



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Tortugas fósiles del Pleistoceno tardío de los estados de Hidalgo y Puebla, y sus implicaciones paleoambientales y paleoclimáticas

Tesis que para obtener el título de
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA:
Carlos Iván Medina Castañeda

DIRECTOR: José Alberto Cruz Silva



Noviembre, 2020

No puedes medir tu éxito si nunca has fallado

-Steffi Graf

Agradecimientos

A mi familia, quienes estuvieron acompañándome durante todos mis años en la carrera, gracias por los consejos que me brindaron y las ganas de seguir adelante a pesar de la dificultad de las situaciones.

A la **BUAP** y a la **Facultad de Ciencias Biológicas**, por brindarme la oportunidad de fortalecer mis conocimientos y darme nuevas herramientas para encarar mi vida profesional.

Al **Dr. José Alberto Cruz Silva**, quien amablemente me brindó su guía y conocimiento para poder presentar este proyecto, además de ser un excelente profesor durante mi estancia en la universidad.

Al **M en C. Carlos Castañeda Posadas** por permitirme realizar el proyecto dentro de las instalaciones del Laboratorio de Paleontología y tomarse el tiempo para realizar correcciones a este escrito, también agradezco al **Dr. Víctor Hugo Bravo Cuevas** por permitir el estudio de fósiles vitales para este proyecto y realizar sus respectivas correcciones al proyecto.

Al **M en C. Iván Alarcón Durán** por permitirme revisar los fósiles de tortugas del INAH Puebla, además de ayudarme con el registro fotográfico de los fósiles, muchas gracias.

A todos los compañeros del Laboratorio de Paleontología, **Nut, Kari, Azrael, Obed, Nely, Francis, Richi, Steph, Gerry, Alejandro, Alan, Copo, Grecia, Kat, Larissa, Mike**, gracias por todo.

A mis amigos durante la carrera **Daniel, Leti, Fer, Luisa, Rey, Darwin**, muchas gracias por su compañía y las experiencias vividas durante clase o salidas de campo, muchas gracias chicos

A la **bióloga Jess**, colega, muchas gracias por todo, agradezco que seamos muy buenos amigos, que podamos haber reconectado después de tanto tiempo, gracias por haberme permitido compartir el trabajo de laboratorio, por todas las salidas, las he disfrutado mucho. Ni que decir del congreso en Mérida, no podría haber pedido mejor compañía, lo recordaré por siempre. Muchas gracias, sé que serás una excelente ictióloga.

A mis amigos **Lupita, Quique y Adua** aunque no hemos compartido mucho, agradezco que me hayan brindado su amistad, espero que en el futuro podamos compartir más anécdotas y momentos.

A mis amigos del bachiller **David, Mauricio, Gabo, Isela, Gil y Nancy**, muchas gracias por brindarme su amistad durante tres excelentes años de escuela y que aún después de tanto tiempo podamos seguir conviviendo, agradezco los buenos momentos de convivencia y espero que vengan muchos más.

A toda la gente que durante mi estancia en la universidad compartió algún momento o plática conmigo, espero que tengan mucho éxito en su formación como biólogos

Índice

1. Resumen.....	1
2. Introducción.....	2
2.1. Reconstrucciones paleoambientales de México.....	2
2.2. La herpetofauna fósil de México.....	3
2.3. Tortugas y cambios de distribución	4
3. Objetivo.....	5
4. Objetivos particulares.....	5
5. Área de estudio.....	6
5.1. Barranca del berrendo, Epazoyucan, Hidalgo.....	7
5.2. San Gabriel Azteca, Zempoala, Hidalgo.....	7
5.3. Barranca Xocoa, Cuautinchán, Puebla.....	9
5.4. Valsequillo, Puebla.....	10
5.5. Las Tazas, Valsequillo, Puebla.....	12
6. Material y métodos.....	14
6.1. Revisión e identificación del material fósil.....	14
6.2. Análisis paleobiogeográfico.....	15
6.3. Análisis paleoclimático.....	15
6.4. Modelo de nicho ecológico.....	15
6.5. Modelo de distribución potencial.....	16
6.6. Reconstrucción paleoclimática.....	16

6.7. Distribución de los géneros <i>Gopherus</i> y <i>Hesperotestudo</i> para el Pleistoceno tardío.....	18
7. Resultados.....	19
7.1. Paleontología sistemática.....	19
7.2. Reconstrucción paleoclimática... ..	73
7.3. Distribución pleistocénica de los géneros <i>Gopherus</i> y <i>Hesperotestudo</i> . ..	74
8. Discusión... ..	76
9. Conclusión... ..	80
10. Bibliografía.....	81

Índice de figuras

Figura 1.- Mapa de las localidades estudiadas

Figura 2.- Estratigrafías de Epazoyucan y San Gabriel Azteca (Modificadas de Bravo-Cuevas *et al.*, 2013)

Figura 3.- Estratigrafías de Cuautinchán, Valsequillo y Las Tazas (Modificadas de González *et al.*, 2005, Carbot-Chanona *et al.*, 2017 y Tomas-Mosso *et al.*, 2019 respectivamente)

Figura 4.- Fósil CRINAHP 1410 en vista ventral y dorsal

Figura 5.- Fósil CRINAHP 1410 comparado con un caparazón completo de *Kinosternon scorpoides* (BUAPALO 315)

Figura 6.- Placa neural fósil de *Kinosternon* en vista dorsal y ventral

Figura 7.- Placa neural de *Kinosternon* comparado con caparazones de *Staurotypus* (BUAPALO 380), *Claudius* (BUAPALO 379) y *Kinosternon* (BUAPALO 267)

Figura 8.- Fósil CRINAHP 1402 en vista dorsal y ventral

Figura 9.- Fósil CRINAHP 1402 comparado con caparazones de *Claudius* (BUAPALO 379), *Staurotypus* (BUAPALO 380) y *Kinosternon* (BUAPALO 267)

Figura 10.- Fósil UAHMP 4003 en vista dorsal y ventral

Figura 11.- Fósil UAHMP 4003 comparado con caparazones de *Claudius* (BUAPALO 379), *Staurotypus* (BUAPALO 380) y *Kinosternon* (BUAPALO 267)

Figura 12.- Fósil CRINAHP 1411 en vista dorsal y ventral

Figura 13.- Fósil CRINAHP 1411 comparado con caparazones de *Staurotypus* (BUAPALO 380), *Claudius* (BUAPALO 379) y *Kinosternon* (BUAPALO 267)

Figura 14.- Placa periférica fósil de *Kinosternon* en vista ventral y dorsal

Figura 15.- Placa periférica de *Kinosternon* comparado con caparazones de *Claudius* (BUAPALO 379), *Staurotypus* (BUAPALO 380) y *Kinosternon* (BUAPALO 267)

Figura 16.- Fósil CRINAHP 1405 en vista ventral y dorsal

Figura 17.- Fósil CRINAHP 1405 comparado con caparazones de *Claudius* (BUAPALO 379), *Staurotypus* (BUAPALO 380) y *Kinosternon* (BUAPALO 267)

Figura 18.- Fósil CRINAHP 1408 en vista dorsal y ventral

Figura 19.- Fósil CRINAHP 1408 comparado con los epiplastrón de *Claudius* (BUAPALO 379), *Staurotypus* (BUAPALO 380) y *Kinosternon* (BUAPALO 267)

Figura 20.- Fósil CRINAHP 1412 en vista dorsal y ventral

Figura 21.- Fósil CRINAHP 1412 comparado con los epiplastrón de *Claudius* (BUAPALO 379), *Staurotypus* (BUAPALO 380) y *Kinosternon* (BUAPALO 267)

Figura 22.- Fósil CRINAHP 1403 en vista ventral y dorsal

Figura 23.- Fósil CRINAHP 1403 comparado con los hioplastrón de *Claudius* (BUAPALO 379), *Staurotypus* (BUAPALO 380) y *Kinosternon* (BUAPALO 320)

Figura 24.- Fósil CRINAHP 1413 en vista dorsal y ventral

Figura 25.- Fósil CRINAHP 1413 comparado con los hioplastrón de *Claudius* (BUAPALO 379), *Staurotypus* (BUAPALO 380) y *Kinosternon* (BUAPALO 320)

Figura 26.- Fósil UAHMP 4003 en vista ventral y dorsal

Figura 27.- Fósil UAHMP 4003 comparado con los hioplastrón de *Claudius* (BUAPALO 379), *Staurotypus* (BUAPALO 380) y *Kinosternon* (BUAPALO 320)

Figura 28.- Fósil CRINAHP 1406 en vista dorsal y ventral

Figura 29.- Fósil CRINAHP 1406 comparado con los hipoplastrón de *Staurotypus* (BUAPALO 380), *Claudius* (BUAPALO 379)

Figura 30.- Fósil CRINAHP 1416 en vista ventral y dorsal

Figura 31.- Fósil CRINAHP 1416 comparado con los hipoplastrón de *Claudius* (BUAPALO 379), *Staurotypus* (BUAPALO 380) y *Kinosternon* (BUAPALO 320)

Figura 32.- Fósil CRINAHP 1401 en vista dorsal y ventral

Figura 33.- Fósil CRINAHP 1401 comparado con los xifiplastrón de *Claudius* (BUAPALO 379), *Staurotypus* (BUAPALO 380) y *Kinosternon* (BUAPALO 315)

Figura 34.- Fósil UAHMP 4004 en vista ventral y dorsal

Figura 35.- Fósil UAHMP 4004 comparado con los entoplastrón de *Rhinoclemmys* (BUAPALO 268), *Trachemys* (BUAPALO 319) y *Gopherus*

Figura 36.- Fósil UAHMP 4004 comparado con el entoplastrón de *Gopherus agassizii*

Figura 37.- Fósil UAHMP 4194 en vista dorsal y ventral

Figura 38.- Fósil UAHMP 4194 comparado con las placas costales de *Terrapene* (BUAPALO 266), *Rhinoclemmys* (BUAPALO 268) y *Gopherus*

Figura 39.- Fósil UAHMP 3984 en vista lateral y dorsal

Figura 40.- Fósil UAHMP 3984 comparado con los epiplastrón de *Rhinoclemmys* (BUAPALO 268), *Trachemys* (BUAPALO 319) y *Gopherus*

Figura 41.- Fósil UAHMP 4146 en vista dorsal y ventral

Figura 42.- Fósil UAHMP 4146 comparado con las placas periféricas de *Gopherus*

Figura 43.- Fósil UAHMP 4004 en vista dorsal y ventral

Figura 44.- Fósil UAHMP 4004 en vista dorsal y ventral comparado con un hioplastrón de *Gopherus*

Figura 45.- Mapa de las distribuciones potenciales de *Kinosternon flavescens* y *Gopherus berlandieri*

Figura 46.- Mapa con los registros fósiles de *Gopherus* y *Hesperotestudo* para el Pleistoceno tardío

Índice de tablas

Tabla 1.- Temporalidad de las áreas de estudio

1. Resumen

En México, las reconstrucciones paleoambientales se basan principalmente en el registro de megamamíferos, ya sea utilizándolos como asociaciones faunísticas o análisis isotópicos de carbono y oxígeno en dientes de herbívoros. Sin embargo, hay pocos estudios que utilicen a la herpetofauna para reconstruir el paleoambiente. La herpetofauna fósil del Pleistoceno en México se encuentra representada principalmente por tortugas, dentro de las cuáles el género *Kinosternon*, llamadas comúnmente tortugas casquito, es el grupo más representado, seguido por las tortugas de desierto del género *Gopherus*. El objetivo de este trabajo fue elaborar una reconstrucción paleoclimática y paleoambiental de cinco localidades en los estados de Hidalgo y Puebla, para lo cual se revisaron 20 fósiles de tortugas, 17 provenientes de Puebla y tres de Hidalgo, el material fue identificado con osteología de tortugas actuales, colecciones científicas y literatura especializada. El material fósil identificado pertenece a los géneros *Kinosternon* (Kinosternidae), *Hesperotestudo* y *Gopherus* (Testudinidae) y las especies *K. flavescens* y *G. berlandieri*. Se reporta por primera vez al género *Hesperotestudo* para el estado de Puebla. *K. flavescens* se reporta por segunda vez en el Pleistoceno de México y por primera vez para el centro del país. Los fósiles de *Gopherus* de los estados de Hidalgo y Puebla completan el hueco de distribución pleistocénica que existía entre los estados de Aguascalientes y Oaxaca. La presencia del género *Gopherus* indica que el ambiente en los sitios fósiles corresponde a un período con temperaturas cálidas, además de la presencia de cuerpos de agua indicadas por la presencia del género *Kinosternon*. Actualmente, la temperatura promedio y la precipitación anuales en el área de simpatria de *G. berlandieri* y *K. flavescens* en el noreste de México es de 22°C y 56.23 mm. En la localidad fósil de Valsequillo donde se encontraron estas dos especies, la temperatura promedio anual y la precipitación anual es de

17°C y 622.2 mm, lo que conduce a inferir que para el Pleistoceno en el área de Valsequillo la temperatura fue mayor y la precipitación menor, lo que permitió la presencia de estas dos especies a 530 km al sur de su distribución actual.

2.Introducción

2.1 Reconstrucciones paleoambientales en México

En México, la mayor parte de las reconstrucciones paleoambientales con vertebrados han sido realizadas utilizando análisis isotópicos en mamíferos (Pérez-Crespo *et al.*, 2012), principalmente en la megafauna (Bravo-Cuevas *et al.*, 2013). Las reconstrucciones paleoambientales que utilizan mamíferos mega faunísticos como modelo arrojan resultados similares, coincidiendo en la presencia de pastizales con manchones de bosques y cuerpos de agua cercanos (e.g. Pérez-Crespo *et al.*, 2012; Carbot-Chanona y Gómez-Pérez, 2014). Sin embargo, es posible realizar reconstrucciones paleoambientales utilizando restos fósiles de microvertebrados, grupo en los que se encuentran los mamíferos pequeños, peces, anfibios y reptiles. La herpetofauna puede ser un buen modelo debido a que sus requerimientos de temperatura y humedad son más específicos, además muchas especies tienen intervalos geográficos restringidos y suelen ser territoriales (Blain *et al.*, 2008, 2009; Vitt y Caldwell, 2014).

En México, sólo dos trabajos utilizan microvertebrados y herpetofauna como método para reconstruir el paleoambiente y el paleoclima. Pérez-Crespo *et al.* (2013) infirieron el paleoambiente del Pleistoceno de Guilá Naquitz, Oaxaca, utilizando la presencia de distintos tipos de aves, mamíferos pequeños y reptiles, dando como resultado la posible existencia de un desierto subtropical árido con lluvias escasas y vegetación abierta. En el estado de Yucatán los restos fósiles de iguanas, boas, culebras y tortugas hallados en la gruta de Loltún, sugieren que durante el Pleistoceno de la Península de Yucatán existió un mosaico de

vegetación compuesto por selva perennifolia, selvas bajas caducifolias y matorral xerófito, que contrastan con selva tropical caducifolia hallada actualmente en la región (Cruz *et al.*, 2016). Además, Cruz *et al.*, (2016) utilizando el Intervalo Ecogeográfico Mútuo reconstruyeron el paleoclima de la gruta de Loltún, indicando que la temperatura promedio anual era 1.47°C más fría y la precipitación anual 85.14 mm mayor para el Pleistoceno tardío de la región.

2.2 La herpetofauna fósil de México

Los registros de herpetofauna fósil del Pleistoceno del país proceden de 67 localidades paleontológicas y 14 con material paleontológico y arqueológico, donde se reportan tres órdenes, 15 familias, 41 géneros y 44 especies de reptiles (Chávez-Galván *et al.*, 2013). El mayor número de registros de herpetofauna fósil corresponde a tortugas del género *Kinosternon* (tortugas casquito o pochitoques) que están presentes en 23 entidades del país (Chávez-Galván *et al.*, 2013). El género *Kinosternon* ha sido reportado para los estados de Oaxaca (Cruz *et al.*, 2009) y Puebla (Tovar *et al.*, 2007), en Sonora registrado por las especies *Kinosternon flavescens* y *Kinosternon sonoriense* (Van Devender *et al.*, 1985), en Aguascalientes por *Kinosternon scorpioides integrum* (Mooser, 1980), actualmente asignado a *Kinosternon integrum*, en el estado de Chiapas existe un registro de *Kinosternon scorpioides* (Luna-Espinoza y Carbot-Chanona, 2009), y un hallazgo correspondiente a la especie *Kinosternon integrum* en el estado de Oaxaca (Pérez-Crespo *et al.*, 2013). El género *Staurotypus* (guaos, tortuga de tres lomos) tiene un registro para el estado de Chiapas (Luna-Espinoza y Carbot-Chanona, 2009). El género *Trachemys* (jicoteas) ha sido reportado en los estados de Puebla (Herrera-Flores, 2009), Yucatán (Cruz *et al.*, 2016), mientras que en Veracruz se recuperó material fósil que fue asignado a *Trachemys scripta* (Peña Serrano y Carbot-Chanona, 2010). El género *Rhinoclemmys* (tortugas madero, mojinás) ha sido reportado para el estado de Puebla (Tovar *et al.*, 2007). El género *Terrapene*

(tortugas caja) cuenta con un registro proveniente del estado de Sonora (Van Devender *et al.*, 1985).

Las tortugas del género *Gopherus* (galápagos de desierto) se han reportado para los estados de Tamaulipas, donde se describió a la especie extinta *Gopherus donlaloii* (Reynoso y Montellano-Ballesteros, 2004). Para el estado de Aguascalientes se reportaron los hallazgos de *Gopherus auffenbergi* (Mooser, 1972), *Gopherus flavomarginatus* y *Gopherus pargensis* (Mooser, 1980). La validez de *G. auffenbergi* y *G. pargensis* aún está en discusión, debido a que Bramble (1982) menciona que *G. auffenbergi* es sinónimo de *G. berlandieri* y Reynoso y Montellano-Ballesteros (2004) indican que *G. pargensis* es *nomen vanum* porque no puede ser diagnosticable con el material fósil encontrado, pero no indican que sea sinónimo de otro taxa de manera formal. *Gopherus berlandieri* ha sido reportado para el sur del estado de Puebla por Tovar *et al.* (2007) y en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán por Flannery (1967). En el estado de Oaxaca se ha reportado el registro fósil más sureño perteneciente a *Gopherus sp.* (Cruz *et al.*, 2009). Otros hallazgos de tortugas terrestres han ocurrido en el estado de Aguascalientes donde se reportó la presencia de una tortuga asignada a *Geochelone sp.* (Mooser, 1980), este género actualmente denominado como *Hesperotestudo* (Meylan y Sterrer, 2000), cuenta con otro registro en el estado de Sonora (White *et al.*, 2010).

2.3 Tortugas y cambios en su distribución

Durante el Pleistoceno muchas de las tortugas terrestres experimentaron cambios en su distribución respecto al período actual e incluso algunas como *Hesperotestudo* y *Gopherus donlaloii* ahora se encuentran extintas. El género *Rhinoclemmys* se distribuye actualmente en los estados de Veracruz, Tabasco, Yucatán en la costa del Golfo de México y en Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima,

Oaxaca y Chiapas en las costas del Océano Pacífico (Legler y Vogt, 2013); sin embargo, se han hallado fósiles en el centro del país, concretamente en el estado de Puebla, lo que sugiere que el hábitat de la zona tenía condiciones subtropicales o tropicales (Tovar *et al.*, 2007). Actualmente, las especies de *Gopherus* presentes en el territorio se distribuyen en el norte del país; *Gopherus morafkai* (antes *G. agassizi*) se encuentra en el estado de Sonora, *Gopherus evgoodei* (antes *G. agassizi*) en el estado de Sinaloa (Edwards *et al.*, 2016), *Gopherus berlandieri* se distribuye en los estados de Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas y San Luis Potosí y *Gopherus flavomarginatus* se encuentra exclusivamente el Bolsón de Mapimí, ubicado entre los estados de Chihuahua, Coahuila y Durango (Legler y Vogt, 2013). Sin embargo, los fósiles hallados en el Pleistoceno en los estados de Aguascalientes (Mooser, 1972, 1980), Puebla (Flannery, 1967), (Tovar *et al.*, 2007) y Oaxaca (Cruz *et al.*, 2009), sugieren que este género tuvo una distribución más amplia en el pasado, lo cual implicaría que durante el Pleistoceno existieron condiciones ideales a lo largo del territorio que permitieron la expansión de estas tortugas.

3. Objetivo

Analizar las tortugas fósiles de cinco localidades de Hidalgo y Puebla para conocer su paleodistribución e inferir el paleoclima de las localidades por medio de la tolerancia climática de los taxa identificados.

4. Objetivos particulares

Identificar al nivel más específico posible los restos de tortugas fósiles de cinco localidades de Hidalgo y Puebla, mediante un estudio de anatomía comparada, para conocer la diversidad de Testudines que habitó la región centro de México.

Reconstruir la paleodistribución en el Pleistoceno tardío de los taxa encontrados en los sitios fósiles y actuales para comparar la distribución de los taxa fósiles y sus representantes actuales.

Reconstruir el paleoclima de las localidades estudiadas, utilizando el método del Intervalo Ecogeográfico Mutuo de los taxa fósiles encontrados.

5. Área de estudio

El material de tortugas fósiles del Pleistoceno tardío proviene de las localidades Barranca del Berrendo y San Gabriel Azteca en el estado de Hidalgo y Cuautinchán, Valsequillo y Las Tazas en el estado de Puebla, al este de la Faja Volcánica Transmexicana en el centro de México (Figura 1).

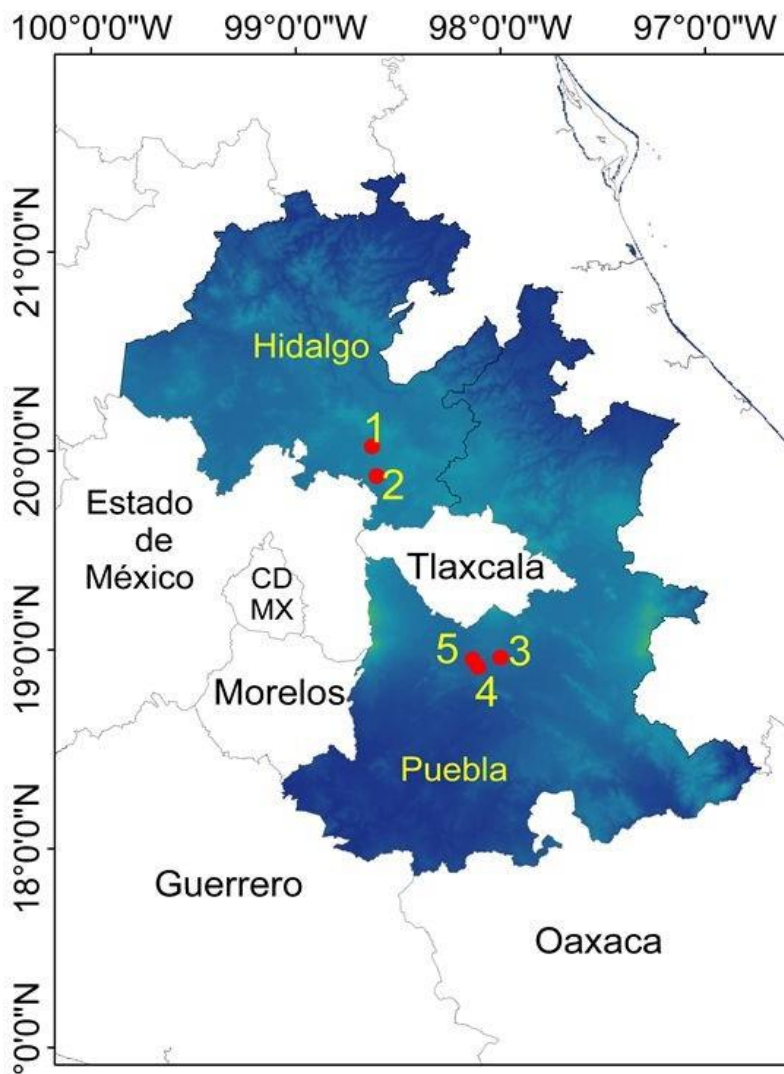


Figura 1.- Mapa con las localidades pleistocénicas donde se recuperaron fósiles de tortugas provenientes de los estados de Hidalgo y Puebla. 1. Barranca del Berrendo, 2. San Gabriel Azteca, 3. Cuautinchán, 4. Valsequillo y 5. Las Tazas, Valsequillo.

5.1 Barranca del Berrendo, Epazoyucan, Hidalgo.

El sitio paleontológico Barranca del Berrendo se encuentra a 11 kilómetros al sureste de la ciudad de Pachuca ($20^{\circ} 01'20.7''$ N y $98^{\circ} 37' 37.9''$ O) a una elevación de 2300 msnm (Bravo-Cuevas *et al.*, 2013). El área posee un intervalo de temperatura media anual de 10 a 16° C y un intervalo de precipitación anual de 400-900 mm. Los climas que se pueden encontrar en la región son semiseco templado (81%), templado subhúmedo con lluvias en verano y semifrío subhúmedo con lluvias en verano. Los sedimentos que incluyen la capa fosilífera consisten en arcilla, limo y arenas moderadamente consolidadas, incluyendo escasos lentes de conglomerado, en un depósito fluvial (Bravo-Cuevas *et al.*, 2013; Figura 2). En este sitio se han recuperado fósiles pertenecientes a megafauna. Bravo-Cuevas *et al.* (2013) identificaron el material craneal y dental de las especies de berrendos *Capromeryx minor* y *Stockoceros conklingi*, con lo que se infirió la existencia de praderas abiertas con arbustos y árboles. La presencia de fósiles del género *Bison*, indican que el sitio pertenece al período Rancholabreano (Bell *et al.*, 2004).

5.2 San Gabriel Azteca, Zempoala, Hidalgo.

El sitio se encuentra localizado en el estado de Hidalgo, al sur de la ciudad de Pachuca de Soto ($19^{\circ}52' 25.9''$ N y $98^{\circ}36'15.2''$ O) a 2556 msnm (Bravo-Cuevas *et al.*, 2017). Posee un intervalo de temperatura promedio anual que va de 10 a 16° C y un intervalo de precipitación anual de 400-700 mm. Los climas que se encuentran en el sitio fósil son semiseco templado, templado subhúmedo con

lluvias en verano y semifrío subhúmedo con lluvias en verano (INEGI, 2009a). Los sedimentos en esta región son depósitos aluviales cuaternarios que consisten en arcilla, limo, arena fina y conglomerado, depositados en un medio fluvial (Bravo-Cuevas *et al.*, 2017; Figura 2). La zona presenta numerosos conos basálticos, se presenta la formación Tarango que está bordeada de flujos basálticos con la cabecera cerca de la parte norte del Tajo de Nochistongo en Ixmiquilpan. Estos basaltos se pueden asignar a una edad pleistocénica, porque la forma construccional de los conos de ceniza indica que la edad no puede ser mayor (Segerstrom, 1962). La estratigrafía más cercana al sitio fósil se encuentra en la localidad paleontológica “El barrio” en el Municipio de San Agustín Tlaxiaca, a 20 kilómetros de distancia (Figura 2). En este sitio han sido recuperados fósiles de armadillos gigantes (*Glyptotherium* sp.), caballos (*Equus* sp.), camellos (*Camelops* sp.), bisontes (*Bison* sp.) y mamuts (*Mammuthus* sp.). También existen registros de coprolitos fósiles, pertenecientes a cánidos de tamaño mediano, probablemente zorros o lobos (Bravo-Cuevas *et al.*, 2017).

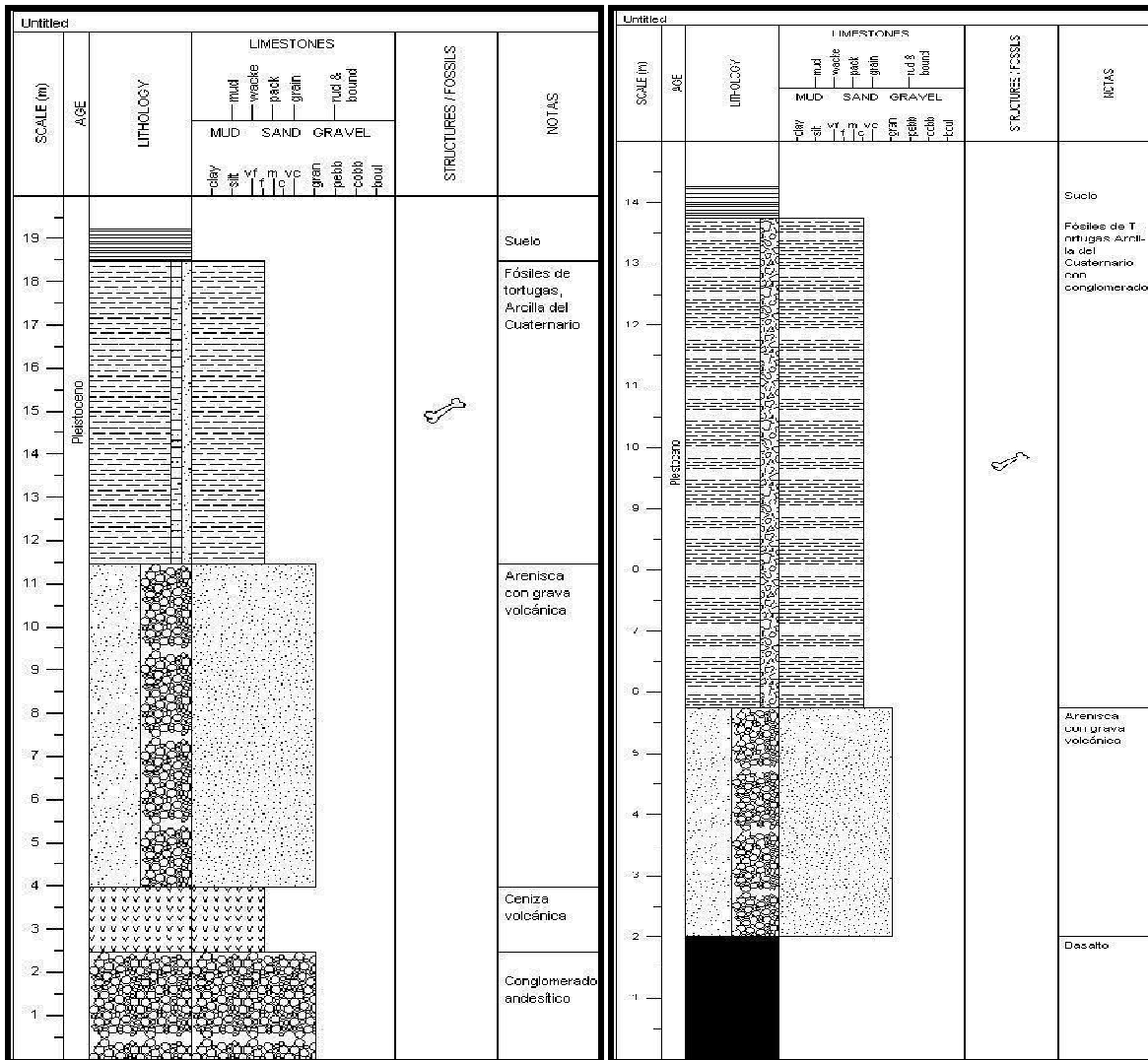


Figura 2. Estratigrafía de Epazoyucan (izquierda) y San Gabriel Azteca (derecha) (Modificado de Bravo-Cuevas *et al.*, 2013).

5.3 Barranca Xocoa, Cuautinchán, Puebla.

El sitio fósil Barranca Xocoa se encuentra ubicado al oriente del estado de Puebla (18° 57' 39.7" N y 97° 59' 55.2" O) a los 2560 msnm. La temperatura en la región se encuentra entre los 14 y 18 °C con un rango de precipitación de 700-900 mm.

El clima de la región es templado subhúmedo con lluvias en verano (INEGI, 2009b). La geología de la zona pertenece al Cuaternario, en el sitio se encuentran rocas sedimentarias tales como arenisca, caliza, conglomerado y caliche; existen suelos aluviales de tipo lahar y basalto (Contreras-López, 2015). La secuencia estratigráfica del sitio “Las Cruces” cercano a la localidad indican, sedimentos de arenisca de grano medio y toba andesítica (Carbot-Chanona *et al.*, 2017; Figura 3). En esta región se han reportado mamíferos pertenecientes a la megafauna. Contreras-López (2015) identificó y describió un total de once fósiles, que fueron asignados a dos órdenes, Artiodactyla y Proboscidea, dos familias, Camelidae y Elephantidae, dos géneros *Camelops* y *Mammuthus* y una especie *Mammuthus columbi*. Carbot-Chanona *et al.* (2017) describieron dos ejemplares de proboscídeos identificados como *M. columbi*, el análisis de ángulos de mesodesgaste mostró que estos animales eran estrictamente pacedores, lo que permite inferir que esta zona tenía áreas abiertas con gran abundancia de pastos.

5.4 Valsequillo, Puebla.

Esta zona se localiza al sur de la ciudad de Puebla (18° 54' 45.29" N, 98° 6' 30.34) a 2040 msnm (Cruz-Muñoz, 2006). La temperatura en la región varía en el rango de los 10 y 16 °C con un rango de precipitación de 400-900 mm. El clima de la región es templado subhúmedo con lluvias en verano (INEGI, 2009c). La estratigrafía de Valsequillo pertenece al Neógeno y al Cuaternario, en los alrededores se pueden encontrar depósitos fluviales, lacustres y volcánicos (González y Huddart, 2008). Hay presencia de dos tipos de rocas: ígneas y sedimentarias. Las rocas ígneas incluyen tobas intermedias y ácidas, andesitas, basalto y otros volcanoclásticos; mientras que en las sedimentarias hay presencia de caliza, arenisca-conglomerado, conglomerado y limolita-arenisca (Contreras-López, 2015; Figura 3). Los estudios paleontológicos en esta zona se concentran en la megafauna, se ha reportado la presencia de xenartros como

armadillos, gliptodontes y perezosos (Guenther, 1973), carnívoros como dientes de sable (Kurten, 1967), coyotes (Kurten, 1967), lobos y osos (Guenther, 1973), perisodáctilos como caballos (Pichardo, 1997) y tapires (Guenther, 1973), artiodáctilos como pecaríes, camélidos, berrendos (Guenther, 1973) y bisontes (Pichardo, 1999) y proboscídeos como gonfoterios, mastodontes (Pichardo, 1997) y mamuts (Guenther, 1973). Se tiene registro de dos especies de camélidos *Hemiauchenia macrocephala* y *Camelops hesternus*, siendo Valsequillo uno de los pocos sitios donde ambas especies han sido reportadas (Bravo-Cuevas *et al.*, 2016).

En esta localidad se han realizado estudios de reconstrucción paleoambiental utilizando vertebrados. Pérez-Crespo *et al.* (2014) usando la relación isotópica de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ del esmalte y la osteodentina de carpinchos, caballos, gonfoterios, mamuts y perezosos terrestres, infirieron la dieta y el ambiente en el que vivían estos herbívoros, que posiblemente se componía de espacios abiertos con poca cobertura arbórea. También se han realizado reconstrucciones paleoambientales utilizando microvertebrados fósiles. Cruz-Muñoz *et al.* (2009) identificaron restos de roedores y lagomorfos, entre los que se encontraban el perro de la pradera mexicana (*Cynomys mexicanus*) y el conejo de los volcanes o teporingo (*Romerolagus diazi*), lo que infirió la existencia de praderas y bosques de pino, hábitats respectivos de cada especie, aunque posiblemente los hallazgos de estas especies en el mismo nivel estratigráfico pueden deberse al transporte de sedimentos. En esta región se han encontrado impresiones en ceniza volcánica de huellas humanas, con una antigüedad estimada de 40000 años AP (antes del Presente), lo que sugiere una ocupación más temprana para el centro de México (González *et al.*, 2006), así como evidencia de interacción entre humanos y megafauna (Armenta-Camacho, 1978).

5.5 Las Tazas, Valsequillo, Puebla.

Esta localidad al interior de Valsequillo (18°57'06.3" N, 98°08'08.9" O), se propone como un nuevo sitio fósil. Los sedimentos consisten principalmente en limo, arcilla y conglomerado (Figura 3). En este sitio se están realizando estudios megafaunísticos y palinológicos y está datado como perteneciente al Rancholabreano por la presencia de *Bison antiquus* (Tomas-Mosso *et al.*, 2019).

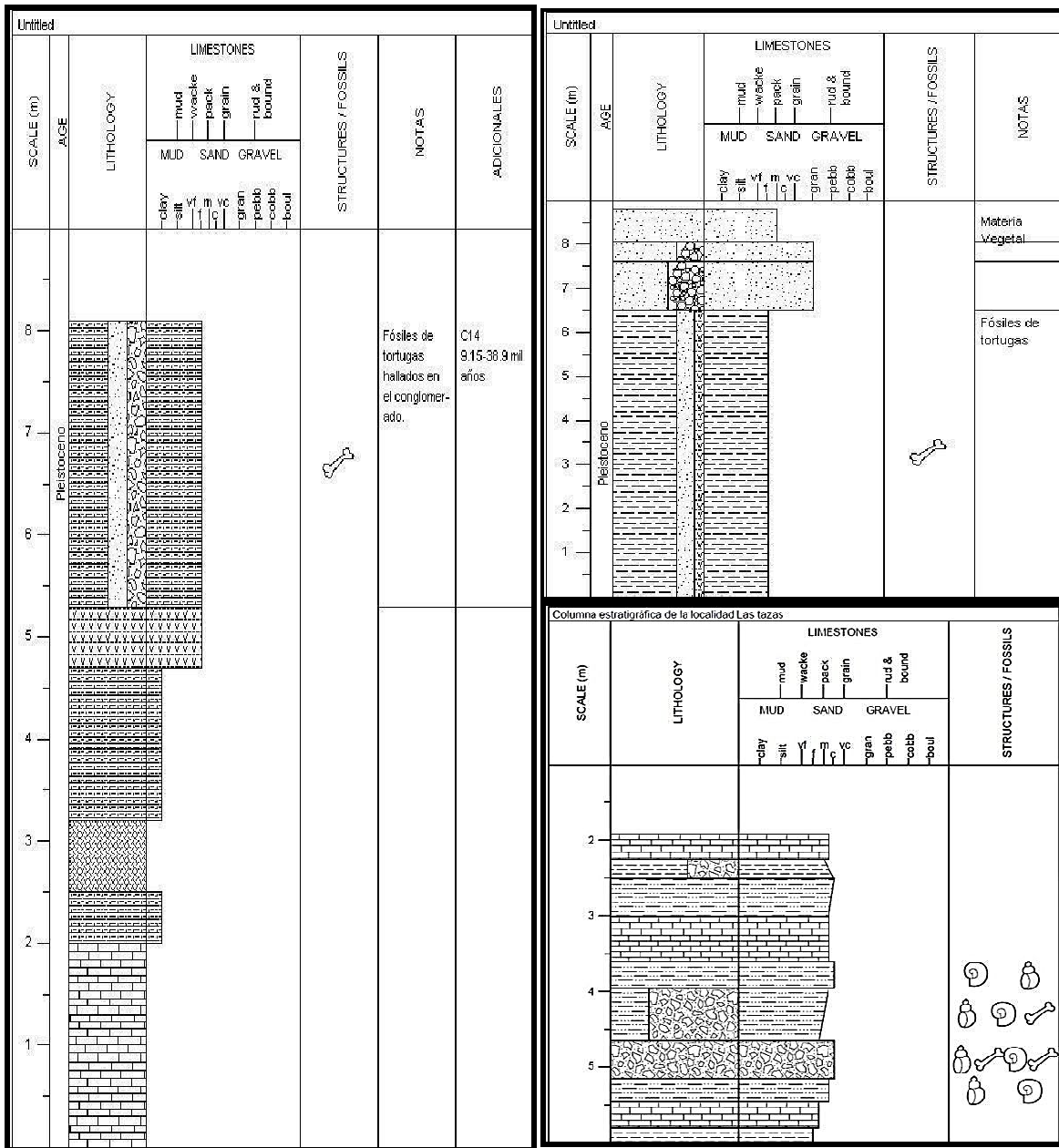


Figura 3. Estratigrafía de Valsequillo (izquierda), Cautinchán (superior derecha) y Las Tazas (inferior derecha) modificado de González *et al.* (2005), Carbot-Chanona *et al.*, (2017) y Tomas-Mosso *et al.*, (2019) respectivamente.

En todas las localidades de estudio se ha reportado la presencia del género *Bison*, por lo que se asignan como pertenecientes al período Rancholabreano (Tabla 1), aunque no se cuenta con un fechamiento exacto.

Era	Época	Edad	Localidades				
			Hidalgo		Puebla		
Cuaternario	Holoceno						
	Pleistoceno	Rancholabreano	Barranca del berrendo	San Gabriel Azteca	Barranca Xocoa	Valsequillo	Las Tazas
		Irvingtoniano					
Neógeno	Plioceno						
	Mioceno						

Tabla 1.-Temporalidad de las áreas de estudio de los estados de Hidalgo y Puebla.

6. Material y métodos

6.1 Revisión e identificación del material fósil

Se revisaron un total de 20 fósiles de los cuales siete piezas provienen de la Colección del Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma de Hidalgo (UAHMP), dos de la Colección Paleontológica de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAPAL) y otras once provenientes del Instituto Nacional de Antropología e Historia, Centro Regional Puebla (CRINAHP). Se respetaron todas las claves de colección de los fósiles y su marca correspondiente en la pieza. El material fue identificado utilizando material osteológico de tortugas actuales, procedentes del Laboratorio de Paleontología de la BUAP (BUAPALO),

literatura especializada (Auffenberg, 1976; Moodie y Van Devender, 1979; Reynoso y Montellano-Ballesteros, 2004; Cadena *et al.*, 2007; Legler y Vogt, 2013) y colecciones científicas en línea del Instituto de Geología de la UNAM (IGM; datosabiertos.unam.mx).

6.2 Análisis paleogeográfico

Para el análisis paleobiogeográfico se obtuvieron los registros fósiles de los géneros *Gopherus* y *Hesperotestudo* del Pleistoceno de Norteamérica provenientes de bases electrónicas, tales como fossilworks (fossilworks.org), The Paleobiology Database (paleobiodb.org), así como de la literatura especializada (e.g. Reynoso y Montellano-Ballesteros, 2004; Chávez-Galván *et al.*, 2013) y los registros de este estudio, comparando la distribución del pasado con la del presente en los programas *ArcGis* (ESRI, 2014) y *Qgis* (Qgis,2014).

6.3 Análisis paleoclimático

Se infirieron las condiciones climáticas necesarias en el pasado, para la presencia en simpatria de *Gopherus berlandieri* y *Kinosternon flavescens*, en los sitios pleistocénicos de Hidalgo y Puebla. Para ello se realizó el modelo de nicho ecológico actual de ambas especies, utilizando los registros de presencia actuales obtenidos de la Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO, conabio.gob.mx), Integrated Digitized Biocollections (iDiGBiO, www.idigbio.org) y Global Biodiversity Information Facility (GBIF, www.gbif.org) y las variables climáticas de BIOCLIM (www.worldclim.org, Hijmans *et al.*, 2005; Fick y Hijmans, 2017).

6.4 Modelo de nicho ecológico

Los datos extraídos de las bases de datos fueron depurados dejando únicamente el género y el nombre científico de la especie, en los casos que fuera requerido y

las coordenadas respectivas, eliminando los datos duplicados. Todos los datos recopilados se trabajaron en *Arcgis* para eliminar aquellos puntos que se salían fuera del área de distribución conocida (Legler y Vogt, 2013; Edwards *et al.*, 2016) o sobre el océano. Los puntos únicos de presencia fueron trabajados para quitar duplicados y aquellos que no estaban separados por un 1 kilómetro de distancia.

6.5 Modelo de distribución potencial

El modelo de distribución potencial fue realizado en el programa Maxent (Phillips, 2006). Estos modelos se utilizaron para las distribuciones del género *Gopherus* y las especies *Gopherus berlandieri* y *Kinosternon flavescens*. En la consola del programa se cargaron las bases de datos con la información de coordenadas en un archivo .csv (delimitado por comas) para su lectura en el programa, adicionalmente se cargaron las capas climáticas procedentes de Worldclim (Fick y Hijmans, 2017), las cuales fueron recortadas para Norteamérica. El modelo fue programado con el *Random test percentage* del 30 % del total de los puntos, se realizaron cinco réplicas y se utilizó el *Bootstrap Test sample file* para analizar las réplicas. De las réplicas arrojadas, se seleccionó el modelo donde el área bajo la curva (AUC) fuera más cercano a 1. Para reclasificar el modelo se utilizó el valor de 10 *percentile training presence* (Cruz *et al.*, 2016) y se le asignaron los valores de 0 para el área sin la presencia de cada especie y 1 para el área con las condiciones climáticas óptimas para la presencia potencial de cada una de las especies.

6.6 Reconstrucción paleoclimática

Se utilizó el Método del Intervalo Ecogeográfico Mútuo para reconstruir el clima de Valsequillo durante el Pleistoceno. Este método consiste en calcular las condiciones paleoclimáticas potenciales al identificar la región geográfica donde

viven actualmente las especies en la localidad o en un nivel estratigráfico (Blain *et al.*, 2008). Se asume que las áreas superpuestas de la distribución actual de cada taxón que ocurren en la localidad contienen las condiciones climáticas que estuvieron presentes en el pasado (Cruz *et al.*, 2016).

Se añadieron los archivos raster de los modelos seleccionados para *G. berlandieri* y *K. flavescens*, estos archivos fueron cargados en el programa *Arcgis* donde se reclasificaron los valores del *10 percentile training presence* obtenidos en *Maxent* en dos intervalos: 0-0.571 y 0.571-1 para *G. berlandieri* y 0-0.500 y 0.500-1 para *K. flavescens*. Ambos archivos fueron guardados en una nueva carpeta y exportados nuevamente al programa *Arcgis*, donde fueron convertidos a archivos de tipo polígono utilizando la herramienta *Raster to polygon*, ambos archivos se guardaron en una carpeta nueva. Debido a que *G. berlandieri* y *K. flavescens* se encontraron en simpatria en el área de la cuenca de Valsequillo, los archivos de polígono de ambas especies se cargaron en un nuevo mapa en *Arcgis*, en este mapa se proyectó la distribución actual de ambas especies que actualmente comparten distribución en el norte del país. Los polígonos de ambas especies se marcaron con diferentes colores, amarillo para *K. flavescens* y rojo para *G. berlandieri*. Utilizando la herramienta *Intersección*, se delimitó al área de solapamiento de distribución de ambas especies, esta área se exportó a un nuevo archivo de polígono y fue marcada con color negro sobre el área de distribución de ambas tortugas (Figura 5).

Una vez que se obtuvo el área de solapamiento se procedió a obtener las variables climáticas de la zona, con la herramienta *Extract by mask* se obtuvieron los datos climáticos. Para ser analizados, se extrajo la tabla de atributos arrojada por el programa, los datos obtenidos fueron convertidos al formato .txt. Este archivo fue abierto en el programa Excel donde los datos fueron ordenados y depurados hasta dejar únicamente las variables de precipitación y temperatura,

cuando solo se tuvieron los datos climáticos. El archivo fue guardado en formato .txt para ser abierto en el programa estadístico *R* (Rstudio team, 2015). Se realizó el script para relacionar el número de píxeles de la distribución con las variables climáticas del área y así obtener la media y desviación estándar de la temperatura promedio y precipitación anuales de la zona de solapamiento de ambas especies.

6.7 Distribución de los géneros *Gopherus* y *Hesperotestudo* para el Pleistoceno tardío

El modelo obtenido en el programa *Maxent* para la distribución del género *Gopherus* se cargó en un nuevo mapa en *Arcgis*, donde se proyectó el modelo de distribución potencial. En este nuevo mapa se añadió una base de datos con las coordenadas de los fósiles de las tortugas de los géneros *Gopherus* y *Herperotestudo*. Esta nueva base se elaboró en un libro de Excel que fue guardado en un archivo de .csv para su lectura en *Arcgis*. Con la herramienta *Add* se añadió el archivo .csv, para que las coordenadas pudieran ser proyectadas en el mapa y, para ello, se utilizó la herramienta *Conversion tools* donde el archivo se convirtió a archivo *Layer*, el sistema de coordenadas se configuró en WGS84. Los puntos en el mapa fueron categorizados con el nombre de las especies y marcados con un símbolo distintivo.

7. Resultados

Se identificaron 20 restos de tortugas fósiles, pertenecientes a dos familias, tres géneros y dos especies.

7.1 Paleontología sistemática

Reptilia Laurenti, 1768

Testudines Batsch, 1788

Kinosternidae Baur, 1893

Kinosternon Spix, 1824

Kinosternon flavescens Agassiz, 1857

Edad: Pleistoceno.

Localidad: Valsequillo, Puebla.

Material: Quinta placa costal izquierda (CRINAHP 1410).

Descripción del fósil

Se cuenta con la quinta placa costal completa, tiene forma rectangular y forma una curva en la parte media. En la parte ventral la superficie es lisa. En la parte dorsal es posible apreciar un patrón de ornamentación vermiforme. Hacia la parte posterior se puede apreciar la impresión del noveno escudo marginal que es más alto que el octavo escudo marginal (Figura 4).



Figura 4.- Fósil CRINAHP 1410. Quinta placa costal izquierda de *K. flavescens* en vista dorsal (arriba) y en vista ventral (abajo).

Asignación taxonómica

El patrón de ornamentación vermiforme es característico de la familia Kinosternidae (Cadena *et al.*, 2007), pudiendo asignar el fósil a esta familia.

Dentro de esta familia el género *Staurotypus* presenta engrosamientos en la parte dorsal formando quillas (BUAPALO 380), en el fósil no se aprecia ningún tipo de engrosamiento, por lo que se descarta que el material pertenezca a este género. En el género *Claudius* las placas costales presentan un ensanchamiento hacia la parte distal y una proyección que las une a las placas periféricas (BUAPALO 379), características que no se observan en el fósil descartando al género *Claudius*. Se asigna al género *Kinosternon*, porque las placas costales mantienen una forma rectangular uniforme, como en la placa fósil, además no presentan ningún tipo de ensanchamiento o contracción como en los otros géneros de esta familia. Dentro de las tortugas del género *Kinosternon*, la especie *Kinosternon flavescens* es la única que presenta el noveno escudo marginal sobrepasa la altura del octavo (Legler y Vogt, 2013), en el fósil es posible apreciar dicha marca del escudo en la placa costal, por lo que el material es asignado a *K. flavescens* (Figura 5).



Figura 5.- Placa costal de *K. flavescens* (CRINAHP 1410) comparado con un caparazón completo *K. scorpioides* (BUAPALO 315) se puede observar que el

noveno escudo marginal de *K. scorpioides* no alcanza la altura de la marca del noveno marginal del fósil, característica única de *K. flavescens*.

Registro fósil

Actualmente, *K. flavescens* se distribuye en la parte centro y sureste de Estados Unidos, en Nebraska, Kansas, Oklahoma, Texas y Arizona. En México se distribuye en los estados de Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas y Veracruz (Legler y Vogt, 2013). Los fósiles más antiguos de esta especie se han reportado desde el Plioceno en Estados Unidos (Rogers, 1976, Holman y Schloeder, 1991), donde también existen reportes para el Pleistoceno (Holman y Winkler, 1987). En México esta especie cuenta con un solo reporte, registrado para el Pleistoceno tardío (Van Devender *et al.*, 1985).

Kinosternon Spix, 1824

Kinosternon sp.

Edad: Pleistoceno

Localidad: Las Tazas, Valsequillo, Puebla

Material: Séptima placa neural (BUAPAL)

Descripción del fósil

El fósil está completo. La pieza tiene forma rectangular en la parte anterior que forma gradualmente un triángulo hacia la parte posterior. En la parte ventral la superficie es lisa y se pueden apreciar vestigios de las vértebras. En vista dorsal, se aprecia una hendidura vertical en la parte triangular. En la parte posterior se aprecia la marca del tercer escudo central. Se aprecia ornamentación vermiforme (Figura 6).



Figura 6.- Séptima placa neural de *Kinosternon* en vista dorsal (izquierda) y en vista ventral (derecha).

Asignación taxonómica

La placa neural (BUAPAL) se asigna como perteneciente a la familia Kinosternidae, debido a que se encuentra recubierta por ornamentación vermiforme, característica diagnóstica de esta familia (Cadena *et al.*, 2007). El fósil no presenta el engrosamiento longitudinal en forma de quillas característico del género *Staurotypus* (BUAPALO 380), por lo que este género se descarta. La línea presente en el fósil atraviesa de manera vertical la base de la pieza, formando una hendidura, en el género *Claudius*, las placas nucales no presentan hendiduras siendo totalmente planas (BUAPALO 379), con lo que este género se descarta. En el género *Kinosternon* la quinta placa nugal es rectangular en la parte anterior y

forma un triángulo en la parte posterior (BUAPALO 315), características que corresponden a lo reportado en el fósil, por lo que la pieza se asigna a este género (Figura 7)



Figura 7.- Placa neural de *Kinosternon* (BUAPAL) fósil (parte inferior derecha) comparada con las placas neurales de *Staurotypus* (BUAPALO 380) (parte superior izquierda), *Claudius* (BUAPALO 379) (parte superior derecha) y

Kinosternon (BUAPALO 267) (parte inferior izquierda). Al comparar entre los tres géneros se puede apreciar que el fósil es afín a *Kinosternon*.

Edad: Pleistoceno

Localidad: Valsequillo, Puebla

Material: Segunda placa costal derecha (CRINAHP 1402)

Descripción del fósil

La pieza fósil está completa. Tiene forma rectangular que se va ensanchando hacia la parte proximal donde forma un triángulo. En la parte ventral la superficie es lisa. En la parte dorsal es posible distinguir las marcas del primer escudo central y el primer y segundo escudos laterales. Se aprecia ornamentación vermiforme (Figura 8).



Figura 8.- Segunda placa costal derecha en vista dorsal (izquierda) y en vista ventral (derecha).

Asignación taxonómica

La segunda placa costal derecha (CRINAHP 1402) está cubierta con ornamentación vermiforme, carácter diagnóstico de la familia Kinosternidae (Cadena *et al.*, 2007) por lo que se asigna a esta familia. En el género *Staurotypus*

las placas costales forman una punta pronunciada hacia la parte distal (BUAPALO 380), el fósil tiene forma rectangular uniforme en toda su longitud, por lo que este género se descarta. En *Claudius* las placas costales se estrechan gradualmente hacia la parte distal (BUAPALO 379), el fósil se ensancha hacia la parte distal, contrariamente a lo visto en *Claudius*, lo que descarta a este género. En *Kinosternon* las placas tienen forma rectangular uniforme y se ensanchan hacia la parte proximal, como lo visto en el fósil, con lo que el material se asigna a este género (Figura 9).



Figura 9.- Segunda placa costal derecha de *Kinosternon* fósil (parte inferior derecha) comparada con las de *Claudius* (BUAPALO 379, parte superior izquierda), *Staurotypus* (BUAPALO 380, parte superior derecha) y *Kinosternon* (BUAPALO 267, parte inferior izquierda).

Edad: Pleistoceno

Localidad: Barranca Xocoa, Cuautinchán, Puebla

Material: Quinta placa costal izquierda (UAHMP 4003)

Descripción del fósil

La costal corresponde al lado izquierdo y presenta una curvatura en toda su longitud. La superficie dorsal presenta un patrón de ornamentación vermiforme. En la parte superior se cuenta con la impresión del tercer y cuarto escudos centrales y del tercer escudo lateral. En vista ventral la superficie es lisa (Figura 10).



Figura 10.- Quinta placa costal izquierda de *Kinosternon* en vista ventral (izquierda) y en vista dorsal (derecha)

Asignación taxonómica

La quinta placa costal (UAHMP 4003) presenta ornamentación vermiforme carácter diagnóstico de la familia Kinosternidae (Cadena *et al.*, 2007) por lo que se asigna a esta familia. En el género *Claudius*, las placas costales se estrechan hacia la parte distal donde se unen a las placas periféricas (BUAPALO 379), en el fósil no se observa dicho estrechamiento por lo que este género se descarta. En el género *Staurotypus* se presentan una serie de engrosamientos longitudinales a lo largo del caparazón que forman quillas (BUAPALO 380), en el fósil no se aprecia ningún tipo de engrosamiento por lo que el material se descarta como perteneciente a este género. En el género *Kinosternon*, las placas costales tienen

forma rectangular y conserva la misma longitud en toda la pieza (BUAPALO 320), el fósil tiene forma rectangular constante semejante a las *Kinosternon* actuales, por lo que se asigna a este género. Al no contar con ninguna que permitiera una identificación más precisa, el material fue identificado hasta género (Figura 11).

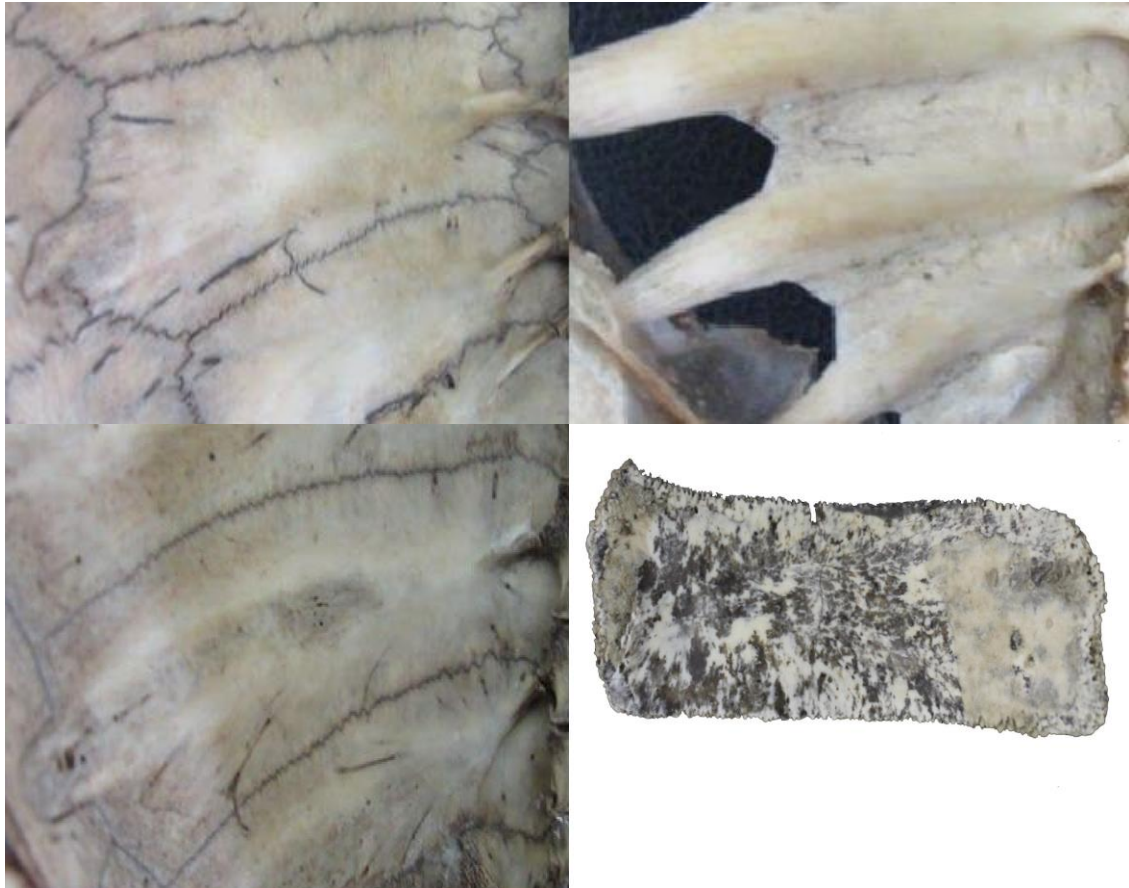


Figura 11.- Placa costal fósil (parte inferior derecha) comparada con *Claudius* (parte superior izquierda), *Staurotypus* (parte superior derecha) y *Kinosternon* (parte inferior izquierda). La semejanza en morfología asigna dicha pieza a *Kinosternon*.

Edad: Pleistoceno

Localidad: Valsequillo, Puebla

Material: Primera placa periférica derecha (CRINAHP 1411)

Descripción del fósil

El fósil está fragmentado y presenta una forma casi rectangular con ornamentación vermiforme. La pieza es gruesa y presenta un ligero adelgazamiento hacia la parte distal. En la parte ventral presenta un borde que cruza dorsoventralmente. En la parte dorsal presenta las impresiones en forma de tridente de los escudos precentral, primer central y primer marginal (Figura 12).



Figura 12.- Primera placa periférica derecha de *Kinosternon* en vista dorsal (izquierda) y en vista ventral (derecha).

Asignación taxonómica

La primera placa periférica (CRINHP 1411) presenta ornamentación vermiforme, característica diagnóstica de la familia Kinosternidae (Cadena *et al.*, 2007), por lo que se asigna a esta familia. En el género *Claudius* las placas periféricas no presentan engrosamientos como los vistos en el fósil y tampoco presentan las marcas de los escudos precentral, primer central y primer marginal en forma de tridente (BUAPALO 379), lo que descarta a este género. En el género *Staurotypus* la primera placa periférica presenta las marcas de los escudos precentral, primer central y primer marginal en forma de “T” invertida y muestra el engrosamiento longitudinal en forma de quilla (BUAPALO 380), las placas tampoco tienen el grosor del fósil, lo cual descarta este género. En el género *Kinosternon* la primera placa periférica muestra un grosor semejante al del fósil, además de que es posible apreciar las marcas de los escudos precentral, primer central y primer marginal en forma de tridente (BUAPALO 315) como lo reportado en el fósil, por lo que se asigna a este género. Debido a que muchas especies del género *Kinosternon* presentan este patrón en las marcas de los escudos, el material solo fue referido hasta nivel de género (Figura 13).

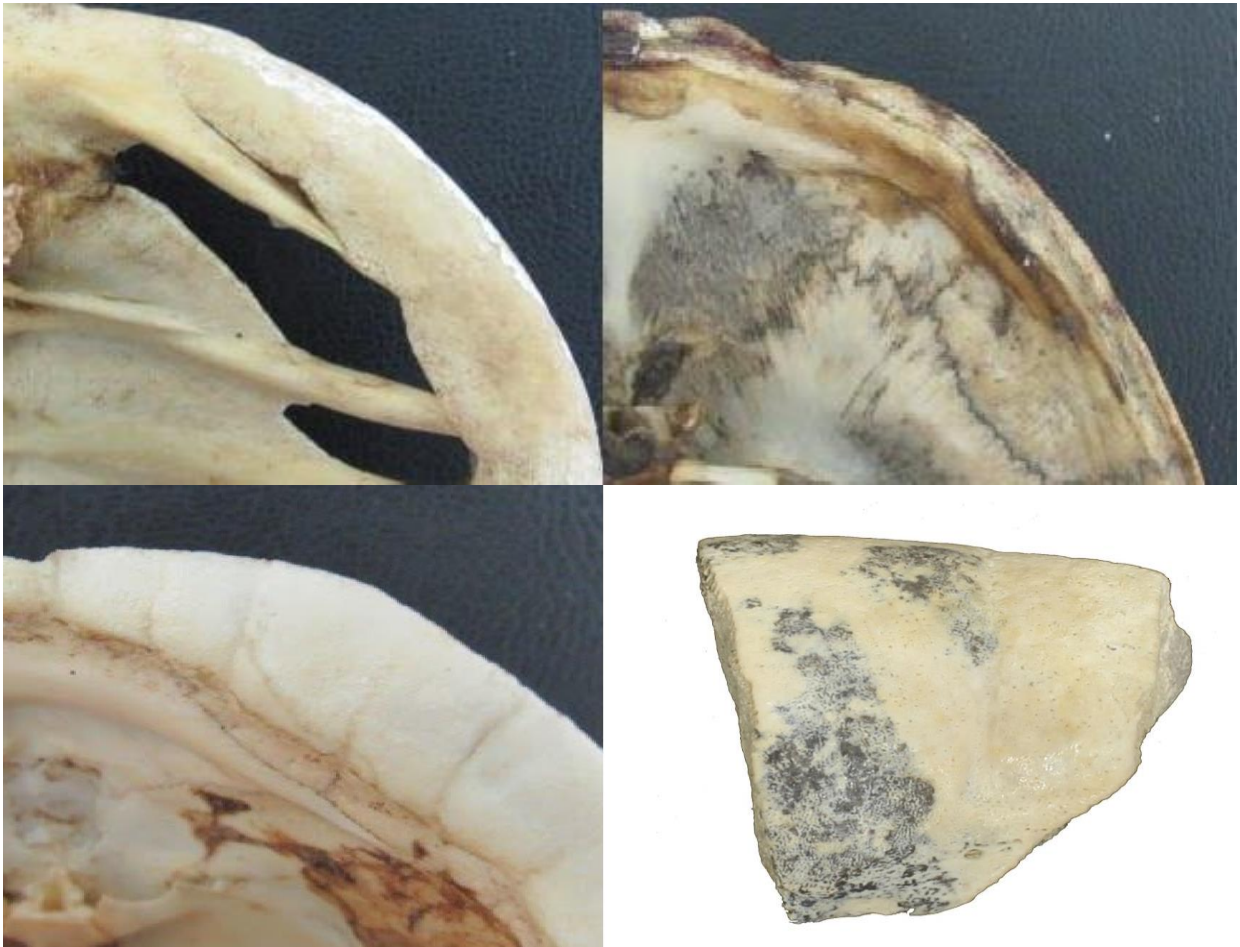


Figura 13.- Primera placa periférica fósil comparada con *Staurotypus* (parte superior izquierda), *Claudius* (parte superior derecha) y *Kinosternon* (parte inferior izquierda). Al comparar entre estos géneros se puede observar que tanto las placas periféricas de *Staurotypus* y *Claudius* no tienen el grosor visto tanto en el fósil como en *Kinosternon*, por lo que se asigna a este último.

Edad: Pleistoceno

Localidad: Las Tazas, Valsequillo, Puebla

Material: Segunda placa periférica izquierda (BUAPAL)

Descripción del fósil

La placa se encuentra completa y es posible apreciar un fragmento de la tercera placa periférica. La pieza tiene forma rectangular. En la parte ventral la pieza está engrosada y se va adelgazando hacia la parte distal, en esta sección se presenta una ligera curvatura donde la superficie es lisa. En vista dorsal, el borde distal es curvo. En la superficie de la pieza se aprecian las impresiones del segundo y tercer escudos marginales. También se aprecia el patrón de ornamentación vermiforme (Figura 14).



Figura 14.- Segunda placa periférica izquierda de *Kinosternon* en vista ventral (izquierda) y en vista dorsal (derecha).

Asignación taxonómica

La segunda placa periférica (BUAPAL) se asigna a la familia Kinosternidae, debido a que es posible apreciar ornamentación vermiforme, carácter diagnóstico de esta familia (Cadena *et al.*, 2007). En el género *Staurotypus*, las placas periféricas presentan una línea que las divide por el medio (BUAPALO 380), además no alcanzan el engrosamiento visto en el fósil, lo que descarta a este género. En *Claudius* las placas periféricas poseen forma rectangular semejante a la encontrada en el fósil; sin embargo, podemos descartar a este género porque a diferencia de lo visto en el fósil, las placas periféricas de *Claudius* no presentan la curvatura pronunciada en la parte dorsal de la placa ni tampoco alcanzan el grosor visto en el fósil (BUAPALO 379). El material se asigna a *Kinosternon* porque las placas periféricas en este género tienen una curvatura en la parte ventral y poseen un grosor similar al visto en el fósil (BUAPALO 320) (Figura 15).

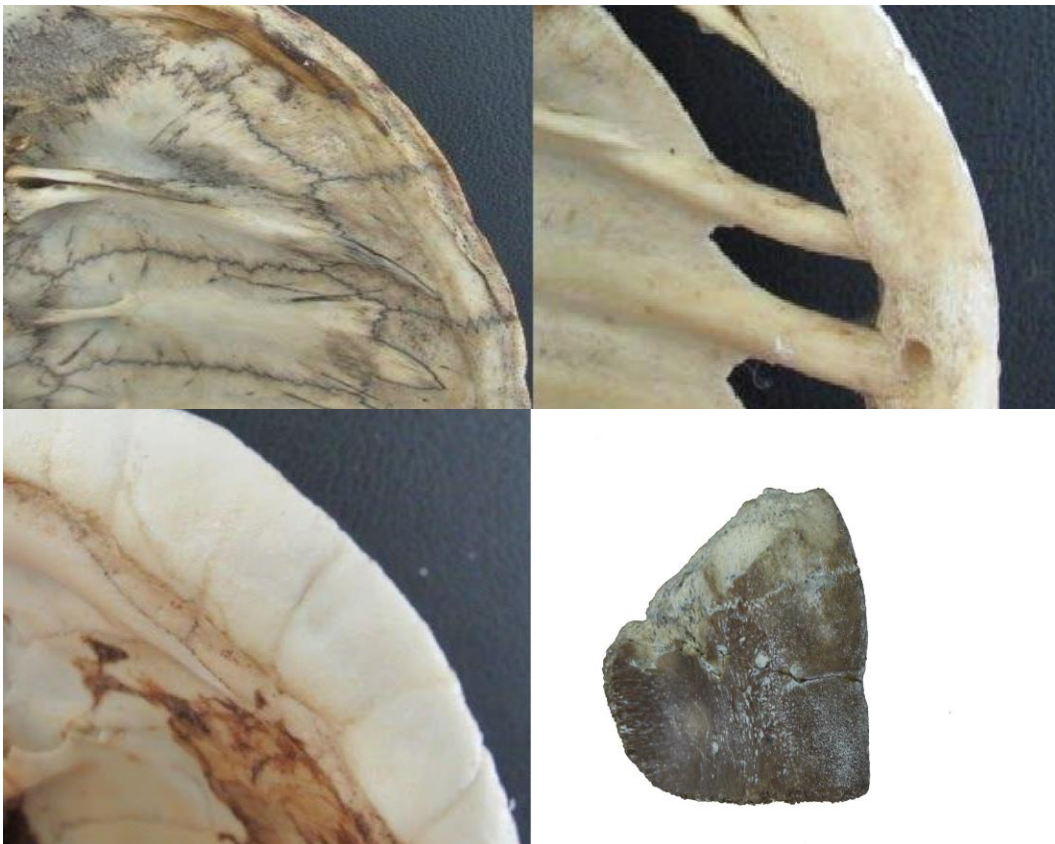


Figura 15.- Segunda placa periférica fósil (parte inferior derecha) comparada con las de *Claudius* (parte superior izquierda), *Staurotypus* (parte superior derecha) y *Kinosternon* (parte inferior izquierda). La forma y el grosor del fósil son semejantes a los observados en *Kinosternon* por lo que el material fue asignado a este género.

Edad: Pleistoceno

Localidad: Valsequillo, Puebla

Material: Quinta placa periférica derecha (CRINAHP 1405)

Descripción del fósil

El fósil tiene forma cuadrada y ornamentación vermiforme. En la parte ventral posee una depresión hacia la parte distal, la superficie es lisa y presenta un surco en la parte dorsal que corresponde a la unión con la placa costal. En la parte dorsal presenta un plegamiento que se va ensanchando hacia la parte posterior. Se aprecian también las impresiones correspondientes al quinto y sexto escudos marginales y el segundo escudo lateral (Figura 16).



Figura 16.- Quinta placa periférica derecha de *Kinosternon* en vista ventral (derecha) y en vista dorsal (izquierda).

Asignación taxonómica

La quinta placa periférica derecha (CRINAHP 1405) se encuentra cubierta con patrón de ornamentación vermiforme por lo que se asigna como perteneciente a la familia Kinosternidae (Cadena *et al.*, 2007). Las placas periféricas del género *Claudius* presentan una depresión en forma de V correspondiente a la unión con las placas costales (BUAPALO 379), en el fósil la unión entre las placas costales y periféricas no presenta esta forma, por lo que este género queda descartado. *Staurotypus* presenta proyecciones largas en las placas costales que se unen a aberturas circulares en las placas periféricas (BUAPALO 380), esta unión es plana en el fósil por lo que se descarta que pertenezca a este género. En *Kinosternon* la unión entre las placas periféricas y costales es similar a la vista en *Claudius*, pero las placas periféricas en *Kinosternon* son más gruesas que en *Claudius*, al comparar el fósil con *Kinosternon* actuales, se puede observar un grosor y forma similares a las descritas, por lo que el fósil se asigna a este género.

Muchas especies de este género presentan placas periféricas muy similares cuando son adultas, por lo que el material solamente fue descrito hasta nivel de género (Figura 17).



Figura 17.- Quinta placa costal (parte inferior derecha) comparado con las de *Claudius* (parte superior izquierda), *Staurotypus* (parte superior derecha) y *Kinosternon* (parte inferior izquierda). La forma del fósil se asemeja a la de *Kinosternon* por lo que se asigna a este género.

Edad: Pleistoceno

Localidad: Valsequillo, Puebla

Material: Epiplastrón derecho (CRINAHP 1408)

Descripción del fósil

La parte anterior de un epiplastrón izquierdo (CRINAHP 1408) presenta una forma rectangular con un borde curvo en la parte central. En la parte dorsal la superficie es lisa. En la parte ventral se aprecia la impresión del escudo gular, la cual forma una línea que se curva hacia dentro de la pieza en la parte media. En la parte ventral es posible apreciar ornamentación vermiforme (Figura 18).



Figura 18.- Epiplastrón derecho de *Kinosternon* en vista dorsal (izquierda) y en vista ventral (derecha).

Asignación taxonómica

En el epiplastrón (CRINAHP 1408) la superficie dorsal está recubierta de ornamentación vermiforme característica de la familia Kinosternidae (Cadena *et al.*, 2007). También se observa la impresión del escudo gular que forma una línea inclinada hacia la parte interior que cruza al fósil. En el género *Claudius* la

impresión del escudo gular es recta (BUAPALO 379) (Legler y Vogt, 2013), por lo que se descarta que la pieza pertenezca a este género. El escudo gular en *Staurotypus* forma una línea recta horizontal que se curva hacia la parte proximal (BUAPALO 380), además en el epiplastrón de este género no se aprecian marcas de escudos (Legler y Vogt, 2013), lo que descarta a este género. El epiplastrón del género *Kinosternon* presenta la impresión del escudo gular, humeral y pectoral (BUAPALO 315), en este género la marca del escudo gular forma una curvatura hacia la parte interior como la descrita en el fósil, por lo que el material se asigna a este género. Debido a lo fragmentado de la pieza no es posible determinar a qué especie del género *Kinosternon* pertenece (Figura 19).



Figura 19.- Epiplastrón fósil (parte inferior izquierda), comparado con *Claudius* (parte superior izquierda), *Staurotypus* (parte superior derecha) y *Kinosternon* (parte inferior izquierda). La impresión del escudo presente en el fósil hace que el material se asigne a *Kinosternon* ya que dicha impresión no se observa en *Claudius* y *Staurotypus*

Edad: Pleistoceno

Localidad: Valsequillo, Puebla

Material: Epiplastrón izquierdo (CRINAHP 1412)

Descripción del fósil

El epiplastrón está completo. En la parte dorsal la superficie es lisa, en el margen posterior se aprecian las suturas de la unión con el hioplastrón izquierdo. En el margen derecho se aprecian las suturas de la unión con el epiplastrón derecho. En los márgenes izquierdo y superior, la pieza es gruesa, pero el grosor se va desvaneciendo a medida que se avanza hacia la parte central. En la parte ventral la pieza está redondeada en la parte superior y se aprecia ornamentación vermiforme. Es posible apreciar las marcas de los escudos gular y humeral. La línea de la impresión del escudo gular forma una curva hacia el interior de la pieza. La línea de la impresión del escudo humeral forma una curva hacia dentro en la parte media (Figura 20).



Figura 20.- Epiplastrón derecho de *Kinosternon* en vista dorsal (derecha) y en vista ventral (izquierda).

Asignación taxonómica

El epiplastrón fósil (CRINAHP 1412) está recubierto en la parte dorsal por ornamentación vermiforme característica de la familia Kinosternidae (Cadena *et al.*, 2007). Se puede descartar a *Staurotypus* porque en este género el epiplastrón no presenta marcas de los escudos gular y humeral a lo largo de la superficie dorsal (BUAPALO 380). El epiplastrón se diferencia del género *Claudius* por presentar una forma subtriangular y no una forma triangular como en *Claudius* (BUAPALO 379), además en el fósil no existen las marcas de la unión con el entoplastrón que únicamente no está presente en *Kinosternon* (Cruz *et al.*, 2009).

Las marcas de los escudos sobre el epiplastrón son evidentes y la forma subtriangular que se presenta en el género *Kinosternon* (BUAPALO 315), por lo que el material se asigna a este género. Debido a que varias especies presentan las características descritas en el fósil y al no contar con alguna otra característica que permita una identificación más específica, el material fue identificado hasta nivel de género (Figura 21).



Figura 21.- Epiplastrón fósil (parte inferior derecha) comparado con los de *Claudius* (parte superior izquierda), *Staurotypus* (parte superior derecha) y

Kinosternon (parte inferior izquierda). La forma triangular y las marcas presentes en el fósil son semejantes a las de *Kinosternon*, por lo que el material fue asignado a este género.

Edad: Pleistoceno

Localidad: Valsequillo, Puebla

Material: Hioplastrón izquierdo (CRINAHP 1403)

Descripción del fósil

El fósil está incompleto y tiene forma rectangular. En el margen izquierdo se aprecian las marcas de la unión con el hioplastrón derecho. En la parte superior izquierda se aprecia una curvatura producida por la ruptura de la pieza. En la parte inferior se aprecian las marcas de la unión con el hipoplastrón izquierdo. En la parte dorsal la superficie es lisa y se aprecia ornamentación vermiforme. La parte ventral es lisa, color oscuro y sin ningún patrón de ornamentación visible (Figura 22).



Figura 22.- Hioplastrón izquierdo de *Kinosternon* en vista ventral (izquierda) y en vista dorsal (derecha).

Asignación taxonómica

El hioplastrón fósil (CRINAHP 1403) está recubierto por ornamentación vermiforme por lo que se asigna como perteneciente a la familia Kinosternidae (Cadena *et al.*, 2007). La forma general de la pieza es rectangular, el hioplastron en el género *Claudius* está fusionado con el hipoplastrón (BUAPALO 380), en el fósil no se aprecian las marcas de las suturas que unen a esta pieza con el entoplastrón como sucede en *Claudius*, por lo que no se asigna a este género. En *Staurotypus* el margen anterior del hioplastrón se curva en la parte anterior (Cruz *et al.*, 2009), en el fósil este margen es completamente recto, por lo que se descarta que se trate de este género. El hioplastrón del género *Kinosternon* tiene forma rectangular que no presenta constricciones (BUAPALO 320), el material fósil presenta forma rectangular uniforme como la que se encuentra en este género, por lo que se asigna a éste. Debido a que este fósil se encuentra fragmentado no es posible su identificación hasta el nivel de especie (Figura 23).



Figura 23.- Hioplastrón fósil (parte inferior derecha) comparado con hioplastrón de *Staurotypus* (parte superior izquierda), *Claudius* (parte superior derecha) y *Kinosternon* (parte inferior izquierda). En el fósil se aprecia una forma rectangular uniforme sin reducciones y constricciones como en los géneros *Claudius* y *Staurotypus*, dicha forma se asemeja a la presente en *Kinosternon* por lo que el fósil se asignó a este género.

Edad: Pleistoceno

Localidad: Valsequillo, Puebla

Material: Hioplastrón derecho (CRINAHP 1413)

Descripción del fósil

El fósil presenta una forma rectangular y está fragmentado. Todos los márgenes son rectos. En la parte distal presenta proyecciones triangulares que corresponden a la unión con el hioplastrón izquierdo. En la parte dorsal la superficie es lisa. En la parte ventral la superficie presenta un patrón de ornamentación vermiforme (Figura 24).



Figura 24.- Hioplastrón izquierdo en vista dorsal (derecha) y en vista ventral (izquierda).

Asignación taxonómica

El hioplastrón fósil (CRINAHP 1413) presenta ornamentación vermiforme característica de la familia Kinosternidae (Cadena *et al.*, 2007). En el fósil no se presentan la fusión del hioplastrón con el hipoplastrón y tampoco las suturas de la unión con el entoplastrón, ambas características del género *Claudius* (Cruz *et al.*, 2009), por lo que queda descartado. En *Staurotypus* el margen anterior del hioplastrón se curva en la parte anterior (Cruz *et al.*, 2009), en el fósil este margen es completamente recto, por lo que se descarta que se trate de este género. El hioplastrón del género *Kinosternon* tiene forma rectangular que no presenta constricciones (BUAPALO 320), el material fósil presenta forma rectangular uniforme como la que se encuentra en este género, por lo que se asigna a éste. Debido a que el material se encuentra fragmentado, no es posible determinar a qué especie se trata, identificado solo hasta nivel género (Figura 25).



Figura 25.- Hioplastrón fósil (parte inferior derecha) comparado con los de *Staurotypus* (parte superior izquierda), *Claudius* (parte superior derecha) y *Kinosternon* (parte inferior izquierda). En el fósil no se observa ningún tipo de constricción como en *Staurotypus*, tampoco muestra la forma peduncular de *Claudius*, la forma general del fósil se asemeja a la de *Kinosternon* por lo que se asigna a este género.

Edad: Pleistoceno

Localidad: Barranca Xocoa, Cuautinchán, Puebla

Material: Hioplastrón derecho (UAHMP 4003)

Descripción del fósil

El hioplastrón derecho está completo (UAHMP 4003) presenta forma rectangular con una ligera muesca en la parte distal del margen anterior. El margen posterior es recto. Presenta proyecciones triangulares muy evidentes que se unen al hioplastrón izquierdo. Presenta una ornamentación radial en vista dorsal. En vista ventral presenta las suturas entre el escudo pectoral, el axilar y el inguinal, donde entre el axilar y el inguinal existe un fuerte contacto. Presenta ornamentación vermiforme en vista ventral (Figura 26).

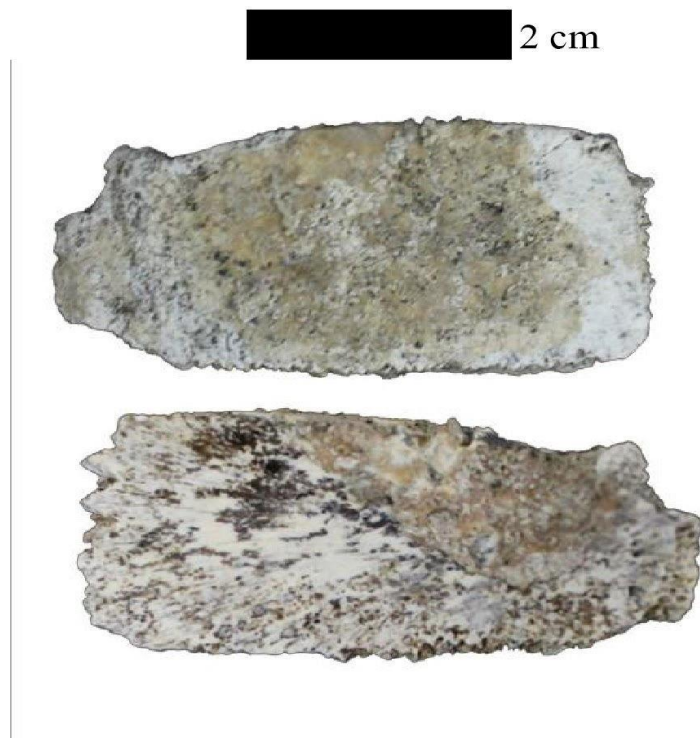


Figura 26.- Hioplastrón derecho de *Kinosternon* en vista ventral (arriba) y en vista dorsal (abajo).

Asignación taxonómica

El hioplastrón fósil (UAHMP 4003) presenta ornamentación vermiforme característica de la familia Kinosternidae (Cadena *et al.*, 2007). Tiene forma rectangular y no está fusionado con el hipoplastrón, contrario a lo visto en el género *Claudius*, donde el hipoplastrón y el hioplastrón se fusionan (Cruz *et al.*, 2009) y forman una especie de abanico que hacia la parte distal forma una especie de pedúnculo (BUAPALO 379), lo cual descarta a *Claudius*. También es posible descartar al género *Staurotypus* porque el hioplastrón en este género se curva de manera cóncava en la parte anterior (Cruz *et al.*, 2009) y en el fósil este margen es recto. El fósil se asigna a *Kinosternon* debido a que no presenta las suturas de la unión con el entoplastrón (Cruz *et al.*, 2009), el hioplastrón mantiene una forma rectangular uniforme (BUAPALO 320) como la presente en el fósil. Debido a que el fósil no presenta características diagnósticas a nivel específico, el material queda asignado hasta el nivel de género (Figura 27).

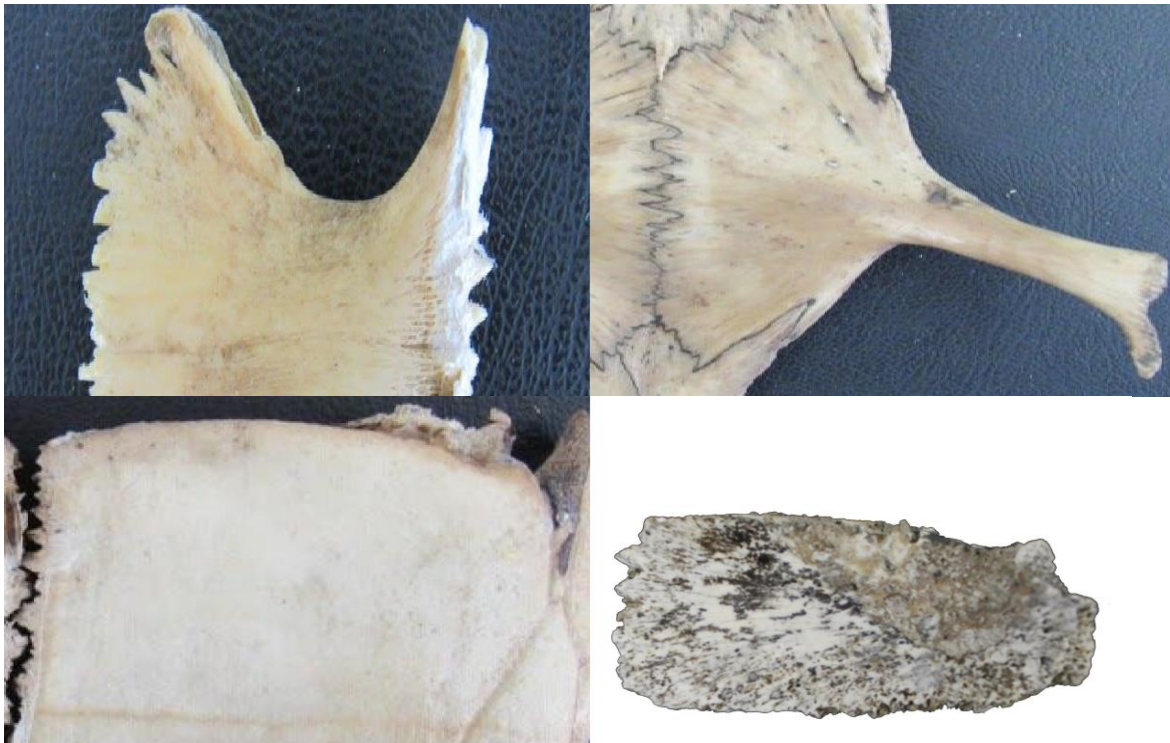


Figura 27.- Hioplastrón fósil (parte inferior izquierda) comparado con los de *Staurotypus* (parte superior izquierda), *Claudius* (parte superior derecha) y *Kinosternon* (parte inferior izquierda). La forma rectangular del fósil difiere de la vista en *Staurotypus* y tampoco se aprecia la fusión con el hipoplastrón, característico de *Claudius*, siendo más semejante a la encontrada en *Kinosternon*

Edad: Pleistoceno

Localidad: Valsequillo, Puebla

Material: Hipoplastrón derecho (CRINAHP 1406)

Descripción del fósil

El fósil está fragmentado. La pieza tiene forma rectangular. En la parte dorsal se aprecia un patrón lineal. Hacia la parte distal la pieza se curva ligeramente, donde se puede apreciar la unión del inguinal con el axilar. En la parte ventral presenta un patrón de líneas radiales y ornamentación vermiforme (Figura 28).



Figura 28.- Hipoplastrón derecho de *Kinosternon* en vista dorsal (izquierda) y en vista ventral (derecha).

Asignación taxonómica

El hipoplastrón (CRINAHP 1406) está recubierto de ornamentación vermiforme, característica de la familia Kinosternidae (Cadena *et al.*, 2007), lo que lo asigna a esta última. El hipoplastrón en el género *Claudius* se estrecha hacia la parte proximal hasta formar un pedúnculo (BUAPALO 379), en el fósil no se aprecian señales de reducción hacia la parte proximal, lo que descarta que se trate de este género. En el género *Staurotypus* se presenta un contacto fuerte entre el inguinal y el axilar (BUAPALO 380), dicho contacto es más grande que el observado en el fósil por lo que se descarta como perteneciente a este género. El hipoplastrón en el género *Kinosternon* presenta un contacto entre el inguinal y el axilar similar al presente en el fósil (BUAPALO 315), por lo que se asigna a este género. Debido a que no se cuenta con otras características que permitan la identificación a nivel más específico el material fue identificado hasta nivel de género (Figura 29).



Figura 29.- Hipoplastrón fósil (parte inferior derecha) comparado con los de *Staurotypus* (parte superior izquierda), *Claudius* (parte superior derecha) y *Kinosternon* (parte inferior izquierda). La forma de la parte proximal del fósil coincide con la de *Kinosternon*.

Edad: Pleistoceno

Localidad: Valsequillo, Puebla

Material: Hipoplastrón izquierdo (CRINAHP 1416)

Descripción del fósil

El fósil se encuentra fragmentado. Presenta una ornamentación vermiforme. En la parte distal la pieza es rectangular y se va ensanchando, formando una curva con terminación de gancho hacia la parte posterior. En la superficie dorsal la superficie es lisa y con un patrón de líneas, en la parte distal es posible apreciar las suturas para la unión con el hipoplastrón derecho. En la superficie dorsal se aprecia una franja que recorre toda la longitud de la pieza en su parte inferior, también es posible apreciar una línea que cruza desde el punto más alto de la curva hasta el extremo anterior de la pieza (Figura 30).



Figura 30.- Hipoplastrón izquierdo de *Kinosternon* en vista ventral (arriba) y en vista dorsal (abajo).

Asignación taxonómica

El hipoplastrón (CRINAHP 1416) presenta patrón de ornamentación vermiforme, carácter diagnóstico de la familia Kinosternidae (Cadena *et al.*, 2007), por lo que el material se asigna como perteneciente a esta familia. En el género *Claudius* el hioplastrón y el hipoplastrón se fusionan (Cruz *et al.*, 2009) formando un abanico que hacia la parte distal forma un pedúnculo (BUAPALO 379), el fósil no presenta ninguna fusión y tampoco la forma de pedúnculo, por lo que este género se descarta. En el género *Staurotypus* el hipoplastrón presenta una fuerte constricción que se ensancha hacia la parte distal (BUAPALO 380), característica que no es posible apreciar en el material fósil. En *Kinosternon* el hipoplastrón tiene forma rectangular y también presenta una constricción (BUAPALO 320) que no es tan marcada como en *Staurotypus*, ambas características se encuentran presentes en el fósil, por lo que se asigna a este género. Al no contar con ninguna característica diagnóstica el material se identificó únicamente hasta nivel de género (Figura 31).



Figura 31.- Hipoplastrón fósil (parte inferior derecha) comparado con el de *Claudius* (parte superior derecha), *Staurotypus* (parte superior derecha) y *Kinosternon*. La curvatura del fósil es semejante a la de *Kinosternon*.

Edad: Pleistoceno

Localidad: Valsequillo, Puebla

Material: Xifiplastrón derecho (CRINAHP 1401)

Descripción del fósil

El xifiplastrón derecho (CRINAHP 1401) está completo y tiene forma ovalada. En la parte media del margen derecho se forma una ligera curvatura que divide al fósil en dos lóbulos bien diferenciados. En la parte dorsal la superficie es lisa y presenta ornamentación radial. En el margen distal el fósil es más grueso. En la parte ventral se puede apreciar la impresión del escudo anal y ligeramente el patrón de ornamentación vermiforme (Figura 32).



Figura 32.- Xifiplastrón derecho de *Kinosternon* en vista dorsal (derecha) y en vista ventral (izquierda).

Asignación taxonómica

El xifiplastrón fósil (CRINAHP 1401) está recubierto de ornamentación vermiforme carácter diagnóstico de la familia Kinosternidae (Cadena *et al.*, 2007), por lo que el material se asigna a esta familia. El xifiplastrón en el género *Claudius* presenta forma semi triangular, se vuelve estrecho a medida que se avanza hacia la parte posterior y termina en una proyección semejante a una espina (BUAPALO 379), el xifiplastrón fósil no presenta ninguna proyección en su parte posterior, además la pieza es ancha en la parte anterior, característica que no se aprecia en *Claudius*, por lo que este género se descarta. En el género *Staurotypus* el xifiplastrón posee forma triangular que se vuelve más puntiagudo hacia la parte posterior con una espina accesoria al costado del xifiplastrón (BUAPALO 380), ninguna de estas características se aprecia en el fósil por lo que este género se descarta. El fósil se asigna a *Kinosternon* debido a que en este género el xifiplastrón posee forma ovalada y no presenta ninguna reducción significativa hacia la parte posterior (BUAPALO 315) como en los otros géneros, además en varias especies es posible apreciar la formación de dos lóbulos bien diferenciados. Debido a que varias especies de este género comparten estas características y al no contar con ninguna otra característica diagnóstica, el material fue identificado hasta nivel de género (Figura 33).



Figura 33.- Xifiplastrón fósil (parte inferior derecha) comparado con los de *Claudius* (parte superior izquierda), *Staurotypus* (parte superior derecha) y *Kinosternon* (parte inferior izquierda). La forma ovalada asigna a este fósil a *Kinosternon*.

Registro fósil

El género *Kinosternon* está representado actualmente por 32 especies, habitan en Norteamérica desde Estados Unidos, a través de América Central y hacia el sur hasta Argentina (Iverson, 1991). En México pueden encontrarse 12 especies (Legler y Vogt, 2013), que se encuentran presentes en todos los estados, con excepción de la península de Baja California (Chávez-Galván *et al.*, 2013). Los fósiles más antiguos de este género son conocidos para el Mioceno de Norteamérica (Holman, 1998, Bourque, 2012). En México la mayor parte de los fósiles se encuentran registrados en el Pleistoceno tardío (e.g. Mooser, 1980, Van Devender *et al.*, 1985, Cruz *et al.*, 2009). En Sudamérica se conoce un solo registro fósil, ubicado en el Pleistoceno tardío (Cadena *et al.*, 2007).

Testudinidae Gray, 1825

Gopherus Rafinesque, 1832

Gopherus berlandieri Agassiz, 1857

Edad: Pleistoceno

Localidad: Barranca Xocoa, Cuautinchán, Puebla

Material: Entoplastrón (UAHMP 4004)

Descripción del fósil

Se cuenta con un entoplastrón completo. Tiene forma casi heptagonal, la parte posterior tiene 3.5 cm de ancho y la anterior 1.5 cm. Los márgenes de la parte anterior están ligeramente curvados. Las proyecciones de articulación del entoplastrón son ligeramente redondeadas. En la vista dorsal, la superficie es lisa con pequeñas muescas y presenta tres bordes que en conjunto forma una “Y”. En

la parte ventral la superficie es ligeramente lisa con la impresión de los escudos humeral izquierdo y derecho que divide a la pieza en tres partes (Figura 34).



Figura 34.- Entoplastrón de *Gopherus berlandieri* en vista ventral (izquierda) y en vista dorsal (derecha).

Asignación taxonómica

El entoplastrón se encuentra ausente en la familia Kinosternidae con excepción del género *Claudius* (BUAPALO 379). El entoplastrón fósil no presenta ornamentación vermiforme, lo cual descarta que se trate de un ejemplar de la familia Kinosternidae (Cadena *et al.*, 2007). En el fósil se aprecia la impresión de los escudos humeral izquierdo y derecho, que forma una línea longitudinal (Auffenberg, 1976). En los géneros *Terrapene* (BUAPALO 266) y *Trachemys*

(BUAPALO 319), el entoplastrón tiene las impresiones gulares, humerales y pectorales en forma de tridente, lo cual permite descartar a ambos géneros ya que en el fósil sólo se aprecia la impresión del escudo pectoral. El género *Rhinoclemmys* también presenta las impresiones de los escudos gulares, humerales y pectorales, con la diferencia que las impresiones en este género tienen forma de "T" invertida (BUAPALO 268) contrario a la forma lineal del fósil. Las impresiones en el entoplastrón son similares a las presentes en el género *Herperotestudo* pero el fósil no presenta líneas de crecimiento, características de este género (Moodie y Van Devender, 1979) por lo que el material se asigna al género *Gopherus* (Figura 35).



Figura 35.- Entoplastrón fósil comparado con los de *Rhinoclemmys* (parte superior derecha), *Trachemys* (parte superior derecha) y *Gopherus* (parte inferior

izquierda). Las impresiones de los escudos lo asignan como perteneciente al género *Gopherus*.

El entoplastrón es una característica que permite diferenciar entre especies de este género (Auffenberg, 1976). El entoplastrón fósil tiene forma casi heptagonal y los márgenes anteriores están curvados. En *Gopherus agassizi* (Incluyendo *G. morafkai* y *G. evgoodei*) el entoplastrón posee forma pentagonal y los márgenes anteriores no se curvan, por lo cual se descarta que se trate de estas especies. En *Gopherus flavomarginatus* el entoplastrón tiene forma de diamante que se ensancha hacia la base y ninguno de sus márgenes es curvo, lo cual también descarta a esta especie. En *Gopherus polyphemus* los márgenes anteriores del entoplastrón son casi rectos y de forma pentagonal con los bordes más redondeados que en las otras especies, descartando así a esta especie (Auffenberg, 1976). El entoplastrón de la especie fósil *Gopherus donlaloii* tenía forma romboidal (Reynoso y Montellano-Ballesteros, 2004) y no heptagonal como en el fósil. El entoplastrón fósil es similar a *Gopherus berlandieri* porque presenta forma pentagonal y márgenes anteriores curvados (Auffenberg, 1976). Por lo que el material fósil es determinado como *Gopherus berlandieri* (Figura 36).



Figura 36.- Entoplastrón de *Gopherus berlandieri* (abajo) comparado con el de *Gopherus agassizii* (arriba). Esta placa ósea varía en forma entre las especies de este género.

Registro fósil

La distribución actual de *G. berlandieri* comprende el sur de Texas en Estados Unidos, en México se distribuye en los estados de Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí hasta el extremo norte de Veracruz (Legler y Vogt, 2013). En México los fósiles de esta especie se han reportado para el Pleistoceno tardío (Flannery, 1967, Tovar *et al.*, 2007)

Gopherus Rafinesque, 1832

Gopherus sp.

Edad: Pleistoceno

Localidad: Barranca del berrendo, Epazoyucan, Hidalgo

Material: Séptima y octava placas costales izquierdas (UAHMP 4194)

Descripción del fósil

El material consiste en la séptima y octava placas costales, las cuales están articuladas y solo les falta una pequeña porción ventral. Presenta una forma general triangular con la parte inferior ancha y la superior angosta. La séptima placa es plana y ligeramente curvada hacia la parte ventral. El margen anterior es ligeramente convexo mientras que el posterior es recto. En vista dorsal la superficie es corrugada y se cuenta con la impresión del tercer y cuarto escudos laterales y el cuarto escudo central. La parte ventral es lisa y presenta una ornamentación lineal. La octava placa es plana y también es triangular con la base ancha y la superior angosta. El margen anterior es recto y se une con la séptima placa periférica y el margen posterior es irregular. Se cuenta con la impresión de la unión del cuarto escudo lateral con el cuarto y quinto escudos centrales. La parte ventral es plana y con ornamentación lineal (Figura 37).



Figura 37.- Séptima y octava placa costales de *Gopherus* en vista dorsal (izquierda) y en vista ventral (derecha).

Asignación taxonómica

Las placas costales están recubiertas de una ornamentación lineal, lo cual descarta que se trate de algún ejemplar de la familia Kinosternidae, ya que esta familia presenta un patrón de ornamentación vermiforme (Cadena *et al.*, 2007). Las placas del fósil tienen forma triangular, esta forma no se encuentra en los géneros *Trachemys* (BUAPALO 319), *Rhinoclemmys* (BUAPALO 268) y *Terrapene* (BUAPALO 266) por lo cual quedan descartados. Los géneros *Gopherus* y *Hesperotestudo* tienen placas costales de forma triangular, pero en el fósil no se aprecian líneas de crecimiento, que son características del género

Hesperotestudo (Moodie y Van Devender, 1979), por lo que el material se asigna al género *Gopherus*. El material no presenta alguna característica diagnóstica por lo que no fue posible asignarlo a nivel de especie (Figura 38).



Figura 38.- Placas costales fósiles (parte inferior izquierda) comparadas con las de *Terrapene* (parte superior izquierda), *Rhinoclemmys* (parte superior derecha) y

Gopherus (parte inferior izquierda). La forma triangular de las placas fósiles es similar a la de *Gopherus*.

Edad: Pleistoceno

Localidad: San Gabriel Azteca, Zempoala, Hidalgo

Material: Epiplastrón izquierdo (UAHMP 3984)

Descripción del fósil

Se cuenta con un fragmento de epiplastrón izquierdo al que le falta la proyección epiplastral y la parte posterior. La superficie dorsal es lisa. Presenta un surco que se desvanece ligeramente hacia la parte distal y se eleva hacia la parte proximal donde la pieza presenta una forma triangular en la cara interna, con la base más ancha y la parte superior más angosta, que corresponde con la unión del epiplastrón derecho. Por debajo del surco se forma una pequeña muesca semicircular poco profunda y con la superficie lisa. En la parte ventral la superficie es lisa. En la parte ventral proximal posee la impresión entre el escudo humeral y el escudo gular la cual es recta (Figura 39).

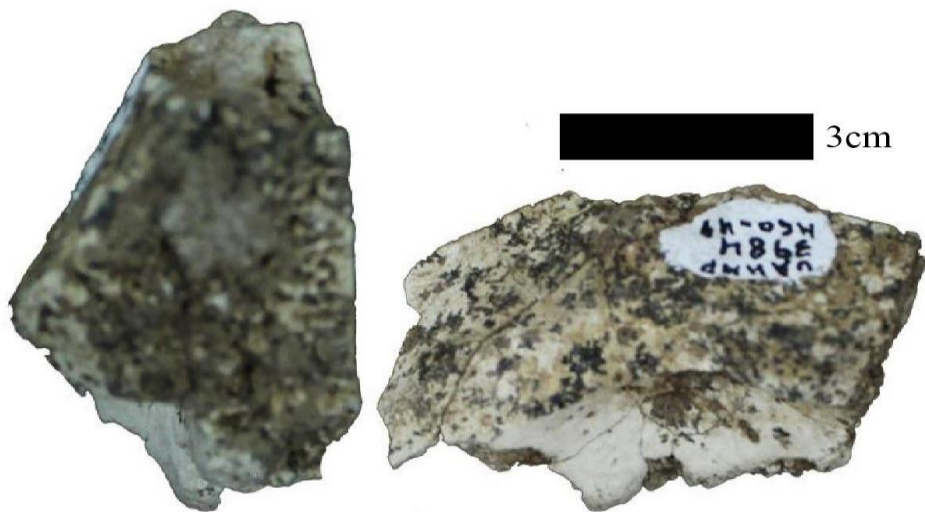


Figura 39.- Epiplastrón de *Gopherus* en vista lateral (derecha) y en vista dorsal (izquierda).

Asignación taxonómica

Los miembros de la familia Testudinidae poseen un plastrón extenso que tiende a reducir los orificios anterior y posterior del caparazón (Legler y Vogt, 2013), que forma proyecciones en el epiplastrón (Auffenberg, 1976). El fósil no presenta patrón de ornamentación vermiforme, lo cual descarta que se trate de algún miembro de la familia Kinosternidae (Cadena *et al.*, 2007). En el género *Trachemys* la parte superior del epiplastrón es casi recta (BUAPALO 319), con pequeños bultos a los lados y no cuenta con ninguna proyección, lo que descarta a este género. El epiplastrón en el género *Terrapene* es redondo en la parte superior y es ligeramente ancho, pero no presenta ninguna elevación (BUAPALO 266), como la que sí está presente en el fósil. El epiplastrón del género *Rhinoclemmys* tiene una depresión en la parte anterior que le da forma de moño y

es bastantamente plano (BUAPALO 268), características que no se encuentran en la pieza fósil, por lo que se descarta que se trate de este género. La ausencia de líneas de crecimiento descarta que se trate de un ejemplar de *Hesperotestudo* (Moodie y Van Devender, 1979). Por lo tanto, las características descritas en el fósil corresponden con las reportadas para el género *Gopherus* (Auffenberg, 1976). El fósil al no conservar la proyección epiplastral, que es una característica diagnóstica (Auffenberg, 1976), impidió la identificación a nivel de especie (Figura 40).

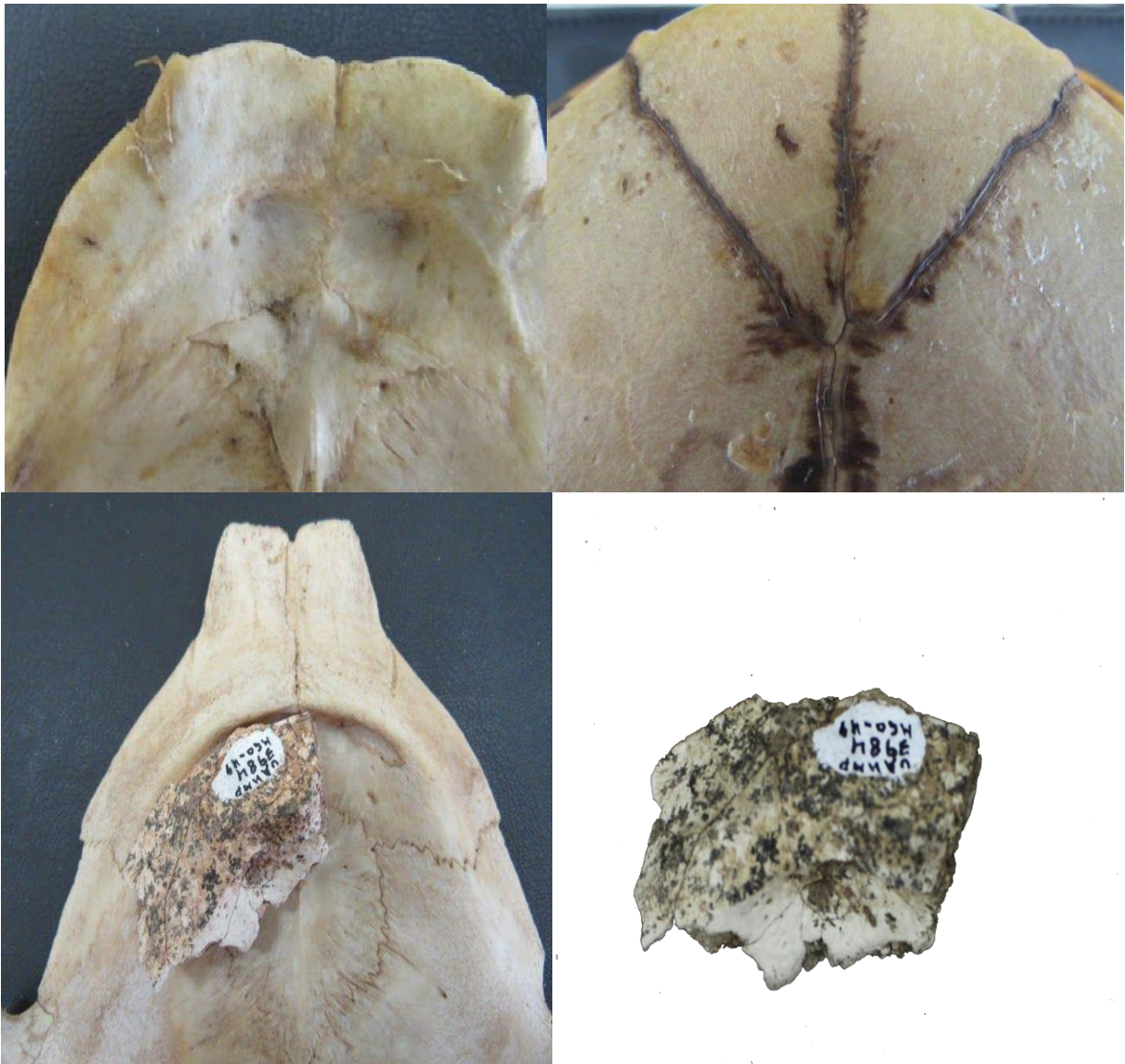


Figura 40.- Epiplastrón fósil (parte inferior izquierda) comparado con los de *Rhinoclemmys* (parte superior izquierda), *Trachemys* (parte superior derecha) y *Gopherus* (parte inferior izquierda). La forma curva de la parte anterior de la pieza coincide con la de *Gopherus*.

Registro fósil

Las tortugas del género *Gopherus* se distribuyen en Norteamérica, en Estados Unidos se encuentran en el suroeste de Utah y desde California occidental a las llanuras costeras del Atlántico en Florida (Ernst y Barbour, 1989). Cinco de las seis especies de este género se encuentran presentes en México, en los estados de Chihuahua, Coahuila, Durango, Nuevo León, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas y Veracruz (Legler y Vogt, 2013, Edwards *et al.*, 2016). El registro fósil de este género se conoce desde el Oligoceno (Reynoso y Montellano-Ballesteros, 2004). En México, el registro fósil de este género proviene del Pleistoceno tardío (e.g. Mooser, 1980, Reynoso y Montellano-Ballesteros, 2004, Cruz *et al.*, 2009).

Hesperotestudo Williams, 1950

Hesperotestudo sp.

Edad: Pleistoceno

Localidad: Barranca del berrendo, Epazoyucan, Hidalgo

Material: Novena y décima placas periféricas izquierdas (UAHMP 4146)

Descripción del fósil

Se cuenta con el fragmento posterior de la novena placa periférica y la décima placa periférica completa, ambas están articuladas. En vista dorsal la novena placa periférica presenta las líneas de crecimiento del décimo escudo marginal. En la parte superior se encuentra la sutura de la unión entre el décimo escudo marginal y el cuarto escudo lateral. La sutura entre la novena y la décima placa periférica es sigmoidea. En vista dorsal la décima placa periférica cuenta con la impresión de la unión entre el décimo y el décimo primer escudos marginales así como las líneas de crecimiento de ambos escudos. En la parte superior se

encuentra la sutura de la unión del décimo y décimo primer escudos marginales con el cuarto escudo lateral. En vista ventral la parte inferior de ambas placas es convexa mientras que la parte superior es ligeramente cóncava; lo cual es ampliamente visible en vista posterior (Figura 41).



Figura 41.- Novena y décima placas periféricas de *Hesperotestudo* en vista dorsal (izquierda) y en vista ventral (derecha).

Asignación taxonómica

Las placas periféricas del fósil son triangulares y presentan un engrosamiento que va aumentando hacia la parte posterior. En la familia Kinosternidae las placas periféricas son pequeñas, generalmente rectangulares y no presentan engrosamientos, por lo que podemos descartar a esta familia, además de que no se encuentra un patrón de ornamentación vermiforme (Cadena *et al.*, 2007). Las placas periféricas del género *Rhinoclemmys* tienen forma cuadrada y son bastante

planas (BUAPALO 268), lo cual hace que se descarte a este género. El género *Trachemys* posee placas periféricas similares a las del fósil, pero carecen de un engrosamiento evidente (BUAPALO 319), descartando a este género. Las placas periféricas del género *Terrapene* se proyectan hacia la parte exterior, formando una especie de espinas en la parte media distal de cada placa (BUAPALO 268), en el fósil no se aprecia la proyección ni las espinas en las placas periféricas, por lo que el género *Terrapene* queda descartado. El género *Gopherus* tiene placas periféricas triangulares que también presentan un engrosamiento claro (BUAPALO 378), muy parecidas a las del fósil, pero *Gopherus* no presenta las líneas de crecimiento, que si se presentan en el material fósil, característica de tortugas terrestres del género *Hesperotestudo*, actualmente extinto (Moodie y Van Devender, 1979), por lo que el material se asigna a este género (Figura 42).



Figura 42.- Placas costales fósiles en vista dorsal (parte inferior izquierda) y en vista lateral (parte inferior derecha), comparadas con las de *Gopherus* en vista dorsal (parte superior izquierda) y en vista lateral (parte superior derecha). Las líneas de crecimiento indican que el fósil pertenece a *Hesperotestudo*.

Edad: Pleistoceno

Localidad: Barranca Xocoa, Cuautinchán, Puebla

Material: Hioplastrón izquierdo (UAHMP 4004)

Descripción del fósil

Se cuenta con el fragmento anterior de hioplastrón izquierdo. En la parte dorsal la superficie es lisa y presenta una ligera ornamentación lineal. Los márgenes anterior y distal son rectos. El margen proximal es curvado y forma una saliente hacia la parte posterior. En la parte ventral la superficie es lisa. El margen anterior es recto y el posterior es irregular. En la parte dorsal tiene pequeños levantamientos. Es posible apreciar líneas de crecimiento en la parte ventral, donde también es posible apreciar la marca de la unión de los escudos pectorales izquierdo y derecho (Figura 43)



Figura 43.- Hioplastrón izquierdo de *Hesperotestudo* en vista dorsal (izquierda) y en vista ventral (derecha).

Asignación taxonómica

En el fósil son apreciables líneas de crecimiento en la parte ventral, las cuales se observan en el género *Hesperotestudo* y *Trachemys*, pero se descarta este último género porque el hioplastrón fósil es grueso y con un abultamiento en la parte dorsal, mientras que en el género *Trachemys* el hioplastrón es delgado y no presenta ningún abultamiento en la parte dorsal (BUAPALO 319). El hioplastrón fósil se parece más a los hioplastrón del género *Gopherus*; sin embargo, la presencia de líneas de crecimiento indica que se trata del género *Hesperotestudo* (Moodie y Van Devender, 1979), debido a que el género *Gopherus* no presenta las líneas de crecimiento (BUAPALO 378). Debido a que la pieza fósil no cuenta con características diagnósticas, no es posible la identificación hasta el nivel de especie (Figura 44).

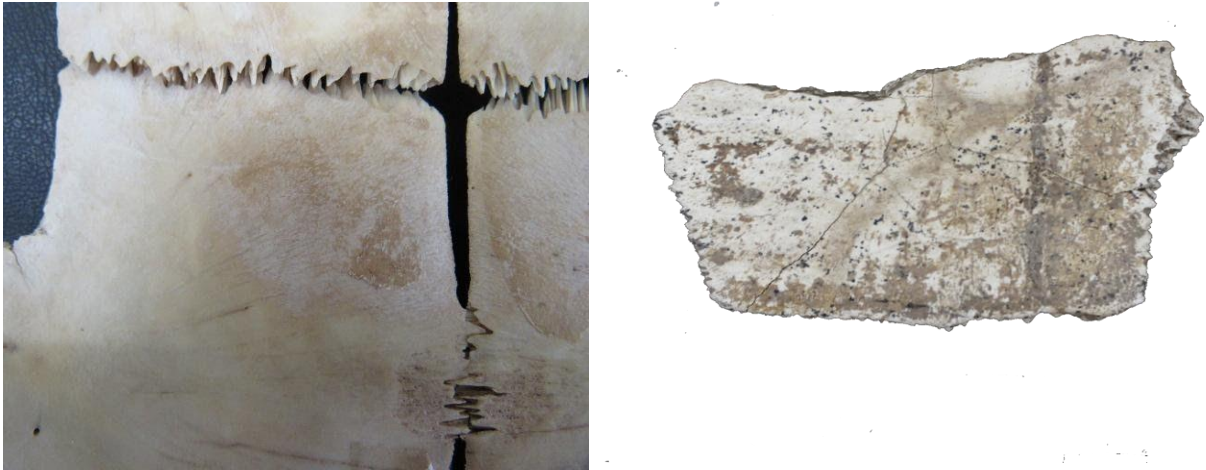


Figura 44.- Hioplastrón fósil (derecha) comparado con uno de *Gopherus* (izquierda). La presencia de líneas de crecimiento asigna al fósil como perteneciente a *Hesperotestudo*.

Registro fósil

El género *Hesperotestudo* actualmente se encuentra extinto. Los fósiles de este género indican que estas tortugas se distribuían al norte en Canadá (Holman y Tokaryk, 1987) a través de Estados Unidos (Auffenberg, 1962), en las islas de Bermuda (Meylan y Sterrer, 2000) y al sur en El Salvador (Cisneros, 2005). Los primeros registros fósiles de este género se reportan para el Oligoceno (Meylan y Sterrer, 2000). En Estados Unidos se reconocen fósiles para el Mioceno (Fry, 1973), Plioceno (Biewer *et al.*, 2016) y Pleistoceno (Auffenberg, 1962). En México se han registrado fósiles para el Plioceno (Miller, 1980) y para el Pleistoceno tardío (Mooser, 1980, White *et al.*, 2010).

7.2 Reconstrucción paleoclimática

Las distribuciones actuales de *K. flavescens* y *G. berlandieri* (Figura 5) solapan su distribución en el noreste del país en los estados de Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas. Al medir las distancias con las localidades fósiles de estudio, se observa que el área de solapamiento de distribución actual se encuentra a 421 km al norte de San Gabriel Azteca, Hidalgo una de las localidades donde se reportó el género *Gopherus*, y a 530 km al norte de Valsequillo, localidad donde los fósiles de ambas especies fueron encontrados. Al extraer las variables climáticas del área de solapamiento actual de ambas especies se encontró que la temperatura media anual es de 22°C y la precipitación es de 56.23 mm, al encontrarse ambas especies en Valsequillo se infiere que para el Pleistoceno tardío estas condiciones estuvieron presentes en esta localidad. Si se comparan los valores inferidos con los valores climáticos actuales de 17°C y 622.2 mm en Valsequillo, se traduce que en el pasado el clima era más cálido y la precipitación era menor, con la posible presencia de matorrales xerófitos y zonas desérticas, hábitats actuales de las tortugas del género *Gopherus*, además de la presencia de cuerpos de agua, indicados por el género *Kinosternon*.

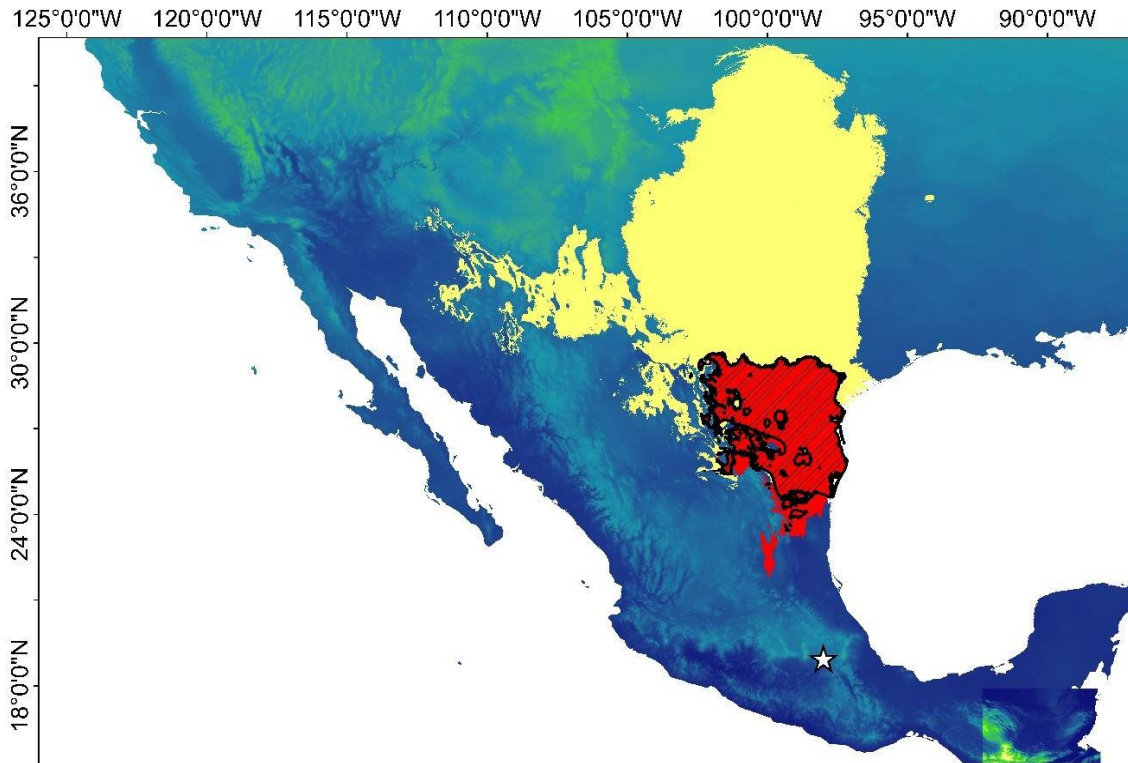


Figura 45.-Mapa con las distribuciones potenciales de *Kinosternon flavescens* (amarillo) y *Gopherus berlandieri* (rojo). En color negro se muestra el área donde ambas especies solapan sus distribuciones. La estrella marca el área donde los fósiles de ambas especies fueron reportados para el estado de Puebla.

7.3 Distribución pleistocénica de los géneros *Gopherus* y *Hesperotestudo*

En el estado de Puebla se cuentan con los registros de *Kinosternon*, *Gopherus* y *Hesperotestudo* siendo estos los primeros registros de herpetofauna para la localidad de Cuautinchán. En la localidad de Las Tazas al interior de Valsequillo se cuentan con los primeros registros de tortugas, también siendo la primera vez que se describen para esta localidad. En el estado de Hidalgo se reportan por primera vez los registros de tortugas fósiles para la localidad de Epazoyucan y el primer registro de tortugas de desierto del género *Gopherus* en San Gabriel Azteca;

siendo el segundo registro de tortugas de desierto y del género *Hesperotestudo* en el estado.

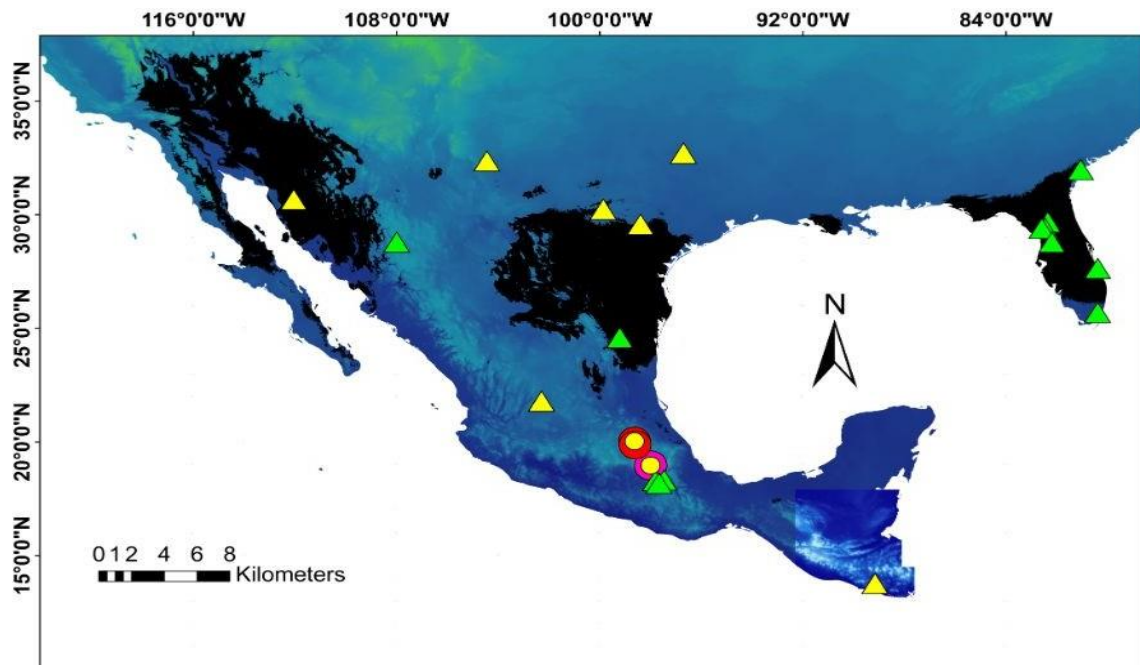


Figura 46.- Mapa con los registros fósiles de *Gopherus* y *Hesperotestudo* para el Pleistoceno tardío en México y Norteamérica. En negro se señala la distribución actual del género *Gopherus*. Los triángulos amarillos indican los fósiles de *Hesperotestudo* reportados en literatura previa, los círculos amarillos indican los fósiles de *Hesperotestudo* de este estudio. Los triángulos verdes representan las localidades donde se han recuperado *Gopherus* fósiles para el Pleistoceno tardío, los círculos rojos indican las *Gopherus* fósiles de este estudio. El círculo rosa indica el sitio fósil de Cuautinchán, de donde procede la especie *Gopherus berlandieri* descrita en este estudio.

8. Discusión

Se reporta el segundo registro fósil del género *Gopherus* para el estado de Hidalgo, en este estado ya se habían reportado previamente restos fósiles de tortugas terrestres, aunque estos reportes no son oficiales (Nájera-Hernández, 2004). Se reportan los primeros fósiles de *Hesperotestudo* y de tortugas en general para la localidad de Epazoyucan, mientras que en la localidad de San Gabriel Azteca se reporta por primera vez al género *Gopherus*. Bravo-Cuevas *et al.* (2017), mencionaron que previamente en esta localidad ya se habían recuperado restos de tortugas terrestres, aunque este estudio es el primero que las describe formalmente. Este género ya había sido reportado para el estado de Aguascalientes (Mooser, 1972, 1980) en el centro del país y para la parte norte del país en los estados de Tamaulipas (Reynoso y Montellano-Ballesteros, 2004) y de Sonora (White *et al.*, 2010). El hallazgo del fósil de Hidalgo completa el espacio en la distribución que existía entre los registros de Aguascalientes y los estados de Puebla (Flannery, 1967, Tovar *et al.*, 2007) y Oaxaca (Cruz *et al.*, 2009), mostrando una distribución más amplia de este género durante el Pleistoceno. Se cuenta con un tercer registro para el estado de Puebla de la especie *Gopherus berlandieri*, que había sido reportada previamente para el valle de Tehuacán (Flannery, 1967) y para la zona sur de ese mismo estado en Santa Cruz Nuevo (Tovar *et al.*, 2007).

Actualmente el género *Hesperotestudo* se encuentra extinto (Moodie y Van Devender, 1979) y solo se había reportado para los estados de Sonora (White *et al.*, 2010) y Aguascalientes (Mooser, 1980). Los fósiles de Barranca del Berrendo, Hidalgo y Cuautinchán, Puebla son los primeros para estos estados y para la parte centro del país, aunque se sabe que este género tuvo una distribución más sureña

durante el Pleistoceno, llegando hasta Centroamérica en el El Salvador (Cisneros, 2005).

El fósil identificado como *Kinosternon flavescens* (casquito amarillo) es el primero reportado para el estado de Puebla y el centro del país, esta especie había sido reportada previamente en el estado de Sonora (Van Devender *et al.*, 1985).

Actualmente esta especie se distribuye en la parte noreste del país en los estados de Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas y en la parte norte del estado de Veracruz (Legler y Vogt, 2013), los registros de Puebla y Sonora muestran que esta especie tuvo una distribución más amplia durante el Pleistoceno. Otras tortugas que cambiaron su distribución son las del género *Rhinoclemmys* (tortugas madero, mojinás), actualmente presentes en climas tropicales, durante el Pleistoceno tenían una distribución diferente, como muestra el registro fósil de la localidad de Santa Cruz Nuevo, Puebla, localidad que actualmente presenta un clima templado, la cual no habitan actualmente (Tovar *et al.*, 2007). Las tortugas del género *Trachemys* (jicoteas) también modificaron su distribución, actualmente se restringen a climas cálidos, pero se han reportado fósiles en localidades que actualmente presentan climas templados y fríos como es el caso de San Buenaventura Nealtican en el estado de Puebla (Herrera-Flores, 2009), lo que lleva inferir que durante el Pleistoceno esta localidad presentaba las condiciones climáticas ideales para estas tortugas. Se sabe que el género *Staurotypus* (guaos, tortuga de tres lomos) también sufrió cambios en su distribución, aunque estos no fueron tan significativos como en los géneros anteriores, ya que sus fósiles fueron reportados en la parte centro del estado de Chiapas (Luna-Espinoza y Carbot-Chanona, 2009) y actualmente sigue presente en el estado aunque su distribución se restringe en la parte oriental (Legler y Vogt, 2013).

Las especies *Kinosternon flavescens* y *Gopherus berlandieri* solapan su distribución actualmente en el norte del país en los estados de Coahuila, Nuevo

León y Tamaulipas (Legler y Vogt, 2013); Sin embargo, ambas especies se encontraron en la cuenca de Valsequillo en el pasado durante el Pleistoceno. Los datos climáticos obtenidos del área de solapamiento de distribución, así como la reconstrucción paleoambiental realizada utilizando el hábitat en el que estas especies se encuentran actualmente, coincide con los análisis isotópicos en dientes de herbívoros, los cuales indican la existencia de pastizales con matorrales y pocos árboles (Pérez-Crespo *et al.*, 2014). Aunque los autores de este estudio mencionan la posibilidad de que los fósiles pudieran pertenecer a distintas capas estratigráficas, infieren que la zona de Valsequillo se encontraba en un período interglaciar con temperaturas elevadas, lo cual es similar a lo encontrado por las tortugas fósiles de este estudio.

Actualmente las tortugas del género *Gopherus* se encuentran en regiones de clima cálido (Legler y Vogt, 2013). Las reconstrucciones paleoclimáticas que se han realizado para la cuenca de Valsequillo, muestran que durante el Pleistoceno presentaba oscilaciones en la temperatura, siendo semejante a la actual hace aproximadamente 35,000 años, volviéndose más cálida con ambientes más secos en el período comprendido de 35,000 -20,000 años (Stevens *et al.*, 2012). Estas condiciones climáticas serían ideales para que estas tortugas se distribuyeran en la región durante la última parte del Pleistoceno, aunque al enfriarse en el Último Máximo Glaciar modificaron su distribución, restringida actualmente en la parte norte de México. Los fósiles descritos en este estudio pertenecientes a la localidad de Valsequillo provienen de capas estratigráficas que indican períodos de clima cálido, en esta misma localidad se han reportado fósiles de faunas asociadas a climas fríos como es el caso del teporingo (conejo de los volcanes, zacatucho) (Cruz-Muñoz *et al.*, 2009), los autores de este estudio mencionan la posibilidad de que fósiles de faunas con distintos requerimientos climáticos pueda deberse al transporte de sedimentos, encontrar fósiles de faunas pertenecientes a climas

diferentes en distintos niveles estratigráficos podría ayudar a esclarecer un poco la complicada estratigrafía de la cuenca de Valsequillo (Huddart *et al.*, 2008, Mark *et al.*, 2010, Metcalfe *et al.*, 2016).

Las reconstrucciones paleoambientales que se han realizado para la cuenca de Valsequillo han sugerido que durante el Pleistoceno, la zona se encontraba cubierta con matorrales xerófitos y pastizales esto indicado por la presencia de fósiles de perro de las praderas (*Cynomys mexicanus*) que indican la presencia de este tipo de hábitat (Cruz-Muñoz *et al.*, 2013). Los análisis isotópicos en dientes de herbívoros muestran que la zona de Valsequillo se componía de zonas de pastizal abierto con poca cobertura arbórea (Pérez-Crespo *et al.*, 2014). Si se comparan ambas reconstrucciones con la actividad actual de las tortugas del género *Gopherus*, se observa que los mismos tipos de vegetación reportados para el Pleistoceno en Valsequillo, son similares a los que actualmente se pueden hallar en el área de distribución de estas tortugas (Legler y Vogt, 2013). Los fósiles de estas tortugas han sido hallados en la parte sur del país en el estado de Oaxaca (Cruz *et al.*, 2009) y, por lo tanto, es probable que estos tipos de vegetación se extendieron hasta la parte centro-sur del país, aumentando el intervalo de la distribución de las especies fósiles encontradas desde el sur de Estados Unidos hasta Oaxaca para *Gopherus* (Cruz *et al.*, 2009), Puebla para *K. flavescens* y El Salvador para *Herperotestudo* (Cisneros, 2005).

Las tortugas son un buen proxy paleoclimático debido a que son afectadas directamente por las variaciones climáticas, particularmente por la temperatura. Se sabe que otra especie de tortuga de desierto, *G. flavomarginatus* está siendo afectada por el cambio climático ya que el aumento de las temperaturas disminuye la vegetación de la cual esta tortuga se alimenta y utiliza como refugio (Becerra-López *et al.*, 2017). Algunas tortugas de agua dulce como *Dermatemys mawii* (tortuga blanca), *Kinosternon leucostomum* (chechahuas), *Trachemys*

scripta (jicoteas) y *Chelydra serpentina* (chiquiguaos, tortugas lagarto), dependen de la temperatura de los nidos la cual afecta la proporción de sexos (Vogt y Flores-Villela, 1992). En un período de cambio climático esto podría desequilibrar la proporción de machos y hembras, como en *D. mawii* que actualmente está en peligro de extinción (Legler y Vogt, 2013) y podría significar la pérdida de la especie. Debido al carácter ectotérmico de los reptiles (Lara-Resendiz, 2017) se sugiere hacer más estudios que involucren fósiles y la ecología actual de estos organismos, ya que pueden ser de gran utilidad para reconstruir el clima del pasado con gran precisión, además de poder predecir el comportamiento de las poblaciones en períodos de cambio climático.

9. Conclusiones

Se describieron 20 piezas fósiles, que se identificaron como pertenecientes a los géneros *Gopherus*, *Hesperotestudo* y *Kinosternon* y a las especies *K. flavescens* y *G. berlandieri*.

Las tortugas del género *Gopherus* descritas para el estado de Hidalgo completan el espacio en la distribución pleistocénica de este género, que existía entre los estados de Aguascalientes y Oaxaca. El género *Hesperotestudo* se había reportado para el norte del país, los registros de Hidalgo y Puebla completan parte de la distribución que debe llegar hasta el registro más sureño en El Salvador.

Con los datos climáticos obtenidos de la distribución de las especies *Gopherus berlandieri* y *Kinosternon flavescens*, se infiere que durante el Pleistoceno tardío, el clima de las áreas de estudio era más cálido con precipitación escasa y vegetación compuesta por matorrales xerófitos y zonas desérticas, condiciones interglaciares que posiblemente se extendían en gran parte del país donde se han encontrado fósiles de estos organismos.

10. Bibliografía

Armenta-Camacho, J., 1978. Vestigios de labor humana en huesos de animales extintos de Valsequillo, Puebla, México. Consejo Editorial del Gobierno del Estado de Puebla. Puebla, México.

Auffenberg, W., 1962. A new species of *Geochelone* from the Pleistocene of Texas. *Copeia*. 3: 627-636.

Auffenberg, W., 1976. The genus *Gopherus*. Pt 1. Osteology and relationships of extant species. *Bulletin of Florida State Museum of Biology*. 20: 47-110.

Becerra-López, J.L., A., Ramírez-Bautista, O., Romero-Méndez, N.P., Pavón y G., Sánchez-Rojas., 2017. Effect of climate change on halophytic grasslands loss and its impact in the viability of *Gopherus flavomarginatus*. *Nature Conservation*. 21: 39-55.

Bell, C.J., E.L., Lundelius Jr., A.D., Barnosky, R.W., Graham, E. H., Lindsay, E. H., Ruez Jr., H.A., Semken Jr, S.D., Webb y R.J., Zakrzewski., 2004. The Blancan, Irvingtonian, and Rancholabrean mammal ages, in Woodburne, M.O. (ed.), *Late Cretaceous and Cenozoic mammals of North America*: New York, Columbia University Press. 232-314.

Biewer, J., J., Sankey, H., Hutchinson y D., Garber., 2016. A fossil giant tortoise from the Mehrten Formation of Northern California. *PaleoBios*. 33: 1-13.

Blain, H-A., S., Bailon y G., Cuenca-Bescós. 2008., The Early-Middle Pleistocene palaeoenvironmental change based on the squamate reptile and amphibian proxies at the Gran Dolina site, Atapuerca, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 261:177-192.

Blain, H-A., S., Bailon., G., Cuenca-Bescós., J.L., Arsuaga, J.M., Bermúdez de Castro y E., Carbonell., 2009. Long-term climate record inferred from early middle

Pleistocene amphibian and squamate reptile assemblages at the Gran Dolina Cave, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution*. 56:55-56.

Bourque, J.R., 2012. An extinct mud turtle of the *Kinosternon flavescens* group (Testudines, Kinosternidae) from the middle Miocene (late Barstovian) of New Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 32: 68-81.

Bramble, D.M., 1982. Scaptochelys: Generic revision and evolution of Gopher tortoises. *Copeia*. 4:852-867.

Bravo-Cuevas, V.H., E., Jiménez-Hidalgo, M.A., Cabral-Perdomo y J.,

Priego-Vargas., 2013. Taxonomy and notes on the paleobiology of the late Pleistocene (Rancholabrean) antilocaprids (Mammalia, Artiodactyla, Antilocapridae) from the state of Hidalgo, central Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 30: 601-613.

Bravo-Cuevas, V.M., J., Arroyo-Cabrales y J., Priego-Vargas., 2016. The record of camelids (Artiodactyla, Camelidae) from the Valsequillo basin, Late Pleistocene of Puebla state, Central Mexico: Taxonomy, diet and geographic distribution. *Revista Brasileira de Paleontología*. 19: 243-258.

Bravo-Cuevas, V.M., N.M., Morales-García, C.R., Barrón-Ortiz, J.M., Theodor y M.A., Cabral-Perdomo., 2017. Canid coprolites from the Late Pleistocene of Hidalgo Central Mexico: Importance for the Carnivore Record of North America. *Ichnos*. 24: 239-249.

Cadena, E.R., C.M., Jaramillo y M., Páramo., 2007. The first Late Pleistocene record of Kinosternon (CRYPTODIRA: KINOSTERNIDAE) turtles for Northern South America, Pubenza Locality, Colombia. *Brazilian Society of Herpetology*. 2: 201-205.

Carbot-Chanona, G. y L.E., Gómez-Pérez., 2014. Nueva evidencia de *Panthera atrox* (Mammalia, Felidae) en el Pleistoceno Tardío de Chiapas. LACANDONIA. 8: 83-89.

Carbot-Chanona, G., Z., Lagunas-Rodríguez, F.J., Jiménez-Moreno y S., Suárez., 2017. Aspectos paleobiológicos de dos ejemplares de *Mammuthus columbi* (Mammalia, Proboscidea, Elephantidae) del Pleistoceno de Puebla, centro de México. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana. 69: 591-609.

Chávez-Galván, B., A.F., Guzmán y O.J., Polaco., 2013. Sinopsis de la herpetofauna en contextos paleontológicos y arqueológicos: Colección Interdisciplina, Serie Sumaria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México. 304 pp.

Cisneros, J.C., 2005. New Pleistocene vertebrate fauna from El Salvador. Revista Brasileira de Paleontología. 8: 239-255.

Contreras-López, M., 2015. Descripción de mamíferos pleistocénicos de la cuenca de Valsequillo y Cuautinchán, Puebla, México. Tesis de Licenciatura. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. 64 pp.

Cruz, J. A., J., Arroyo-Cabrales y R., Viñas-Valleverdú., 2009. Tortugas fósiles del Pleistoceno Tardío de Santiago Chazumba, Oaxaca. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana. 61: 225-232.

Cruz, J. A., J., Arroyo-Cabrales y V., Reynoso., 2016. Reconstructing the paleoenvironment of Loltun Cave, Yucatán, Mexico with Pleistocene amphibians and reptiles and their paleobiogeographic implications. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas. 33: 342-354.

Cruz-Muñoz, V., 2006. Micromamíferos del Pleistoceno tardío en Valsequillo, Puebla, México: D.F., México, Universidad Nacional Autónoma de México. Tesis de Maestría, 96 p.

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

ESRI (Environmental Systems Resource Institute)., 2014. ArcMap 10.2.2.

Edwards, T., A. E.,Karl, M., Vaughn, P. C., Rosen, C., Meléndez-Torres y R. W., Murphy., 2016. The desert tortoise trichotomy: Mexico hosts a third, new sister-species tortoise in the *Gopherus morafkai* – *G. agassizii* group. *ZooKeys*. 562:131-158.

Flannery, K.V., 1967. Vertebrate Fauna and Hunting Patterns. Pp. 132-177 on the prehistory of the Tehuacan Valley. Vol. 1 (D.S. Byers. ed). University of Texas Press, Austin. 331 pp.

Fick, S.E y R.J., Hijmans., 2017. WorldClim2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 37: 4302-4315.

Fry, W.E., 1973. Fossil giant tortoise of the genus *Geochelone* from the late Miocene, early Pliocene of north central Oregon. *Northwestern Science*. 47: 239-249.

González, S., D., Huddart, M.R.,Bennett y A.,González-Huesca., 2006. Human footprints in Central Mexico older than 40,000 years. *Quaternary Science Reviews*. 25:201-227.

González, S. y D., Huddart., 2008. The late Pleistocene human occupation of Mexico: FUMDHAMentos. 7: 236-259.

Guenther., E. W., 1973. Einführung in die Geologischen und paläontologischen untersuchungen im Valsequillo. Das Mexiko-projekt der deutschen Forschungsgemeinschaft 6. Wiesbaden: Franz Steiner Verlag, pp. 1-20.

Herrera-Flores., J.A., 2009. Restos fósiles de tortugas en San Buenaventura Nealtican, Puebla. *Acta Zoológica Mexicana*. 25: 455-464.

Hijmans, R.J., S. E., Cameron, J.L., Parra, P.G., Jones y A., Jarvis., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 25: 1965-1978.

Holman, J.A. y A. J., Winkler., 1987. A mid-Pleistocene (Irvingtonian) herpetofauna from a cave in south central Texas. *Texas. Texas. Mem. Mus., Univ. Texas Pearce-Sellards Ser.* 44: 1-17.

Holman, J.A. y T.T., Tokaryk. 1987. A new specimen of giant land tortoise (*Geochelone* sp.) from the Wood Mountain Formation (middle Miocene) of Saskatchewan. *Canadian Journal of Earth Sciences*. 24: 2572-2574.

Holman, J.A. y M.E., Schloeder., 1991. Fossil herpetofauna of the Lisco C Quarries (Pliocene: early Blancan) of Nebraska. *Trans. Nebraska Acad. Sci.* 18: 19-29.

Holman, J.A., 1998. Reptiles of the lower Miocene (Hemingfordian) Pollack Farm Fossil Site, Delaware: pp 141-147. R.N. Benson (ed). *Geology and Paleontology of the Lower Miocene Pollack Farm Fossil site, Delaware. Delaware Geological Survey. Special Publication* 21.

Huddart, D., M.R., Bennett., S., González y X., Velay., 2008. Analysis and preservation of Pleistocene Human and Animal footprints: An example from Toluquilla, Valsequillo Basin (Central Mexico). *Ichnos*. 15: 232-245.

INEGI., 2009a. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Zempoala, Hidalgo. Clave geoestadística 13083. http://www3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/13/13083.pdf.

INEGI., 2009b. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Cuautinchán, Puebla. Clave geoestadística 21040. http://www3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/21/21040.pdf.

INEGI., 2009c. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Puebla, Puebla. Clave geoestadística 21114. http://www3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/21/21114.pdf.

Iverson, J.B., 1991. Phylogenetic hypotheses for the evolution of modern kinosternine turtles. *Herpetological Monographs*. 5:1-27.

Kurten, B., 1967. Präriewolf und säbelzahniger aus dem Pleistozän des Valsequillo, Mexiko. Quartar, 173-178. In *Jahrbuch zur Erforschung in Eisenalter und Versteinert*. Bd.18. Verlag, Rohrbuch, Bonn, Germany.

Lara-Resendiz, R.A., 2017. Un análisis cuantitativo del estado del conocimiento de la ecofisiología térmica de reptiles en México. *ÁridoCiencia*. 36-4.

Legler, J. M. y R.C., Vogt., 2013. *The Turtles of Mexico: Land and Freshwater forms*. University of California Press. Oakland. CA. USA.

Luna-Espinoza, J.R. y G., Carbot-Chanona., 2009. First Record of Late Pleistocene Turtles from Chiapas, México. *Current research in the Pleistocene*. 26:162-164.

- Mark, D.F., S., Gonzalez., D., Huddart y H., Bohnel., 2010. Dating of the Valsequillo volcanic deposits: Resolution of an ongoing archaeological controversy in Central Mexico. *Journal of Human Evolution*. 58: 441-445.
- Meylan, P.A. y W., Sterrer., 2000. *Hesperotestudo* (Testudines: Testudinidae) from the Pleistocene of Bermuda, with comments on the phylogenetic position of the genus. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 128: 51-76.
- Metcalf, S.E., M.J., Leng, J.R., Kirby, D., Huddart, C.H., Vane y S., González., 2016. Early-Mid Pleistocene environments in the Valsequillo Basin, Central Mexico: a reassessment. *Journal of Quaternary Science*. 31: 325-336
- Miller, W.E., 1980. The Late Pliocene Las Tunas Local Fauna from Southernmost Baja California, Mexico. *Journal of Paleontology*. 54: 762-805.
- Moodie, K.B. y T.R., Van Devender., 1979. Extinction and extirpation in the herpetofauna of the southern High Plains with emphasis on *Geochelone wilsoni* (Testudinidae). *Herpetologica*. 35:198-206.
- Mooser, O., 1980. Pleistocene fossil turtles from Aguascalientes, State of Aguascalientes. *Revista del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México*. 4: 63-66.
- Najera-Hernandez, L., 2006. Patrones de distribución de la familia Testudinidae del Pleistoceno-Holoceno de América del Norte y descripción taxonómica de algunos fósiles del estado de Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. 96 pp.
- Peña-Serrano, J. y G. Carbot-Chanona., 2010. New Pleistocene Localities with *Cuvieronius* (Mammalia: Gomphotheriidae) remains in the State of Veracruz, México, *Current Research in the Pleistocene*. 27: 186-188.

Pérez-Crespo, V. A., J., Arroyo-Cabrales, L.M., Alva-Valdivia, P., Morales-Puente y E., Cienfuegos-Alvarado., 2012. Datos isotópicos ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) de la fauna pleistocénica de la Laguna de las Cruces, San Luis Potosí, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 29:299-307.

Pérez-Crespo, V.A., J. Rodríguez, J. Arroyo-Cabrales y L. Alva-Valdivia., 2013. Variación ambiental durante el Pleistoceno tardío y Holoceno temprano en Guilá Naquitz (Oaxaca, México). *Revista Brasileira de Paleontología*. 16: 487-494.

Pérez-Crespo, V., J., Arroyo-Cabrales, L., Alva-Valdivia, P., Morales-Puente, E., Cienfuegos-Alvarado, F., Otero y P., Ochoa-Castillo., 2014. La paleodieta de cinco especies de mamíferos herbívoros rancholabreanos de Valsequillo (Puebla, México). *Revista Chilena de Antropología*. 30: 76-82.

Phillips, S.J., R.P., Anderson y R.E., Schapire., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions: *Ecological Modelling*. 190:231-256.

QGIS Development Team. 2014. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>.

Pichardo, M., 1997. Valsequillo biostratigraphy: New evidence for Pre-Clovis date. *Anthropologischer Anzeiger*. 55: 223-246.

Pichardo, M. 1999. Valsequillo biostratigraphy II. Bison, tools, correlate with Tequiquiac. *Anthropologischer Anzeiger*. 57:13-24.

Reynoso, V.H y M. Montellano-Ballesteros., 2004. A new giant turtle of the genus *Gopherus* (Chelonia: Testudinidae) from the Pleistocene of Tamaulipas, Mexico, and a review of the phylogeny and biogeography of gopher tortoises. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 24: 822-837.

RStudio Team., 2015. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA URL.<http://www.rstudio.com/>.

Rogers, K.L., 1976. Herpetofauna of the Beck Ranch local fauna (Upper Pliocene: Blancan) of Texas. Pubs. of the Museum, Michigan State Univ. Paleontol. Ser. 1:163-200.

Segerstrom, K., 1962. Geology of south-central Hidalgo and northeastern Mexico, Mexico. Geological Survey Bulletin.

Stevens, R.E., S.E., Metcalfe, M.J., Leng, A.L., Lamb, H.J., Sloane, E., Naranjo y S., González., 2012. Reconstruction of late Pleistocene climate in the Valsequillo Basin (Central Mexico) through isotopic analysis of terrestrial and freshwater snails. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeocology*. 319-320: 16-27.

Tovar-Liceaga, R.E., M., Montellano-Ballesteros y E., Corona-M., 2007. Fauna pleistocénica de Santa Cruz Nuevo, Puebla, México. 4th European Meeting on the Paleontology and Stratigraphy of Latin America (E.Díaz-Martínez e I.Rábano, eds.) Cuaderno del Museo Geominero, Instituto Geológico y Minero de España. 8: 393-397.

Tomas-Mosso, A., C., Castañeda-Posadas y J.A., Cruz., 2019. Reconstrucción del paleoambiente de la localidad de las Tazas, Valsequillo. *Paleontología Mexicana*, Número especial 5: 76

Van Devender, T.R., A.M. Rea y M.L. Smith., 1985. The Sangamon Interglacial Vertebrate Fauna from Rancho La Brisca, Sonora, Mexico, *Transactions of the San Diego Society of Natural History*. 21: 23-55.

Vitt, L. y J.P., Caldwell., 2014. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*: San Diego, California, Academic Press. 697 pp.

Vogt, R.C. y O., Flores-Villela., 1992. Effects of incubation-temperature on sex determination in a community of neotropical freshwater turtles in southern Mexico. *Herpetologica*. 48: 265-270.

White, R. S., J. I. Mead, A. Báez y S. L. Swift., 2010. Localidades de vertebrados fósiles del Neógeno (Mioceno, Plioceno y Pleistoceno): una evaluación preliminar de la biodiversidad del pasado. En F. E. Molina Frenaner y T. R. Van Devender, eds. *Diversidad biológica de Sonora*. 51-72. Universidad Nacional Autónoma de México, México.