



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO DE LOS VERTEBRADOS
FÓSILES DE LA CUENCA PUEBLA-TLAXCALA

TESIS PRESENTADA PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
LICENCIADO EN BIÓLOGIA

PRESENTA:
JOSÉ DE JESÚS CASTILLO RODRIGUEZ

DIRECTOR DE TESIS:
DR. JOSE ALBERTO CRUZ SILVA

22 AGOSTO 2018



Agradecimientos:

A mi madre Guadalupe y a mi familia por todo el apoyo que me han brindado durante toda mi vida guiándome en la toma de decisiones, que buenas o malas me han ayudado en la formación no solo académica sino en aspectos personales siendo un buen ciudadano.

En especial quiero agradecer a mi abuelo el Dr. Asley Rodríguez por todos los consejos sabios, y por el gran ejemplo que me ha mostrado ser, inculcándome los valores de la humildad, la perseverancia y el compromiso.

Al M. en C. Carlos Castañeda Posadas por brindarme la oportunidad de nuevos aprendizajes en el área de la paleontología y generando en mí una pasión por esta área de las ciencias naturales, y todo el apoyo dentro del laboratorio en mi estancia dentro de este así como a aportar nuevos conocimientos a la ciencia.

Al Dr. José Alberto Cruz Silva por todo el apoyo en la realización de este estudio y ser mi director de tesis, y una de las personas que admiro por su gran trayectoria en la investigación, y que me motivo día con día a realizar un trabajo impecable.

Al Laboratorio de Paleontología y mis compañeros que con su trabajo y esfuerzo apoyaron a la generación de este proyecto gracias Azarael, Nut, Chui.

Al Biólogo Miguel Sánchez Salinas por todo el apoyo dentro y fuera del laboratorio siendo también un gran ejemplo para mí y enseñarme la pasión que se tiene por el área de la paleontología.

A la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla por brindarme la oportunidad de realizar una carrera dentro de la institución, así como a los grandes académicos que en ella laboran a diario, y en especial al Dr. Caicedo Rivas por los consejos las charlas y momentos agradables que me dieron a conocer lo increíble del área de las ciencias naturales.

Índice

Resumen	1
1. Introducción	2
Objetivo General	3
Objetivos Particulares	3
2. Área de estudio	4
San Mateo Huexoyucán	5
Valsequillo	6
Cuautinchán	7
Alzayanca	7
Atoyatempan	8
San Luis Atexcac	8
3. Material y métodos	9
3.1 Análisis biogeográfico	10
4. Resultados	11
4.1 Paleontología sistemática.....	11
4.2 Riqueza y abundancia de las localidades fosilíferas.....	14
4.3 Biogeografía de la Cuenca Puebla-Tlaxcala en el Pleistoceno.....	16
5. Discusión	18
Conclusión	20
Bibliografía	21

Resumen

La importancia de los fósiles radica en que estos presentan información única de los procesos de la vida en el pasado, mediante la cual se pueden obtener datos relevantes para diferentes áreas como en biología, geología, sistemática, paleobiología, evolución y paleoclimatología. Los trabajos paleobiogeográficos más recientes realizados en México, analizan la distribución de los mamíferos; durante el Pleistoceno, postulando los corredores biogeográficos y patrones de migración que representan el intercambio de la fauna de Norte América y Sudamérica durante el Cuaternario. Sin embargo, se carece de estudios paleobiogeográficos locales que analicen el comportamiento de la distribución de la megafauna en el pasado, por lo que este trabajo presenta un estudio a nivel local realizado en la cuenca Puebla-Tlaxcala, ubicado al este del corredor pleistocénico de la Faja Volcánica Transmexicana. Los fósiles fueron tratados a nivel de grupos (*taxon free*) para comparar comunidades y ecosistemas a través de diferentes escalas de tiempo y escalas espaciales. El análisis muestra que lo largo de la cuenca Puebla-Tlaxcala se tiene una mayor abundancia de restos de *Mammuthus* y *Equus*. La mayor riqueza de grupos de megafauna se presentó en las localidades de San Mateo Huexoyucan, Tlaxcala y Valsequillo, Puebla. El análisis biogeográfico mostró que dos grupos de localidades que no están relacionadas con la distancia entre ellas, el cauce actual de los ríos ni las ecorregiones actuales, sugiriendo que las condiciones pleistocénicas fueron diferentes a las actuales.

Palabras clave: Paleobiogeografía, Puebla, Tlaxcala, Pleistoceno tardío, megafauna,

1. Introducción

El material fósil es una fuente de información única e irremplazable de la vida en el pasado, con esta información se pueden realizar interpretaciones sobre temáticas geológicas, sistemáticas, paleobiológicas, evolutivas, paleoclimáticas y paleobiogeográficas (Cristin y Perrillat, 2011).

La paleobiogeografía implica el estudio de patrones geográficos en la historia de la vida. También puede proporcionar información relevante para estudios de procesos evolutivos y ecológicos (Brooks y McLennan, 1991, Brown y Lomolino, 1998). Con el registro fósil los paleobiogeógrafos pueden recopilar la información de cómo el planeta y su biota ha cambiado, determinando la asociación entre los acontecimientos geológicos principales y los patrones biogeográficos, en diferentes escalas de tiempo (Limberman 1999).

En México el registro fósil es crucial para conocer el impacto del cambio climático sobre la mastofauna del Pleistoceno, generando información precisa sobre la extinción de ciertos grupos y los cambios en la distribución de otros, así como la biogeografía de México en el pasado para entender la distribución de los mamíferos en el presente (Ferrusquia-Villafranca *et al.*, 2017).

Dentro del Pleistoceno, el Rancholabreano se define como el intervalo entre 210,000–12,000 años A.P, biocronológicamente inicia con la aparición en el registro fósil del género *Bison* y finaliza con la extinción de la megafauna pleistocénica (Bell *et al.*, 2004; Barnosky *et al.*, 2014). Hasta la fecha se han reportado 776 localidades con mamíferos pleistocénicos en México, principalmente de megafauna (Montellano-Ballesteros y Arroyo-Cabrales, 2002). Los trabajos biogeográficos más recientes realizados en el país son los de Arroyo-Cabrales *et al.*, (2010), Ceballos *et al.*, (2010) y Ferrusquia-Villafranca *et al.*, (2010, 2017) quienes analizan la distribución de la fauna de mamíferos del Pleistoceno, ubicando corredores biogeográficos y patrones de migración que representan el intercambio de la fauna de Norte América y Sudamérica. El corredor pleistocénico de la Faja Volcánica Transmexicana es incompatible con los otros corredores por la composición y distribución de la biota, que se ve afectada por gran cantidad de cuerpos volcánicos

que la conforman, formando una barrera biogeográfica entre las biotas tropicales y templadas de México (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2010, Ferrusquia-Villfranca *et al.*, 2017).

Al este del corredor pleistocénico de la Faja Volcánica Transmexicana se encuentra la cuenca Puebla-Tlaxcala. La megafauna dentro de esta cuenca está representada en la parte de Puebla por cinco localidades donde se tienen registros de *Mammuthus*, *Equus*, *Camelops*, *Bison*, *Eremotherium* y *Glyptotherium* (Armenta-Camacho, 1978; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2015; Sánchez-Salinas *et al.*, 2016). Tlaxcala cuenta con registros en San Mateo Huexoyucan incluyendo los géneros *Mammuthus*, *Eremotherium*, *Glyptotherium*, *Equus*, *Camelops*, y *Bison*. (Sánchez-Salinas *et al.*, 2016). Sin embargo, los estudios paleobiogeográficos a niveles locales no se han realizado en el país a pesar de la importancia que tiene para conocer la distribución de la megafauna pleistocénica (Montellano-Ballesteros *et al.*, 2002; Ceballos *et al.*, 2010; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010, 2017), por lo que en el presente estudio se analizará la megafauna de la Cuenca Puebla-Tlaxcala y se observaran los patrones paleobiogeográficos a escalas locales.

Objetivo General

Determinar si existe un patrón paleobiogeográfico entre las localidades pleistocénicas de la Cuenca Puebla-Tlaxcala representadas en la colección paleontológica de la BUAP.

Objetivos Particulares

- Realizar un listado de la riqueza y abundancia del material fósil por localidad.
- Realizar la identificación de los restos fósiles de la localidad de Alzayanca, Tlaxcala.
- Por medio de un análisis de similitud comparar las áreas representadas en la Cuenca Puebla-Tlaxcala.

2. Área de estudio

Para la determinación del área de estudio se tomaron en cuenta seis de las nueve localidades con material fósil resguardado en la Colección Paleontológica de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAPAL) pertenecientes a la actual cuenca Puebla-Tlaxcala, esta se encuentra dentro de la cuenca del Balsas que cuenta con la cuenca Atoyac-Balcón del diablo y las cuencas Zahuapan, San Martín Texmelucan y Lago Totolzingo (Gonzales, 2011) (Figura 1). Se eligieron las localidades de Alzayanca, y San Mateo Huexoyucan en Tlaxcala, así como Valsequillo, Cuautinchan, Atoyatempan y San Luis Atexcac en Puebla, por estar mejor representadas en la Colección Paleontológica. La descripción de los sitios se tomó de los datos de CONABIO (www.conabio.gob.mx), CONAGUA (www.gob.mx/conagua), INAFED (www.inafed.gob.mx) y del Servicio Geológico Mexicano (www.gob.mx/sgm).

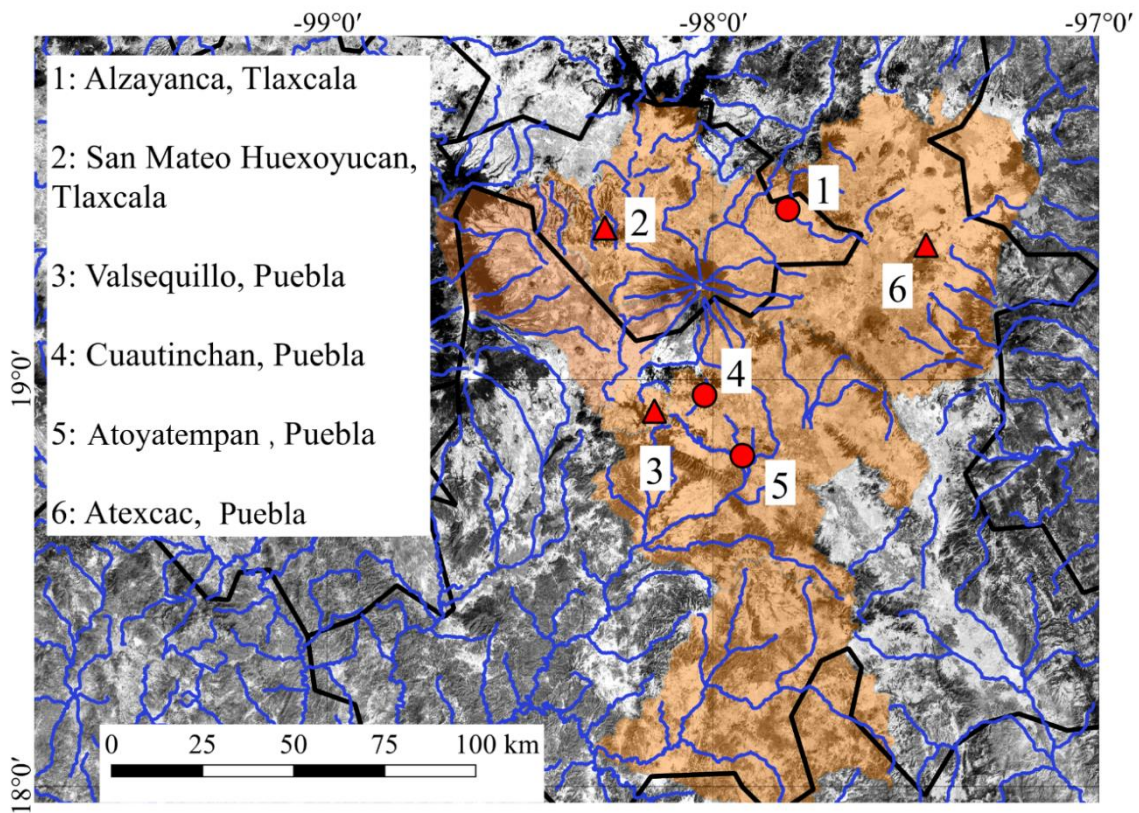


Figura 1: Mapa de la cuenca Puebla-Tlaxcala (naranja) con las localidades estudiadas, mostrando el flujo de los ríos Alseseca, Atoyac y Zahuapan que forman dicha cuenca.

De norte a sur de la cuenca Puebla-Tlaxcala, las localidades de San Mateo Huexoyucan, Tlaxcala y Valsequillo, Puebla, presentan estudios estratigráficos y edades absolutas para el material pleistocénico estudiado (Gonzales *et al.*, 2006, Tovar *et al.*, 2013). Los datos geológicos de las localidades de San Luis Atexcac y de Alzayanca fueron tomados de la carta geológica minera Veracruz E14-3 (Servicio Geológico Mexicano). Para la localidad de Atoyatempan se utilizó la carta geológica minera Orizaba E14-6 (Servicio Geológico Mexicano).

San Mateo Huexoyucan

Los fósiles se ubican en secuencias de tobas andesíticas, andesitas-basaltos y cenizas, los sedimentos lacustres están conformados por una secuencias de tobas, aglomerados, grava volcánica de origen fluvial y capas delgadas de pómez y diatomitas (Figura 2) (Sánchez- Salinas, et al., 2016). El área de San Mateo Huexoyucan presenta un pedocomplejo con tres tipos de paleosuelos que incluyen

humus oscuro, arcilla y materia orgánica con edades que van de los 51798 - 47650 años *cal.* AP (Tovar *et al.*, 2013). Los fósiles fueron encontrados en el paleosuelo TX2 que es un paleosuelo compuesto por fluvisol histico.

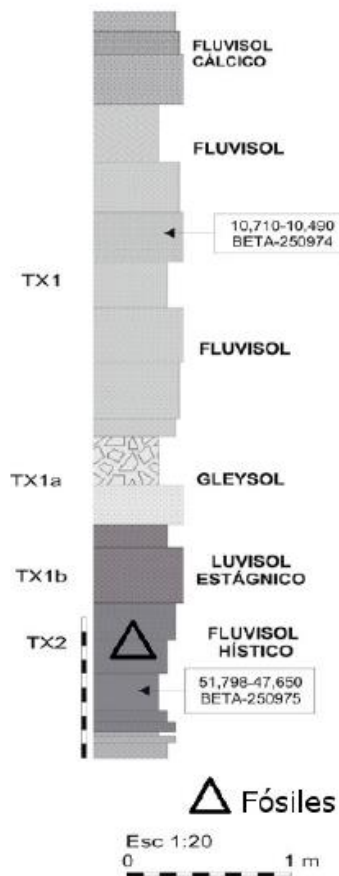


Figura 2: Columna estratigráfica de San Mateo Huexoyucan, Tlaxcala (Tomado de Sánchez- Salinas, et al., 2016).

Valsequillo

La región de Valsequillo fue ocupada durante parte del Pleistoceno superior por un lago poco profundo represado por un flujo de lava espesa (Ixcalo Lava). Una secuencia de sedimentos lacustres se depositó discordantemente sobre un rango de estratos terciarios. Dentro de esta sucesión de lagos, se depositó una ceniza volcánica olivino basáltica, conocida informalmente como ceniza de Xalnene (González *et al.*, 2006). El horizonte de ceniza de Xalnene divide los sedimentos del lago dentro de la Cuenca de Valsequillo en una unidad superior e inferior, y proporciona un horizonte marcador identificable e isócrono en gran parte de la cuenca donde se puede encontrar un sedimento de tipo Lahar (TpLH) del neógeno, donde se encuentran el material fósil (Figura 3). En el área de Valsequillo se pueden observar sedimentos que incluyen lavas, gravas y cenizas, el material de megafauna de la zona está datado en 27300 ± 3800 años *cal. AP* (Gonzales *et al.*, 2006).

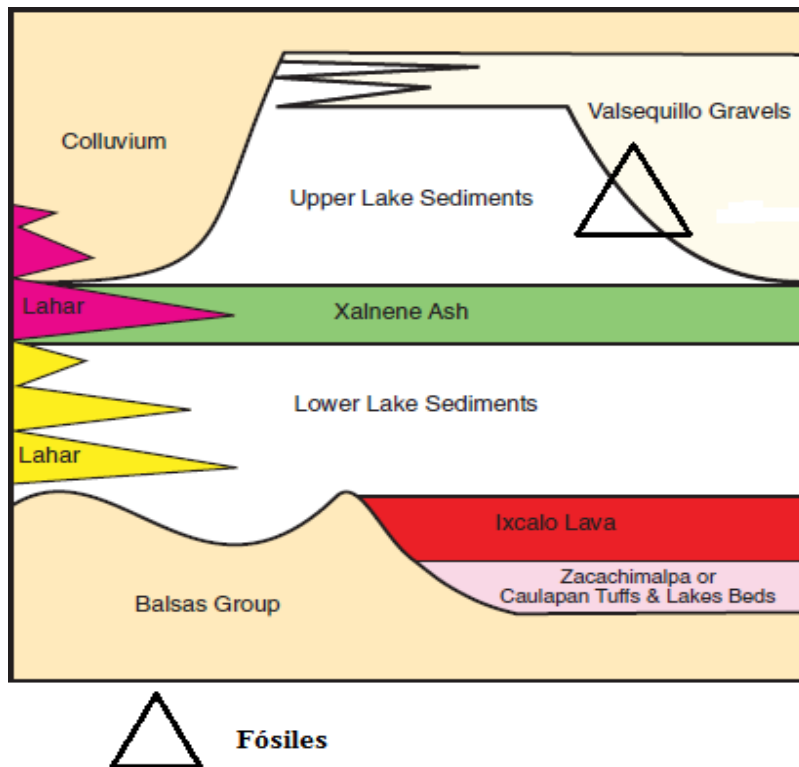


Figura 3: Columna estratigráfica de Valsequillo, Puebla. (Tomado de González *et al.*, 2006).

Cuautinchán

Su geología pertenece al Cuaternario, en el sitio se encuentran rocas sedimentarias tales como arenisca, caliza, conglomerado y caliche; también hay suelos aluviales, siendo la división entre suelos tipo lahar y basalto el sitio donde se localiza el material fósil (Figura 4) (Contreras-López 2015).

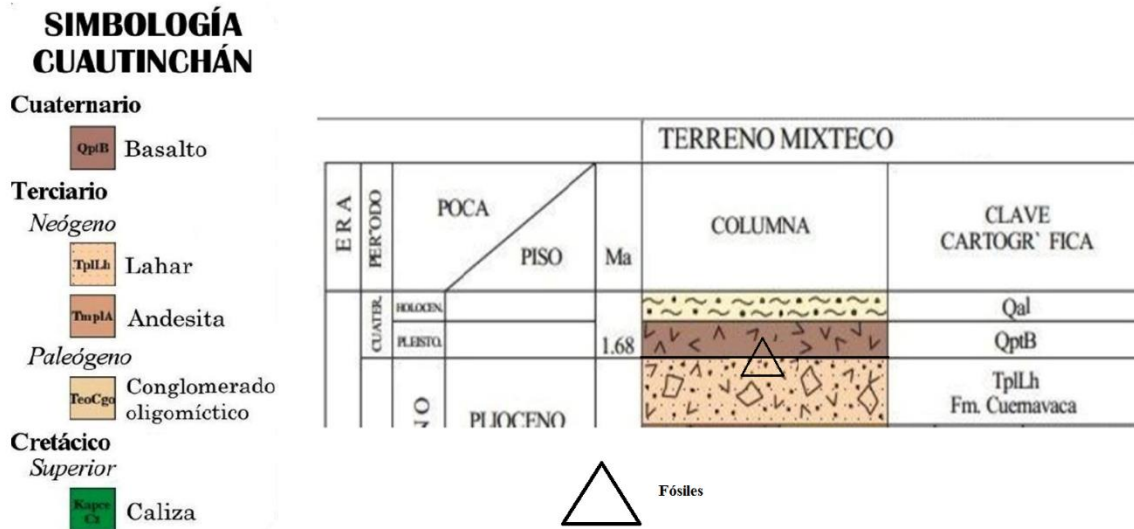


Figura 4: Geología de Cuautinchán, Puebla (Tomado de Contreras-López 2015).

Altzayanca

En esta región se encuentra material sedimentario compuesto de Toba Andesítica y Andesita donde se encuentra el material fósil (QptTA-A) (color marrón), perteneciente a la Cuenca de Zongolica, correspondiente al periodo (Figura 5).

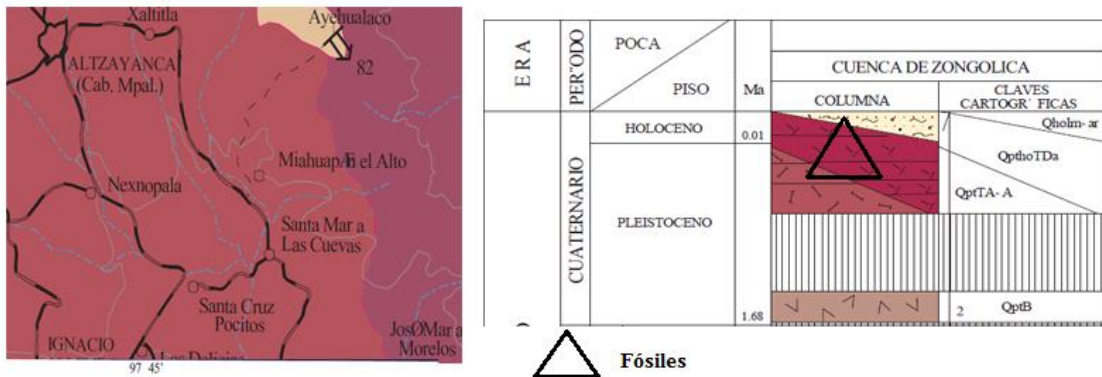


Figura 5: Geología de Altzayanca, Tlaxcala con mapa de la zona (SGM 2002).

Atoyatempan

Para esta localidad se tiene material sedimentario de Toba Andesítica y Andesita donde se encuentra el material fósil (QptTA-A) (marrón punteado), del Terreno Mixteco, pertenecientes al Cuaternario (Figura 6).

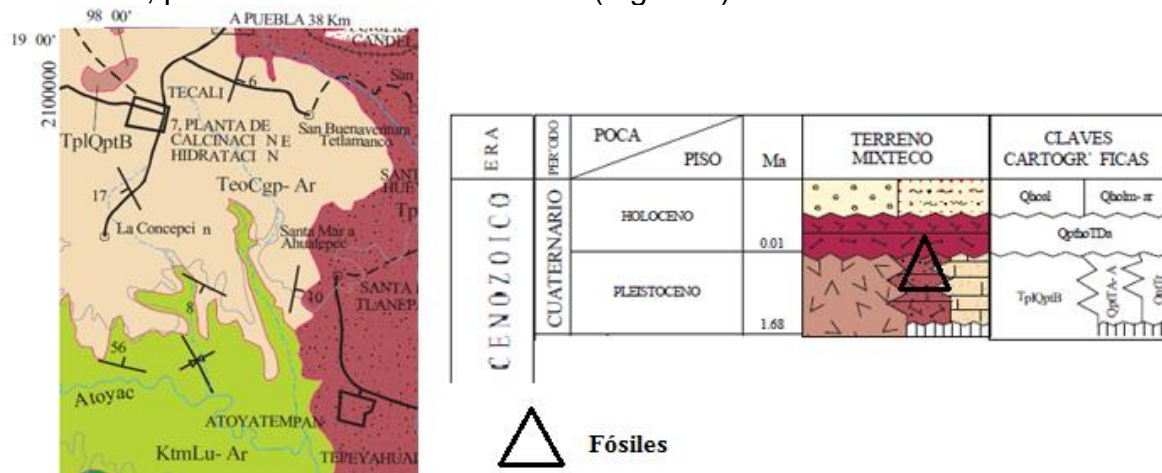


Figura 6: Geología de Atoyatempan, Puebla con mapa de la zona (SGM 2002).

San Luis Atexcac

En esta región se encuentra la laguna cráter de San Luis Atexcac donde podemos encontrar material fósil perteneciente al Cuaternario que rodea la laguna compuesto por sedimento piroclástico y riolita (Qpt PcR) y Lahar Arenisca (Qpt Lh-Ar) (color blanco punteado) (Figura 7).

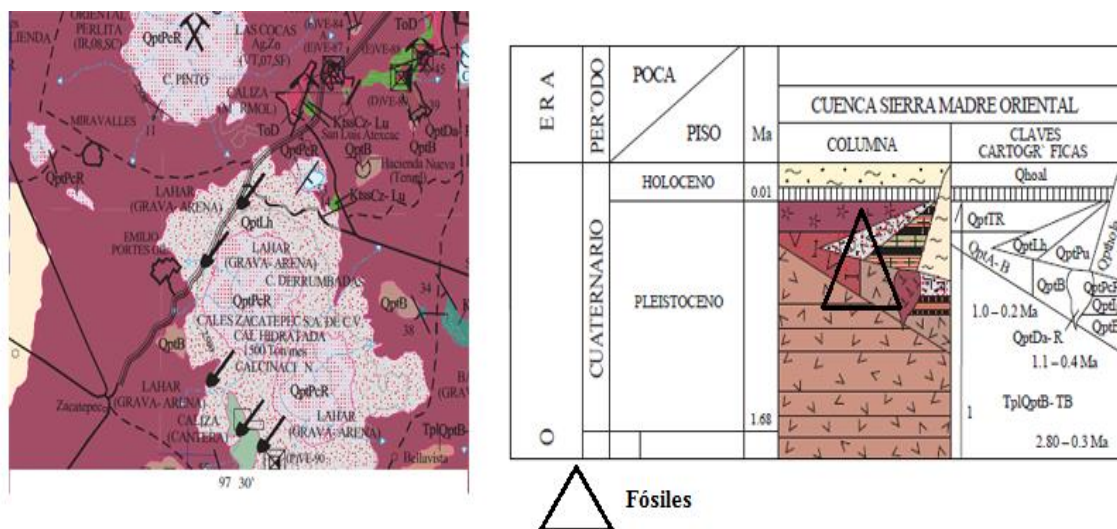


Figura 7: Geología de San Luis Atexcac, Puebla con mapa de la Zona (SGM 2002).

Estas seis localidades se encuentran hidrológicamente dentro de la cuenca Puebla-Tlaxcala, localizadas al este del corredor pleistocénico de la Faja Volcánica Transmexicana y presentan depósitos del Cuaternario, principalmente del Pleistoceno. La cuenca Puebla-Tlaxcala está conformada por los ríos Alseseca, Atoyac y Zahuapan (Figura 1). Se encuentran dentro de la ecorregión Sierras Templadas al norte y la ecorregión Cálido-Secas al sur. Esta zona es denominada como la subcuenca de los ríos Atoyac-Zahuapan por la CONAGUA (2015).

3. Material y métodos

Se revisó el material presente en la Colección Paleontológica de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAPAL). El número de registros fósiles encontrados en la colección consta de 258 piezas de megafauna fósil de las cuales se trabajó con 170 (Cuadro 1), que presentaban características diagnosticables y de los cuales solo el material de San Mateo Huexoyucan y Valsequillo ya se encontraba identificado.

Cuadro 1: Número de restos y grupos encontrados en las diferentes localidades de la cuenca Puebla-Tlaxcala. AT=San Luis Atexcac, VAL=Valsequillo, ALT= Alzayanca, BSM= Barranca San Mateo Huexoyucan, CUA= Cuautinchan, ATO = Atoyatempan.

Localidad	Caballo	Bisonte	Perezoso	Camello	Gliptodonte	Proboscídeo
AT	0	0	0	0	0	31
VAL	16	2	2	1	0	28
ALT	0	1	0	0	0	2
BSM	45	6	4	2	9	18
CUA	0	0	0	1	0	1
ATO	0	0	0	0	0	1

Posteriormente se realizó la curación del material paleontológico que así lo requiriera como un cráneo de bisonte de Alzayanca y un par de escapulas de

proboscideos de San Mateo Huexoyucan, para realizar una identificación a nivel de grupos taxonómicos. Para la identificación se utilizaron los trabajos de Gillette y Ray (1981), Olsen (1972), Schmid (1971,1972) y France (2009). Se realizaron comparaciones con el material de la Colección Paleontológica (BUAPAL) y del laboratorio de Endocrinología de la Reproducción de la BUAP.

El material de Valsequillo se revisó para corroborar la identificación realizada anteriormente (Bonilla-Toscano 2011, Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2015, Contreras-López 2015). Para el material procedente San Mateo Huexoyucan se tomó la identificación de Sánchez-Salinas *et al.*, (2016). Los registros fósiles en Alzayanca con megafauna perteneciente a bisonte y proboscídeo se identificaron en este estudio. El resto del material fósil presente en la BUAPAL, debido a sus condiciones de preservación del material, no permitió la identificación de los restos. La determinación se realizó a nivel de grupos (*Taxon-Free*) para realizar comparaciones entre faunas temporalmente dispares (Louys, 2012). El análisis a nivel de grupos nos permite comparar comunidades y ecosistemas a través de diferentes escalas de tiempo y escalas espaciales (Louys, 2012). Mediante este método también se permite rastrear los atributos de los ecosistemas a lo largo del tiempo y mostrar los resultados bióticos de muchos “experimentos naturales” en el pasado con respecto al cambio climático global (Barnosky *et al.*, 2017).

La riqueza fue determinada utilizando el número de grupos representados por localidad. La abundancia de cada grupo se tomó del número total de restos por grupo por localidad (Lyman, 2008).

3.1 Análisis biogeográfico

Para el análisis biogeográfico se georreferenciaron los seis sitios fósiles de la cuenca Puebla-Tlaxcala y la información se analizó con sistemas de información geográfica, con el programa Quantum Gis (<http://qgis.osgeo.org>).

Se registró la diversidad y abundancia de los grupos taxonómicos por localidad. Para evitar el sesgo de las cantidades de diversidad y abundancia, los datos fueron estandarizados utilizando la Z normal (Ecuación 1).

$$Z = \frac{(x_i - \mu)}{\sigma}$$

Ecuación 1

Para obtener el valor estandarizado de (Z) a cada valor de abundancia y diversidad (x_i) se le resta el promedio (μ) y el resultado fue dividido entre la desviación estándar (σ) de los datos (Zar 2010).

Se realizó un análisis de similitud entre las localidades representadas en la cuenca Puebla-Tlaxcala para observar qué tanto se relacionan estas localidades y por qué se relacionan. Para el análisis de similitud se tomaron en cuenta los grupos por localidad y la abundancia relativa estandarizada de los mismos. El índice de disimilitud empleado fue el índice Bray Curtis, porque este índice refleja mejor las diferencias ecológicas en espacio y tiempo para estudios en vertebrados (Chao *et al.*, 2006; Stewart, 2008). Se restó a la unidad el valor obtenido de la disimilitud para obtener la similitud entre sitios y se multiplicó por 100 para convertir los valores en porcentaje de similitud, donde 100% representa una similitud total. Los datos fueron analizados en el programa estadístico R (www.r-project.org).

4. Resultados

Sitio Altzayanca

Se identificaron los restos óseos de dos órdenes de mamíferos pleistocenos pertenecientes a las familias Bovidae y Elephantidae.

4.1 Paleontología sistemática.

Orden Artiodactyla, Owen, 1848.

Familia Bovidae, Gray, 1821.

Género *Bison*; Smith 1827.

Especie *Bison* sp.

Material referido: BUAPAL 1123, fragmento de cráneo.

Descripción. Espécimen que consta de un cráneo fragmentado del cual se conservan la región occipital y parte del parietal, los cóndilos son robustos y cónicos, con tubérculos musculares bien desarrollados, la parte basal del hueso occipital es ancha y la bula timpánica se encuentra fragmentada (Figura 8).



Figura 8: Cráneo de *Bison* sp (BUAPAL1123) en vista posterior. Barra=15cm.

Discusión. La región occipital del cráneo fósil (BUAPAL 1123) presenta anchura máxima de 28 cm y una apertura del foramen magnum de 4.1 cm. Difiere de otros organismos como el caballo (*Equus*) porque la región occipital es estrecha y la cresta occipital es más pronunciada, mientras que en *Bos* y *Bison* es más amplia (Schmit, 1971 y Pales; García, 1981) como el material fósil aquí analizado. Las medidas del ancho entre cóndilos occipitales del ejemplar identificado se encuentran en los rangos de las medidas reportadas por Mc Donald (1981) para el género *Bison*, excepto para las especies de *Bison bison* (Mc Donald, 1981) y *Bison athabasce* (Bayrock y Hillerud, 1964) (Cuadro 2). Con estos elementos craneales podemos determinar que pertenece al género *Bison* el cual es fósil índice que nos indica una edad rancholabreana para el sitio de Alzayanca (Bell *et al.*, 2004).

Cuadro 2. Medidas de la anchura de los cóndilos occipitales (cm) del *Bison* fósil de Atzayanca (BUAPAL 1123) comparados con los *Bison* fósiles de Mc Donal (1981).

Fósil	<i>Bison antiquus</i>	<i>Bison latifrons</i>	<i>Bison occidentalis</i>	<i>Bison bison</i>	<i>Bison athabascaae</i>	<i>Bison priscus</i>	<i>Bison alaskensis</i>
145	132-161	140-179	111-151	111-140	118-139	127-165	133-175

Grupo proboscídeos

Orden Proboscidea, Illiger, 1811.

Familia Elephantiadae, Gray 1821

Género *Mammuthus*, Brookes 1828.

Especie *Mammuthus* sp.

Material referido. BUAPAL 4, fragmento de húmero; BUAPAL 87, tibia derecha (Figuras 9, 10).



Figura 9: Tibia de *Mammuthus* sp BUAPAL 87, A en visa superior, B en vista lateral, C en vista distal. Barra = 15cm.

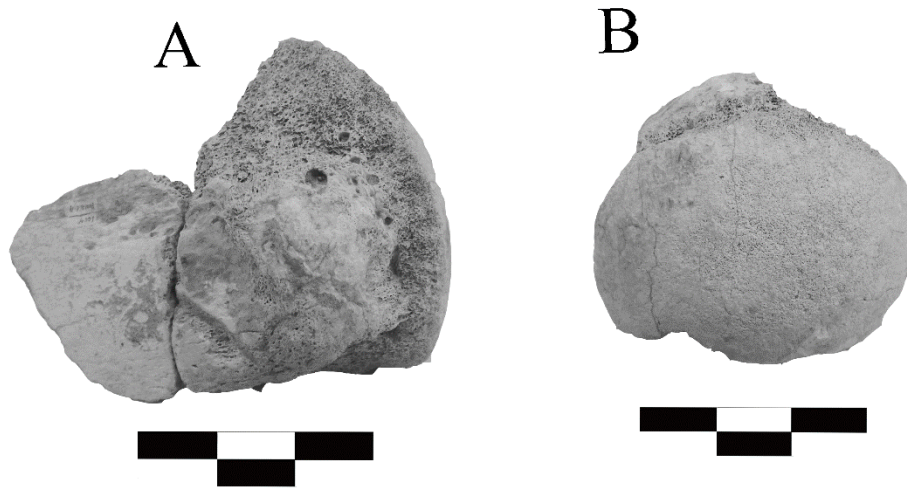


Figura 10: Condilo proximal del humero de *Mammuthus* sp (BUAPAL 4). A en visa lateral, B en vista superior. Barra = 15 cm.

Descripción. Dos especímenes que constan de elementos post-craneales, el cóndilo proximal de un húmero (BUAPAL 4) y una tibia completa (BUAPAL 87). El húmero se encuentra fragmentado con la faceta distal amplia y cóncava con una longitud máxima de 30 cm, lateralmente presenta una tuberosidad robusta y pronunciada (Figura 10). La tibia presenta una longitud máxima de 54 cm (Figura 9), conserva dos facetas proximales del fémur, de forma convexas y amplias, se encuentra también presente el maléolo y una cresta proximal pronunciada en forma de "V".

Discusión. En Proboscídeos el cóndilo proximal del húmero y la tuberosidad lateral está más pronunciada en *Mammuthus* que en *Mamut* (Olsen 1972). Para la tibia encontrada se utilizaron la cresta proximal la cual se encuentra presente en el género *Mammuthus* y en forma de "V", el maléolo medial es menos pronunciado en *Mammuthus* que en *Mamut* (Olsen 1972), estas características ayudaron a la identificación de ambos especímenes perteneciente al género *Mammuthus*.

4.2 Riqueza y abundancia de las localidades Representadas

De las seis localidades ubicadas en la cuenca Puebla-Tlaxcala se pudieron identificar 170 restos que incluyen caballos, bisontes, camellos, perezosos,

proboscídeos y gliptodontes. Los proboscídeos y caballos representan el mayor número de especímenes con 61 y 81 respectivamente (Cuadro 1, Figura 11). El grupo con menor número de especímenes son los camellos que presentan cuatro restos, seguido de los perezosos con seis especímenes, los gliptodontes y bisontes presentan nueve especímenes cada grupo.

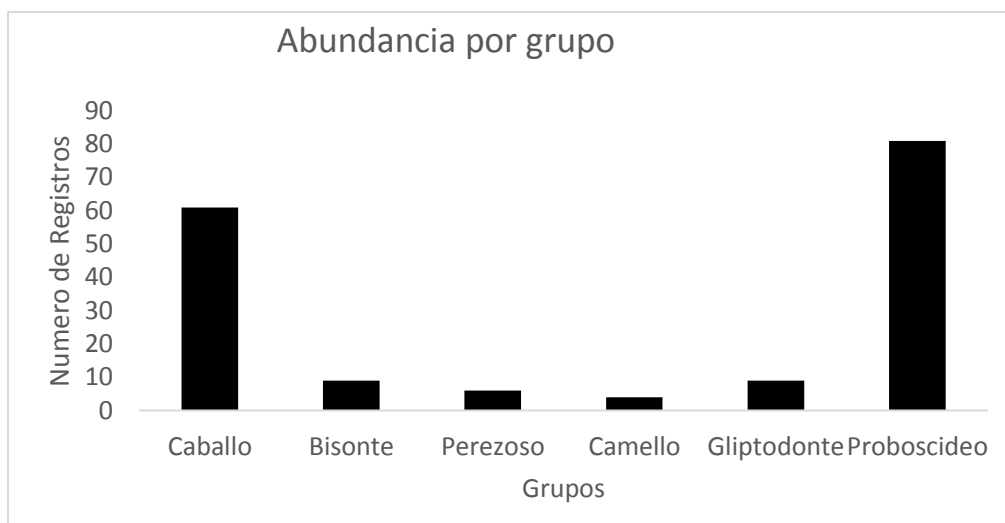


Figura 11: Abundancia de los restos encontrados para cada grupo de megafauna procedente de las localidades de la cuenca Puebla-Tlaxcala, presentes en la BUAPAL.

Las localidades de Valsequillo, Puebla y San Mateo Huexoyucan, Tlaxcala, presentaron la mayor riqueza de grupos. San Mateo Huexoyucan cuenta con seis grupos de mamíferos fósiles que son proboscídeos, caballos, camellos, bisontes, perezosos y gliptodontes y para Valsequillo se encontraron cinco grupos de mamíferos fósiles que son proboscídeos, caballos, camellos, bisontes, perezosos. (Figura 12). En Cuautinchán, Puebla y Alzayanca, Tlaxcala se encontraron registros de dos grupos de mamíferos fósiles, incluyendo proboscídeos; para Alzayanca se encontraron registros fósiles de bisontes y para Cuautinchán registro fósiles de camello. Finalmente, para Atecal y Atoyatempan, Puebla solo se encontraron registros de proboscídeos (Cuadro 1).

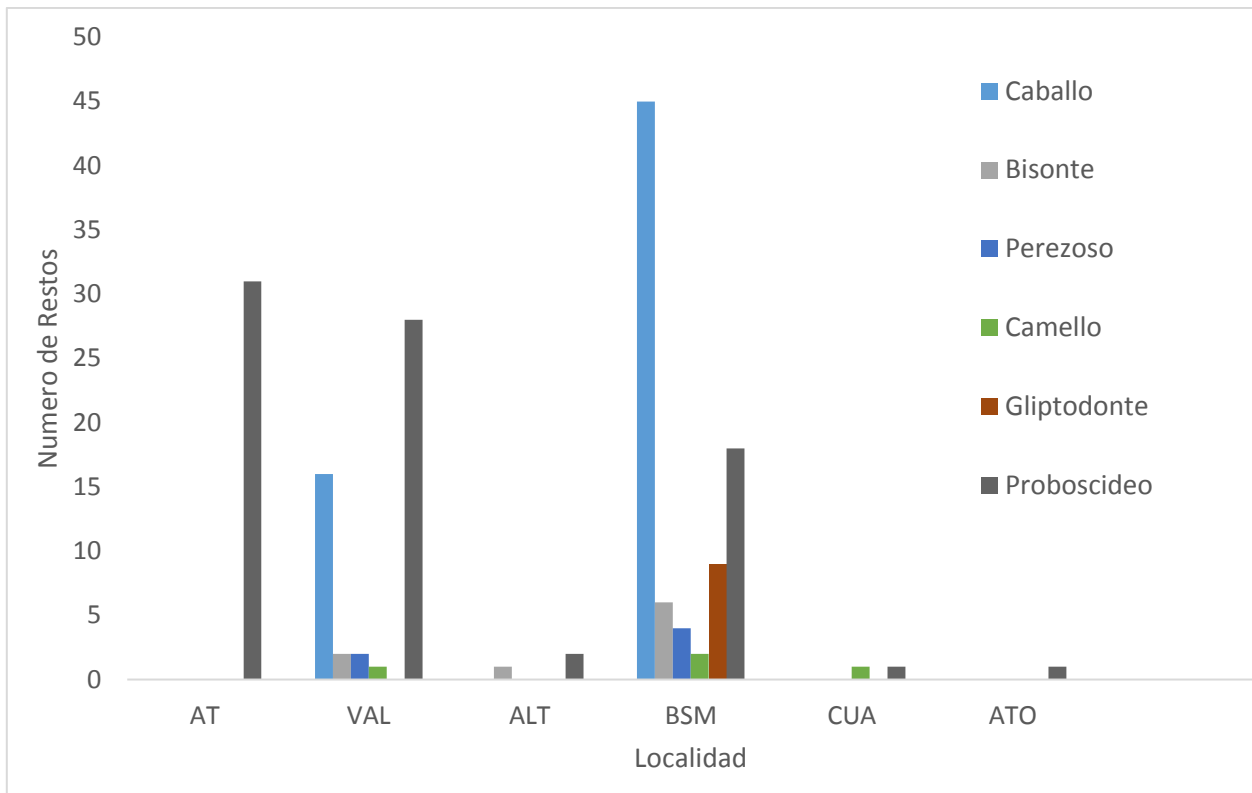


Figura 12. Diversidad de grupos procedente de las localidades de la cuenca Puebla-Tlaxcala, presentes en la BUAPAL. AT=San Luis Atexcac, VAL=Valsequillo, ALT=Altzayanca, BSM= Barranca San Mateo Huexoyucan, CUA= Cuautinchan, ATO = Atoyatempan.

4.3 Biogeografía de la Cuenca Puebla-Tlaxcala en el Pleistoceno

En el análisis biogeográfico se determinaron dos grupos con tres localidades cada uno. El primer grupo está representado por las localidades de Atexcac, Valsequillo y San Mateo Huexoyucan, con una similitud en riqueza y abundancia del 80% entre Valsequillo y San Mateo Huexoyucan y estas dos localidades presentan una similitud del 60 % con Atexcac. El segundo grupo está representado por Altzayanca, Atoyatempan y Cuautinchan, con una similitud del 70% entre Cuautinchán y Atoyatempan y una similitud del 55% de estas dos localidades con respecto a Altzayanca (Figura 13).

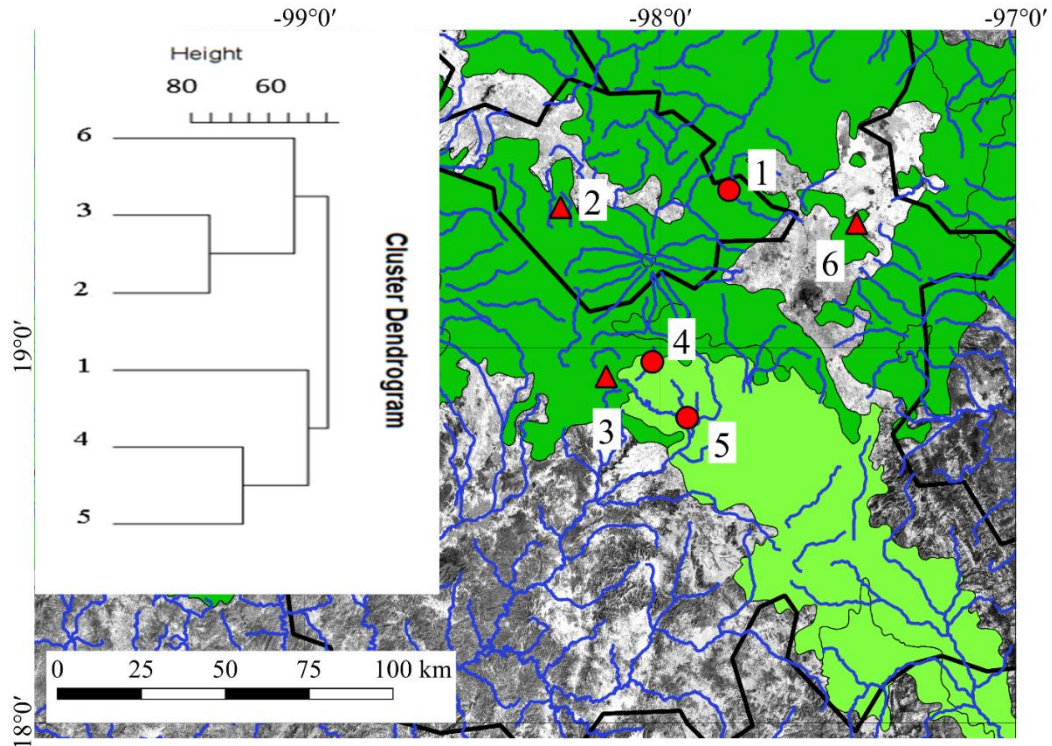


Figura 13: Dendrograma que presenta la similitud que se encuentra entre las localidades de la Cuenca Puebla-Tlaxcala. Se observa que las localidades 2, 3 y 6 (triángulos) forman un grupo y las localidades 1, 4 y 5 (círculos) forman otro grupo. Los dos grupos no se corresponden con las ecorregiones actuales Cálido-Secas (verde claro) y Sierras Templadas (verde oscuro), ni con la afluencia de los ríos ni con la distancia entre ellas. 1, Alzayanca; 2, San Mateo Huexoyucan; 3, Valsequillo; 4, Cuautinchan; 5, Atoyatempan; 6, Atexcac.

Observando espacialmente las localidades, el agrupamiento dado por la riqueza y la abundancia no parece corresponder con la distancia entre ellas, debido a que las localidades más cercanas son Valsequillo, Cuautinchán y Atoyatempan, de las cuales Valsequillo está separada de las otras dos en el análisis de similitud (Figura 13).

Si colocamos las localidades sobre las ecorregiones geográficas actuales, tampoco se corresponde con lo encontrado en el análisis de similitud. En la ecorregión Sierras Templadas aparecen Valsequillo, Alzayanca, San Mateo Huexoyucan y Atexcac, sin embargo, en el análisis de similitud Alzayanca no corresponde con las otras dos localidades. Para las ecorregiones Cálido-Secas están las localidades de

Cuautinchán, Atoyatempan, sin embargo, Atexcac que en el análisis de cluster es similar a Alzayanca que se encuentra en la otra ecorregión (Figura 13).

Si utilizamos los ríos Atoyac, Alseseca y Zahuapan, que son los componentes que forman la cuenca Puebla-Tlaxcala, tampoco se explica el patrón de similitud obtenido. Las localidades de San Mateo Huexoyucan, Valsequillo, Cuautinchan y Atoyatempan se encuentran cerca del río Atoyac, Alzayanca se encuentra cerca del río Alseseca y Atexcac presenta recursos hídricos lenticos (Figura 1 y 13).

5. Discusión

Se identificaron un proboscideo del género *Mammuthus* y un bisonte del género *Bison* en Alzayanca, Tlaxcala. Esta es la cuarta localidad pleistocénica con registros de megafauna reportada para el estado de Tlaxcala, siendo las otras tres anteriores San Mateo Huexoyucan (Sanchez-Salinas *et al.*, 2016), Atlihuetzia y La Mojonera (Priego-Vargas y Bravo-Cuevas, 2012), incrementando así los registros de fósiles en un estado pobremente estudiado con respecto a los estados adyacentes como Puebla y el Estado de México (Ceballos *et al.*, 2010; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010).

La revisión y discusión del registro de mamíferos del Pleistoceno mexicano demuestra la complejidad y heterogeneidad de la composición y distribución faunística, haciendo insostenible la interpretación de una uniformidad faunística general de este país (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010). Por tal motivo la realización de este trabajo se enfocó más a un análisis local y no a uno generalizado a nivel país, tomando en cuenta la parte este del corredor pleistocénico de la Faja Volcánica Transmexicana donde se localiza la cuenca Puebla-Tlaxcala.

El estudio de los materiales de la BUAPAL realizado en la cuenca Puebla-Tlaxcala muestra que la abundancia por grupo esta principalmente representada por caballos y proboscídeo. Esta misma tendencia se observa en otros sitios de la Faja Volcánica Transmexicana como en el estado de Hidalgo (Bravo-Cuevas y Cuevas-Ruíz, 2007), donde se reporta que los grupos más abundantes en la zona son caballos y proboscídeos. Revisando The Paleobiology Database (paleobiodb.org) y los datos

de UNIPALEO (www.unipaleo.unam.mx) se encontró que los grupos mayor representados en todo México son caballos y proboscídeos, similar a lo encontrado en este estudio. Por lo que esta tendencia se presenta a nivel regional o país, estatal y a nivel local.

La agrupación de las localidades por el análisis de similitud nos muestra que dichos grupos no están dados por la distancia entre ellos, el curso de los ríos o las ecorregiones geográficas actuales, sugiriendo que las condiciones en el pasado eran diferentes a las actuales. Ohngemach y Straka (1983) señalan que la Cuenca Puebla-Tlaxcala entre los 31000 y 18000 años AP se caracterizó por tener un clima frío y relativamente seco, intercalado con periodos cortos más fríos y húmedos, siendo el origen de la Malinche un factor importante en el clima de la región como se muestra que en el perfil Huexoyucan (Solís-Castillo *et al.*, 2012). Las relaciones estratigráficas en la Malinche permiten inferir que los depósitos de caída tienen edades mayores a 45.000 años A.P, dando pie a los cambios ambientales que se presentan durante el rancholabreano mexicano (Castro-Govea, 2007). Los sitios con megafauna datados van de 51798-27300 años A.P, infiriendo que la megafauna que se encuentra en la cuenca Puebla-Tlaxcala es posterior al surgimiento de la malinche lo cual indica que la cuenca ya estaba formada y sugiriéndonos que los cambios climáticos y ambientales, eran diferentes a los actuales y seguramente son los que determinan el agrupamiento de las localidades pleistocénicas estudiadas. En Huexoyucan durante el Pleistoceno, se presentó una humedad permanente alternando con ciertas fases secas, se infiere que estas fases secas fueron breves, siendo más húmedo y frío que las actuales (Solís-Castillo *et al.*, 2012).

Con respecto a las condiciones actuales Alzayanca presenta un clima semiseco y caluroso, San Mateo Huexoyucan, Cuautinchan y Atoyatempan templado subhúmedo, Valsequillo templado y Atexcac una variación de climas que van desde semicálido subhúmedo, semiseco cálido y templado subhúmedo INAFED 20015 (www.inafed.gob.mx), el clima durante el Pleistoceno de la cuenca Puebla-Tlaxcala fue más frío y húmedo (Solís-Castillo *et al.*, 2012).

La fauna de mamíferos rancholabreanos, incluye taxones de diferentes exigencias ecológicas e indica una diversidad donde los diferentes tipos de vegetación se mezclaron o cambiaron por la formación de la Faja Volcánica Transmexicana (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2017), por lo que se convirtió en un refugio ecológico el cual presentaba diferentes tipos de ambientes en distancias muy cortas, lo cual le da importancia a estudios biogeográficos locales. Esto podía explicar porque las agrupaciones biogeográficas de las localidades estudiadas de la Cuenca Puebla-Tlaxcala actualmente no se corresponden con las ecorregiones, ni con el cauce de los ríos ni la distancia, sino seguramente a condiciones ambientales pasadas que actualmente no vemos. La revisión de la evolución geológica de la Faja Volcánica Transmexicana, destaco su papel biogeográfico como un límite importante entre las biotas tropicales y templadas de México ya que esta región era utilizada para el intercambio de la biota (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010).

Siguiendo a Ferrusquía- Villafranca *et al.* (2017) el corredor pleistocénico de la Faja Volcánica Transmexicana tomó un papel representativo para la fauna de la región ya que se formó como una zona aislada con peculiaridades biogeográficas como las de presente trabajo.

Para el trabajo es importante mencionar que el tomar en cuenta la cantidad de localidades así como el número de registros puede tener un efecto en los resultados en el análisis de similitud.

Conclusión

Se tienen 170 registros de mamíferos fósiles localizados en la BUAPAL distribuidos en seis localidades fosilíferas que son Valsequillo, San Mateo Huexoyucan, Alzayanca, San Luis Atexcac, Atoyatempan y Cuautinchan. La mayor abundancia de los mamíferos fósiles está representada por caballos y proboscídeos la cual es una tendencia a nivel nacional, estatal y local. La diversidad de grupos esta mejor representada en las localidades de Valsequillo y San Mateo Huexoyucan con más de cinco grupos de mamíferos fósiles. El análisis paleobiogeográfico determinó dos grupos de localidades, que no obedecen a ningún factor actual como la distancia que existe entre ellas, las ecorregiones geográficas, ni por el cauce de los ríos y que

conforman la Cuenca Puebla-Tlaxcala. Se ratifica que la Faja Volcánica Transmexicana así como los volcanes Tlaloc, Telapón y Popocatepetl, fungieron como una zona de aislamiento y refugio en la parte centro del país y esa ya se encontraba para los mamíferos estudiados en este trabajo.

Bibliografía

Armenta-Camacho, J., 1978, Vestigios de labor humana en huesos de animales extintos de Valsequillo Puebla México: México, Consejo Editorial del Gobierno del Estado, 123 p.

Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O. J., Johnson, E., Ferrusquia-Villafranca, I., 2010, A perspective on mammal biodiversity and zoogeography in the late Pleistocene of México: *Quaternary International*, 212, 187-197.

Barnosky, A. D., Hadly, E. A., Gonzales, P., Head, J., Polly, P. D., Lawing, A. M., Eronen, J. T., Ackerly, D. D., Alex, K., Bieber, E., Blois, J., Brashares, J., Ceballos, G., Davis, E., Dietl, G. P., Dirzo, R., Doremus, H., Fortelius, M., Greene, H. W., Hellmann, J., Hickler, T., Jackson, S. T., Kemp, M., Koch, P. L., Kremen, C., Lindsey, E. L., Looy, C., Marshall, C. R., Mendenhall, C., Mulch, A., Mychajliw, A. M., Nowark, C., Ramakrishnan, U., Schnitzler, J., Das Shrestha, K., Solari, K., Stegner, L., Stegner, M. A., Stenseth, N. Chr., Wake, M. H., Zhang, Z. 2017, Merging Paleobiology with Conservation Biology to Guide the Future of Terrestrial Ecosystems: *Science*, 355, 1-10.

Barnosky, A.D., Holmes, M., Kirchoff, R., Lindsey, E., Maguire, K.C., Poust, A.W., Stegner, M.A., Sunseri, J., Swartz, B., Swift, J., Villavicencio, N.A., Wogan, G.O.U., 2014, Prelude to the Anthropocene: Two new north American Land Mammal Ages (NALMAs): *The Anthropocene Review*, 1, 225-242.

Bell, C.J., Lundelius, E.L. Jr., Barnosky, A.D., Graham, R.W., Lyndsay, E.H., Ruez, E.R. Jr., Semken, H.A. Jr., Webb, S.D., Zakrzewski, R., 2004, The Blancan, Irvingtonian, and Rancholabrean mammal Ages. in Woodburne, M.O. (ed), *Late*

Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America: Columbia, University Press New York, 232–314.

Bonilla-Toscano, L.R., 2011, Descripción e identificación de la Mastofauna Fósil del Municipio de Panotla, Tlaxcala: Puebla, México, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Tesis de Licenciatura, 52 p.

Bravo-Cuevas, V.M., Cuevas-Ruiz, G.E., 2007, Colección de Macromamíferos, in Castillo-Cerón, J.M., Márquez Luna, J., (ed.), Colecciones del Centro de Investigaciones Biológicas: México, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, 87-90.

Brooks, D.R., McLennan, D.A., 1991, Pylogeny, Ecology, and Behavior: A Research Program in Comparative Biology: Chicago, University of Chicago Press, 434 p.

Brown, J.H., Lomolino, M.V., 1998, Biogeography: Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. Publishers, 158 p.

Castro-Govea, R. 2007, Historia eruptiva del volcán La Malinche y estudio del emplazamiento del flujo piroclástico Pilares Superior: México; D.F., Universidad Nacional Autónoma de México Posgrado en Ciencias de la Tierra Instituto de Geofísica, Tesis Doctoral, 158p.

Ceballos, G., Arroyo-Cabrales, J., Ponce, E., 2010: Effects of Pleistocene environmental changes on the distribution and community structure of the mammalian fauna of Mexico: Quaternary Research, 73,464-273.

Chao, A., Chazdon, R.L., Colwell, R.K., Tsung-Jen, S., 2006, Abundance-Based Similarity Indices and Their Estimation When There Are Unseen Species in Samples; U.S.A, Biometrics, 62,361-371.

CONAGUA, 2015, Atlas del Agua en México 2015: México, Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Comisión Nacional del Agua, 131 p.

Contreras-López, M., 2015, Descripción de Mamíferos Pleistocénicos de la Cuenca de Valsequillo y Cuautinchán, Puebla, México: Puebla, México, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Tesis de Licenciatura, 64 p.

Cristín, A., Perrilliat, M.C., 2011, Las colecciones científicas y la protección del patrimonio paleontológico, México: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 63, 421-427.

Ferrusquia-Villafranca, I., Arroyo-Cabrales, J., Johnson, E., Ruiz-González, J., Martínez-Hernández, E., Gama-Castro, J., de Anda-Hurtado, P., Polaco, O.J., 2017 Quaternary Mammals, People, and Climate Change: A View from Southern North America, in Monks, G. G. (ed.), Climate Change and Human Responses: A Zooarchaeological Perspective, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology: Dordrecht, Springer Science+Business Media, 27-67.

Ferrusquia-Villafranca, I., Arroyo-Cabrales, J., Martínez-Hernández, E., Gama-Castro, J., Ruiz-Gonzales, J., Polaco, O.J., Johnson, E., 2010, Pleistocene Mammals of México: A Critical review of Regional Chronofaunas Climate Change response and Biogeographic Provinciality: Quaternary international, 217, 53-104.

France, D.L., 2009, Human and Nonhuman Bone Identification a Color Atlas, United States of America: Florida, CRC Press Taylor & Francis Group, 734 p.

Gillette, D.D., Ray, C.E., 1981, Glyptodonts of North America; Washington, Smithsonian Institution Press, 252p.

Gonzales S., Huddart D., Bennett M.R., Gonzales-Huesca A., 2006, Human footprints in Central México older than 40,000 years, Quaternary Science Reviews, 25, 201-222.

Gonzales Villarreal. F.J., 2011, Identificación de estudios y proyectos del sector hídrico: OAXACA, PUEBLA y TLAXCALA; 2005-2011, México, Red del Agua UNAM, 63 p.

Gray, J.E., 1821, On the natural arrangement of vertebrate animals: London Medical Repository Review, 15, 296–310.

Jiménez-Hidalgo, E., Carbot-Chanona, G., Castañeda-Posadas, C., 2015, Registro de mamíferos fósiles de Puebla, in Castañeda-Posadas, C. (ed), Registro Paleobiológico del Estado de Puebla, México: Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, 173-186.

Limberman, B.S., 1999, Paleobiogeography Using fossils to study global change, plate tectonics and evolution: New York, Springer Science + Business Media, LLC, 217 p.

Louys, J., 2012, Paleontology in Ecology and Conservation: Heidelberg New York Dordrecht London, Springer Earth System Sciences, 277 p.

Lyman, R.L., 2008, Quantitative Paleozoology: United States of America, Cambridge University Press, 374 p.

Macias, J.L., Arce, J.L., Layer, W.P., Tenorio, F., Reyes, G., Rueda, H., 2011, Evolución espacio-temporal de los volcanes Tláloc y Telapón, Sierra de Río Frío (resumen) in Simposio Dr. Zoltan de Cserna: Sesenta años geologizando en México: México, D.F, Universidad Nacional Autónoma de México, 101-103.

McDonald, J.N., 1981, North American Bison: U.S.A, University of California Press, 316 p.

Montellano-Ballesteros, M., Arroyo-Cabrales, J., 2002, Avances en los Estudios Paleomastozoológicos en México: México, Instituto Nacional de Antropología e Historia, 248 p.

Ohngemach, D., Straka, H., 1983, Resumen en Español del trabajo en Puebla de la comunidad alemana, in Lauer, W., (ed.), Das MexicoProjekt der Deutschen Forschungsgemeinschaft 18: Beiträge zur Vegetation- und Klimageschichte im Gebiet von Puebla – Tlaxcala: Wiesbaden, Hesse, Alemania, Steiner: 143-161.

Olsen, S.J., 1972, Osteology for the Archeologist: Cambridge, Massachusetts: U.S.A, Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University, 88 p.

Owen, R., 1848, Description of the teeth and portions of jaws of two extinct anthracotheroid quadrupeds discovered by the Marchioness of Hastings in the Eocene deposits of the N.W. coast of the Isle of Wight: with an attempt to develop Cuvier's idea of the classification of Pachyderms by the number of their toes: Quarterly Journal Geological Society of London, 4, 103–141.

Pales, L., Garcia, M.A., 1981. Atlas osteologique pour servir a l'identification des mammiferes du quaternaire: Paris, Éditions du Centre national de la recherche scientifique, 117 p.

Priego-Vargas, J., Bravo-Cuevas, V.M., 2012, Dieta y Hábitat de los Caballos Pleistocenicos de Hidalgo y Tlaxcala Mediante el Análisis de Isotopos Estables $\delta^{13}C$ y $\delta^{18}O$ (Resumen) in VI Jornadas paleontológicas y I Simposio de Paleontología en el Sureste de México: Chiapas, 100 de Paleontología en Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, Museo de Paleontologia Eliseo Palacios Aguilera, 45.

Sánchez-Salinas, M., Jiménez-Hidalgo, E., Castañeda-Posadas, C., 2016, Mamíferos fosiles del pleistoceno tardío (Rancholabreano) de San Mateo Huexoyucan, Tlaxcala, México: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 68, 497-514.

Schmitd, E., 1971, Atlas of Animal Bones, Amsterdam, Elsevier Publishing Company, 159 p.

Schmid, E., 1972, Atlas of animal bones: for prehistorians and Quaternary geologist: Amsterdam, The Netherlands, Elsevier, 153 p.

Servicio Geológico Mexicano (SGM), 2002, Carta Geológica- Minera, Orizaba E14-6. Veracruz Puebla y Oaxaca, 1p

Servicio Geológico Mexicano (SGM), 2002, Carta Geológica- Minera, Veracruz E14-3. Veracruz Puebla y Tlaxcala, 1p

Smith, C.H., 1827, Supplement to the order Ruminantia, en Cuvier, G., The animal kingdom arranged in conformity with its organization: London, United Kingdom, Geo. B. Whittaker, 4, 373.

Solís-Castillo, B., Solleiro-Rebolledo, E., Sedov, S., Salcido-Berkovich, C. 2012, Paleosuelos en secuencias coluvio-aluviales del Pleistoceno-Holoceno en Tlaxcala: registros paleoambientales del poblamiento temprano en el centro de México, Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 6, 91-108.

Stewart, J.R., 2006, The progressive effect of the individualistic response of species to Quaternary climate change: an analysis of British mammalian faunas: Quaternary Science Reviews, 27, 2499-2508.

Tovar, R.S., Sedov, S., Montellano-Ballesteros, M., Solleiro, E., 2014, The alluvial sequence of Santa Cruz Nuevo, México: Paleocological interpretation of fossil vertebrates and pedosedimentos from marine isotope stage 3, Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 31, 407-419.

Tovar, R.E., Sedov, S., Solis, B., Solleiro, E., 2013, Dark humic alluvial paleosols in Central and Southern México: Micromorphological indicators of Late Pleistocene megafauna habitats, Spanish Journal of Soil Science, 3, 217-235.

Zar, J. H., 2010, Bioestatistical Analysis: New Jersey, Pearson, 944p.