocen 33 localidades distribuidas en 14 estados del país (Fig. 9.7, cuadro 9.5; Corona-M. com. pers.). Se tienen 231 registros (cuadro 9.5) que corresponden a 140 taxones que se distribuyen en 17 órdenes, 41 familias, 101 géneros y 115

**Cuadro 9.5** Diversidad paleornítica registrada por entidad en localidades pleistocénicas

Estado	Taxones registrados	Número de localidades
Aguascalientes	1	1
Baja California Sur	4	2
Chihuahua	19	1
Distrito Federal	3	3
Estado de México	43	6
Hidalgo	1	1
Jalisco	34	5
Nuevo León	63	1
Puebla	no determinado	1
San Luis Potosí	31	3
Sonora	8	3
Tamaulipas	no determinado	1
Veracruz	2	1
Yucatán	22	4
<b>Total</b>	<b>231</b>	<b>33</b>



**Figura 9.7** Mapa de localidades paleorníticas pleistocénicas. Los números en círculos indican áreas, es decir, varias localidades. La cantidad de ellas se indica entre paréntesis en el listado. Dos localidades (una de Puebla y otra de Jalisco) no se indican por falta de datos en las fuentes originales.

especies; de ellos, 42.8% son acuáticos y 57.2% son terrestres (Corona-M. 2002). Se destaca que en el nivel de orden, 50% de esa diversidad se concentra en Anseriformes, Falconiformes, Strigiformes y Passeriformes, mientras que por sus hábitos los grupos más diversos son, en orden decreciente, los depredadores y carroñeros, los nadadores (patos, gavias, zambullidores, cormoranes y pelícanos) y las vadeadoras, de las cuales la mayoría son tipo cigüeña y grullas (cuadro 9.4).

Las localidades con mayor diversidad se concentran en dos grandes áreas: por un lado el Altiplano de México, donde se encuentran la Cueva de San Josecito, El Cedral y la Cueva Jiménez, mientras que otras se localizan a lo largo de la Faja Volcánica Transmexicana, donde destacan el área de Chapala, con tres localidades, y los paleolagos de la Cuenca de México, con siete localidades. El sur-este de México y las áreas costeras son las regiones menos conocidas en el terreno paleornítico (Fig. 9.7).

#### Patrón de evolución (extinción y origen)

En la región de Baja California es donde históricamente se concentra la mayor cantidad de procesos de extinción registrados entre las aves, todos ellos seguramente relacionados con los diversos fenómenos geológicos que contribuyeron a la formación de la actual península y los cambios en la línea costera. Entre ellos se pueden señalar los preneogénicos, como los del ave enantiornite (*Alexornis antecedenst*), y el de un tipo de pelícano (*Odontopteryx*); de ambos ya se ha hecho referencia en el apartado anterior.

En el Neógeno se observan también varios ejemplos. De aves marinas son seis los taxones que desaparecen, entre ellos los integrantes de las familias relacionadas con los pelícanos Plotoperidae (*Phocavist*) y Pelagornithidae (*Osteodontornist*). El primero es un ave buceadora, convergente con alcas y pingüinos en su aparato pectoral, pero derivada de los súlidos. El segundo es un ave gigante, cuyo gran pico presenta numerosas proyecciones óseas similares a dientes. Sus huesos son extremadamente delgados, por lo que siempre se encuentran de manera fragmentaria y mal preservados.

Otros casos de aves marinas son el de la pardela (*Puffinus tedfordit*), las dos alcas sin vuelo (*Premancallat* y *Mancalla cedrosensis*) y la de una alcita (*Cerorhinca minor*). Otro caso es el de un morfotipo de flamenco, que era nadador y más grande que los actuales (*Megapaleodus opsignit*), siendo este su registro más austral y que, al parecer, está relacionado con el género *Palaeolodust*

reportado en localidades europeas, por lo que su presencia puede ser resultado de un intercambio con el Viejo Mundo, aunque por el momento no se puede abundar en la discusión de este asunto, pues en México solo se ha identificado en una localidad.

En localidades más continentales del Neógeno también se encuentran otros ejemplos. En Yepómera, Chihuahua, se registran tres patos extintos: *Wasonaka yepomeraet*, *Eremochen russellit* y *Anas bunkerit*. Todos ellos arribaron desde el norte de América, siendo estos sus registros más sureños. También se encuentran los registros más antiguos de los flamencos modernos (*Phoenicopterus*), en Chihuahua y en Puebla, lo que indica una distribución mucho más amplia que la actual. En La Goleta, Michoacán, se encontró un ave planeadora gigante (*Ailornist*) relacionada con los vultúridos, aunque sus relaciones filogenéticas detalladas son todavía inciertas. La causa de estos procesos puede estar estrechamente relacionada con los diversos y severos cambios climáticos que se registraron a lo largo del Neógeno.

Para el Pleistoceno, los procesos de extinción que se pueden documentar son de aves acuáticas como zambullidores (*Ptyolimbus baryosteust*, *Podiceps parvust*), patos (*Oxyura zapatimast*), cormoranes (*Phalacrocorax goletensis* y *P. chapalensis*) y dos cigüeñas (*Mycteria wetmoreit* y *Ciconia cf. malthast*). De aves terrestres se tienen un pavo (*Meleagris crassipest*) y un periquito serrano (*Rhynchopsitta phillipsit*), además de varias de tipo carroñero o predador (*Teratornis merriamit*, *Breagyps clarkit*, *Wetmoregyps daggettist*, *Neogyps erranst*, *Neophrontops americanust*, *Buteogallus fragilist*, *Spizaetus grinellit*, *Strix breast*). La diversidad de este registro contrasta con la del resto de América del Norte, donde la mayoría son depredadores y se asocian a las extinciones de megafauna provocadas por el hombre, cuyo efecto se-

**Cuadro 9.6** Diversidad paleornítica registrada y categorías de conservación

Categoría	Pleistoceno	Neógeno	Preneógeno
Total registros	140	14	2
Extintos	19	10	2
Extirpados <sup>a</sup>	2	1	
Locales <sup>b</sup>	14 <sup>c</sup>	3	1

<sup>a</sup> Poblaciones de un taxón que han desaparecido en una unidad de área.

<sup>b</sup> Se refiere a taxones que solo se han identificado o descrito en alguna localidad mexicana.

<sup>c</sup> Incluye géneros que actualmente se consideran endémicos (*Toxostoma*, *Turdus*).

cundario fue afectar a predadores y carroñeros (Corona-M. 2002). Por tanto, es posible que aquí deban de considerarse también otras causas locales, como los fenómenos geológicos que afectaron la Faja Volcánica Transmexicana, pero de manera particular la Cuenca de México.

El registro de este grupo no permite hablar todavía de taxones originarios con relaciones filogenéticas y cronológicas bien establecidas, en todo caso se puede hablar de aquellos grupos con registros locales, es decir, que solo se han registrado en localidades mexicanas o de aquellos otros que se consideran endémicos y tienen una representación fósil (cuadro 9.6).

### Migraciones

Si bien se sabía que la avifauna mexicana reciente es producto del intercambio del norte y el sur del continente, en combinación con fenómenos endémicos (Escalante *et al.* 1998), a partir del análisis del registro fósil se ha formulado una hipótesis de trabajo que permite observar señales intermitentes de ese intercambio (Corona-M., com. pers.).

Para el Preneógeno, y en el caso de las aves marinas neogénicas, no se pueden establecer tendencias migratorias dada la escasez de localidades y registros. En el caso de las aves continentales, a partir del Neógeno tardío se observa un incremento de la proporción de géneros sudamericanos —un poco mayor en el área templada que en la tropical, probablemente debido a los corredores de dispersión que se establecieron a partir de la unión de Centro y Sudamérica.

Por su parte, durante el Pleistoceno, el elemento que crece es el de América del Norte tropical, lo que aunado a los cambios climáticos y fenómenos geológicos locales dio la pauta para la diversificación de géneros y el surgimiento de endemismos. Es decir, lo que se constituye como el territorio nacional era una amplia zona de tránsito hacia ambos lados del continente, tanto previa como posterior al evento de intercambio.

Algunos ejemplos de este tránsito se pueden ubicar en cuatro grupos: 1] las aves que avanzan hacia la parte austral del continente, como algunos patos, los zambullidores, las garzas y las cigüeñas; entre las terrestres están las chachalacas, las codornices de bosque, el zopilote aura, varias águilas y tecolotes, las chotacabras y varios carpinteros. Algunos taxones de este grupo tienen capacidades limitadas de dispersión y una mayor dependencia del hábitat, por lo que seguramente su tránsito fue más dilatado y acorde con los continuos cambios latitudinales de

vegetación asociados a los periodos glaciares e interglaciares, aspectos que seguramente en el futuro podrán ser mejor interpretados; 2] aquellas aves con claras afinidades neárticas y que actualmente son visitantes invernales, como los gansos, pelícanos, cormoranes, grullas y algunas vadeadoras; 3] en otro grupo, que no encuentra condiciones para seguir el tránsito hacia el sur, están el guajolote, algunas codornices, el águila real, el correcaminos, la pachacua y las cotorras serranas. Con la excepción de estas últimas, el resto ocupa actualmente ambientes abiertos o de matorrales —es decir, de climas secos—, lo que probablemente constituyó una barrera efectiva para su paso. Además, estos géneros muestran procesos de especiación que seguramente se efectuaron en partes del territorio de México durante esta temporalidad y que están poco estudiados (Lovette 2005), y 4] aquellos grupos de origen sudamericano que migran al norte, entre ellos las codornices, las tórtolas y algunos pericos. Un probable caso fallido de migración es el registro de la urraca morada, que hoy se distribuye en un ámbito netamente sudamericano, y que tampoco tiene registros en Centroamérica. Se piensa que algunos de estos procesos de tránsito se continuaron durante el Holoceno, aunque debe de hacerse un estudio más detallado al respecto.

### Cambios en los patrones geográficos

En la Península de Baja California también se observan casos de modificaciones en la geografía de algunas aves. Mientras que en el Neógeno los alcatraces (*Morus*) eran parte del paisaje costero y pelágico del Pacífico, estos quedan extirpados y actualmente el grupo solo tiene poblaciones en el Atlántico. En cuanto a las poblaciones de bobos (*Sula*) en el Pacífico, se observa que entre el Pleistoceno y la actualidad hay un ligero pero detectable desplazamiento latitudinal en los sitios donde son residentes, y solo algunas poblaciones mantienen colonias reproductoras (Warheit 2002).

En el Pleistoceno continental se puede documentar que el flamenco (*Phoenicopterus ruber*) fue un habitante típico de los antiguos lagos en la Faja Volcánica Transmexicana, mientras que en el Reciente solo se encuentra como población residente en Ría Lagartos y Ría Celestún, en Yucatán, aunque ocasionalmente llega a encontrarse en la costa de Quintana Roo y el norte de Belice. Esta reducción, al igual que las numerosas extinciones observadas en la Cuenca de México, sugiere una influencia del medio más que la acción humana (Corona-M. 2003); sin

embargo, este es un tema debatible y la evidencia no es clara en el caso mexicano para este grupo biológico.

#### 9.4.4 Peces dulceacuícolas

##### Diversidad taxonómica

El término pez se usa en sentido artificial para agrupar a los vertebrados acuáticos que conservan las branquias durante toda su vida y poseen aletas como apéndices locomotores. Así, el término es aplicado a ocho clases de vertebrados: Myxini, Pteraspodomorphi†, Cephalaspidomorphi, Placodermi†, Acanthodii†, Chondrichthyes, Sarcopterygii y Actinopterygii, de los cuales en México se conocen como fósiles los tres últimos. A escala mundial los peces son los vertebrados más diversos (más de 24 500 especies, aproximadamente 55% de los vertebrados recientes).

Los peces dulceacuícolas son aquellos que normalmente viven en aguas con una salinidad no mayor de 5‰ y en México representan aproximadamente 20% de los peces nativos actuales, con más de 450 especies, cifra que no incluye los peces marinos que pueden habitar temporalmente los cuerpos y corrientes de agua costeros.

Respecto a su registro fósil en México, se conocen especies del Cretácico de afinidad dulceacuícola, como un pez pulmonado y un catán, el primero de rocas no especificadas y el segundo de los esquistos de la Formación Packard (Grupo Cabullona) que probablemente correspondan a ambientes continentales o cercanos a ellos; también se ha registrado un macrosémido —pez de afinidad marina— en rocas que quizá corresponden a un ambiente lagunar con aportes importantes de agua dulce (Alvarado-Ortega *et al.* 2006). Las formas dulceacuícolas más antiguas conocidas con certeza son del Mioceno y corresponden a faunas modernas, época a partir de la cual el registro del grupo es continuo (Fig. 9.8), con fósiles de nueve familias: Salmonidae (salmones y truchas), Cyprinidae (popochas, juiles y otros), Catostomidae (matlotes), Ictaluridae (bagres), Goodeidae (mexcalpicles, cheguas, trompitos y otros), Poeciliidae (guatopotes), Cyprinodontidae, Atherinopsidae (charales y peces blancos) y Centrarchidae (lobinas o róbalo) (Barrios-Rivera 1985). Las especies registradas suman 29, pero este número podría incrementarse a 34 de confirmarse la validez de cinco formas no descritas, lo que elevaría, a su vez, a 26% las especies fósiles extintas. Las familias que presentan mayor diversidad fósil son los ciprínidos, los goodeidos y los atherinopsidos.

##### Patrón de evolución (extinción y origen)

El registro fósil de este grupo en México es fragmentario e incompleto y así es difícil proponer centros de origen o establecer patrones evolutivos locales basados en él. No obstante, sabemos que la ictiofauna mexicana moderna tiene varios componentes (Minckley *et al.* 2005). El más arcaico de ellos deriva de la fauna cretácica y es de origen norteamericano (Lepisosteidae y Acipenseridae) y los demás, más modernos, se integran al recién emergido territorio mexicano a lo largo del Cenozoico: un grupo procede del norte de América (*e.g.* Cyprinidae, Percidae, Centrarchidae) y va penetrando a medida que los cambios fisiográficos ocurren en la parte media y alta de las cuencas hidrológicas (Álvarez del Villar 1978), principalmente; otro grupo procede del sur de América (*e.g.* Cichlidae, Pimelodidae, Characidae) y su avance ocurre generalmente por la parte baja de los ríos; y un tercer grupo es vicario y por lo general endémico, y evoluciona en la parte central del país a la par que los movimientos tectónicos y las regresiones los van aislando del medio marino (*e.g.* Goodeidae, Atherinopsidae), o permanece asociado a las aguas continentales de las planicies costeras (*e.g.* Batrachoididae, Bythitidae). Basados en los patrones de distribución de las especies recientes, se reconocen ocho provincias ictiofaunísticas que corresponden en esencia a las principales cuencas hidrológicas, en donde se observan endemismos regionales (Baja California, Vertiente Noroeste del Pacífico, Río Balsas, Chiapas-Nicaragua, Mesa del Norte, Complejo Tamesí-Pánuco, Mesa Central y Usumacinta).

En cuanto al fenómeno de extinción, solo se conocen cuatro especies extintas descritas y pertenecen a la fauna recolectada en Chapala y Ameca, en el estado de Jalisco; un patrón semejante se observa en las cinco formas no descritas y que posiblemente también correspondan a especies extintas, pues casi todas han sido recolectadas en Chapala y solo una en la Cuenca de México. La extinción de un salmónido y un centrárquido en la región de Chapala sugiere cambios importantes de temperatura en esa área.

##### Migraciones

El registro de la ictiofauna fósil está documentado a la fecha en 30 localidades distribuidas en 11 entidades federativas (Fig. 9.8); la mayoría de las localidades están concentradas en la región central del país —en particular en el área de Chapala—, en los antiguos lagos de la Cuenca de México y en la Cuenca del Pánuco. Dado que la mayo-



Figura 9.8 Localidades con peces fósiles dulceacuícolas.

ría de los registros corresponden a temporalidades pleistocénicas y que equivalen a tiempos relativamente recientes, casi todas las especies implicadas aún se localizan o localizaban en el área en tiempos históricos; más aún, los registros miocénicos y pliocénicos de los goodeidos y los pliocénicos de los catostómidos e ictalúridos confirman esta observación en el nivel de familia. Una vez más, la evidencia fósil es relativamente pobre para sustentar por sí sola una hipótesis sobre migración, por lo que en general se acude a la información de las especies recientes. Así, se observan varias rutas de penetración, por ejemplo una parte de la fauna neártica penetró por el lado occidental del país (e.g. las familias Salmonidae, Petromyzontidae y posiblemente la Goodeidae) y la otra por el lado oriental (e.g. las familias Lepisosteidae, Percidae y Centrarchidae), mientras que las formas tropicales han migrado del sur por ambas vertientes, e incluso hay casos en los que es posible encontrar los mismos géneros en ambos lados (e.g. *Astyanax*, *Rhamdia*, *Poecilia*).

### Cambios en los patrones geográficos

La distribución de los fósiles coincide, en esencia, con la que tienen ahora las familias involucradas, a excepción de los salmónidos y de los centrárcidos. Actualmente, el límite sur de distribución de los centrárcidos está en la Cuenca del Río Bravo y el de los salmónidos está en la del Río Presidio. Así, la distribución de esas familias en el Pleistoceno llegaba más al sur y al interior (Lago de Chapala). Otra prueba de la existencia en el pasado de ambientes propicios para el establecimiento de peces propios del norte del país y del continente son las lampreas (petromizóntidos) de Michoacán y Jalisco, que aunque no se conocen como fósiles tienen una distribución anómala al ser las únicas que se encuentran a 19° y 20° de latitud, constituyéndose en un ejemplo de especies relictas.

### 9.4.5 Moluscos continentales pleistocénicos de México

Los moluscos continentales actuales de México están integrados por 41 familias terrestres y 16 familias dulceacuícolas. Aunque grandes regiones en el país permanecen sin explorar, consideramos que nuestro conocimiento es de aproximadamente 10% de esta fauna. El estudio de los moluscos continentales fósiles comenzó en México poco antes de la segunda mitad del siglo xx y su conocimiento en la actualidad es incipiente y heterogéneo; se han registrado en estratos del Cretácico superior y del Cenozoico (Barrientos y Monge-Nájera 2003). Esta sección se ocupa de las especies del Cuaternario.

Se hizo una compilación de información bibliográfica y de manuscritos inéditos, que considera las especies (en

orden filogenético), las localidades pleistocénicas en México, la distribución en el pasado geológico y actual, así como el hábitat de las especies y su posible origen. Estos datos se presentan de manera resumida en el cuadro 9.7 y provienen de nueve localidades: dos en Yucatán y siete de los estados de Coahuila, San Luis Potosí, México, Puebla, Chiapas, Michoacán y Distrito Federal que se encuentran descritos en el cuadro 9.8.

Dos localidades pueden ser pleistocénicas o pospleistocénicas (3 y 5) (Morrison 1945), y dos del Holoceno temprano (4 y 9); las especies ahí encontradas posiblemente habitaron tales sitios desde el Pleistoceno final. La localidad 4 posee una comunidad lacustre (paleolago) en la que debió haber algún manantial, somero en general pero con zonas más profundas; las localidades 4 y 5 comparten las mismas características de la 3 (son estratos

**Cuadro 9.7** Lista de especies de moluscos continentales pleistocénicos mexicanos, distribución, hábitat y posible origen

Familia	Especie	Localidades*	Distribución actual-hábitat	Distribución antes del Reciente	Origen
<b>PHYLUM MOLLUSCA, CLASE GASTROPODA</b>					
SUBCLASE PROSOBRACHIA					
Helicinidae	<i>Helicina ghiesbreghtii</i> Pfeiffer, 1856	9	Chiapas, Guanajuato, Guatemala; arbustos y matorrales en bosque tropical caducifolio	Pleistoceno	Neotropical mesoamericano
Valvatidae	<i>Valvata humeralis</i> Say, 1829	3, 4, 5	Lago de Pátzcuaro; zona profunda de los lagos	Plioceno-Pleistoceno. Wyoming, Idaho, EUA	Desconocido
Cyclophoridae	<i>Neocyclotus dysoni berendti</i> (Pfeiffer, 1861)	7, 8	México y Centroamérica; estrato vegetal del bosque tropical caducifolio	Pleistoceno	Sudamericano
Annulariidae	<i>Choanopoma largillierti</i> (Pfeiffer, 1846)	7, 8	Yucatán, Campeche, Quintana Roo y Belice; estrato herbáceo de bosque tropical, calcícola	Pleistoceno	Las Antillas
Hydrobiidae	<i>Durangonella mariae</i> Morrison, 1945	4, 5	Desconocida; paleolago	Pleistoceno u Holoceno temprano	Desconocido
	<i>Durangonella dugesiana</i> Morrison, 1945	3	Desconocida; paleolago	Pleistoceno u Holoceno temprano	Desconocido
Pleuroceridae	<i>Pachychilus indiorum</i> (Morelet, 1849)	9	Chiapas; ríos de baja energía con sustrato suave	Pleistoceno	Neotropical
	<i>Pachychilus largillierti</i> (Philippi, 1843)	9	Chiapas; ríos de baja energía con sustrato suave	Pleistoceno	Rama ancestral de Cerithiidae, eotropical
SUBCLASE PULMONATA					
Carychiidae	<i>Carychium exiguum</i> (Say, 1822)	2	E de EUA y Canadá, zonas de gran altitud en Nuevo México, San Luis Potosí, Veracruz y Nuevo León, en sitios templados muy húmedos, casi siempre cerca del agua	Plioceno tardío (Kansas) al Reciente. Terranova, Canadá a Colorado y Grandes Llanuras, EUA	Eurasiático

Cuadro 9.7 [continúa]

Familia	Especie	Localidades*	Distribución actual-hábitat	Distribución antes del Reciente	Origen
Lymnaeidae	<i>Lymnaea attenuata</i> (Say, 1829)	2	Cuenca de México, Lago de Catemaco, Veracruz. Lagos someros con vegetación		Desconocido
	<i>Stagnicola</i> ( <i>Bakerilymnaea</i> ) <i>cockerelli</i> (Pilsbry y Ferriss, 1906)	6	W de EUA. Cuerpos de agua estacionales, soportan la sequía	Pleistoceno al Reciente. Grandes Llanuras, EUA	Desconocido
	<i>Fossaria dalli</i> (Baker, 1907)	2, 6	N de EUA. Semiacuática, lugares húmedos y pantanosos	Plioceno temprano al Reciente. Grandes Llanuras, EUA	Desconocido
	<i>Fossaria modicella</i> (Say, 1825)	6	Canadá, E y S de EUA, Sonora y Chihuahua. Playas lodosas de lagos someros	Grandes Llanuras, EUA	Desconocido
Physidae	<i>Physa</i> cf. <i>P. mexicana</i> Philippi, 1841	2	Del Valle Central de California, EUA, México y hasta Costa Rica. Aguas perennes		Probablemente México
	<i>Physa acuta</i> (Draparnaud, 1805) = <i>Physa osculans</i> Haldeman, 1841	5	Texas, EUA, Cuenca de México, Veracruz, Lago de Pátzcuaro, Michoacán. Cuerpos de agua tranquila		NE de EUA
Planorbidae	<i>Gyraulus circumstriatus</i> (Tryon, 1866)	2	Franja entre el S de Canadá y N de EUA, Montañas Rocosas, Coahuila. Cuerpos de agua estacionales	Pleistoceno medio al Reciente. Sur de las Grandes Llanuras	Eurasiático
	<i>Gyraulus parvus</i> (Say, 1817)	5, 6	Alaska, S. de Canadá, EUA, Sonora	Plioceno medio (Kansas) al Reciente. Sur de las Grandes Llanuras, EUA	Eurasiático
	<i>Planorbella tenue</i> (Dunker, 1844) = <i>P. tenue chapalense</i> (Pilsbry, 1920)	5, 6	SW de Oregon, EUA, al S del Altiplano mexicano; Baja California, Sonora, Sinaloa, Veracruz. Cuerpos de agua estacionales lénticos	Plioceno (California) al Reciente	Americano
Ancylidae	<i>Ferrissia</i> Walker, 1903 <i>Ferrissia</i> sp.	5	Norte y Centroamérica, África, Asia, Europa, Baja California y Yucatán. Aguas permanentes con vegetación emergente	Pleistoceno	Desconocido
Pupillidae	<i>Pupilla blandi</i> Morse, 1865	1, 2, 6	Montañas Rocosas, EUA. Bosques y praderas en sitios elevados	Plioceno tardío (Texas) al Reciente. Grandes Llanuras, EUA	Eurasiático
	<i>Pupilla muscorum</i> (Linneo, 1758)	2	Circumpolar, Alaska, Canadá, E, W, S de EUA, Eurasia, N de África. Lugares fríos, altos y boscosos protegidos, con poca humedad	Mioceno tardío (Wyoming) al Reciente. Grandes Llanuras, EUA; Cedral, México	Eurasiático
	<i>Pupilla syngenes dextroversa</i> (Pilsbry y Vanatta, 1900)	2	Montañas Rocosas, EUA. En laderas bien drenadas, entre rocas y pasto	Pleistoceno tardío. Arizona, EUA	Eurasiático

Cuadro 9.7 [continúa]

Familia	Especie	Localidades*	Distribución actual-hábitat	Distribución antes del Reciente	Origen
Valloniidae	<i>Vallonia gracilicosta</i> Reinhardt, 1883	1, 2	Montañas Rocosas, partes altas del SW de EUA. Estrato vegetal húmedo en zonas arboladas	Plioceno tardío (Kansas) al Reciente. Grandes Llanuras, EUA	Desconocido
	<i>Vertigo dalliana</i> Sterki, 1890	2	California, EUA. Hábitat desconocido		Desconocido
	<i>Vertigo ovata</i> Say, 1822	2, 6	Alaska, E de Canadá y E. y S de EUA, Florida, Antillas; San Luis Potosí, BCS. Ambientes húmedos y sombreados cerca de agua y pantanos	Plioceno temprano (Oklahoma) al Reciente. Grandes Llanuras, EUA; Cedral, San Luis Potosí	Autóctono Neártico
	<i>Gastrocopta cristata</i> (Pilsbry y Vanatta, 1900)	2	Nebraska, Kansas, Oklahoma, S de Arizona, W de Texas, EUA. Sitios semiáridos en praderas altas y laderas arboladas	Plioceno tardío (Arizona) al Reciente. Grandes Llanuras, EUA	Nativa del SW de EUA
Vertiginidae	<i>Gastrocopta pellucida hordeacella</i> (Pilsbry, 1890)	2	Costa Atlántica de Nueva Jersey a Florida, SE de California a Texas; Baja California Sur, Sonora, Tamaulipas, San Luis Potosí, Veracruz, Yucatán. Áreas abiertas con árboles y arbustos esparcidos	Plioceno tardío (Texas y Kansas) al Reciente. Grandes Llanuras, EUA	Probablemente México
	<i>Gastrocopta prototypus</i> (Pilsbry, 1899)	2	Michoacán, Jalisco, Guatemala, S de Arizona y SW de Nuevo México. Hojarasca sobre el suelo	Pleistoceno tardío al Reciente. Arizona, EUA	Ancestro neotropical
	<i>Gastrocopta tapanniana</i> (Adams, 1842)	2	Montañas Rocosas, montañas altas de Arizona, NE de EUA y Canadá. Laderas sombreadas cerca de arroyos	Plioceno tardío (Kansas) al Reciente. Grandes Llanuras	Desconocido
Cochlicopidae	<i>Cochlicopa lubrica</i> = <i>Cionella lubrica</i> (Müller, 1774)	1, 6	Holártica, circumpolar, Eurasia, Norteamérica, China, Japón, NW de África; Nuevo León y Chihuahua. Entre la hojarasca húmeda, bajo rocas en lugares muy sombreados	Pleistoceno. Viejo y Nuevo Mundo, en América en las Grandes Llanuras, EUA	Desconocido
Orthalicidae	<i>Rabdotus dealbatus</i> (Say, 1821)	1	N de México (E de la Sierra Madre Oriental y S de EUA). Arborícola y calcícola, sobre el suelo en época de lluvias; en zonas áridas y semiáridas	Pleistoceno. Texas	Endémico de Norteamérica
	<i>Drymaeus serperastrum</i> (Say, 1829)	7, 8	Texas, EUA, Tamaulipas a Yucatán y Chiapas, México. Arborícola, en bosque tropical		Sudamérica
	<i>Orthalicus princeps</i> (Broderip, 1833)	7, 8, 9	Zonas cálido-húmedas del Pacífico y Atlántico de México y Centroamérica. Arborícola en bosque tropical		Sudamérica

Cuadro 9.7 [continúa]

Familia	Especie	Localidades*	Distribución actual-hábitat	Distribución antes del Reciente	Origen
Urocoptidae	<i>Eucalodium marianum</i> (Bartsch, 1943)	9	Chiapas, México. En sustrato rocoso y hojarasca de bosque tropical perennifolio y caducifolio		Sudamérica
	<i>Euglandina</i> cf. <i>carmenensis</i> (Morelet, 1849)	7	Yucatán, Isla del Carmen, Campeche, México, Guatemala y Honduras. Bosque tropical, carnívora		Desconocido
Spiraxidae	<i>Euglandina cylindracea</i> (Phillips, 1846)	7, 8	Yucatán, Isla del Carmen, Campeche, Quintana Roo, Chiapas, México, Guatemala y Costa Rica. Bosque tropical, carnívora		Desconocido
	<i>Euglandina immemorata</i> Pilsbry, 1907	2	Nuevo León, México. Bosque de pino-encino, hojarasca y clima templado subhúmedo		Desconocido
	<i>Helicodiscus eigenmanni</i> Pilsbry, 1900	1	SW de EUA, Colorado, Dakota del Sur, Sonora, Chihuahua y Puebla. En cuevas	Pleistoceno. Texas	Autóctona neártica
Helicodiscidae	<i>Helicodiscus singleyanus</i> (Pilsbry, 1890)	2	NE, S y centro de EUA, porción media de Florida, Tamaulipas, Sonora y Oaxaca. En laderas expuestas o bajo la hojarasca en sitios protegidos	Plioceno tardío al Reciente. Grandes Llanuras	Sección templada cálida neártica
Discidae	<i>Discus whitneyi</i> (Newcomb, 1864)	1	Alaska, Islas Aleutianas, Canadá, EUA y N de Chihuahua. Campos abiertos y límite de bosques	Plioceno medio al Reciente. Sur de las Grandes Llanuras	Eurasia
Oreohelicidae	<i>Radiocentrum orientalis</i> Metcalf, 1980	1	El género se distribuye en Arizona, Nuevo México, Baja California Sur, NW, NE y SE de Chihuahua. Acantilados con poca vegetación (encinos enanos, cactáceas) en las salientes o en pilas de rocas rociadas por cascadas, cerca de la caída de agua		Desconocido
Gastrodontiidae	<i>Zonitoides arboreus</i> (Say, 1816)	1	Neártica. Canadá a Costa Rica, Antillas. Zonas arboladas o abrigadas con humedad moderada, bajo la corteza de troncos o piedras	Pleistoceno. EUA	América del Norte
Succineidae	Especie 1	1	Prácticamente todo el mundo. En sitios húmedos	Plioceno a Reciente. Grandes Llanuras, EUA	Desconocido
	Especie 2	2	Prácticamente todo el mundo. En sitios húmedos	Plioceno a Reciente. Grandes Llanuras, EUA	Desconocido

Cuadro 9.7 [concluye]

Familia	Especie	Localidades*	Distribución actual-hábitat	Distribución antes del Reciente	Origen
Euconulidae	<i>Euconulus fulvus</i> (Müller, 1774)	2	Circumpolar, Eurasia, N de África, Carolina del Norte, Texas, Nuevo México, Arizona y los estados del Pacífico, EUA; Sonora y Chihuahua. Entre hojas húmedas, bajo troncos podridos, en sitios bien sombreados, envés de las hojas de árboles y arbustos	Plioceno medio (Kansas y Oklahoma) al Reciente. Ambos lados del Atlántico; en América en las Grandes Llanuras	Desconocido
Vitrinidae	<i>Hawaiiia minuscula</i> (Binney, 1841)	2	Circumpolar, SE Canadá, Maine a Florida, Grandes Llanuras y SW de EUA; Baja California, Sonora, Tamaulipas, San Luis Potosí, Veracruz, Puebla, Nayarit y Yucatán. Hojarasca de sitios templados y subtropicales	Plioceno y Pleistoceno. En la mayor parte de EUA, excepto en los estados del Pacífico y del Atlántico	Americano
Zonitidae	<i>Glyphyalinia indentata paucilirata</i> (Morelet, 1851)	1	En ambos lados del Trópico de Cáncer, del SW de EUA hasta México y Guatemala. Bosques templados a altas elevaciones	Pleistoceno. De Illinois e Indiana hasta Texas y Luisiana, EUA.	SE de los Montes Apalaches
Limacidae	<i>Deroceras laeve</i> (Müller, 1774)	2	Del Ártico a la porción media de Florida, México y Centroamérica. En sitios húmedos bajo la hojarasca y sobre rocas o paredes de acantilados húmedos	Plioceno a Pleistoceno. Quebec, Canadá; Ohio a Luisiana y Arizona, EUA	Eurasiático
<b>PHYLUM MOLLUSCA, CLASE BIVALVIA</b>					
SUBCLASE HETERODONTA					
	<i>Musculium subtransversum</i> (Prime, 1860)	5	Distrito Federal, Michoacán. Ríos, estanques o lagos, enterrados en lodo suave		Desconocido
Pisidiidae	<i>Pisidium casertanum</i> (Poli, 1791)	2	América, Eurasia, Australia, Nueva Zelanda, S de África; Veracruz. Lagos, ríos o riachuelos lénticos	Plioceno temprano (Oklahoma) al Reciente. Viejo y Nuevo Mundos; Grandes Llanuras, EUA	Desconocido
	<i>Pisidium</i> Pfeiffer, 1821 <i>Pisidium</i> sp.	5	Género de la familia más ampliamente distribuido en todo el mundo. Lagos grandes o pequeños, ríos o arroyos, sobre la vegetación acuática o enterrados en el lodo	Eurasia, Norteamérica, Sudamérica, Japón	Desconocido

\* Véase cuadro 9.8.

**Cuadro 9.8** Localidades con moluscos continentales pleistocénicos de México

1 Posiblemente Pleistoceno	Serranía del Burro, Mpio. de Villa Acuña, Coahuila. 29° 00' 30" Lat. N, 102° 05' 55" Long. W
2 Pleistoceno tardío	Rancho La Amapola, 1.7 km al SE de Cedral, San Luis Potosí. 23° 48' 36.6" Lat. N, 100° 42' 58.2" Long. W, 1 603 msnm
3 Pleistoceno tardío u Holoceno temprano	Cerca de Andocutira, Michoacán
4 Holoceno temprano	Lago de Chalco, Estado de México
5 Pleistoceno tardío u Holoceno temprano	Lecho (o estrato) seco del Lago de Tláhuac, 20 km al E de Xochimilco, Distrito Federal
6 Pleistoceno tardío	113 km SE de la ciudad de México, Formación Grava Valsequillo, Valle de Puebla
7 Pleistoceno tardío	Grutas de Loltún, 7 km al S de Oxkutzcab, Yucatán. Cavidad Huechil. Unidad El Túnel
8 Pleistoceno tardío	Grutas de Loltún, 7 km al S de Oxkutzcab, Yucatán. Cavidad Huechil. Unidad El Toro
9 Holoceno temprano fechado en cerca de 9 300 años antes del presente	Cueva de Santa Marta, 7.5 km al NW de Ocozocuaula, Chiapas, 16° 48' 55" Lat. N, 93° 25' 25" Long. W. Capas XVI-XX

antiguos del Gran Lago de la Cuenca de México, hoy desecado casi totalmente).

La comunidad de la localidad 1 está integrada básicamente por especies de ambiente templado y humedad moderada, así como por la especie *Rabdotus dealbatus*, de ambiente semiárido. Tal comunidad es muy diferente de las actuales, que tienen una marcada afinidad con las de la Sierra Madre Oriental (Metcalf 1980); las localidades 7 y 8 estaban inmersas y prevalecen hasta nuestros días en un ambiente tropical (Polaco 1982). La comunidad de la localidad 6 (Taylor 1967) es la más diversa tanto en formas terrestres (14, solo seis identificadas) como dulceacuícolas (18), y junto con la comunidad de la localidad 2 —ahora con clima semidesértico— indican un ambiente más húmedo y frío en aquella época. Ambas comunidades contienen especies que ahora no conviven juntas y que habitan en ambientes distintos (comunidades como estas no se conocen en la actualidad); la localidad 9 es típicamente neotropical y las especies aún viven en la región (Valentín-Maldonado 1996).

De acuerdo con el cuadro 9.7 se resume la siguiente información: las especies registradas pertenecen a ocho familias dulceacuícolas (3 Prosobranchia, 4 Pulmonata y 1 Bivalvia) y 21 terrestres (3 Prosobranchia y 17 Pulmonata), que representan 43.7% y 51.2%, respectivamente, del total de familias conocidas en México en la actualidad; en total se registran 51 especies, las dos de la familia Succineidae permanecen indeterminadas. La distribución pretérita de las especies registradas, con excepción de las localidades 7 a 9, abarcaba una zona más amplia que comprendía desde las Grandes Llanuras en Estados Unidos hasta el Altiplano mexicano, es decir, la distribución actual en general ha cambiado. Algunas especies

habitan en sitios con mayor altitud y hacia el norte, otras se desplazaron hacia el NE o el W, sin distribuirse tan al sur o tan al norte; otras han conservado su antigua distribución y algunas más ahora son circumpolares o cosmopolitas, debido en parte a las actividades humanas. Del total de especies, ocho no se han registrado en México hasta ahora. En cuanto a su procedencia, 15 son originarias de América del Norte, seis de Sudamérica, ocho de Eurasia —que migraron por el Estrecho de Bering—, una de las Antillas y 22 son de origen aún desconocido (Bequaert y Miller 1973; Hibbard y Taylor 1960). Es necesario explorar vastas regiones de México que no han sido visitadas por especialistas, tanto en el caso de moluscos actuales como fósiles, para tener un panorama claro y confiable respecto al origen, distribución y migración de las especies.

#### 9.4.6 Plantas

La biodiversidad actual en México comienza su integración en el Cretácico, conforme los mares se retiraron, se formaron las cadenas montañosas y las planicies se fueron situando tanto al nivel del mar como en el interior continental. Al desarrollarse estos escenarios se incrementó el número de organismos y sus opciones de establecimiento aumentaron. Como los fenómenos geológicos que crearon los nuevos escenarios se desarrollaron en general de norte a sur, es de suponer que, cuando menos durante el Cretácico y el Paleógeno, las relaciones bióticas de México fueron más fuertes con el resto de América del Norte y solo hacia finales del Neógeno —cuando la distancia entre las Américas se acorta y se forma el Istmo de Panamá— se puede detectar una mayor influencia de la biota de Sudamérica en México

(Cevallos-Ferriz y González-Torres 2006). Las evidencias aún son escasas pero ciertamente muestran que estas tendencias son reales e invitan a profundizar los estudios alrededor de ellas para comprender realmente la historia del origen de la biodiversidad en México a lo largo del tiempo geológico.

Las plantas en el Cretácico muestran diversidad importante en ambientes que se interpretan como semejantes al del trópico húmedo actual, aunque la composición florística es distinta. Por ejemplo, en Coahuila hace 70 Ma crecieron plantas acuáticas o subacuáticas como *Decodon* (Lythraceae), *Ceratophyllum* (Ceratophyllaceae), *Eocaltha* (Ranunculaceae), y de Sonora se conoce *Tarahumara* (Haloragaceae); en ambas regiones, varios tipos de palmeras (Arecaceae). Sobre el continente, en las dos se ha documentado *Parahyllanthoxylon*, una madera que representa el tronco de plantas de distintas familias (e.g. Anacardiaceae, Burseraceae, Lauraceae, Flacourtiaceae, etc.), difíciles de distinguir solo con base en la anatomía del xilema. Otros grupos de plantas reconocidos con base en estudios de maderas recolectadas en rocas de hace 70 a 65 Ma en Coahuila incluyen representantes de Fagaceae y Malvaceae, además de otras de difícil identificación aun a niveles taxonómicos altos. Las hojas, por otro lado, vuelven a sugerir la presencia de plantas relacionadas con Lauraceae y Anacardiaceae, pero documentan otros grupos entre los que resaltan Menispermaceae, Cornaceae y Davidaceae. Otra información interesante sobre la biodiversidad en aquel tiempo la proporcionan las estructuras reproductivas entre las que resaltan flores que se asocian con Rhamnaceae o frutos que demuestran la presencia de Musaceae (*Striatornata*), cf. Strelitziaceae (*Tricostatocarpon*), Arales, Phytolaccaceae, Cornaceae y Davidaceae.

Del Paleoceno-Eoceno hay poca información basada en microfósiles, aunque los microfósiles sugieren que la flora del este de América del Norte se extiende a México a lo largo de la llanura costera. Los pocos frutos que se conocen de la Formación Carroza apoyan esta interpretación ya que las Leguminosae son un componente importante en toda esta área. Estos fósiles (e.g. *Inga*, *Senna*) respaldan la larga historia del grupo en América del Norte y cuestionan su arribo a México en tiempos relativamente recientes a través del Istmo de Panamá (Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz 2005).

Durante el Oligoceno o el Oligoceno-Mioceno, el grupo de las Leguminosae se extiende del NE de México hasta la costa oeste, como lo muestran las maderas de Baja California Sur (e.g. *Andiroxylon*, *Copaiferoxylon*,

*Mimosoxylon*) y hacia el sur hasta Puebla, como lo atestiguan la presencia de otros taxa representados por frutos y hojas (e.g. *Inga*, *Pithecellobium*, *Mimosa*, *Sophora*, *Robinia*). El aumento en diversidad de estas plantas, conforme se exponen nuevas áreas, continúa reforzando la idea de la influencia de las plantas de comunidades de latitudes mayores sobre las de México. Otros grupos de plantas recolectadas junto con estas refuerzan las ideas del aumento de la biodiversidad de México. Las Anacardiaceae de Baja California (*Tapirira*) y Puebla (e.g. *Rhus*, *Pistacia*, *Comocladia*, *Pseudosmodium*), las Berberidaceae (*Mahonia* y *Berberis*) y Salicaceae (*Salix* y *Populus*) no solo fortalecen la idea de nexos con latitudes altas de América del Norte, sino que sugieren que posiblemente a partir de México algunos linajes llegaron a América del Sur, como lo aluden los registros de Leguminosae, Anacardiaceae y Berberidaceae de manera especial.

El registro fósil del Mioceno hace evidentes otros aspectos y robustece los ya mencionados, pero de manera significativa señala que las plantas fósiles, en vez de recordar morfológica y anatómicamente las plantas de América del Norte, se comparan de manera mucho más cercana con las plantas que crecen hoy en México. Esto es, los linajes reconocidos y que aparentemente tienen nexos con las plantas de latitudes mayores en América del Norte durante este tiempo “sufren una modernización”, haciéndolos más parecidos a sus parientes establecidos actualmente en México. Es también importante señalar que a partir del Oligoceno, pero especialmente del Mioceno en adelante, los encinos y coníferas se vuelven un elemento común del registro palinológico y los microfósiles del grupo aparecen en varias localidades, sugiriendo que es a partir de este momento cuando estos grupos llegan a formar tipos de vegetación muy característicos y comienzan realmente a hacerse presentes en los escenarios del centro y sur de México y, aun posiblemente, en el norte. La presencia de plantas relacionadas con Asia, Europa y América del Norte continúa durante este tiempo, pero en las floras del Mioceno el elemento relacionado con África también se hace presente. En Tlaxcala, por ejemplo, se ha documentado la presencia de cf. *Hypodaphnis* (Lauraceae) y en Chiapas de *Hymenaeae* (Leguminosae), cuyas características atestiguan ese origen. Estas plantas son típicas, aunque no restringidas, de las selvas bajas perennifolias, sugiriendo que los lugares en donde se recolectaron en México estaban, si no a nivel del mar, sí muy cerca de este. Como se ha sugerido, es entonces durante el Mioceno cuando se inicia, junto con la modernización biológica, un establecimien-

to de la fisiografía del país muy semejante a la actual, señalando que las evoluciones geológica y biológica se desarrollaron de manera muy cercana en México.

En el registro palinológico del Plio-Pleistoceno y Reciente se continúa documentando lo que ocurrió hace 70 a 65 Ma; los linajes establecidos en México vía América del Norte son, a lo largo del tiempo, cada vez más semejantes a sus contrapartes mexicanas actuales, pero hacen muy evidente que la forma de asociarse continúa variando respecto a las comunidades actuales. Esto es, aunque muchos de los componentes de un cierto tipo de vegetación pueden estar presentes en determinadas muestras, siempre hay entre ellas componentes que representan otros tipos de vegetación actual, de manera tal que es difícil señalar con precisión cuándo se establecen los tipos de vegetación que hoy forman el variado paisaje del país. Debe señalarse que cada vez, conforme es menor el tiempo que las separa, las comunidades del pasado y las actuales son más parecidas. Esta situación sugiere que la variabilidad tan discutida entre organismos y especies se hace presente también en las asociaciones y las comunidades. En otras palabras, aunque la mayor parte de la flora que compone la vegetación actual de México pudo haber estado presente en el país desde hace 20, 10 o menos millones de años, las asociaciones tan características de hoy son al parecer un fenómeno relativamente más reciente.

Un ejemplo permite visualizar esta situación. El Valle de México se encuentra actualmente a una altitud aproximada de 2 300 m, pero ¿cuándo se alcanzó esta altitud? Ya antes se sugirió que el centro de México pudo iniciar su levantamiento en algún momento dentro de los últimos 20 Ma, pero no sabemos con precisión cuándo. Sin embargo, es evidente que conforme la altitud fue menor, las condiciones climático-ambientales variaron y facilitaron el establecimiento de otros tipos de vegetación. Aún más, como consecuencia de la actividad volcánica, el antiguo Valle de México quedó rodeado por montañas que funcionan como barrera natural que limita el paso de corrientes de viento, humedad, lluvia, etc.; entonces es importante determinar el momento de aparición de estas barreras fisiográficas. Aunque estos edificios volcánicos aparecen en distintos momentos, su historia es anterior a los *ca.* 6 Ma, y la mayoría no rebasan 1.5 millones años de antigüedad sugiriendo, otra vez, que si las condiciones climático-ambientales, la fisiografía y la altitud en la cuenca del Valle de México son relativamente recientes, los tipos de vegetación en esta son también recientes. En los estudios micro y macropaleobotánicos en el estado de

Tlaxcala se puede establecer la secuencia de paso de la vegetación en los últimos 18 Ma, de una selva tropical alta a bosques de coníferas, seguida por una dominancia de pastizales y, finalmente, el aspecto xérico que presenta hoy (Castañeda-Posadas 2004). En otros sitios de la Faja Volcánica Transmexicana hay numerosos ejemplos semejantes y, en conjunto, muestran lo importante que es entender no solo la historia de los taxa, sino la forma en que estos se asocian y sobre todo su interacción con el mundo físico.

Estos cambios en la composición de comunidades y tipos de vegetación siguen siendo evidentes durante el Pleistoceno tardío. En los últimos años, diversos estudios muestran cómo mientras en el Valle de México, en el lapso de 20 000 a 15 000 años atrás, dominaban las comunidades de bosques de coníferas, con elementos que sugieren más frío y menor humedad, las comunidades contemporáneas del occidente, como las de Michoacán, se caracterizaban por elementos que aunque también sugieren frío, este parece ser menor, con humedad relativamente mayor. Hacia el Golfo de México (*e.g.* la localidad de Oriental, en Puebla) la situación respecto al Valle de México se postula menos fría y más seca, mientras que respecto al occidente este último parecería menos frío y más seco. Esta gradación sugiere que los parámetros ambientales en los tres sitios permitieron el establecimiento de comunidades semejantes (*e.g.* comunidades de *Pinus*, *Abies*, *Picea*, *Quercus*, *Cupressus* y *Juniperus*, a incluso bosques mesófilos o pastizales), pero a la vez no es extraño que existan diferencias quizá determinadas por las variaciones climático-ambientales.

En los últimos 5 000 años la influencia del hombre en las comunidades naturales se hace evidente mediante los estudios palinológicos, lo que constituye una variable más a considerar en el entendimiento de la composición de las comunidades vegetales.

#### 9.4.7 Ámbito marino

Al analizar el registro fósil en busca de elementos que permitan establecer cambios significativos en los patrones de distribución, extinción, endemismo y orígenes de especies en ambientes estrictamente marinos (de menos de dos millones de años), este se ve limitado por la ausencia de yacimientos fosilíferos expuestos en superficie. La gran mayoría de los yacimientos fosilíferos de origen marino que afloran en México son de edad mesozoica (248 a 65 Ma); a estos les siguen yacimientos cenozoicos (65 a 1.8 Ma) que están asociados en general a las actuales

**RECUADRO 9.2** LA BIOTA DE LA CANTERA TLAYÚA, TEPEXI DE RODRÍGUEZ, PUEBLA (CRETÁCICO TEMPRANO)

No obstante que todas las especies que se han registrado en esta localidad se extinguieron hace millones de años, los más de 6 000 fósiles que se han recolectado —la mayoría en perfecto estado— ayudan a integrar la geología histórica del país. Hasta el momento se han identificado aproximadamente 40 grupos taxonómicos, en el nivel de orden o superior, que incluyen los siguientes:

Cianobacterias, nanoplancton calcáreo, calciesferúlidos, foraminíferos (*Derventina filipescai* Neagu; *Earlandia? conradi* Arnaud-Vanneau; *Praechrysalidina infracretacea* Luperto-Sinni; *Rumanolocolina robusta* Neagu; *Sabaudia minuta* Hofker; *Spiroloculina cretacea* Reuss; *Trochamminoides coronus* Loeblich y Tappan; *Valvulineria* sp. y *Nautilocolina* sp., entre otros). Porifera: indet. Cnidaria (corales gorgónidos). Annelida: indet. Moluscos inocerámidos, pectínidos, ostreidos. Gasterópodos: indet. Cephalopoda (Belemnoidea: *Neohibolites minimus obtusus*, *N. minimus pinguis*, *N. minimus claviformis*, *N. praeultimus*, *Mesohibolites semicanaliculatus*; Ammonoidea: *Mortoniceras* sp., *Hysteroceeras* sp., *Anisoceras* sp.). Arthropoda (Aracnida: *Atocatle ranulfoi* Feldmann, Vega, Applegate y Bishop; Insecta-Odonata: *Ixtahua benjamini* Feldmann, Vega, Applegate y Bishop; Malacostraca-Isopoda: *Archaeoniscus aranguthyorum* Feldmann, Vega, Applegate y Bishop; Decapoda: *Protaegla miniscula* Feldmann, Vega,

Applegate y Bishop; Brachyura: *Tepexicarcinus tlayuaensis* Feldmann, Vega, Applegate y Bishop; Ostracoda: indet.). Echinodermata: Echinoidea, Holoturoidea, Asteroidea y Crinoidea: indet.; Ophiuroidea: aff. *Ophiura* sp. Icnofósiles: categorías Agrichnia, icnoespecie “E”, tipo *Paleodycton* (Guerrero-Arenas); Domichnia, *Ophiomorpha* isp., *O. nodosa*; Equilibrichnia, icnoespecie “D” (Guerrero-Arenas); Fodinichnia, *Circulichnis* isp., icnoespecie “A”; Pascichnia, *Scolicia?*, icnoespecies “B” y “C”, *Planolites* isp.

Vertebrata: Osteichtyes (*Axelrodichthys* cf. *A. araripensis*; aff. Catúridos); *Pachyamia mexicana* Grande y Bemis; *Teoichthys kallistos* Applegate; *Macrosemiocotzus americanus* González-Rodríguez, Applegate y Espinosa-Arrubarrera; *Notagogus novomundi* González-Rodríguez y Reynoso; *Neoprosincetes* sp. Applegate; *Tepexichthys aranguthyorum* Applegate; *Lepidotes* sp.; *Belenostomus* sp.; *Vinctifer* sp.; *Syllaemus?* *Ellimmichthys* sp. (Chang y Grande); aff. *Brannerion*; *Megalops* sp.; *Paraelops* sp.; *Cladocycus* sp.; *Unamichthys espinosai* Alvarado-Ortega; *Notelops* sp.; cf. *Rhacolepis*; aff. *Pholidophorida*; aff. *Yabrudichthys*; aff. *Bananogmiu*; Chelonia: aff. *Araripemys*; Diapsida: aff. Pterodactyloidea; cf. *Crocrodileimus*; *Pamizinsaurus tlayuaensis* Reynoso; *Ankylosphenodon pachyostosis* Reynoso; *Huehucuetzpalli mixtecus* Reynoso y *Tepexisaurus tepexii* Reynoso y Callison.

líneas de costa y, muy restringidos, los paleozoicos (543 a 248 Ma). Entre las localidades marinas del Mesozoico importantes por su diversidad biológica está la Cantera Tlayúa en Tepexi de Rodríguez, Puebla (recuadro 9.2). Las costas mexicanas han permanecido relativamente estables en términos de grandes eventos geológicos desde el Pleistoceno, por lo que los depósitos marinos que deben haberse formado en el último millón de años no han sido expuestos y siguen siendo parte del piso oceánico, y solo están presentes aquellos localizados en la interfase del medio marino y el terrestre costero —deltas, estuarios, penínsulas e islas. Estas comunidades fósiles “costeras” por lo general no varían mucho en cuanto a especies (o subespecies) y estructura de la comunidad respecto a las que viven actualmente, y solo a partir del análisis estadístico y tafonómico es posible inferir la probable influencia que han tenido en su distribución los cambios eustáticos e isostáticos o, más recientemente, el fenómeno antrópico.

Resulta complicado establecer la diferencia entre estos procesos y los eventos que están en el origen de cada uno de ellos. Aun si consideramos las glaciaciones e interglaciaciones o la formación del Puente de Panamá o del Golfo de California, la información es dispersa, escasa y poco conocida (por falta de estudios específicos y la escasez de afloramientos donde recolectarla). Por ello, es necesario sistematizar una metodología adecuada, provista de registros históricos confiables que permita evaluar: 1] la forma en que la diversidad, así como la distribución y la abundancia de las poblaciones de animales marinos han sido alteradas en los últimos 20 000 años; 2] los factores que han ocasionado o forzado cambios en la diversidad, distribución y abundancia de las poblaciones de animales marinos, y 3] cuáles han sido los cambios antrópicos y biológicos significativos en las poblaciones de animales marinos. Por último, es importante considerar si es necesario o no incorporar en un estudio de esta naturaleza las historias naturales de grupos de organismos fósiles (prin-

principalmente grandes vertebrados, como ballenas, tiburones, etc.) que presentan distribuciones tan amplias (por ejemplo el Pacífico oriental) y cuya influencia en la biodiversidad del país no resulte relevante, más allá de los patrones o normas establecidas internacionalmente, aunque su presencia esté bien documentada en el registro fósil de alguna región en México.

#### 9.4.8 Casos particulares

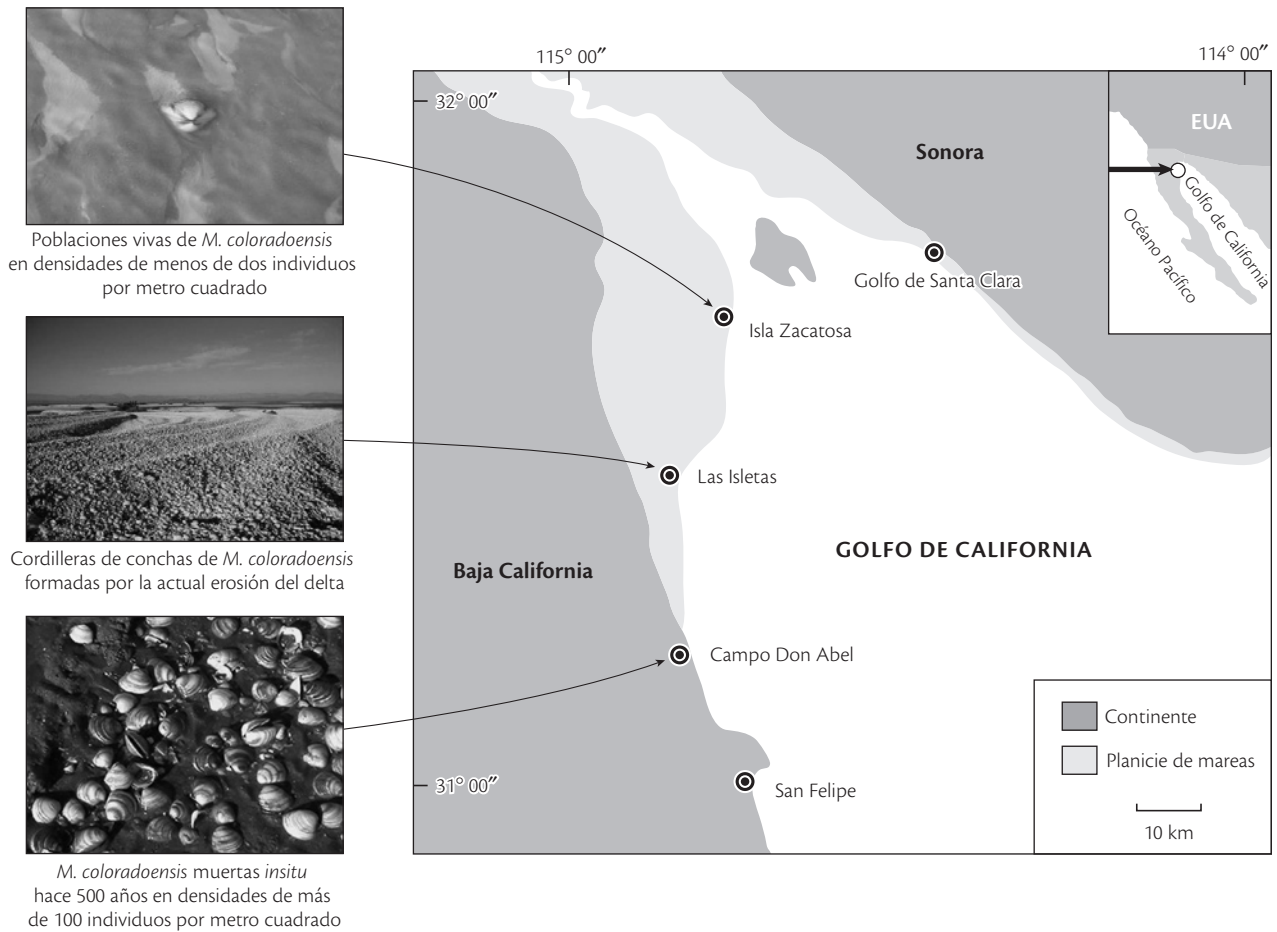
Se exponen dos estudios de casos: el primero para ejemplificar aspectos de la biodiversidad en el pasado que representan una estrecha relación con la actual, y el segundo que incluye eventos geológicos recientes (de menos de 1 Ma), cuyo desarrollo ha propiciado el origen y endemismo de especies actuales y, sobre todo, que han modificado sustancialmente la distribución de las mismas. En la presentación de dichos ejemplos no se han establecido límites superiores ni inferiores de edad, ya que el primero abarca entre 20 000 y 50 000 años y el segundo se remonta a varios millones de años (nunca más de 12 Ma). La característica más importante en dichos eventos es su clara influencia sobre las floras y faunas actuales, correspondientes a distribuciones o endemismos en México.

##### Impacto ecológico en sistemas estuarinos: el mensaje de las conchas en el Delta del Río Colorado

En el ambiente deltaico el aporte de agua dulce desempeña un importante papel ecológico para el sostenimiento de la biodiversidad. El agua que fluye del continente hacia el mar acarrea un gran volumen de sedimento, rico en nutrientes, que fertiliza las aguas en las que desemboca dando sustento a una abundante flora y fauna residente, a especies migratorias, así como a especies que acuden a cerrar su ciclo reproductivo. Esto confiere al ambiente deltaico un gran valor biológico, económico y social. Sin embargo, los deltas están entre los sistemas costeros más severamente afectados y sensibles a la actividad humana, ya sea por la explotación prolongada e indiscriminada de sus recursos o por el desvío de sus aguas para uso urbano doméstico, industrial, agrícola y recreativo. Tal es el caso del Delta del Río Colorado, donde el reapresamiento de sus flujos naturales ha ocasionado que las descargas al Golfo de California resulten prácticamente nulas. El control definitivo de sus flujos ocurrió a partir de 1930 con la construcción de la presa Hoover en Estados Unidos, lo que anuló el flujo estacional y

transformó el antiguo estuario en un antiestuario (Lavín y Sánchez 1999). Otras consecuencias del cese de las inundaciones estacionales y del aporte de sedimentos son la interrupción del avance de la línea de costa en dirección al mar (Thompson 1968) y el consecuente proceso de erosión (Carriquiry y Sánchez 1999). Más allá del registro histórico de la transformación del delta por la actividad humana, este ha estado también sujeto a procesos erosivos naturales por la ausencia de descargas de agua dulce y sedimentos, circunstancia en la que las fuertes corrientes de marea han ocasionado el depósito de densas concentraciones de conchas de moluscos en cordilleras costeras denominadas cheniers, con dominancia de hasta más de 90% de la almeja deltaica *Mulinia coloradoensis* (Thompson 1968; Fig. 9.9). Los cheniers testifican que las aguas del río han desviado su curso hacia el Mar de Salton y el desaparecido Lago Cahuilla en el que, por lo menos, se han reconocido cuatro “niveles altos” en los últimos 2 300 años (Waters 1983). Después de la desaparición del Lago Cahuilla los cheniers más modernos se han formado en los últimos 60 años, tras el control de las aguas del río.

La firma isotópica de oxígeno  $\delta^{18}\text{O}$  en conchas de moluscos ha permitido determinar la importancia del agua dulce en la ecología del delta (Flessa *et al.* 1997). El carbonato de calcio, componente de las conchas, contiene una proporción isotópica  $\delta^{18}\text{O}$  del agua donde viven, proporción que, a su vez, es controlada primariamente por la temperatura y, en segundo lugar, por las diferencias isotópicas entre el agua dulce y la marina. Esta característica se utiliza para estimar la contribución del agua dulce en áreas estuarinas. Con respecto al estándar, el agua dulce típicamente presenta valores  $\delta^{18}\text{O}$  entre  $-3\text{‰}$  y  $-20\text{‰}$  y el agua de mar de  $0\text{‰}$ . Esto significa que, a medida que más agua dulce entra al sistema, los valores  $\delta^{18}\text{O}$  se tornan más negativos. Flessa y colaboradores (1997) han encontrado que la señal isotópica de una concha recolectada en la boca del río en 1884, cuando este fluía libre y estacionalmente, muestra mayor variabilidad a lo largo de las líneas de crecimiento de la concha que en una recolectada en 1994, diferencia que solo puede atribuirse a la presencia de agua dulce. Se ha determinado que la productividad del *Mulinia coloradoensis* era muy alta, y que la especie se distribuía hasta las proximidades de San Felipe, B.C. (Rodríguez *et al.* 2001), donde también se han localizado tanatocenosis *in situ* de hace aproximadamente 500 años (Téllez *et al.* 2000). Por otro lado, la evidencia isotópica en concheros arqueológicos también muestra que hace alrededor de 1 000 años la



**Figura 9.9** Cambios observados en el delta debido a la ausencia de descargas de agua dulce y sedimento, lo que ha ocasionado fuertes corrientes de marea y el depósito de concentraciones de *Mulinia coloradoensis* en los denominados cheniers (véase el texto).

mezcla de agua dulce del río con la marina influía en la ecología bentónica hasta San Felipe (Télez *et al.* 2000). Estas evidencias señalan a las conchas de los moluscos como importantes indicadores de las fluctuaciones en la descarga de agua del Río Colorado y su impacto en la ecología estuarina, así como su influencia en la subsistencia de las sociedades humanas prehistóricas a lo largo de unos 70 km al sur de su desembocadura. Actualmente en la mayor parte de esta línea costera *M. coloradoensis* se encuentra extinta y sobreviven poblaciones raquíticas en las proximidades de Isla Montague, cerca de la desembocadura del río, lo cual contrasta con su excepcional abundancia en el pasado. Por lo tanto, cuando se carece de estudios históricos sobre la ecología bentónica como estimadores del proceso de deterioro ambiental en un medio estuarino, un enfoque paleoecológico basado en el análisis de conchas de moluscos provee una herramienta

muy útil para evaluar la importancia ecológica de las descargas fluviales, gracias a los cambios estructurales de las poblaciones y la señal isotópica de  $\delta^{18}\text{O}$  de sus conchas. La demanda futura de agua del Río Colorado y la cuota fija que recibe México por el Tratado de Límites y Aguas avizoran que es poco lo que puede hacerse para restaurar el estuario, pero mucho lo que aún puede realizarse para conservarlo. Un esfuerzo en este caso lo constituye la Red Coordinadora de Investigaciones en la Región del Delta del Río Colorado, auspiciada por la *National Science Foundation*, con sede en la Universidad de Arizona, la cual agrupa a investigadores de ambos lados de la frontera reunidos con el propósito de plantear estrategias encaminadas al conocimiento más profundo del papel ecológico del delta con miras a su conservación.

### La formación del Golfo de California como un escenario “geológicamente reciente” propicio para el desarrollo de la biodiversidad

Debido a un número importante de procesos geológicos (Helenes y Carreño 1999), la Península de Baja California se tornó topográficamente compleja y, en general, árida. Esta intrincada evolución fisiográfica ha resultado en el aislamiento de muchos organismos en algunas áreas, mientras que en otras ha permitido la invasión y las reinvasiones. Uno de los aspectos importantes de esta evolución geológica es la formación de islas, las cuales tienen edades y composición diferente (Carreño y Helenes 2002) y, por su origen, se distinguen las oceánicas (Isla Tortuga), las continentales (Isla Ángel de la Guarda) y las puente, que no tienen más de 50 000 años y estuvieron alguna vez conectadas a la península o al continente. Algunas de estas últimas son montículos emergidos de la plataforma asociados a las costas cercanas, que quedaron aislados por el alza del nivel del mar, por erosión o por adelgazamiento y rompimiento de la corteza (Isla Requesón). El efecto total de estos eventos —geológicos y biológicos— es la evolución única de flora y fauna en provincias bióticas distintivas.

En toda el área de la península y del golfo se encuentra un gran número de endemismos y diversidad alta en varios grupos, particularmente en mamíferos marinos. La diversidad no se limita sólo al número de especies que en él viven, sino que incluye comunidades biológicas en las cuales diversas especies están interrelacionadas por nexos predatorios y de cooperación formando intrincadas redes alimentarias.

En el Golfo de California se registran 30 especies de mamíferos marinos, que representan 75% de las especies de México y 25% de todas las especies que se conocen: 7 de tortugas marinas; 875 de peces; 4 500 de invertebrados y 450 de macroalgas. La región del alto Golfo de California está caracterizada por abundantes invertebrados y vertebrados acuáticos y terrestres, la mayoría de los cuales son endémicos. Es el hogar de la vaquita o cochito (*Phocoena sinus*), uno de los mamíferos más amenazados, al igual que del pez marino totoaba (*Totoaba macdonaldi*) y de más de 150 especies de peces costeros que incluyen algunas endémicas. En gran riesgo se encuentra el pez globo del desierto (*Cyprinodon macularis macularis*), el único pez nativo de agua dulce. El Parque Nacional de Bahía de Loreto es el área que contiene la mayor diversidad de mamíferos marinos en todo México, particularmente orcas, delfines, leones marinos y ballenas.

En Cabo Pulmo —declarado en 1995 Parque Marino Nacional— está una de las más importantes áreas de arrecife de coral del Pacífico oriental que, de acuerdo con los fósiles de coral encontrados en la bahía de Cabo Pulmo, tendría una antigüedad mínima correspondiente, por lo menos, al Pleistoceno tardío.

En Isla Rasa —de origen volcánico y edad pleistocénica-holocénica— ocurren colonias fértiles de aves marinas donde anidan 95% de la población mundial de gaviotas Heermann (*Larus heermanni*) y el gallito elegante (*Sterna elegans*); la Isla San Pedro Mártir —formada por fallamiento, levantamiento y erosión desde el Pleistoceno— es el hogar de cuatro de las más importantes colonias de pájaros bobos de patas azules (*Sula nebouxii*) en el mundo; y en Isla Partida existen importantes colonias de petreles de tormenta (*Oceanodroma microsoma* y *O. melania*) y de pájaros bobo de patas amarillas (*Larus livens*), este último endémico del Golfo de California. Además se registran colonias fértiles de león de mar californiano (*Zalophus californianus*) en las islas San Jorge, El Rasito, Los Cantiles, Granito, El Coloradito y Roca Consagrada, entre otras.

El relativo aislamiento en el que se encuentran las islas representa una oportunidad para poner a prueba hipótesis relacionadas con la evolución, el origen, la colonización y las tasas de extinción de las especies, así como para conocer, muy puntualmente, las interacciones de las diversas poblaciones y sus adaptaciones a las condiciones insulares. Los organismos que anidaron en cada isla hace millones o miles de años han seguido procesos evolutivos diferentes e independientes, diversificándose en función de los nichos disponibles en cada una de ellas, por lo que se justifica la protección y preservación de procesos ecológicos que no existen en ninguna otra parte del mundo. En aquellas islas que poseen registro paleontológico es posible documentar los tiempos “ecológicos” precisos en los que ocurrió la colonización biótica que culminó con la distribución actual del área estudiada. En el caso de islas como San José, la presencia de un gonfoterio (elefántido fósil) indica que, durante el Plioceno tardío (ca. 3 a 1.8 Ma), esa gran masa de tierra formaba parte de la península que estaba emergida.

La información del presente caso se encuentra sistematizada dentro de las bases de datos del Proyecto Macrofauna del Golfo de California, que cataloga todos los animales conocidos en el golfo de talla mayor a 5 mm (excluidos ostrácodos y copépodos). Este proyecto se ha beneficiado con subvenciones de la CONABIO, la Fundación Homeland CIAD (Centro de Investigación en

Alimentación y Desarrollo) y el Museo del Desierto de Arizona-Sonora.

## 9.5 CONCLUSIÓN GENERAL

México ocupa un territorio muy extenso con gran cantidad de áreas aún no exploradas. Es preciso estudiar muchos aspectos de las biotas que vivieron en el pasado, como su diversidad, la naturaleza de sus cambios, su distribución geográfica y las relaciones entre ellas. Los estudios futuros deberán proporcionar un entendimiento más claro del Pleistoceno y de las dinámicas involucradas en las extinciones y la fundación del Holoceno, lo que permitirá comprender qué nos espera ante lo que ahora llamamos el cambio climático global.

## REFERENCIAS

- Acuña-Soto, R.D., D.W. Sthale, M.K. Cleaveland y M.D. Therrell. 2002. Megadrought and megadeath in 16<sup>th</sup> century Mexico. *Emerging Infections Diseases* **8**:360-362.
- Alvarado-Ortega, J., K.A. González-Rodríguez, A. Blanco-Piñón, L. Espinosa-Arrubarrena y E. Ovalles-Damién. 2006. Mesozoic osteichthyan of Mexico, en F.J. Vega-Vera *et al.* (eds.), *Studies on Mexican paleontology*. Springer Verlag, Dordrecht, pp. 169-207.
- Álvarez del Villar, J. 1978. Relación entre la geomorfología mesoamericana y la distribución actual de los peces, en I. Ferrusquía-Villafranca (ed.), *Conexiones terrestres entre Norte y Sudamérica. Boletín del Instituto de Geología, UNAM* **101**:182-192.
- Arroyo-Cabrales, J., O.J. Polaco y E. Johnson. 2002. La mastofauna del Cuaternario tardío en México, en M. Montellano-Ballesteros y J. Arroyo-Cabrales (coords.), *Avances en los estudios paleomastozoológicos en México*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, Colección Científica, 443, México, pp. 103-123.
- Barrientos, Z., y J. Monge-Nájera. 2003. Malacología latinoamericana. *Revista de Biología Tropical*, **51**:1-536.
- Barrios Rivera, H. 1985. *Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Becker, J.J. 1987. *Neogene avian localities of North America*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Bequaert, J.C., y W.B. Miller. 1973. *The mollusks of the arid Southwest*. The University of Arizona Press, Tucson.
- Bradbury, J.P. 1997. Source of full and glacial moisture in Mesoamerica. *Quaternary International* **43/44**:97-110.
- Caballero-Miranda, M., B. Ortega-Guerrero, F. Valadez, S. Metcalfe, J.L. Macías e Y. Sugiura. 2002. Sta. Cruz Atizapán: a 22-ka lake level record and climatic implications for the late Holocene human occupation in the upper Lerma basin, central Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **186**:217-235.
- Calvillo-Canadell, L., y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2005. Diverse assemblage of Eocene and Oligocene Leguminosae from Mexico. *International Journal Plant Sciences* **166**:671-692.
- Carreño, A.L., y J. Helenes. 2002. Geology and ages of the islands, en T.J. Case *et al.* (eds.), *New island biogeography in the Sea of Cortés*. Oxford University Press, Nueva York, pp. 14-39.
- Carriquiry, J.D., y A. Sánchez, 1999. Sedimentation in the Colorado River Delta and Upper Gulf of California after nearly a century of discharge loss. *Marine Geology* **158**:125-145.
- Castañeda-Posadas, C. 2004. *Identificación de maderas terciarias de Panotla, Tlaxcala, México, y sus implicaciones paleontológicas*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Cevallos-Ferriz, S.R.S., y E. González-Torres. 2006. Geological setting and phytodiversity in Mexico, en F.J. Vega-Vera *et al.* (eds.), *Studies on Mexican paleontology*, Springer Verlag, Dordrecht, pp. 1-18.
- Coates, A.G., J.B. Jackson, L.S. Collins, T.M. Cronin, H.J. Dowsett, L.M. Bybell, P. Jung y J.A. Obando. 1992. Closure of the Isthmus of Panama: The near-shore marine record of Costa Rica and western Panama. *Geological Society of America Bulletin* **104**:814-828.
- Corona-M., E. 2002. Pleistocene bird record in Mexico. *Acta Zoologica Cracoviensia* **45** (número especial):293-306.
- Corona-M., E. 2003. Aves del Cuaternario tardío en Toluca, Estado de México, y sus implicaciones ambientales. *Archaeofauna* **12**:21-27.
- Corona-M., E., M. Montellano-Ballesteros y J. Arroyo-Cabrales. 2005. Breve historia de la paleomastozoología en México, en [Memorias del] *II Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, Río de Janeiro, pp. 82-84.
- Demant, A. 1981. Interpretación geodinámica del volcanismo del Eje Neovolcánico Transmexicano. *Revista del Instituto de Geología, UNAM* **5**:217-222.
- Engel, M.S. 2004. Arthropods in Mexican amber, en J. Llorente, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV. Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 175-186.
- Escalante, P., A.G. Navarro-Sigüenza y A.T. Peterson. 1998. Un análisis geográfico, ecológico e histórico de la diversidad de aves terrestres de México, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 279-304.

- Flessa, K., D. Surge, D.L. Dettman, M.A. Téllez, G.A. Goodfriend y J.C. Zachos. 1997. Los isótopos de oxígeno en bivalvos marinos pueden ser utilizados para estimar la afluencia de agua del Río Colorado a su delta. (Resumen), en *Memorias de la IV Reunión sobre Geología de la Península de Baja California*, UABC-Sociedad Geológica Peninsular.
- Flores-Villela, O. y L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) **20**: 115-144.
- Frost, O., T. Grant, J. Faivovich, R.H. Bain, A. Haas *et al.* 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **297**: 1-370.
- Graham, R.W., y E.L. Lundelius, Jr. 1989. **Coevolutionary disequilibrium and Pleistocene extinctions**, en P.S. Martin y R.G. Klein (eds.), *Quaternary extinctions*. The University of Arizona Press, Tucson, pp. 223-249.
- Guilderson, T.P., R.G. Fairbanks y J.L. Rubenstone. 1994. Tropical temperatures variations since 20 000 years ago: Modulating interhemispheric climate change. *Science* **263**: 663-665.
- Guzmán-Speziale, M., y J.J. Meneses-Rocha. 2000. The North America-Caribbean plate boundary west of the Motagua-Polochic fault system: A fault jog in southeastern Mexico. *Journal of South American Earth Sciences* **13**: 459-468.
- Haug, G.H., D. Günther, L.C. Peterson, D.M. Sigman, K.A. Hughen y B. Aeschlimann. 2003. Climate and the collapse of Maya civilization. *Science* **299**: 1731-1735.
- Helenes, J., y A.L. Carreño. 1999. **Neogene sedimentary evolution of Baja California in relation to regional tectonics**. *Journal of South American Earth Sciences* **12**: 589-605.
- Hibbard, C.W., y D.W. Taylor. 1960. Two late Pleistocene faunas from southwestern Kansas. *Contributions from the Museum of Paleontology* **16**: 1-223.
- Hodell, D.A., M. Brenner, J.H. Curtis, R. Medina-González, E. Ildefonso-Chan Can, A. Albornaz-Pat y T.P. Guilderson. 2005. Climate change on the Yucatán Peninsula during the Little Ice Age. *Quaternary Research* **63**: 109-121.
- Koch, P., y A.D. Barnosky. 2006. Late Quaternary extinctions: State of the debate. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **37**: 215-250.
- Lachniet, M.S., y L. Vázquez-Selem. 2005. Last glacial equilibrium lines altitudes in the circum-Caribbean (Mexico, Guatemala, Costa Rica, Colombia, and Venezuela). *Quaternary International* **138-139**: 129-144.
- Lavín, M.F., y S. Sánchez, 1999. On how the Colorado River affected the hydrography of the Upper Gulf of California. *Continental Shelf Research* **19**: 1545-1560.
- Lovette, I.J. 2005. Glacial cycles and the tempo of avian speciation. *Trends in Ecology and Evolution* **20**: 57-59.
- Lozano-García, M.S., y L. Vázquez-Selem. 2005. A high elevation pollen record from Iztaccíhuatl volcano, central Mexico. *The Holocene* **15**: 329-338.
- Lozano-García, M.S., M.M. Caballero-Miranda, G.B. Ortega-Guerrero y S. Sosa-Rodríguez. 2007. Tracing the effects of the Little Ice Age in the tropical lowlands of eastern Mesoamerica. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**: 16200-16203.
- Metcalf, A.L. 1980. A new *Radiocentrum* (Pulmonata: Oreohelicidae) from northern Coahuila, Mexico. *The Nautilus* **94**: 16-17.
- Metcalf, S.E., S.L. O'Hara, M. Caballero-Miranda y S.J. Davies. 2000. Records of Late Pleistocene-Holocene climatic change in Mexico – A review. *Quaternary Science Reviews* **19**: 699-721.
- Metcalf, S. 2006. Late Quaternary environments in the Northern Desert and Central Transvolcanic Belt in Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **93**: 258-273.
- Minckley, W.L., R.R. Miller, C.D. Barbour, J.J. Schmitter Soto y S.M. Norris. 2005. Historical ichthyogeography, en R.R. Miller, *Freshwater fishes of Mexico*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 24-47.
- Montellano-Ballesteros, M., y E. Jiménez-Hidalgo. 2006. Mexican fossil mammals, who, where and when?, en F.J. Vega-Vera *et al.* (eds.), *Studies on Mexican paleontology*. Springer Verlag, Dordrecht, pp. 249-273.
- Morán-Zenteno, D.J. 1994. Geology of the Mexican republic. *American Association of Petroleum Geologist, Studies in Geology*, **39**, 160 pp.
- Morrison, J.P.E. 1945. *Durangonella*, a new Hydrobiine genus from Mexico, with three new species. *The Nautilus* **59**: 18-23.
- Mulcahy, D.G., y J.R. Mendelson, III. 2000. Phylogeography and speciation of the morphologically variable, widespread species *Bufo valliceps*, based on molecular evidence from mtDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **17**: 173-189.
- Ortega-Guerrero, B., M. Caballero-Miranda, S. Lozano-García, G. Vilaclara y A. Rodríguez. 2006. Rock magnetism and geochemical iron mineral diagenesis in a tropical lake, Lago Verde, Los Tuxtlas, east-central Mexico. *Earth Planetary Scientific Letters* **250**: 444-458.
- Pindell, J.L., y S.F. Barrett. 1990. Geological evolution of the Caribbean region: A plate-tectonic perspective, en Geological Society of North America, *The Geology of North America*, vol. H, *The Caribbean region*, pp. 405-432.
- Polaco, O.J. 1982 [1983]. Restos de moluscos recientes y pleistocénicos procedentes de Loltún, Yucatán, México, en T. Álvarez y O.J. Polaco (eds.), *Restos de moluscos y mamíferos cuaternarios procedentes de Loltún, Yucatán, México*. Departamento de Prehistoria, INAH, México, pp. 37-41.
- Rodríguez, C., K. Flessa, M.A. Téllez, D. Dettman y G. Ávila. 2001. Macrofaunal and isotopic estimates of the former extent of the Colorado River Estuary, Upper Gulf of California, Mexico. *Journal of Arid Environments* **49**: 183-193.

- Ross, M.I., y C.E. Scotese. 1988. A hierarchical model of the Gulf of Mexico and Caribbean region. *Tectonophysics* **155**: 139-168.
- Taylor, D.W. 1967. Late Pleistocene nonmarine mollusks from the state of Puebla, Mexico. The American Malacological Union, *Annual Reports for 1967*, pp. 76-78.
- Téllez, M.A., G. Ávila y K. Flessa. 2000. Los concheros arqueológicos del Delta del Colorado y el uso sustentable de los recursos naturales. INAH, Primera Reunión Binacional: Balance y Perspectivas de la Baja California Prehispánica e Hispánica, Mexicali (resumen en CD).
- Thompson, R.W. 1968. Tidal flat sedimentation on the Colorado River Delta, northwestern Gulf of California. *Geological Society of America, Memoir* **107**: 133.
- Tovar-Liceaga, R., y M. Montellano-Ballesteros. 2005. Late Pleistocene fauna from Santa Cruz Nuevo, Puebla, central Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology* **25**: 123A.
- Valentín-Maldonado, N. 1996. *Fauna malacológica continental procedente de las excavaciones de Santa Marta, Chiapas, México*. Tesis de licenciatura, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, México.
- Vázquez-Selem, L. 2000. Late Quaternary glacial chronology of Iztaccihuatl volcano, central Mexico. A record of environmental change in the border of the tropics. Unpublished Ph.D. dissertation, Arizona State University.
- Vázquez-Selem, L., y K. Heine. 2004. Late Quaternary glaciation of Mexico, en J. Ehlers y P.L. Gibbard (eds.), *Quaternary Glaciations – Extent and Chronology*, Part III: *South America, Asia, Africa, Australia, Antarctica*. Elsevier, Amsterdam, pp. 233-242.
- Vázquez, G., B. Ortega, A. Rodríguez, M. Caballero y S. Lozano. 2008. Mineralogía magnética como indicador de sequía en los sedimentos lacustres de los últimos ca. 2 600 años de Santa María del Oro, occidente de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* **25**: 21-38.
- Warheit, K.I. 2002. The seabird fossil record and the role of paleontology in understanding seabird community structure, en E.A. Schreiber y J. Burger (eds.), *Biology of marine birds*. CRC Press, Londres, pp. 57-85.
- Waters, M.R. 1983. Late Holocene lacustrine chronology and archaeology of ancient Lake Cahuilla, California. *Quaternary Research* **19**: 373-387.