



# UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

---

---

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

INTERPRETACIÓN PALEOAMBIENTAL DE UN ECOSISTEMA  
DEL PLEISTOCENO TARDÍO EN EPAZOYUCAN, SURESTE DE HIDALGO,  
MEDIANTE PALINOLOGÍA Y UN ANÁLISIS ECOMORFOLÓGICO

## T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

MARCO ANTONIO PINEDA MALDONADO

DIRECTORES:

DR. VÍCTOR MANUEL BRAVO CUEVAS

M. EN C. CARLOS CASTAÑEDA POSADAS



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO  
**Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería**  
*Institute of Basic Sciences and Engineering*  
**Dirección**  
 Dean

Número de Control.- ICBI-D/1138/2017  
 Asunto: Votos aprobatorios

**M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO**  
**DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR**  
**P R E S E N T E.**

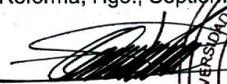
Por este conducto le comunico que después de revisar el trabajo titulado “**Interpretación paleoambiental de un ecosistema del Pleistoceno tardío en Epazoyucan, sureste de Hidalgo, mediante Palinología y un análisis ecomorfológico**”, que presenta el alumno de la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación **Biól. Marco Antonio Pineda Maldonado**, el Comité Revisor de tesis ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Comité Revisor.

|            |                                   |   |
|------------|-----------------------------------|---|
| PRESIDENTE | Dr. Alberto E. Rojas Martínez     |   |
| SECRETARIO | M. en C. Carlos Castañeda Posadas |  |
| VOCAL      | Dr. Víctor Manuel Bravo Cuevas    |  |
| SUPLENTE   | M. en C. Miguel A. Cabral Perdomo |  |

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

Atentamente  
 “Amor, Orden y Progreso”  
 Mineral de la Reforma, Hgo., Septiembre 4 de 2017.

  
 Dr. Oscar Rodolfo Suárez Castillo  
 Director del ICBI



Ciudad del Conocimiento  
 Carretera Pachuca - Tulancingo km. 4.5  
 Colonia Carboneras  
 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, C.P. 42184  
 Tel. +52 771 7172000 exts 2231, Fax 2109  
 direccion\_icbi@uaeh.edu.mx



[www.uaeh.edu.mx](http://www.uaeh.edu.mx)

## **Dedicatoria**

A mi hijo Carlos, la luz de mi existencia.

A mis padres por el don de la vida.

Dedico el presente trabajo a mis queridos maestros que me han apoyado tanto a lo largo de mi trayectoria y que, a pesar de todo, no han perdido la fe en mí. Para ellos, gracias por su paciencia, generosidad y amistad.

*“... la razón no puede ser universal y la sinrazón no puede excluirse. Esta característica de la ciencia reclama una gran epistemología anarquista...”*

**Paul Feyerabend, 1975**

**Tratado contra el método:**

**Esquema de una teoría anarquista del conocimiento**

## **Agradecimientos.**

Es justo agradecer a quienes me apoyaron a lo largo de mi estancia en el programa de posgrado, puesto que este trabajo, como muchos otros, requiere necesariamente la colaboración y participación de mucha gente, que, en muchas ocasiones, interviene sin más interés que ayudar a los semejantes.

A mi familia por soportar pacientemente mis prolongadas y continuas ausencias durante todo este tiempo.

Quiero agradecer a las autoridades de la coordinación del posgrado de maestría, tanto las que estuvieron al momento de mi inscripción como las que estuvieron al final de mi estancia.

A la Dirección de Becas, Dirección Adjunta de Posgrado y Becas del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por el otorgamiento de la beca para realizar mis estudios de posgrado.

Al comité tutorial por la confianza y la paciencia que me tuvieron para llevar a cabo este proyecto: Dr. Víctor Manuel Bravo Cuevas, M. en C. Carlos Castañeda Posadas, M. en C. Miguel Ángel Cabral Perdomo y al Dr. Alberto E. Rojas Martínez.

A mis compañeros que me asistieron en el trabajo de campo, Jaina Paola Medina Serna, Valeria Vázquez Cortés y Jaime Priego Vargas.

A la Dra. Angélica Trujillo Hernández del Laboratorio de Neuroendocrinología de la Facultad de Ciencias de la BUAP por las facilidades y a la Biól Mariana Contreras López, por su valioso apoyo en el trabajo de laboratorio.

Al M. en C. Mario Segura Amaráz, de la Coordinación de Laboratorios de Biología, por las facilidades en el uso de los microscopios. Así como a la Dra. Claudia T. Hornung Leoni, a mi amiga la Biól. Rocío Elizabeth Baños Rodríguez y al Dr. Víctor Manuel Bravo Cuevas por las facilidades para la realización del trabajo de laboratorio.

Al Dr. Julián Bueno Villegas del Laboratorio de Sistemática Animal, por las facilidades para el uso del microscopio.

Al Dr. Enrique Cruz Chávez del Laboratorio de Geología Ambiental por su apoyo con la herramienta para el trabajo de campo y al Dr. Kinardo Flores Castro, del Laboratorio de Geoquímica, del Área Académica de Ciencias de la Tierra y Materiales, del Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería de la UAEH.

## Índice de figuras

|  |     |
|--|-----|
| Figura 1. Rasgos morfológicos del polen. Simetría, unidad y forma -----  | 12  |
| Figura 2. Rasgos morfológicoss del polen. Aperturas -----  | 12  |
| Figura 3. Ornamentación-----   | 13  |
| Figura 4. Rasgos morfológicos del polen. Vesículas -----   | 14  |
| Figura 5. Perfil esquemático de vegetación hipotética -----  | 17  |
| Figura 6. Mapa de ubicación del área de estudio -----  | 28  |
| Figura 7. Mapa geológico del área de Epazoyucan -----  | 29  |
| Figura 8. Límites de ponderación temporal para ensamblajes terrestres -----  | 32  |
| Figura 9. Secuencia del tratamiento físico-químico-----  | 34  |
| Figura 10. Frecuencias relativas de los palinomorfos de la Barranca San Agustín-----   | 42  |
| Figura 11. Fecuencia relativa de las formas biológicas-----  | 43  |
| Figura 12. Polen de Anacardiaceae-----   | 44  |
| Figura 13. Polen de Alnus -----  | 45  |
| Figura 14. Polen de Compositae -----   | 46  |
| Figura 15. Polen de Cyperaceae -----   | 48  |
| Figura 16. Polen de Quercus -----  | 49  |
| Figura 17. Polen de Juglans -----  | 50  |
| Figura 18. Polen de Pinus-----   | 51  |
| Figura 19. Frecuencias relativas de las variables ecomorfológicas -----  | 52  |
| figura 20. Comparación de las frecuencias de las variables ecomorfológicas del ecosistema pleistocénico y arbolados actuales-----            | 54  |
| figura 21. Comparación de las frecuencias de las variables ecomorfológicas del ecosistema pleistocénico -----                                | 55  |
| figura 22. Comparación de las frecuencias relativas de las variables ecomorfológicas del ecosistema pleistocénico y herbazales actuales----- | 55  |
| figura 23. Comparación de las frecuencias de las variables ecomorfológicas del ecosistema pleistocénico y humedales actuales-----            | 56  |
| Figura 24. Anexo 1. Catálogo de ejemplares de mamíferos fósiles de la Barranca del Berrendo y Barranca San Agustín -----                     | 102 |

Figura 25. Anexo 2. Base de datos usada en el análisis ecomorfológico ----- 104

## **Índice de tablas**

|  |    |
|--|----|
| Tabla 1. Aspectos ambientales de los tipos de vegetación de Epazoyucan-----          | 18 |
| Tabla 2. Ensamblaje de mamíferos de la Barranca El Berrendo y Barranca San Agustín - | 37 |
| Tabla 3. Variables y categorías utilizadas en el análisis ecomorfológico-----        | 41 |
| Tabla 4. Formas biológicas -----   | 43 |

## **Resumen**

En este trabajo se realizó una interpretación paleoambiental para una localidad en el sureste de Hidalgo, conocida formalmente como Barranca San Agustín en el Municipio de Epazoyucan, al sureste de Hidalgo. La edad asignada a esta localidad corresponde al Rancholabreano en función de la presencia de restos referibles al género *Bison*. La interpretación del ambiente se estableció con base en palinología realizada en sedimentos de la localidad y en un análisis ecomorfológico basado en los ejemplares de mamíferos fósiles encontrados en la localidad.

La palinología se realizó con base en la recuperación de granos de polen obtenidos por acetólisis e identificados por comparación con literatura especializada. Con el número de palinomorfos se obtuvieron las frecuencias y se graficaron, además, se utilizaron los rangos de tolerancia ambiental de las plantas actuales que producen dichos granos de polen para caracterizar el paleoambiente. El análisis ecomorfológico se llevó a cabo con ejemplares de mamíferos fósiles procedentes de las localidades Barranca El Berrendo (HGO-28) y Barranca San Agustín (HGO.29), para ello, se utilizaron las variables dieta (carnívoro, insectívoro, omnívoro, herbívoro) y locomoción (arborícola, trepador, cursorial, semifosorial, fosorial y semi acuático) para establecer correspondencia con el ecosistema y complementar la interpretación paleoambiental.

Los resultados del análisis palinológico indican que la estructura de la vegetación se compone de un estrato arbóreo (*Alnus*, *Juglans*, *Quercus*, *Pinus*, Anacardiaceae), un estrato arbustivo (*Alnus*, Anacardiaceae) y un estrato herbáceo (Cyperaceae, Compositae). Por su parte, el análisis ecomorfológico muestra que los herbívoros ramoneadores y los cursoriales son los tipos de alimentación más representativos, lo cual sugiere heterogeneidad del ambiente.

Con base en lo anterior, se propone que el ecosistema pleistocénico de Epazoyucan era un arbolado mixto establecido junto a un cuerpo de agua. La vegetación incluía un mosaico compuesto por arbolados con espacios abiertos y vegetación riparia formada por arbustos y hierbas.

Los mamíferos ramoneadores (*Mammut americanum*, *Odocoileus* cf. *virginianus*) se distribuyeron en las zonas forestales, los pacedores en los espacios abiertos (*Mammuthus columbi*, *Equus conversidens*, *Bison*), mientras que los herbívoros mixtos se encontraban tanto en espacios abiertos como cerrados (*Camelops hesternus*, *Hemiauchenia gracilis*, *Ovis canadensis*). Algunos otros mamíferos estuvieron en las zonas arbustivas (*Lynx rufus*, *Pappogeomys*, *Capromeryx minor*) y en la vegetación riparia (*Glyptotherium floridanum*).

# Índice

|  |    |
|--|----|
| <b>Resumen</b>   | 1  |
| <b>1. Introducción</b>   | 5  |
| 1.1 Hipótesis  | 6  |
| 1.2 Objetivos  | 7  |
| <b>2. Contexto teórico</b>   | 8  |
| 2.1 Interpretación paleoambiental  | 8  |
| 2.2 Composición taxonómica   | 8  |
| 2.3 Palinología  | 10 |
| 2.4 Ecomorfología  | 14 |
| 2.5 Generalidades de la cuenca de México   | 15 |
| 2.6 Estado de la vegetación actual en la zona de Epazoyucan y alrededores                | 16 |
| 2.7 Generalidades del Pleistoceno  | 23 |
| 2.7 Estudios sobre paleoambientes pleistocénicos en el estado de Hidalgo                 | 24 |
| <b>3. Área de estudio</b>  | 26 |
| 3.1 Generalidades del municipio de Epazoyucan  | 26 |
| 3.1.1 Características de la Barranca San Agustín (HGO-29)                                | 27 |
| 3.2 Marco geológico regional   | 28 |
| 3.3 Caracterización sedimentológica de la unidad portadora                               | 30 |
| <b>4. Consideraciones tafonómicas y ponderación temporal</b>                             | 31 |
| <b>5. Método</b>   | 33 |
| 5.1 Trabajo de campo   | 33 |
| 5.2 Trabajo de gabinete  | 33 |
| 5.1.3 Análisis palinológico  | 36 |
| 5.2 Análisis ecomorfológico  | 36 |
| <b>6. Resultados</b>   | 42 |
| 6.1 Palinología  | 42 |
| 6.1.1 Paleontología sistemática, atributos biológicos y ecológicos de los taxa botánicos | 43 |
| 6.2 Análisis ecomorfológico  | 51 |
| <b>7. Discusión</b>  | 57 |
| 7.1 Interpretación paleoambiental de Epazoyucan  | 57 |
| 7.2 Ecomorfología de la mastofauna pleistocénica de Epazoyucan                           | 61 |

|   |     |
|---|-----|
| 7.3 El ecosistema pleistocénico de Epazoyucan -----   | 63  |
| <b>8. Conclusiones</b> -----  | 66  |
| <b>9. Bibliografía</b> -----  | 68  |
| <b>10. Anexos</b> -----   | 102 |
| <b>Anexo 1</b> Catálogo de ejemplares de mamíferos fósiles de la Barranca del Berrendo (HGO-28) y<br>Barranca San Agustín (HGO-29)----- | 102 |
| -----   | 103 |
| <b>Anexo 2.</b> Base de datos usada en el análisis ecomorfológico -----   | 104 |

## **1. Introducción**

El análisis de la relación entre las especies y el ambiente, así como la aplicación de este conocimiento para hacer inferencias paleoambientales es parte de la paleoecología (Wing et al., 1992). La paleoecología aborda la interpretación paleoambiental de distintas formas, por ejemplo, utiliza de la morfología funcional aplicada a las especies fósiles bajo el principio del actualismo combinado con el método comparativo (Damuth, 1992).

Por otra parte, la ecomorfología utiliza los análisis cualitativos y cuantitativos para estudiar cómo funcionaban los ecosistemas por medio de los rasgos morfológicos (Louys, 2012).

Existen numerosos ejemplos del estudio de la ecomorfología que permiten entender los ecosistemas. Por ejemplo, las plantas que viven en ambientes xéricos, desarrollan hojas pequeñas con una cutícula más gruesa que aquellas que habitan lugares con más humedad y menos insolación (Scott y DiMichele, 1992). Otros ejemplos son más evidentes como las laminillas presentes en el pico de los flamings o las barbas de los cetáceos mysticetos, en ambos casos, se han especializado en la captura de alimento mediante filtración (Jenkin, 1957; [http://animaldiversity.org/accounts/Eubalaena\\_glacialis/](http://animaldiversity.org/accounts/Eubalaena_glacialis/)).

El análisis ecomorfológico permite inferir roles paleoecológicos a partir de la interpretación de la morfología funcional, por ejemplo, los rasgos morfológicos de castores castoroidinos asociados a una locomoción semiacuática conducen a interpretar el impacto de éstos en los ecosistemas antiguos (Samuels y van Valkenburg, 2008).

Por otra parte, los estudios paleoecológicos recurren al empleo de otras herramientas como la palinología para interpretar el tipo de vegetación de los ecosistemas antiguos (Martínez-Hernández et al., 1980).

En el centro de México, los estudios palinológicos demuestran que la concentración fluctuante de diatomeas y granos de polen a lo largo del tiempo geológico testifican los

cambios ambientales en diversas partes de la cuenca de México asociados a la composición taxonómica y modificaciones en el nivel lacustre (Lozano-García y Ortega-Guerrero, 1998). En otras partes del Eje Volcánico Transversal y de la cuenca de México, la presencia de los granos de polen de pináceas y latifoliadas muestran que el aspecto del paisaje era distinto al actual (Almeida-Lenero et al., 2005; Caballero, et al., 2010).

En otros lugares de la cuenca de México, como el extremo noreste, no existen antecedentes de la interpretación paleoambiental por medio de la palinología y de la ecomorfología. Por lo que la aportación del presente trabajo, consiste en generar información que sirva para contribuir al conocimiento de la estructura de las asociaciones florísticas y faunísticas que existieron en el extremo nororiental de la cuenca de México durante el Pleistoceno tardío.

### 1.1 Hipótesis

La información sobre el Pleistoceno tardío del centro de México en zonas templadas, indica que la composición taxonómica de plantas y mamíferos estaban asociados a condiciones ambientales de espacios abiertos y zonas forestales. La flora en espacios abiertos estaba integrada por pastizales en donde se encontraban mamut, camellos, bisonte, caballo, berrendo, entre otros; mientras que en las zonas forestales se encontraban pinos, encinos, nogales, compuestas, donde habitaban mastodonte, gomfoterio, perezoso terrestre, toxodonte, oso de anteojos, puma, comadreja, nutria, entre otros (Metcalf et al., 2000; Arroyo-Cabrales et al., 2010)

Si los registros palinológicos y de mamíferos en Epazoyucan corresponden al Rancholabreano, entonces, la composición taxonómica de la flora y fauna, debe ser semejante.

## 1.2 Objetivos

### Objetivo general

Caracterizar el ambiente del Pleistoceno tardío de la Barranca San Agustín, por medio de la composición taxonómica de la flora vascular y la mastofauna fósiles, para contribuir al conocimiento de los ecosistemas pleistocénicos del centro de México.

### Objetivos particulares

1. Establecer en la medida de lo posible, la composición taxonómica de las plantas por medio de la identificación de los palinomorfos presentes en los sedimentos de la Barranca San Agustín, Epazoyucan, Hidalgo, para definir la composición y estructura de la vegetación.
2. Examinar la comunidad de mamíferos pleistocénicos de la Barranca San Agustín a través de un análisis ecomorfológico para establecer correspondencia con el ambiente y complementar la interpretación paleoambiental.

## **2. Contexto teórico**

### **2.1 Interpretación paleoambiental**

La paleoecología estudia los patrones ecológicos y sus cambios en el tiempo geológico, proporciona el contexto ambiental a la paleontología por medio de la interpretación paleoambiental (Behrensmeyer et al., 1992).

Los estudios paleoecológicos requieren del análisis de diversas fuentes, tales como, fauna, flora, polen, esporas, isótopos, rocas, paleosuelo, fitolitos, entre otros, para hacer inferencias ambientales con el empleo de distintos recursos como la biología comparada, el actualismo biológico, el método del pariente vivo más cercano, anatomía comparada, análisis moleculares de biocromos, análisis de tejidos blandos preservados en el material fósil, entre otros (Dodd y Stanton, 1990, Scott et al., 1992b). La información derivada de estos estudios permite inferir aspectos paleoambientales como el clima, la estructura de la comunidad o preferencia alimentaria en el pasado, entre otros (Augusta y Burian 1964, 1966; Dodd y Stanton, 1990; Retallack et al., 1990; Scott et al., 1992b; Retallack et al., 1996; Ruiz et al., 1996; Cerling et al., 1997; Burjachs, 2006; Koch et al., 2004; Brown, 2008; Paul, 2010; Cabrera-Pérez, 2011; Kovács et al., 2012, Villagrán et al., 2014).

### **2.2 Composición taxonómica**

La composición taxonómica de plantas y animales fósiles y actuales se obtiene de los listados de especies (Retana y Lorenzo, 2002; Cárdenas et al., 2007; Rodríguez-Romero et al., 2008; Contreras-Díaz, 2010; Klinger-Braham et al., 2010).

En paleoecología, la composición taxonómica es uno de los atributos más estudiados para analizar las comunidades antiguas, suele considerarse no solo como una relación presencia/ausencia de taxa. Pero también puede abarcar aspectos ecológicos sobre la abundancia relativa o la dinámica poblacional para inferir ambientes antiguos a partir de análisis autoecológicos en los que se estudia la relación de una especie con el ambiente a

nivel individual, así como en estudios sinicológicos que abordan la relación de un grupo de especies con el ambiente (Kurtén y Anderson, 1980; Behrensmeyer et al., 1990; Dodd y Stanton 1992).

La composición taxonómica de especies vegetales recientes en un sitio, permite establecer la correlación de ciertos elementos florísticos con parámetros ambientales para reconocer comunidades las vegetales (González-Medrano, 2004; Lozano-García et al., 2005; Ramírez-Arriaga, 2014; Rzedowski et al., 2014), en las cuales la temperatura suele ser determinante para la presencia de ciertas especies (González-Medrano, 2004; Rzedowski et al., 2014).

La información generada de la composición taxonómica de las especies actuales permite conocer diversos aspectos ecológicos como la riqueza o la abundancia, la estructura de la comunidad, especies con algún estatus de importancia en la conservación, de importancia económica o cultural o inferencias ambientales a partir de rasgos morfológicos (Behrensmeyer et al., 1990; Villaseñor et al., 2007; Zamora, 2009; Carrizo y Díaz, 2011; Molina-Mendoza et al., 2012; Pérez et al., 2013; Royo-Márquez et al., 2013). En otros ámbitos, tiene aplicaciones en biogeografía, estudios sobre hábitos alimenticios o repartición de recursos (Cayuela y Granzow de la Cerda, 2012; Mshua et al., 2012; Pérez-García et al., 2012; Symes et al., 2013).

Los métodos para determinar la composición taxonómica tanto para las especies fósiles y actuales son variados y dependen de los objetivos planteados. Entre la variedad de métodos que se aplican, está la obtención de datos en el campo a través de observación o colecta, según el caso, consulta bibliográfica, consulta de colecciones científicas o combinaciones de distintos métodos; asimismo, la identificación taxonómica e integración de bases de

datos (Pozo de la Tijera y Escobedo 1999, Neira y Cantera 2005, Pérez-Crespo et al., 2012, Galicia et al., 2014).

### 2.3 Palinología

La palinología abarca el estudio de diversas entidades como granos de polen, esporas, dinoflagelados, restos orgánicos de plantas, esporas de hongos y fragmentos de algas, así como otras entidades relacionadas con los protozoarios y quitinozoarios (Martínez-Hernández et al., 1980; Hesse et al., 2009).

Por otra parte, el término palinomorfo se refiere a todas las entidades encontradas en las muestras palinológicas (Martínez-Hernández et al., 1980; Hesse et al., 2009). El presente trabajo se concentra únicamente en granos de polen de plantas vasculares.

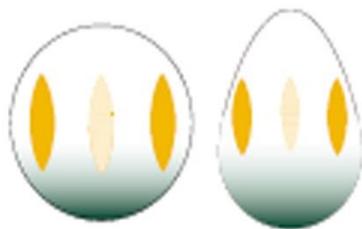
Los análisis palinológicos proporcionan información valiosa para la interpretación tanto de la composición florística de comunidades extintas como de las actuales, así como de condiciones climáticas, correlación estratigráfica y patrones de distribución geográfica (Rueda et al., 1975; Behrensmeyer et al., 1990; Dodd y Stanton, 1992; Burjachs, 2006; Brown, 2008; González-Solís, 2014).

Una de las cualidades del polen se debe a su cubierta externa, denominada exina, la cual está formada con un polímero llamado esporopolenina, altamente resistente a una amplia variedad de procesos de alteración química como ácidos corrosivos y alcalinos, así como a presiones físicas, excepto la oxidación por contacto directo o debido a la acción de hongos o bacterias sobre la esporopolenina (Hesse et al., 2009; Oxman, 2011).

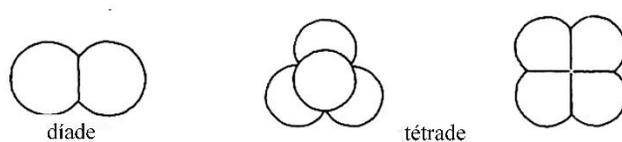
El polen tiene un tamaño que varía entre 10-2 000 $\mu$  de diámetro, se produce constantemente y en ocasiones en gran cantidad, por lo que se deposita continuamente, la abundancia del polen constituye una cualidad importante para el análisis de los ambientes antiguos. Los granos de polen pueden ser identificados a distintos niveles taxonómicos que

van desde familia hasta especie (MacDonald, 1987; Burjachs, 2006; Brown, 2008; Oxman, 2011; Silva-Sánchez et al., 2013; González-Solís, 2014).

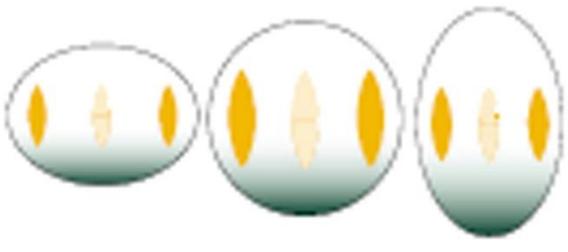
La visualización de los granos de polen se concibe de manera similar a la visualización de los planetas. Los granos de polen tienen un plano ecuatorial y un plano polar. La simetría desde el punto de vista ecuatorial (Figura 1a), es isopolar si la mitad superior y la inferior son iguales, mientras que si ambas mitades son distintas es heteropolar (Hesse et al., 2009). La polaridad también considera la agregación (Figura 1b), la cual puede ser mónade cuando es una unidad o un solo grano de polen, díade si son dos, tétrade si son cuatro o políade si son más (Hesse et al., 2009). El arreglo espacial de las tétradas más frecuente es tétrade tetrahédrica cuando existe un arreglo piramidal (Sáenz, 2004).



**Figura 1a.** Polaridad. Simetría. Isopolar, heteropolar. (Modificado de Hesse et al. 2009).



**Figura 1b.** Polaridad. Unidad. Díade, tétrade. (Modificado de [http://www.botany.unibe.ch/paleo/pollen\\_e/apertures.htm](http://www.botany.unibe.ch/paleo/pollen_e/apertures.htm)).

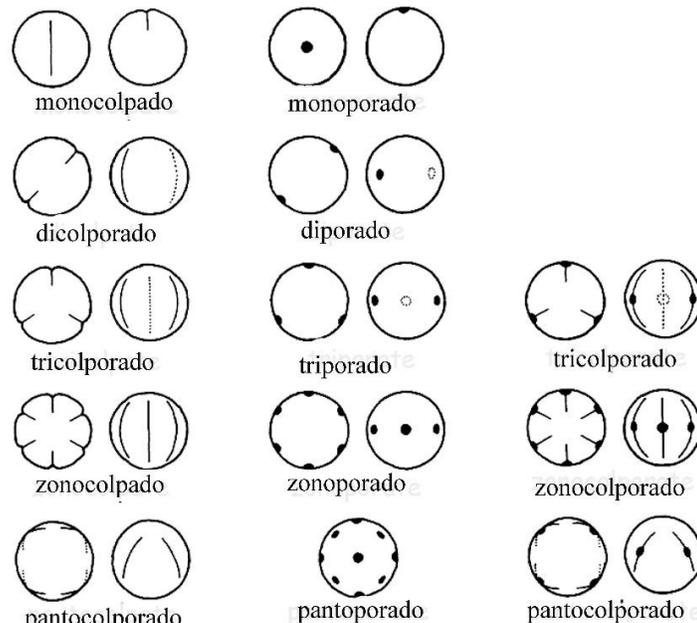


**Figura 1c.** Forma. Oblado, esférico, prolado  
(Modificado de Hesse et al. 2009)

**Figura 1.** Rasgos morfológicos del polen. *Simetría, unidad y forma*

La forma de los granos de polen, puede ser relativamente esférica (Figura 1c), pero si la forma es comprimida desde los polos es oblada, mientras que si es más estrecha en el plano ecuatorial es prolada (Hesse et al., 2009).

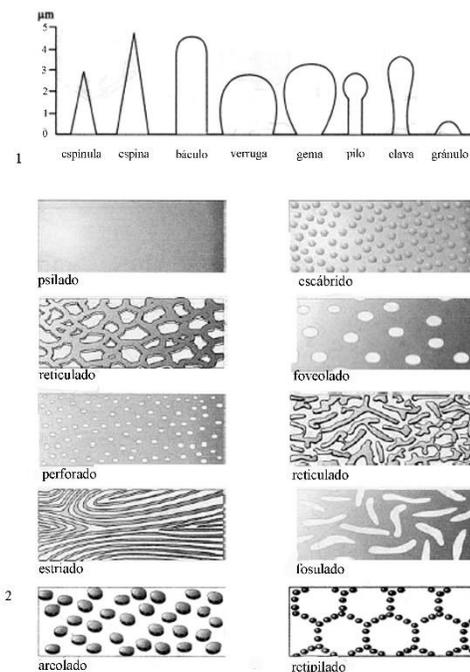
Según las aperturas (Figura 2), los granos de polen pueden ser inaperturados si carecen de apertura, si la apertura es circular situada ecuatorial o globalmente es un poro, si está situada distalmente es una úlcera, una apertura elongada situada ecuatorial o globalmente es un colpo, si está situada distalmente es un sulco, mientras que una combinación de golpes y



**Figura 2.** Aperturas.  
(Modificado de [http://www.botany.unibe.ch/paleo/pollen\\_e/apertures.htm](http://www.botany.unibe.ch/paleo/pollen_e/apertures.htm))

poros se conoce como colporo. El número de aperturas ecuatoriales está determinado por los prefijos di, tri, tetra, penta y hexa, por ejemplo, triporado, dicolpado, tricolporado. Si el grano de polen tiene más de tres aperturas ecuatoriales se denomina estenoaperturado, si están distribuidas globalmente son pantoaperturados (Martínez-Hernández et al., 1980; Sáenz, 2004; Hesse, 2009).

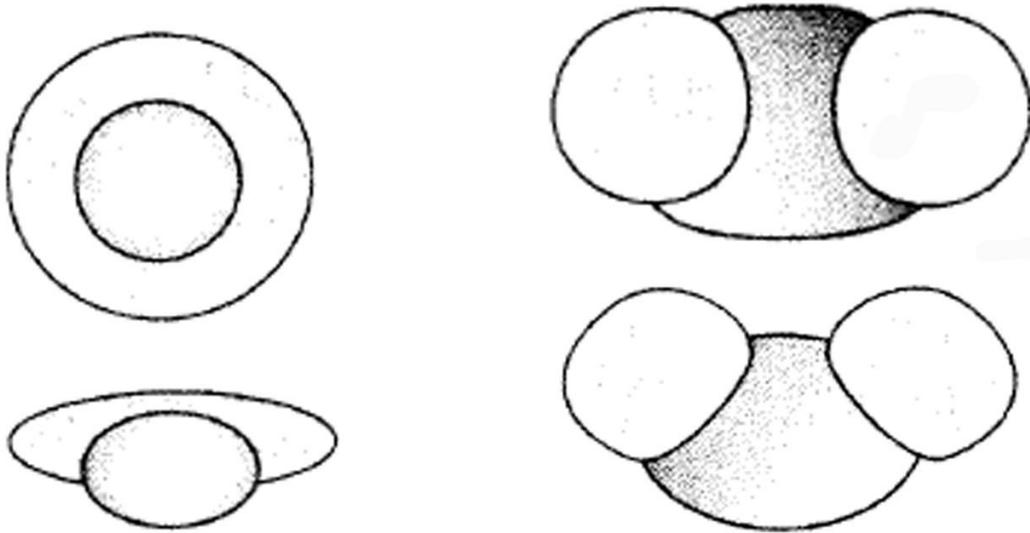
La pared del polen presenta ornamentaciones (Figura 3) en la superficie formadas por elementos esculturales diversos como espinas, clavos, gemas, báculos y verrugas, los cuales forman arreglos de ornamentación, tales como, reticulado, estriado y rugulado (Martínez-Hernández et al., 1980; Hesse et al., 2009).



**Figura 3. Ornamentación.**  
 1. Elementos estructurales, vista transversal  
 2. Principales tipos de ornamentación,  
 Vista superficial  
 (Modificado de Sáenz 2004).

En las gimnospermas como Pinaceae o Podocarpaceae (Figura 4), puede encontrarse polen caracterizado por la presencia de sacos aéreos o vesículas, por lo que se denomina saccato o

vesiculado. Si presenta una vesícula es monosaccato, mientras que si son dos es bisaccato. Estas vesículas son grandes proyecciones huecas del corpus (Sáenz, 2004; Hesse et al., 2009).



**Figura 4.** Vesículas. Monosaccato (*arriba*, vista polar; *abajo*, vista ecuatorial), bisaccato (*arriba*, vista polar; *abajo*, vista ecuatorial). (Modificado de Sáenz 2004).

#### 2.4 Ecomorfología

La ecomorfología tiene su origen a partir del reconocimiento de la morfología como resultado de la sinergia con el ambiente, en el que intervienen aspectos de la biología de los organismos como genética, función, filogenia, ontogenia, ecología y etología. De tal modo, que la ecomorfología está orientada a la identificación del papel que desempeñan las especies en el ambiente a través de análisis basados en rasgos morfológicos para conocer sus interacciones (Bock, 1994; Norton et al., 1995; Betz, 2006).

Los análisis ecomorfológicos se llevan a cabo en grupos funcionales o nichos ecológicos, sin tomar en cuenta las afinidades taxonómicas (Reed, 1998; López y Pérez, 1999;

Palmqvist, et al., 2003) y tienen como objetivo encontrar patrones en el uso de los recursos, ya sea en un nivel específico desde un punto de vista autoecológico, o bien al nivel de comunidades desde un punto de vista sinecológico (Damuth, 1992; Norton et al., 1995; Reed, 1998; Prevosti y Palmqvist, 2001; DeGusta y Vrba 2003; Palmqvist et al., 2003; Betz, 2006; De Esteban-Trivigno, 2011).

Los estudios ecomorfológicos tienen aplicaciones diversas, tales como el establecimiento de relaciones filéticas, reconstrucción paleoambiental y adaptaciones tróficas, aplicados tanto en especies actuales como fósiles y entre los que se pueden citar diversos grupos como peces, équidos, félidos o dinosaurios (Norton et al., 1995; DeGusta y Vrba, 2003, Friscia et al., 2007, Van Asperen, 2010, Noto y Grossman, 2010, Julik et al., 2012).

## 2.5 Generalidades de la cuenca de México

La cuenca de México se extiende por la parte central del país, alberga cerca del 2% de la biodiversidad del planeta y es uno de los mayores asentamientos humanos del mundo.

Abarca totalmente a la Ciudad de México, aproximadamente un 25% del Estado de México, alrededor del 7% del estado de Hidalgo, así como parte de los límites de los estados de Morelos, Tlaxcala y Puebla (Romero y Velázquez, 1999; Rzedowski et al., 2001).

La cuenca de México es una cuenca endorreica que forma parte del Eje Volcánico Transversal y las planicies escalonadas del Arco Volcánico Trans-Americano, la cual está formada por una amplia planicie lacustre rodeada por sierras volcánicas, así como abanicos y llanuras aluviales (Vázquez-Sánchez y Jaimes-Palomera, 1989; Rzedowski et al., 2001).

Cubre una extensión aproximada de 9 600 km<sup>2</sup>, se localiza entre los paralelos 19°02' - 20°12' N y los meridianos 98°28' - 99°32' W, así como tiene una elevación promedio de 2 240 msnm (Palma et al., 1999; Romero y Velázquez, 1999; Rzedowski et al., 2001).

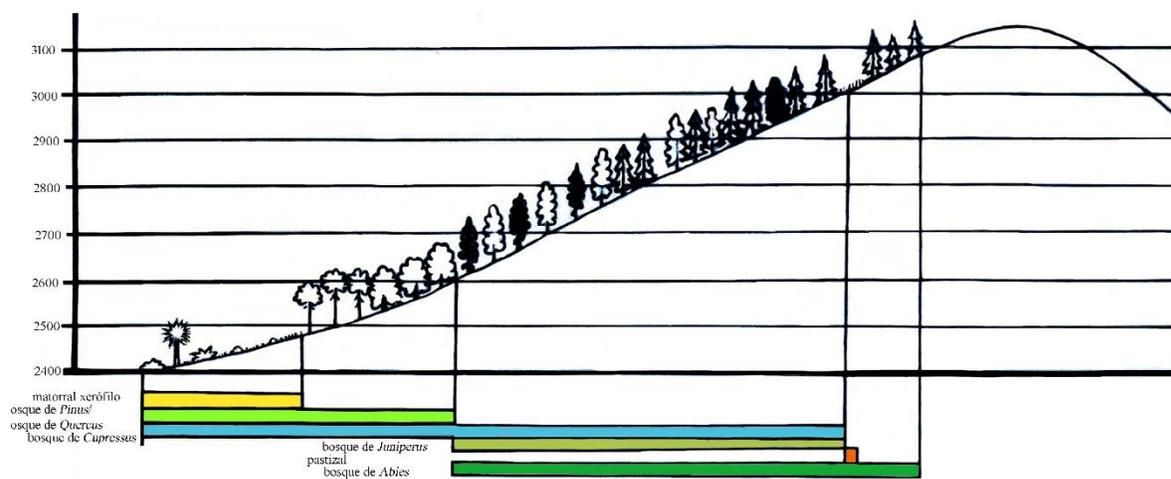
La Cuenca de México actualmente está cerrada casi en su totalidad, al norte la limita en parte la Sierra de Pachuca, al este la Sierra Nevada, al sur las sierras de El Ajusco del Chichinautzin y hacia el oeste la sierra de Las Cruces. En la sierra Nevada se encuentran el volcán Popocatepetl con una altura de 5 465 m y el Iztaccíhuatl con 5 230 m, las mayores elevaciones que rodean la cuenca (Palma et al., 1999; Tapia-Varela y López-Blanco, 2001).

La Cuenca de México se originó de procesos volcánicos y tectónicos que dan como resultado una gran proporción de basalto con otros materiales como tobas, cenizas y brechas provenientes del Eoceno tardío, así como sedimentos cuaternarios de origen lacustre, junto con material aluvial y ceniza del Plioceno -Pleistoceno (Palma et al., 1999; Tapia-Varela y López-Blanco, 2001).

La Cuenca de México contiene sedimentos lacustres por acarreo desde las zonas montañosas. Actualmente, la red hidrográfica y los lagos de la cuenca están seriamente alterados debido a la urbanización, lo que ocasiona cambios en el ciclo hidrológico y el clima (Palma et al., 1999). Por su parte, los suelos de la cuenca están determinados por la composición y edad de los materiales eruptivos y las condiciones climática debidas a la altitud (Palma et al., 1999), entre ellos están andosoles, cambisoles, feozem y litosoles (Tapia-Varela y López-Blanco, 2001).

## 2.6 Estado de la vegetación actual en la zona de Epazoyucan y alrededores

De acuerdo con la carta de Uso de Suelo y Vegetación del INEGI 1:250 000 (1984) y Rzedowski (1988) y Rzedowski et al (2001), en Epazoyucan y alrededores existen ocho tipos de vegetación en un gradiente altitudinal que incluyen el matorral xerófilo con un rango de 2400-2500 msnm, bosque de *Quercus* y bosque de *Pinus* con rangos virtualmente iguales (2350-2600 msnm), vegetación acuática que se encuentra al interior del Parque Nacional El Chico pero sin algún rango altitudinal específico, bosque de *Cupressus* con un rango que va de los 1800-3000 msnm, bosque de *Juniperus* 2600-3086, pastizal a una altitud cercana a 2800 msnm hasta el bosque de *Abies* con una altitud entre 2600-2086 msnm (Figura 5).



**Figura 5.** Perfil Esquemático de vegetación hipotética que muestra los tipos de vegetación registrados en la zona de Epazoyucan y alrededores, de acuerdo con Rzedowski (1988) y Rzedowski et al. (2001).

## Tipos de vegetación

Los tipos de vegetación se describen de manera general y su distribución en la Cuenca de México (Rzedowski, 1988; Rzedowski et al., 2001). Los tipos de vegetación registrados en Epazoyucan y alrededores se muestran en la Figura 5 y se resumen en la Tabla 1.

**Tabla 1.** Aspectos ambientales de los tipos de vegetación presentes en Epazoyucan y alrededores

|                            | Altitud   | Precipitación | Clima              | Temperatura | Suelo  | Altura (m) |
|----------------------------|-----------|---------------|--------------------|-------------|--|------------|
| Bosque de <i>Abies</i>     | 2600-3086 | 1000-1400     | Templado subhúmedo | 7.5-13.5°   | Profundo con buen drenaje y materia orgánica       | 20-40      |
| Bosque de <i>Juniperus</i> | 2600-3086 | 700-1200      | Templado subhúmedo | 11-14°      | Poco profundo y pedregoso                          | 0.3-2/3-6  |
| Bosque de <i>Cupressus</i> | 1800-3000 | 1000-1400     | Templado subhúmedo | 7.5-13.5°   | Profundo, buen drenaje, materia orgánica abundante | 15-35      |
| Bosque de <i>Pinus</i>     | 2350-2600 | 600-1200      | Templado subhúmedo | 10-20°      | Profundos o someros, ocasionalmente rocosos        | 8-30       |
| Bosque de <i>Quercus</i>   | 2350-2600 | 600-1200      | Templado subhúmedo |             | Profundos o someros                                |            |
| Matorral xerófilo          | 2400-2500 | 100-900       | Cálido seco        | 12-26°      | -  | 0.30-0.80  |
| Pastizales                 | 2800      | 1000-1400     | Templado subhúmedo |             | Someros o profundos                                | 0.30       |
| Vegetación acuática        | -         |               | Templado subhúmedo |             |  |            |

### Bosques de coníferas

Se encuentran en regiones de clima templado y frío. En México, representan aproximadamente el 15% del territorio, de los cuales, el bosque de *Pinus* y el bosque de *Pinus* y *Quercus* son los más abundantes (Rzedoswki, 1988; Rzedowski et al., 2001); están formados por las siguientes categorías:

Bosque de *Abies*.- Se encuentra en un rango altitudinal que va de 2700 a 3500 msnm, principalmente sobre suelos profundos, con buen drenaje, con gran cantidad de materia orgánica y humedad constante. La precipitación media anual es de 1000 a 1400 mm, la temperatura media anual es de 7.5 a 13.5°C (Rzedowski 1988, Rzedowski et al.

2001). El bosque de *Abies* tiene una altura de 20 a 40 m, está formado por uno o dos estratos densos que forman penumbra que limita la presencia del estrato arbustivo y herbáceo. El estrato arbóreo dominante está formado por *Abies*, y en el estrato arbóreo inferior se encuentran *Alnus*, *Cupressus*, *Quercus*, *Salix*, *Pseudotsuga*, *Garrya*, *Prunus* (Rzedowski, 1988; Rzedowski et al., 2001). En el estrato arbustivo se encuentran *Acaena*, *Alchemilla*, *Brachypodium*, *Bryum*, *Eupatorium*, *Salvia*, *Senecio*, *Symphoricarpus*, *Sigesbeckia*, *Thuidium* (Rzedowski, 1988; Rzedowski et al., 20015).

Bosque de *Pinus*.- Se encuentra en gran parte de la Cuenca de México entre los 2350 y 4000 msnm. Se desarrollan en suelos tanto profundos como someros, en ocasiones rocosos con textura y contenido variable, frecuentemente arcillosos de color rojizo. La precipitación media anual es de 700 a 1200 mm.

Las epífitas y las trepadoras están poco representadas, el sotobosque tiene relativamente pocos arbustos; en cambio, abundan las gramíneas amacolladas resistentes a heladas, a periodos de sequía prolongada e incendios frecuentes (Rzedowski, 1988; Rzedowski et al., 2001). Entre los taxa presentes están *Alchemilla*, *Archibaccharis*, *Arenaria*, *Bidens*, *Eryngium*, *Eupatorium*, *Festuca*, *Geranium*, *Gnaphalium*, *Lupinus*, *Muhlenbergia*, *Penstemon*, *Ribes*, *Senecio*, *Stevia*, *Stipa* (Rzedowski 1988, Rzedowski et al. 2001).

Bosque de *Cupressus*.- Tiene poca representatividad en México, junto con el bosque de *Juniperus* se les conoce como “bosques de escuamifolios”, son árboles de 15 a 35 m, crecen en suelos profundos y climas húmedos y frescos en latitudes que van de 1800 a 3000 msnm, ocasionalmente se encuentra asociado con *Abies* y *Quercus* (Rzedowski, 1988).

Bosque de *Juniperus*.- En la Sierra de Pachuca se considera como una etapa de sucesión previa al establecimiento del bosque de *Abies*, forma manchones de matorral por encima del límite altitudinal arbóreo en donde tiene una altura de 0.3 a 2 m y crece sobre

rocas principalmente. También se encuentra en el interior del bosque de *Abies*, se establece en terrenos relativamente planos con suelo profundo y bien drenado (Rzedowski, 1988). En otras partes de la Cuenca de México forma un arbolado con espacios abiertos en laderas y cerros, pero también en lugares relativamente plano. Están poco representadas en México. En la cuenca se encuentran en el norte, noreste y este en un rango altitudinal de 2450 a 2800 msnm, la temperatura media anual de 11 a 14 °C, la precipitación media anual está entre 600 y 800 mm. Tiene una altura de 3 a 5 m. En esta asociación se encuentran *Agave*, *Brickellia*, *Eupatorium*, *Gymnosperma*, *Quercus*, *Stevia*. Suele encontrarse formando una franja entre el bosque de *Quercus* y el bosque de *Pinus*. Constituye una fase de sucesión como consecuencia de la destrucción de los bosques de *Pinus* y de *Quercus* cuyo clímax es un bosque de pino o de encino (Rzedowski, 1988; Rzedowski et al., 2001).

#### Bosque de *Quercus*

Junto con los pinares, los bosques de encino son tipos de vegetación con una amplia distribución en México, con los que comparten afinidades ecológicas, se encuentran en altitudes desde 2350 hasta 3100 msnm, con una precipitación media anual de 700 a 1200 mm, se desarrollan en suelos profundos o someros, tienen una altura de 5 a 12 m, son relativamente densos, en muchas ocasiones son especies caducifolias. Las epífitas y trepadoras son poco frecuentes, excepto cuando se presentan las condiciones ambientales de humedad y temperatura favorables (Rzedowski, 1988; Rzedowski et al., 2001).

Algunas especies de encino están distribuidas a lo largo de un gradiente altitudinal, de manera parecida a los pinos (Rzedowski, 1988; Rzedowski et al., 2001).

El estrato arbustivo y herbáceo al interior de los bosques de *Quercus*, está constituido por géneros como *Baccharis*, *Brickellia*, *Castilleja*, *Dahlia*, *Desmodium*, *Eupatorium*,

*Gallium, Geranium, Lamouroxia, Muhlenbergia, Penstemon, Salvia, Senecio, Stevia, Symphoricarpos, Thalictrum, Valeriana.* (Rzedowski, 1988; Rzedowski et al., 2001).

#### Pastizales

Esta designación abarca asociaciones dominadas por gramíneas o ciperáceas que ocupan la Cuenca de México. En valles intermontanos rodeados de bosque de *Abies* presentes en altitudes cercanas a los 2900 msnm, se encuentran praderas dominadas por *Potentilla candicans*, una rosácea de forma rastrera que se extiende en los claros en el bosque y predomina en la época de secas, mientras que en la época de lluvias la vegetación dominante son gramíneas y ciperáceas. En la Cuenca de México, otros pastizales que crecen por debajo de una altitud de 4000 msnm, con frecuencia son asociaciones secundarias producto de la deforestación, en cambio, si están presentes por encima del límite forestal, constituyen una vegetación clímax. Crecen en terrenos con suelo con drenaje lento, en general no superan los 30 cm de altura, los géneros más representativos son *Agrostis, Bouteloua, Deschampsia, Muhlenbergia, Trisetum.* (Rzedowski, 1988; Rzedowski et al., 2001).

#### Matorrales xerófilos

Son los tipos de vegetación más extendidos en México, este nombre abarca varias comunidades de porte arbustivo que se encuentran en zonas áridas y semiáridas. Se distribuyen en gran parte de la Península de Baja California, montañas bajas de Sonora, Chihuahua, Tamaulipas, Coahuila, Jalisco, Guanajuato, Hidalgo, Estado de México, Puebla y Oaxaca (Rzedowski, 1988).

En la Cuenca de México, los matorrales xerófilos se encuentran en un rango altitudinal de 2250-2700m (Rzedowski, 1988; Rzedowski et al., 2001). El clima en que se encuentran es variado, desde muy caluroso en las planicies costeras hasta fresco en la parte alta del Altiplano, es extremo especialmente en el día, en climas áridos o semiáridos (Rzedowski, 1988; García, 2004). La temperatura media anual varía de 12-16°C. La precipitación media anual está entre 100-400 mm, con gran fluctuación anual (Rzedowski, 1988).

La flora de este tipo de vegetación cuenta con una gran cantidad de formas biológicas y endemismos. Entre las más notables están las suculentas, micrófilas y espinosas. Están bien representadas las familias Compositae, Leguminosae, Gramineae, Cactaceae y Chenopodiaceae. Cuenta con una baja representatividad de plantas leñosas y herbáceas. Las epífitas se encuentran cuando las condiciones atmosféricas contienen humedad. Los líquenes, helechos y hepáticas están presentes en ambientes moderadamente áridos (Rzedowski, 1988).

#### Vegetación acuática

La vegetación acuática en la Cuenca de México es poco abundante en la actualidad y con una baja diversidad en las áreas lacustres. Las comunidades vegetales emergidas en diversas partes de la cuenca están constituidas por *Berula*, *Bidens*, *Cyperus*, *Echinochloa*, *Eleocharis*, *Hydrocotyle*, *Juncus*, *Ludwigia*, *Polygonum*, *Sagittaria*, *Schoenoplectus* y *Typha* (Rzedowski et al., 2001). La vegetación flotante está integrada por *Azolla*, *Eichornia* y *Lemna* (Rzedowski et al., 2001). La vegetación sumergida está determinada por *Ceratophyllum*, *Myriophyllum*, *Ruppia* y *Zannichellia*.

En las zonas pantanosas de montaña, se encuentra *Agrostis*, *Callitriche*, *Cardamine*, *Carex*, *Cotula*, *Epilobium*, *Juncus*, *Mimulus*, *Montia*, *Ranunculus*, *Sagina*, *Veronica* (Rzedowski et al., 2001).

La vegetación arbórea que se establece a la orilla de los cuerpos de agua, forma bosques de galería de *Alnus* y *Salix* (Rzedowski et al., 2001).

## 2.7 Generalidades del Pleistoceno

El Pleistoceno abarca un lapso aproximado de 1.8 millones a 10 000 años (Bell, et al., 2004). Esta época geológica inicia con la primera aparición en el registro fósil de *Mammuthus* en el sur de Norteamérica a los 55° latitud Norte. De acuerdo con Bell et al. (2004), se divide en dos edades para los mamíferos terrestres de Norteamérica: el Irvingtoniano (1.8 millones - 210 000 años) y el Rancholabreano (210 000 – 9 500 años). El Rancholabreano fue establecido en 1951 por Savage, su denominación proviene de la localidad tipo en Rancho La Brea, California, E.U., se caracteriza principalmente por la presencia de *Bison*, pero coexistieron también *Equus*, *Camelops*, *Mammut* y *Mammuthus* (Kurtén y Anderson, 1980; Bell et al., 2004).

Algunos taxa solo vivieron y se extinguieron durante el Pleistoceno, tales como *Megalonyx jeffersonii*, *Platygonus compressus*, *Canis dirus*, *Panthera atrox* y *Miracinonyx trumani*. Otros, tienen un alcance del Pleistoceno al Reciente, como *Aplodontia rufa*, *Ovis canadensis*, *Rangifer tarandus*, *Puma concolor*, *Vulpex velox*, *Homo sapiens* (Bell, et al., 2004; Kurtén y Anderson 1980, Arroyo-Cabrales et al., 2010).

El clima del Pleistoceno en el planeta se caracteriza por ciclos de enfriamiento que ocasionaron la expansión de masas de hielo en Norteamérica y Eurasia, afectando la distribución de las especies (Arroyo-Cabrales et al., 2002; Caballero, et al., 2010; Liu et al., 2011). En México, influyó en la expansión y retraimiento de distintas comunidades vegetales como arbolados y pastizales. En consecuencia, afectó la distribución de mamíferos, dando como resultado que las comunidades de mamíferos actuales se

consideren jóvenes desde el punto de vista geológico pero también disminuidas faunísticamente (Metcalf, et al, 2000; Arroyo-Cabrales et al., 2008).

Por otro lado, en el centro de México la vegetación pleistocénica consta de distintas asociaciones que mantenían cierta semejanza, las cuales se establecieron desde Michoacán, la Cuenca de México y Oriental, Puebla. En estas asociaciones están presentes *Pinus*, *Abies*, *Picea*, *Quercus*, *Cupressus* y *Juniperus*, formando bosques de coníferas, pero también bosque mesófilo y pastizal. En el oeste las comunidades forestales corresponden a un clima fresco con humedad relativamente elevada, hacia el centro el clima era más frío y con menor humedad, mientras que hacia el este el clima era igualmente frío pero más seco (Metcalf et al., 2000; Ludlow et al., 2003; Arroyo-Cabrales et al., 2008; Caballero et al., 2010; Park et al., 2010).

## 2.7 Estudios sobre paleoambientes pleistocénicos en el estado de Hidalgo

Los estudios del Pleistoceno en el estado de Hidalgo corresponden principalmente a la recuperación de restos de mamíferos desde el siglo XIX hasta la actualidad. Como resultado, la riqueza de fauna pleistocénica es evidente (Castillo et al., 1996; Cabral-Perdomo, 2001; Bravo-Cuevas et al., 2009; Castillo-Cerón y Palma-Ramírez, 2009; González-Rodríguez et al., 2009).

Sin embargo, no existen registros de estudios paleoecológicos orientados a la inferencia paleoambiental en el estado. En cambio, existen trabajos enfocados al mesodesgaste dental utilizado en geoquímica isotópica en mamíferos pleistocénicos, provenientes de sedimentos de origen fluvial en localidades conocidas como Barranca San Agustín, Barranca el Berrendo, San Agustín Tlaxiaca y otras cercanas en el sureste de Hidalgo; los resultados de

estos estudios sugieren ambientes de zonas abiertas alternado con zonas cerradas (Bravo-Cuevas et al., 2009; Bravo-Cuevas et al., 2010; Pérez-Crespo et al., 2010; Bravo-cuevas et al., 2012; Bravo-Cuevas et al., 2013; Bravo-Cuevas et al., 2015).

Los registros de inferencia paleoambiental a partir de análisis palinológicos provienen de una referencia para el Holoceno en la región de la Laguna Atezca, en el municipio de Molango, Hidalgo. La edad de la unidad portadora se estima en 1700 años, en donde se registró la presencia de asociaciones forestales de *Pinus-Quercus* (Conserva y Byrne, 2002).

### 3. Área de estudio

#### 3.1 Generalidades del municipio de Epazoyucan

El municipio de Epazoyucan se localiza en el centro del estado de Hidalgo a 21 km al este de la capital, Pachuca de Soto. Desde el punto de vista toponímico, Epazoyucan proviene del náhuatl que significa “lugar de mucho epazote” o “lugar que pertenece al epazote” (INAFED y Gob. Edo. Hgo 2002).

El municipio de Epazoyucan se localiza entre los paralelos 19° 57' y 20° 08' N y los meridianos 98° 34' y 98° 44' W, con una altitud entre 2300 y 3100 msnm, colinda al norte con Mineral del Monte y Omitlán de Juárez, al sur con Zempoala, al este con Singuilucan y al oeste con Mineral de la Reforma (INEGI, 2009, <http://mapserver.inegi.org.mx/mgn2k/>).

La temperatura promedio es de 10-16°C, la precipitación es de 400-900 mm. En el municipio se encuentra un clima semiseco templado en la mayor parte de su extensión territorial (81%), seguido de templado subhúmedo con lluvias en verano (10%) y semifrío subhúmedo con lluvias en verano (9%) (INAFED y Gob. Edo. Hgo. 2002, García 2004).

Respecto a la orografía, cuenta con un gran número de elevaciones alrededor del municipio y en algunas localidades principales, tales como El Cerro “La Mesa” con una altitud de 2860 msnm, El Cerro “El Balcón” con una altitud de 2780 msnm, “Cerro Alto” con una altitud de 2720 msnm y El Cerro “El Castillo” con una altitud de 2700 msnm (INAFED y Gob. Edo. Hgo. 2002).

El suelo está constituido por grupos de arcillas, arenas y aluviones. Los niveles fosilíferos se localizan en arenas, aluviones y arcillas pardas, cuya edad se estima entre 40 000 y 28 000 años. Los suelos son de tipo feozem (69%), leptosol (17.5%), regosol (10.5%) y luvisol (1.38%) (INEGI 2009).

La vegetación natural consta de bosque de pino (13.38%), matorral (10.5%) y pastizal (5%), mientras que la vegetación agrícola tanto mecanizada como manual representa un 69.5% y la zona urbana 1.53%. Algunas de las plantas típicas del municipio son maguey, cimarrón, algunas yucas, palma y nopal (INAFED y Gob. Edo Hgo. 2002, INEGI 2009).

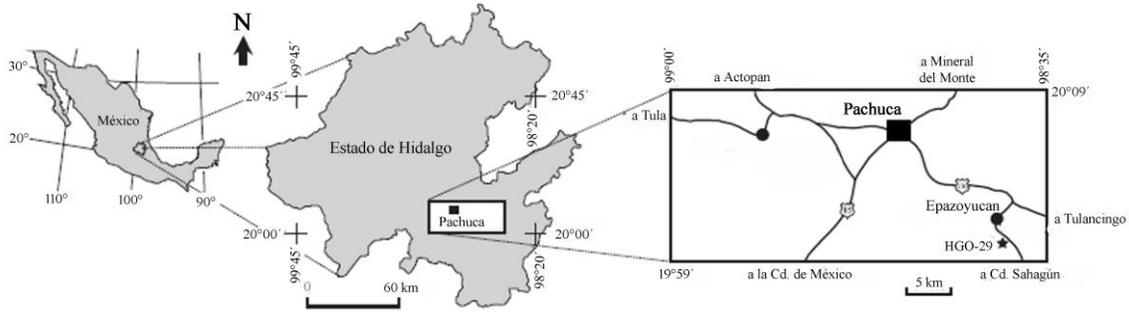
La fauna de Epazoyucan carece de estudios detallados, por lo que se describe con nombres comunes, a grandes rasgos consta de conejos, roedores silvestres, armadillo, zorrillo, tlacuache, tuza y algunas aves como el ceniztonle, paloma, cuervo y lechuza (INAFED y Gob. Edo. Hgo. 2002).

### 3.1.1 Características de la Barranca San Agustín (HGO-29)

La localidad Barranca San Agustín (HGO-29) se localiza aproximadamente a 2 km de la cabecera municipal de Epazoyucan. Se encuentra en las coordenadas 20°00'27.7" N - 98°37'59.9" W, a una altitud de 2470 msnm.

En la localidad el clima es semiseco muy cálido BS1 (h') (García, 2004), con un rango de temperatura de 12-26°C y una precipitación anual promedio inferior a 700 mm.

En el lugar se encuentran depósitos sedimentarios de origen fluvio-lacustres consistentes en arcilla, limo y arena fina pobremente consolidados, con escasos lentes conglomeráticos formados por epiclastos de composición de andesítica a máfica. En esta localidad se han recuperado restos fósiles de mamíferos pleistocénicos como camélidos, antilocápridos, carnívoros, équidos, mastodontes, entre otros (Bravo-Cuevas et al., 2009, 2010, 2012, 2013, 2015) (Figura 6).



**Figura 6.** Mapa de ubicación del área de estudio, Barranca San Agustín (HGO-29) (Modificado de Bravo-Cuevas et al. 2011).

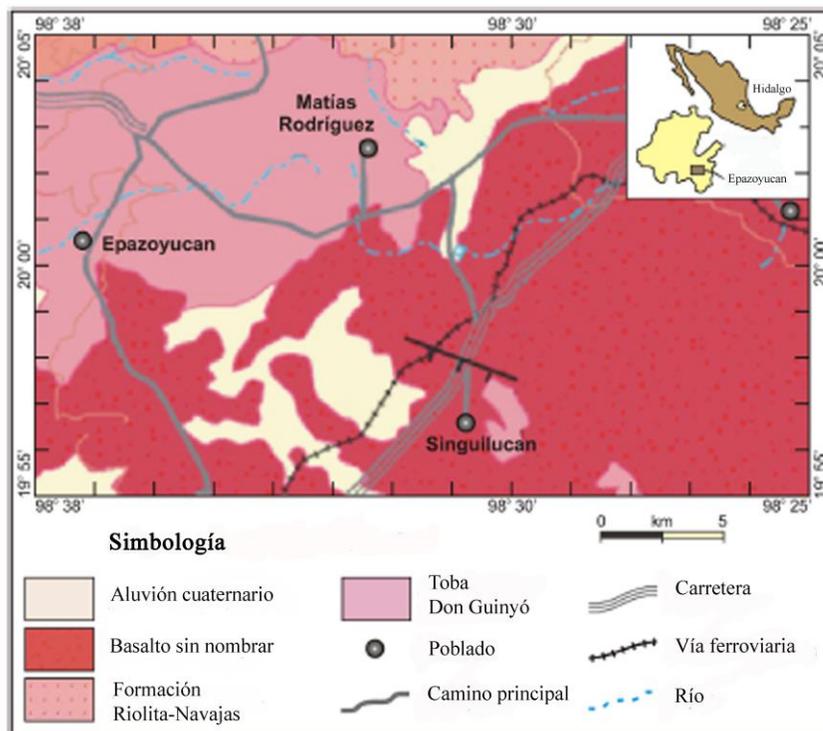
### 3.2 Marco geológico regional

De acuerdo con Segerstrom (1962) y Juárez-Arriaga (2009c), la unidad más antigua cercana a Epazoyucan es la Toba Don Guinyó; aunque López et al. (1997) la consideran una formación. Esta unidad se localiza al noroeste de la Barranca San Agustín (Figura 7), está formada por toba riolítica y dacítica con una edad aproximada de 4 millones de años (Ma) equivalente al Plioceno y un espesor aproximado de 170 m (Segerstrom, 1962; López et al., 1997).

La Formación Riolita Navajas le sigue en edad a la Formación Don Guinyó, la cual se extiende al noreste de Epazoyucan (Figura 7), descansa en discordancia sobre el Grupo Pachuca y rocas con edad del Oligoceno-Mioceno. Está definida por una secuencia riolítica de derrames de lava con estructura fluida bien definida, horizontes de brecha, toba riolítica y derrames piroclásticos. Tiene un espesor de 500-600 m. La edad corresponde al Plioceno-Cuaternario. Es de origen ígneo extrusivo con estructura fluidal, ocasionado por erupciones provenientes de la Sierra de las Navajas (Vázquez-Sánchez y Jaimes-Palomera, 1989; López et al., 1997; Palma-Ramírez, 2014).

A la Formación Riolita Navajas, le sigue una unidad de basalto sin nombrar que se depositó de forma discordante sobre la Formación Don Guinyó, con un espesor de aproximadamente 80 m. Está formada por flujos de lava de origen basáltico. En el área de Pachuca, esta unidad se encuentra en la misma posición estratigráfica que los depósitos del Plioceno tardío referibles a la Formación Atotonilco El Grande (Vázquez-Sánchez y Jaimes-Palomera, 1989; López et al., 1997).

Culmina un conjunto de depósitos aluviales cuaternarios formados por arenisca volcánica de grano fino, limo y arcilla que se extienden de manera discontinua sobre las partes altas de terreno y/o rellenando las tierras bajas, una parte hacia el este y otra hacia el sureste de Epazoyucan (Segerstrom, 1962).

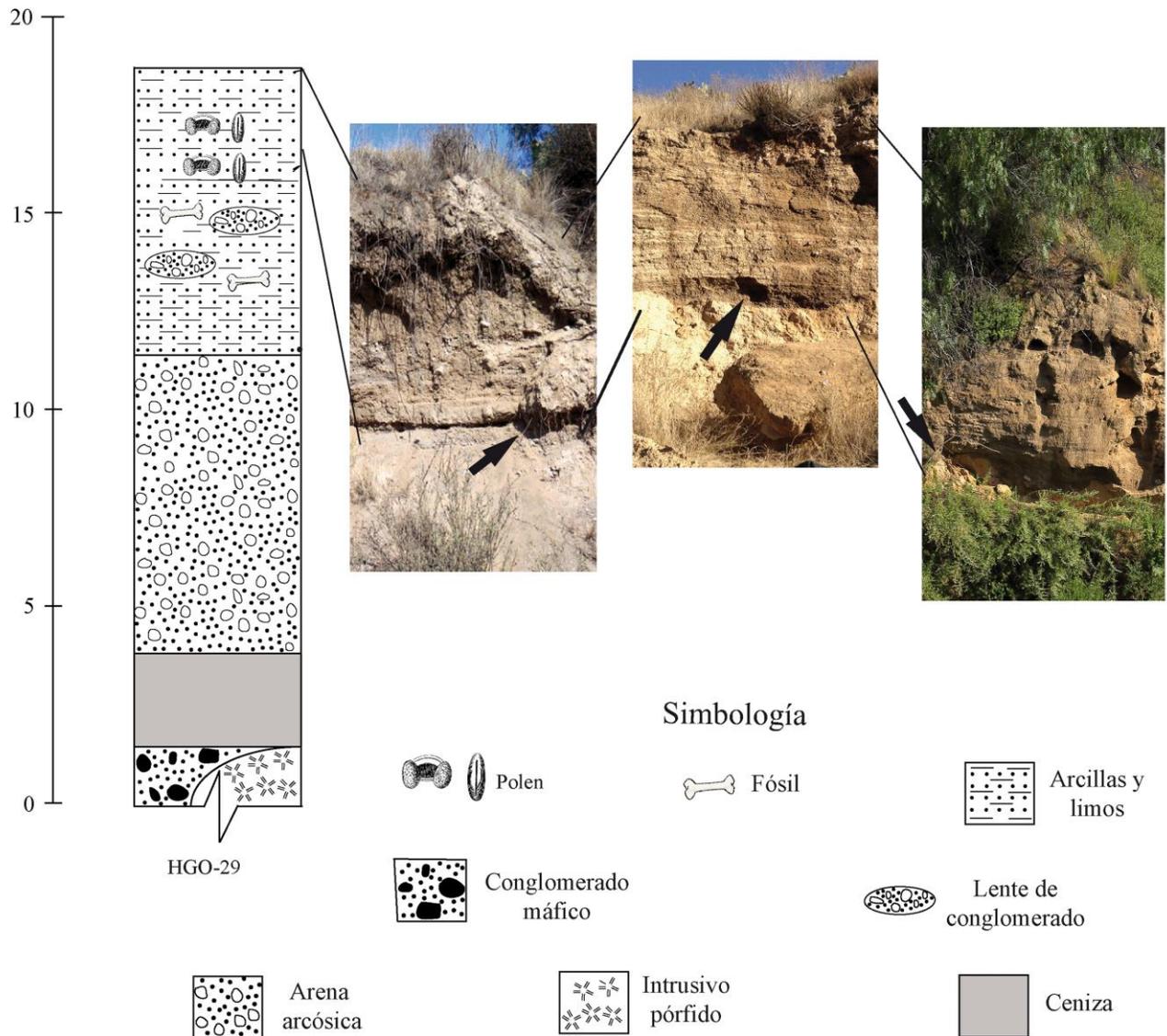


**Figura 7.** Mapa geológico del área de Epazoyucan, Hgo. (Modificado de Pérez-Crespo et al. 2016)

### 3.3 Caracterización sedimentológica de la unidad portadora

La unidad portadora del polen y los elementos óseos fosilizados, consiste en depósitos fluviales formados por arcilla, limo y arena de grano fino (Bravo-Cuevas et al., 2012)

(Figura 8).



**Figura 8.** Columna estratigráfica de la Barranca San Agustín (HGO-29)

#### **4. Consideraciones tafonómicas y ponderación temporal**

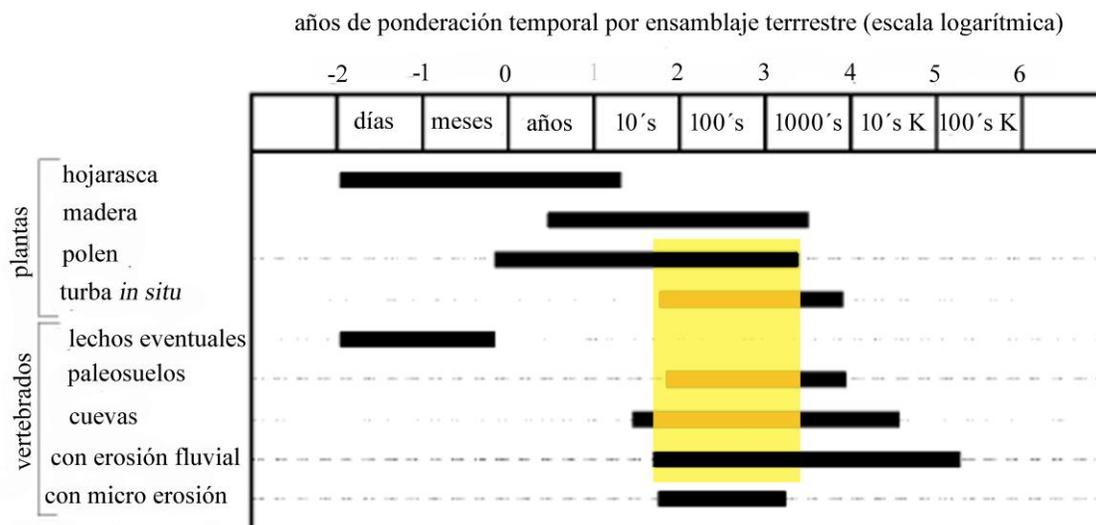
La presencia de *Bison* en el ensamblaje demuestra una edad correspondiente al Rancholabreano para los mamíferos de Norteamérica (Bell, et al., 2004). El ensamblaje está formado por restos de mamíferos fósiles recuperados de las localidades Barranca El Berrendo (HGO-28) y Barranca San Agustín (HGO-29), las cuales están separadas entre sí por una distancia de 1.7 Km.

Por otro lado, los rasgos tafonómicos asociados al daño debido al transporte y desecación muestran que los animales estuvieron dentro del hábitat en el que vivieron y que el enterramiento ocurrió en un periodo relativamente corto favoreciendo la preservación de los restos (Lyman, 1994; Behrensmeyer et al., 2000). La abrasión observada en las fracturas de los elementos óseos y piezas dentales, como bordes poco redondeados y bordes cortantes, indica la baja energía del agua, por tanto, los restos fueron poco transportados de su sitio fuente (Dodd y Stanton, 1992; Lyman, 1994).

El ensamblaje es de tipo “within-habitat”, el cual tiene entre sus características, la presencia de ejemplares para-autóctonos, es decir, con evidencia de arrastre pero que se mantienen dentro del hábitat en que se encontraron en vida. En este tipo de asociaciones la ponderación temporal se asocia a la depositación continua de generaciones de individuos por lapsos que abarcan desde unos cientos de años hasta miles de años (Fernández, 1990; Kidwell, 1998; Behrensmeyer et al., 2000).

De acuerdo con Behrensmeyer et al. (2000), los ensamblajes de vertebrados con erosión fluvial, abarcan periodos de 20 a menos de 100 000 años, mientras que los ensamblajes de polen cubren lapsos de cero a 5000 años (Figura 9). De este modo, la sobreposición de

ambos límites de ponderación temporal (de polen y de vertebrados con erosión fluvial), abarca un lapso de entre 90 y 5000 años aproximadamente (Behrensmeyer et al., 2000).



**Figura 9.** Límites de ponderación temporal estimados para ensamblajes terrestres de plantas y animales. El cuadro en color señala el solapamiento de las ponderaciones temporales del polen y los ensamblajes de vertebrados con erosión fluvial (Modificado de Behrensmeyer et al., 2000).

## 5. Método

La inferencia ambiental se realizó por medio de la obtención, descripción y caracterización de polen y mediante un análisis ecomorfológico del registro de mamíferos.

### 5.1 Trabajo de campo

La obtención de las muestras palinológicas se llevó a cabo tomando como referencia los procedimientos descritos por González-Solís (2014) y Ramírez-Arriaga et al. (2014).

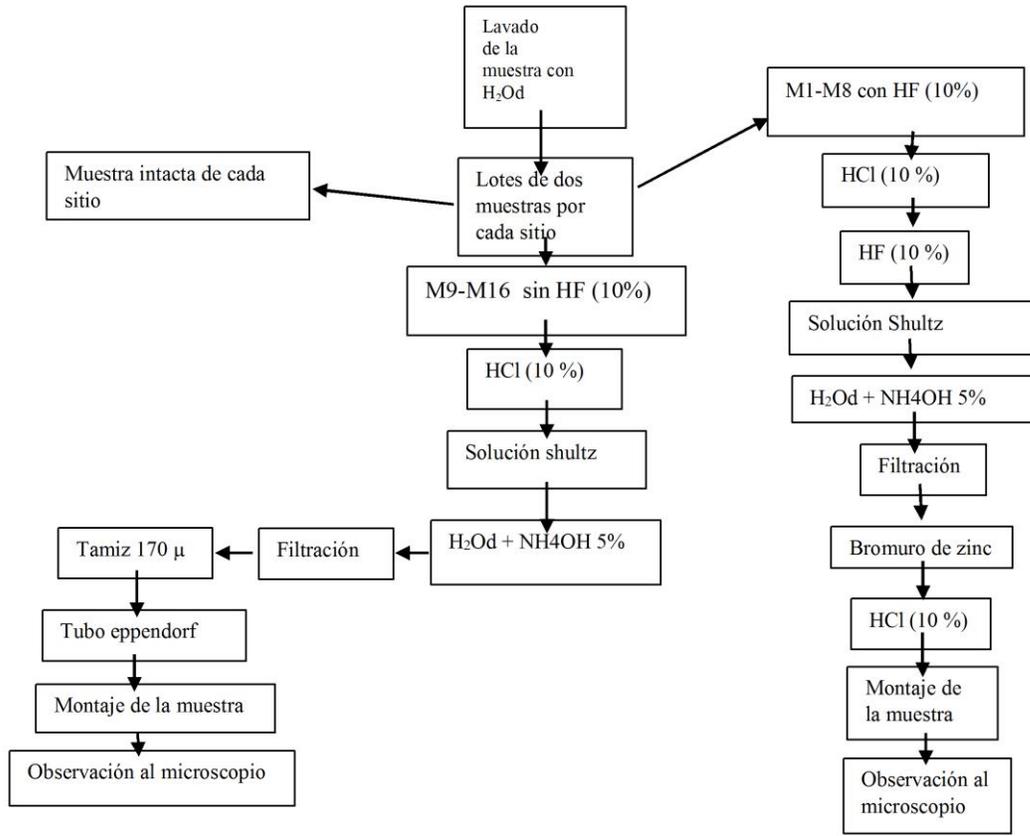
Las muestras de polen se obtuvieron de sedimentos que consisten en arcilla, limo y arena fina expuestos en la Barranca San Agustín (HGO-29), municipio de Epazoyucan, Hidalgo.

Las muestras de sedimento se obtuvieron con barrenadora edafológica, a partir de 30 cm de profundidad con la finalidad de evitar contaminación. Cada muestra se depositó en bolsas de plástico con cierre hermético, la cual se cerró de inmediato para evitar contacto con agentes contaminantes, tales como oxígeno o granos de polen moderno.

### 5.2 Trabajo de gabinete

#### Tratamiento físico-químico de los sedimentos

Las muestras de sedimento se procesaron con un tratamiento físico químico para separar los granos de polen mediante la eliminación de carbonatos y silicatos (Martínez-Hernández et al., 1980; González-Solís, 2014) (Figura 10).



**Figura 10.** Secuencia utilizada en el tratamiento físico- químico de las muestras de sedimentos obtenidos en la Barranca San Agustín (HGO-29) para la obtención de polen. Modificado a partir de Martínez-Hernández et al (1980), Brown (2008) y González-Solís (2014).

### Montaje de las muestras.

Se elaboraron 32 laminillas. 16 montadas en el líquido remanente y 16 en resina sintética (solución al 60% en xilol).

Para el montaje en líquido remanente se extrajeron 100μ del residuo orgánico en suspensión. Se depositaron en un portaobjetos y se cubrió la gota con un cubreobjetos.

Para los montajes en resina, se tomó una gota de resina sintética con la micropipeta y se depositó en el portaobjetos. Con la micropipeta se tomaron 100μ del residuo orgánico

flotante y se mezcló con la resina en el portaobjetos. Se colocó el cubreobjetos y se dejó secar una semana.

### Identificación del polen

Las laminillas se revisaron al microscopio binocular de luz transmitida a 10x, 40x y 100x. Esto con la finalidad de reconocer los caracteres morfológicos del polen y, posteriormente realizar la identificación taxonómica de los palinomorfos.

La identificación de los palinomorfos se realizó a nivel de familia y género, por medio de comparación de los caracteres morfológicos de los fósiles con los caracteres que se describen en publicaciones especializadas (Perveen, 1999; van Wichelen et al., 1999; Ludlow-Wiechers et al., 2003; Hesse et al., 2009; Mert, 2010; Denk y Tekleva, 2014; Shayanmehr, 2015) y las imágenes presentadas en los herbarios virtuales que se indican a continuación: [http://www.botany.unibe.ch/paleo/pollen\\_e/bilder.htm](http://www.botany.unibe.ch/paleo/pollen_e/bilder.htm), <http://www.geo.arizona.edu/palynology/polondc1.html>, [http://www.nybg.org/botany/tlobova/hequet/PollenAtlas\\_frameset.htm](http://www.nybg.org/botany/tlobova/hequet/PollenAtlas_frameset.htm), [http://sofia.usgs.gov/publications/papers/pollen\\_atlas/desc.html](http://sofia.usgs.gov/publications/papers/pollen_atlas/desc.html), <https://www.palдат.org/>, <http://stri.si.edu/sites/roubik/> .

Cuando la determinación fue incierta debido a la calidad de la preservación o a una determinación provisional se utilizó la locución latina **cf.** (Bengtson, 1988).

### Descripción y caracterización del polen

Para las descripciones del polen se utilizó una terminología combinada basada en Sáenz (2004) y Hesse et al. (2009). Se emplearon características como unidad, polaridad, forma, tamaño, apertura, ornamentación (Figura 4).

### 5.1.3 Análisis palinológico

Del número total de los granos de polen se obtuvieron los porcentajes por familia y se realizaron gráficos de barras para ver cuál de ellas tiene más representatividad y también por forma biológica de acuerdo con Rzedowski (1988) para examinar la estructura de la vegetación.

### 5.2 Análisis ecomorfológico

Con los ejemplares de mamíferos pleistocénicos alojados en la colección del Museo de Paleontología de la UAEH provenientes de las localidades Barranca El Berrendo (HGO-28) y Barranca San Agustín (HGO-29), se realizó un análisis ecomorfológico (Tabla 2).

Se exploró la correlación de la fauna con el ambiente por medio de gráficos de barras que muestran las frecuencias relativas de cada variable. De igual modo, por medio de gráficos de barras, se comparó la estructura de la asociación de mamíferos de Epazoyucan con comunidades de mamíferos actuales que habitan ecosistemas del tipo arbolado, matorral, herbazal y humedal.

**Tabla 2.** Ensamblaje de mamíferos pleistocénicos de las localidades Barranca El Berrendo (HGO-28) y Barranca San Agustín (HGO-29), formado con ejemplares alojados en la colección de macrovertebrados del Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

| Familia          | Género y Especie                         | Localidad                         |                                   |
|------------------|--|-----------------------------------|-----------------------------------|
|                  |  | HGO-28<br>Barranca El<br>Berrendo | HGO-29<br>Barranca San<br>Agustín |
| Elephantidae     | <i>Mammuthus columbi</i>                 | X                                 |                                   |
| Mammuthidae      | <i>Mammuth americanum</i>                |                                   | X                                 |
| Sclerocalyptidae | <i>Glyptotherium floridanum</i>          | X                                 | X                                 |
| Geomyidae        | <i>Pappogeomys</i> sp.                   |                                   | X                                 |
| Felidae          | <i>Lynx rufus</i>                        | X                                 |                                   |
| Equidae          | <i>Equus conversidens</i>                | X                                 | X                                 |
| Camelidae        | <i>Camelops hesternus</i>                | X                                 |                                   |
|                  | <i>Hemiauchenia gracilis</i>             |                                   | X                                 |
| Cervidae         | <i>Odocoileus</i> cf. <i>Virginianus</i> | X                                 |                                   |
| Antilocapridae   | <i>Capromeryx minor</i>                  | X                                 | X                                 |
| Bovidae          | <i>Bison</i> sp.                         | X                                 |                                   |
|                  | <i>Ovis canadensis</i>                   | X                                 |                                   |

Se compilaron listados faunísticos a partir de publicaciones con ambientes tipificados (Grimshaw et al., 1995; Pozo de la Tijera y Escobedo, 1999; Briones-Salas, 2000; Velázquez et al., 2001; Murdoch et al., 2006; Álvarez-Castañeda et al., 2008; Alho et al., 2011; López-González y García-Mendoza, 2012; García-Mendoza y López-González, 2013; Aguilar-Lóez et al., 2014; Gordillo-Chávez et al., 2015; Ramírez-Albores et al., 2014; Joshi, 2016) que suman en total 14 localidades de México y otras partes del mundo. A saber, Chasxhoc-Sejá, Tabasco; Chihuahua; Durango; La Cañada, Tehuacán-Cuicatlán; Piedra Canteada, Tlaxcala; Sian Ka an, Quintana Roo; Tlanchinol, Hidalgo; Valle de los

Cirios y El Vizcaíno, Baja California; volcanes Izta-Popo, México; Ikh Nart Nature Reserve, Mongolia; Kilimanjaro, Tanzania; Pantanal, Brasil; Rajaji National Park, India.

Las localidades mencionadas se asignaron a cuatro ecosistemas: arbolado, matorral, herbazal y humedal, de acuerdo con la información que cada publicación menciona respecto al ambiente.

Los ecosistemas se definieron a partir de González-Medrano (2004) y Cowardin et al. (1979), como se indica en los párrafos siguientes.

*Arbolado*.- en este ecosistema las plantas leñosas dominan el paisaje, pero en espacios abiertos puede estar presente el estrato arbustivo y, ocasionalmente el estrato herbáceo.

*Matorral*.- en este ecosistema los elementos florísticos característicos son arbustos y una proporción importante del estrato herbáceo en el que los elementos forestales se encuentran poco representados.

*Herbazal*.- el paisaje está determinado por el estrato herbáceo, el cual puede estar formado por gramíneas o plantas herbáceas de porte bajo, ocasionalmente se encuentra el estrato arbustivo, los elementos forestales están casi ausentes.

*Humedal*.- incluye paisajes que tienen elementos florísticos ya sean árboles, arbustos o hierbas terrestres y acuáticos en distintas proporciones pero que están determinados por la presencia de agua al menos periódicamente.

Para inferir la correlación de la fauna con el ecosistema se utilizaron las variables: dieta y locomoción, siguiendo en parte los métodos de Damuth (1992) y Reed (1998), así como categorías de primer y segundo nivel, las cuales se indican en la Tabla 3.

Con las listas de los mamíferos pleistocénicos y actuales se elaboró una tabla con las categorías y las variables, la información acerca de los taxa se obtuvo mediante investigación bibliográfica (Fiedler, 1988; Best et al., 1990, 1994; Hrachovy et al., 1996; Reid, 1997; Nadachowski y Mead, 1999; Aranda et al., 2002; Zahler et al., 2004; Ceballos

y Oliva, 2005; Moul et al., 2005; Álvarez-Castañeda et al., 2008; Bonvicino et al., 2008; González-Salazar et al., 2014a; Martínez et al., 2014; Monadjem et al., 2015; <http://animaldiversity.org/>, <http://eol.org/>, <https://paleobiodb.org/>).

El ensamblaje de mamíferos pleistocénicos de Epazoyucan está organizado de acuerdo con la clasificación y nomenclatura de la Paleobiology database (<https://paleobiodb.org/#/>), el orden filogenético de las familias es de Wilson y Reeder (2005), los géneros y especies se muestran en orden alfabético. Los ejemplares de mamíferos utilizados en el presente trabajo comprenden restos esqueléticos tanto elementos craneales como poscraneales. Los materiales de referencia se muestran en el Anexo 1.

Con la finalidad de establecer la correspondencia de la fauna pleistocénica con algún ecosistema(s), se realizó una matriz de datos con las frecuencias relativas de distintas especies tanto de la fauna pleistocénica, como la actual, en cada variable (dieta y locomoción) con sus respectivas categorías en cada localidad. Asimismo, se obtuvieron las frecuencias relativas para cada variable en cada localidad de cada uno de los ecosistemas.

**Tabla 3.** Variables, categorías y definiciones utilizadas en el análisis ecomorfológico aplicado a los mamíferos del ensamblaje pleistocénico de la Barranca El Berrendo (HGO-28) y Barranca San Agustín (HGO-29).

| Variable      | Categorías  |                 | Características   |
|---------------|-------------|-----------------|---|
|               | 1er nivel   | 2º nivel        |   |
| Dieta         | Carnívoro   | Hiper carnívoro | La carne de vertebrado constituye más del 90%                 |
|               |             | Mesocarnívoro   | Se alimenta de vertebrados (50-70%) e invertebrados           |
|               |             | Hipocarnívoro   | Se alimenta de invertebrados (70%) y vertebrados              |
|               | Insectívoro |                 | Come insectos   |
|               | Omnívoro    |                 | Come carne y plantas  |
|               | Herbívoro   | Pacedor         | Come pasto  |
|               |             | Ramoneador      | Come hojas  |
|               |             | Mixto           | Come pasto y hojas  |
|               | Locomoción  | Sustrato        | Arborícola  |
| Trepador      |             |                 | Se desplaza en el dosel y en tierra                           |
| Cursorial     |             |                 | Se desplaza en tierra   |
| Semifosorial  |             |                 | Se refugia en cavidades                                       |
| Fosorial      |             |                 | Vive en túneles   |
| Semi acuático |             |                 | Pasa gran parte de su vida nadando o es un nadador competente |

El análisis de la correspondencia de la fauna con el ambiente se realizó en dos etapas, la primera consistió en tipificar cada ecosistema por medio de la estructura ecomorfológica de las localidades, y la segunda por medio de la comparación de las estructuras ecomorfológicas de los ecosistemas actuales y el ecosistema pleistocénico.

Se empleó el programa PAST (Hammer et al., 2001) para aplicar pruebas de ANOVA y de Tukey (Reed 1998) utilizando las frecuencias de las especies por cada localidad.

Primero se realizó una prueba ANOVA utilizando las categorías ecomorfológicas (dieta y locomoción) por ecosistema (arbolado, matorral, herbazal, humedal), así como la asociación pleistocénica. Posteriormente, se realizó una prueba de Tukey para detectar diferencias entre los ecosistemas en función de sus variables ecomorfológicas (Hammer et al., 2001; Zar, 2010).

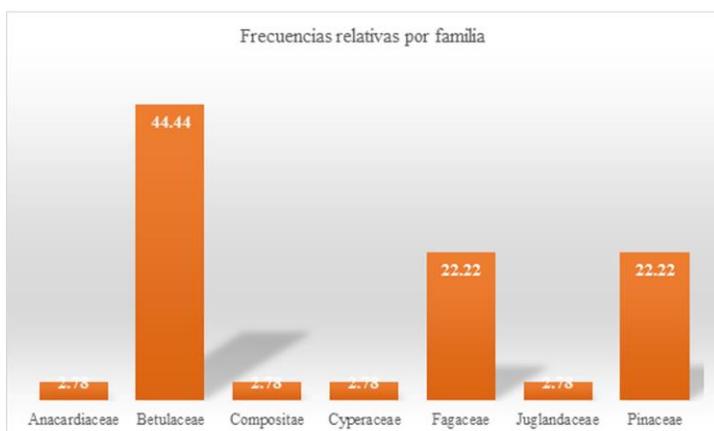
## 6 Resultados

### 6.1 Palinología

Se revisaron 16 laminillas, todas productivas (con la presencia de palinomorfos). Los resultados arrojaron la presencia de 23 palinomorfos identificados. También se encontraron palinomorfos no polínicos y partículas diversas como minerales y restos vegetales. Se identificó la presencia de siete familias: Anacardiaceae, Betulaceae, Compositae, Cyperaceae, Fagaceae, Juglandaceae y Pinaceae. Entre estas familias fue posible identificar cuatro géneros, a saber, *Alnus*, *Quercus*, *Juglans*, *Pinus*.

La familia mejor representada es Betulaceae (44.44%), seguida de Fagaceae y Pinaceae (22.22%), el resto tiene menor representatividad (2.78%) (Figura 11).

Figura 11. Frecuencias relativas de las familias que integran la asociación florística, recuperada a partir de los palinomorfos obtenidos de sedimentos pleistocénicos de la Barranca San Agustín (HGO 29).

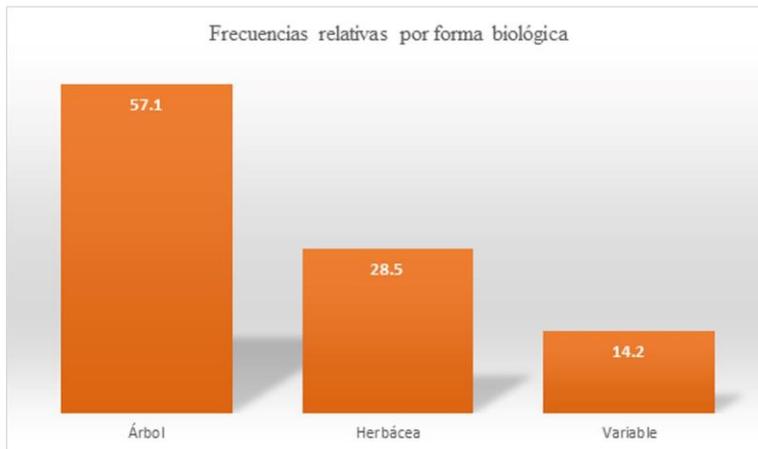


Las formas biológicas de la asociación florística están integradas por un 57.1% de formas arbóreas (*Alnus*, *Juglans*, *Quercus* y *Pinus*), 28.5% de herbáceas (Compositae y Cyperaceae) y 14.2% de otras formas biológicas variables como Anacardiaceae; estas últimas pueden ser tanto árboles, arbustos o trepadoras (Tabla 4, Figura 12).

**Tabla 4.** Formas biológicas de acuerdo con Rzedowski (1988) de la asociación florística que representan los granos de polen recuperados de sedimentos pleistocénicos de la Barranca San Agustín (HGO 29).

| Taxa           | Árbol | Arbusto | Herbácea | Trepadora |
|----------------|-------|---------|----------|-----------|
| Anacardiaceae  | X     | X       |          | X         |
| Betulaceae     | X     |         |          |           |
| <i>Alnus</i>   |       |         |          |           |
| Compositae     |       |         | X        |           |
| Cyperaceae     |       |         | X        |           |
| Fagaceae       | X     |         |          |           |
| <i>Quercus</i> |       |         |          |           |
| Juglandaceae   | X     |         |          |           |
| <i>Juglans</i> |       |         |          |           |
| Pinaceae       | X     |         |          |           |
| <i>Pinus</i>   |       |         |          |           |

**Figura 12.** Frecuencia relativa de las formas biológicas que integran la asociación florística, recuperada a partir de los palinomorfos obtenidos de sedimentos pleistocénicos de la Barranca San Agustín (HGO 29).



### 6.1.1 Paleontología sistemática, atributos biológicos y ecológicos de los taxa botánicos Reino Plantae

#### División Thracophyta

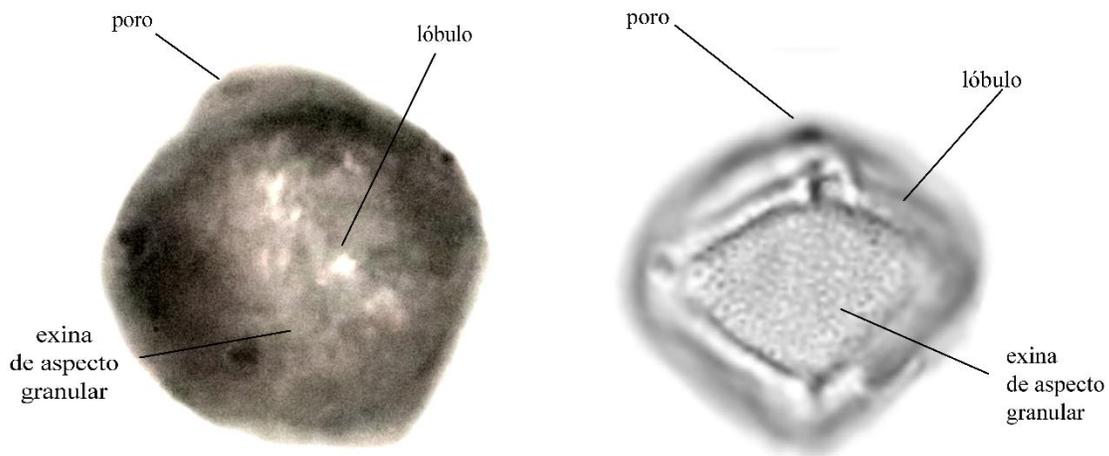
#### Clase Magnoliopsida

## Orden Sapindales

### Familia Anacardiaceae Lindl.

**Descripción del fósil.** El ejemplar identificado se observa en un ángulo polar oblicuo. Es mónade. Tiene forma semiesferoidal a semi triangular con simetría isopolar. Son visibles tres lóbulos que convergen en el polo, así como la presencia de un poro. El espacio interlobular está ocupado por la exina con textura de aspecto granulado. Laminilla: M9.

**Afinidad botánica.** Mónade, isopolar, semiesferoidal a semitriangular, estefanoaperturado (Figura 13).



**Figura 13.** *Izquierda*, grano de polen de Anacardiaceae recuperado de sedimentos pleistocénicos de la localidad Barranca San Agustín (HGO 29), vista polar oblicua. Fotografiado a 40X. *Derecha*. Grano de polen de Anacardiaceae, Holoceno. Vista ecuatorial. Imagen modificada de Willar et al. 2004.

**Atributos biológicos y ecológicos de las plantas actuales.** Son plantas leñosas, árboles, arbustos, en ocasiones trepadoras. Forma biológica: Herbácea, arbusto, árbol.

## Orden Fagales

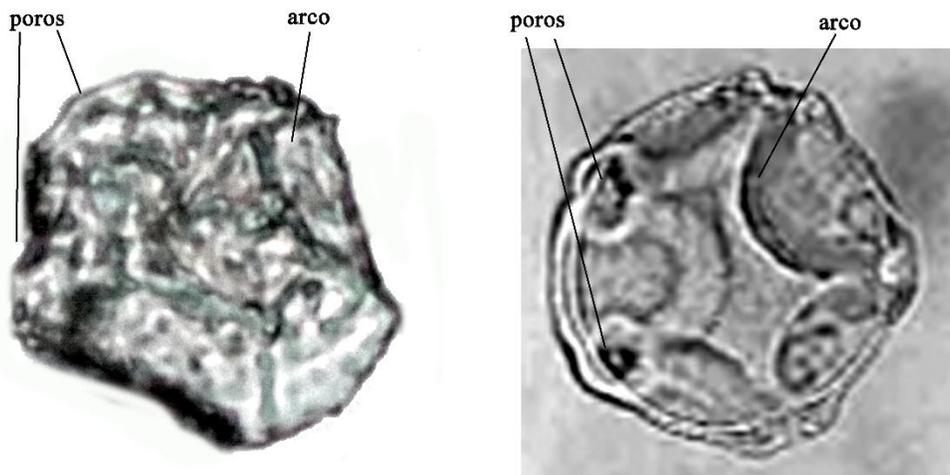
## Familia Betulaceae Gray

**Descripción del fósil.** Los ejemplares identificados se observaron principalmente desde una vista polar y en un caso desde una vista ecuatorial. Son mónades, tienen forma pentagonal desde una vista polar, mientras que desde una vista ecuatorial tienen forma esferoidal. Simetría isopolar, estefanoporados, arcados, exina de aspecto escábrido.

Laminillas: M5, M6, M8, M13.

**Afinidad botánica.** Mónade, isopolar, oblado, mediano, estefanoporado, con forma de triangular a poligonal, arcado.

Las características observables son típicas del género *Alnus* (Figura 14).



**Figura 14.** Izquierda, grano de polen de *Alnus* (Betulaceae) recuperado de sedimentos pleistocénicos de la localidad Barranca San Agustín (HGO 29), vista polar. Fotografado a 40X. Derecha. Grano de polen de *Alnus* (Betulaceae), Holoceno. Vista polar. Imagen modificada de Ludlow-Wiechers et al.2003.

**Atributos biológicos y ecológicos de las plantas actuales.** Árboles o arbustos (Rzedowski et al., 2001; Acosta-Castellanos, 2007). El género cuenta actualmente con 10 especies y

nueve subespecies presentes en zonas templadas del Hemisferio Norte y en los Andes (Rzedowski et al., 2001). Forma biológica: Árbol, ocasionalmente arbusto.

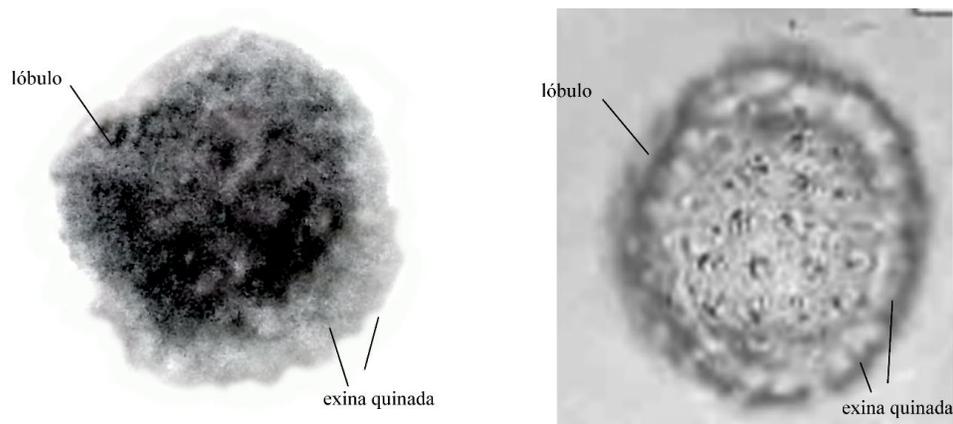
Orden Asterales

Familia **cf.** Compositae Giseke

**Descripción del fósil.** El ejemplar identificado se encontró a una profundidad que dificulta la observación. Sin embargo, es posible notar que es un mónade, de forma circular con simetría radial. Al enfocar a distintas profundidades es posible observar que la exina es lofada y quinada. Laminilla: M9.

**Afinidad botánica.** Mónade, heteropolar, oblado esferoidal a prolado esferoidal, simetría radial, lofado; tricolporado raramente tetracolporado; tectum equinado.

La morfología del ejemplar es similar a la típica de las Compositae actuales, pero no es posible establecer la afinidad botánica con algún género debido a la amplia variedad de formas en la familia y a que la profundidad a la que se encuentra el ejemplar fósil impide reconocer más rasgos morfológicos. (Figura 15).



**Figura 15.** *Izquierda.* Polen de cf. Compositae recuperado de sedimentos pleistocénicos de la Barranca San Agustín (HGO 29). Fotografía tomada a 40X. *Derecha.* Grano de polen de Compositae, Holoceno. Imagen modificada de Ludlow-Wiechers et al. (2003).

**Atributos biológicos y ecológicos de las plantas actuales.** Plantas herbáceas o arbustivas, raras veces arbóreas o trepadoras. Forma biológica: Herbácea.

Orden Poales

Familia Cyperaceae Juss.

**Descripción del fósil.** El ejemplar se observó desde una vista ecuatorial, muestra simetría heteropolar. Prolado. Desde la vista en que se encontró no se observa la úlcera. La exina es escabrada. Laminilla: M11.

**Afinidad botánica.** Pseudomónade, heteropolar, prolado, pequeño, ulcerado, granulado o casi reticulado.

No es posible asignar la afinidad botánica a nivel de género debido a la gran cantidad de formas que integran la familia, ya que el ejemplar no muestra suficientes caracteres debido a su posición y profundidad en la que se encuentra.

Las ciperáceas tienen distribución cosmopolita, pero tienen una representatividad más alta en regiones templadas y se encuentran en suelos húmedos (Rzedowski et al., 2001). (Figura 16).



**Figura 16.** *Izquierda.* Grano de polen de Cyperaceae recuperado de sedimentos pleistocénicos de la Barranca San Agustín (HGO 29). Vista ecuatorial. Fotografía tomada a 40X. *Derecha.* Grano de polen de Cyperaceae, reciente. Imagen modificada de Willard et al. (2004).

**Atributos biológicos y ecológicos de las plantas actuales.** Hierbas perennes o anuales.

Forma biológica: Herbácea.

Orden Fagales

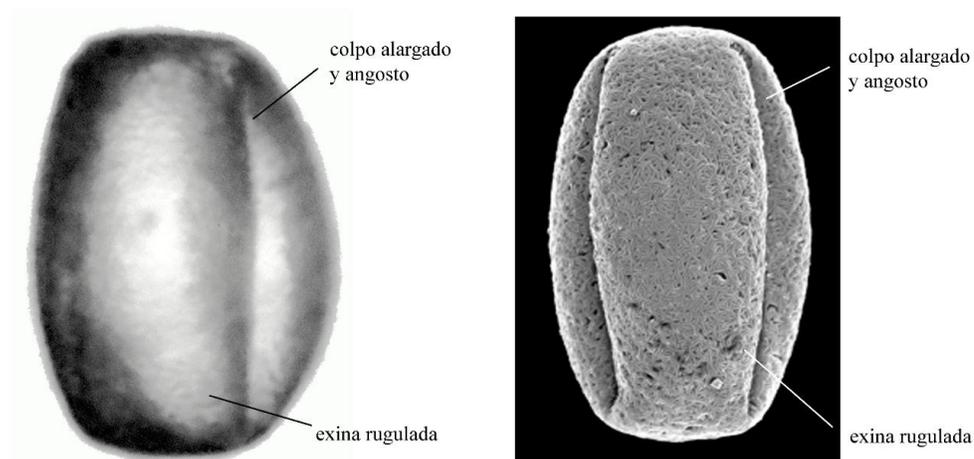
Familia Fagaceae Dumort.

**Descripción del fósil.** La mayoría de los ejemplares se encontraron en vista ecuatorial y ocasionalmente ecuatorial oblicua. Son mónades, con simetría isopolar. Prolados, planaperturados. En la mayoría de los casos fue posible observar la presencia de dos colpos alargados y angostos, pero en ocasiones se observaron tres, esto debido a la naturaleza de los mismos pólenes y a la vista en la que se observaron. Son de forma ovalada a ovalada angosta. La exina presenta ornamentación de aspecto rugulada. Laminillas: M4, M5, M8, M9, M11, M12, M14.

**Afinidad botánica.** Mónade, isopolar, prolado, lobado, sulcado, planaperturado, con forma ovalada.

La familia Fagaceae en el centro de México cuenta con una vasta cantidad de formas.

Los representantes actuales tienen una distribución mundial amplia, especialmente en regiones templadas y subtropicales, también pueden encontrarse en las zonas montañosas de regiones tropicales (Rzedowski et al., 2001). (Figura 17).



**Figura 17.** Izquierda. Grano de polen de *Quercus* (Fagaceae) recuperado de sedimentos pleistocénicos de la Barranca San Agustín (HGO 29). Vista ecuatorial. Fotografía tomada a 40X. Derecha. Grano de polen de *Quercus*, Holoceno. Imagen modificada de Denk y Tekleva (2014).

### **Atributos biológicos y ecológicos de las plantas actuales.** Árboles o arbustos.

Orden Fagales

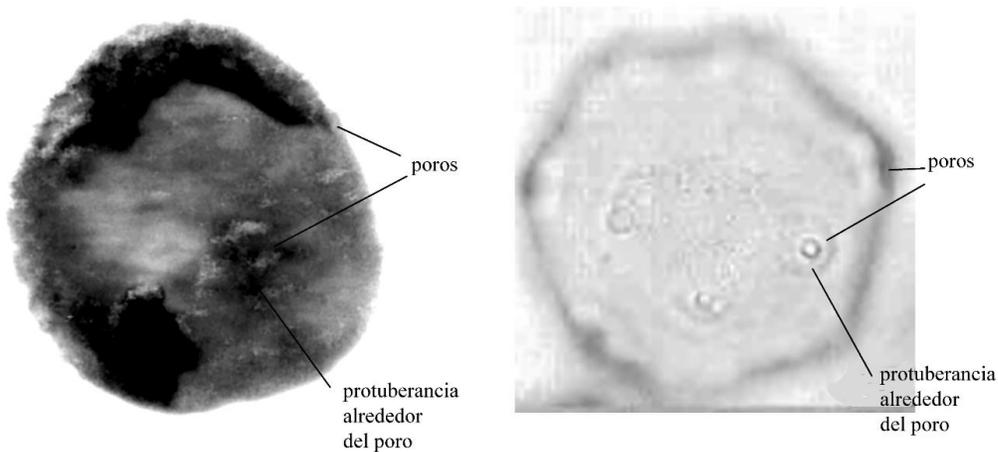
Familia Juglandaceae Perleb

**Descripción del fósil.** El ejemplar identificado se observó desde una vista ecuatorial oblicua. Es mónade, es de forma suboblada. Isopolar. Pantoporado. Son visibles nueve poros de forma circular. La exina es protuberante alrededor de los poros en forma de anillo, no se percibe la textura en la exina con claridad. Laminilla: M11.

**Afinidad botánica.** Mónade, isopolar, suboblado, mediano, pantocolporado, esferoidal, circular.

La morfología del ejemplar es semejante a la de los granos de polen de *Juglans* holocénico de la zona del Lerma (Ludlow-Wiechers et al., 2003).

Los representantes actuales se encuentran principalmente en zonas templadas de América, Europa y Asia (Mora-Jarvio, 2010).



**Figura 18.** Izquierda. Polen de *Juglans* (Juglandaceae) recuperado de sedimentos pleistocénicos de la Barranca San Agustín (HGO 29). Fotografía tomada a 40X. Derecha. Polen de *Juglans*, Holoceno. Imagen modificada de Ludlow-Wiechers et al. (2003).

**Atributos biológicos y ecológicos de las plantas actuales.** Árboles o arbustos, monoicos, caducifolios.

Clase Pinopsida

Orden Pinales

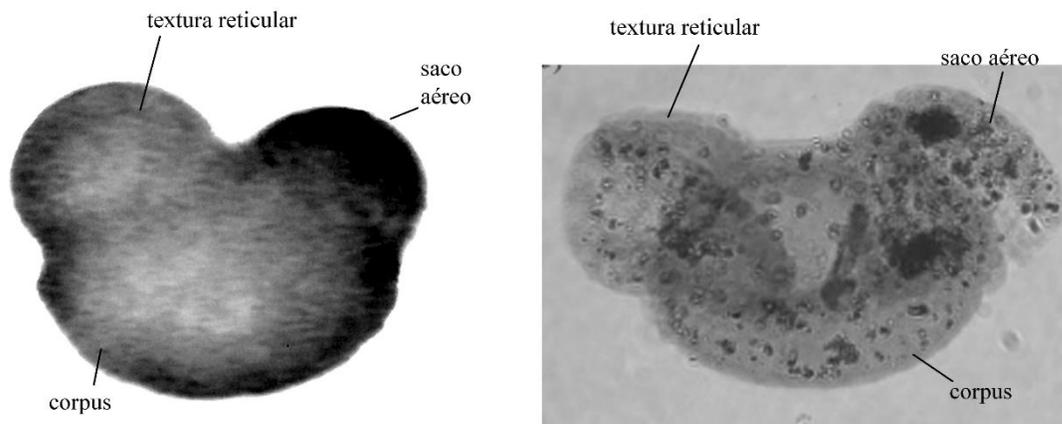
Familia Pinaceae Rudolphi

**Descripción del fósil.** Los ejemplares se observaron desde distintas vistas. Son mónades con simetría heteropolar. Están constituidos por un corpus con forma que va de ovalada a semielíptica. Todos los ejemplares son del tipo diploxylon, la forma de los sacos aéreos es globular con textura reticular. Laminillas: M1, M2, M6, M7, M13, M14, M16.

**Afinidad botánica.** Mónade, bisaccato, heteropolar.

La familia Pinaceae es muy diversa en el centro de México. Los ejemplares presentan variación morfológica, por lo que la afinidad botánica podría corresponder a más de una especie.

El género cuenta con representantes vivos que se encuentran principalmente en el Hemisferio Norte (Narave y Taylor, 1997). Forma biológica: Árbol.



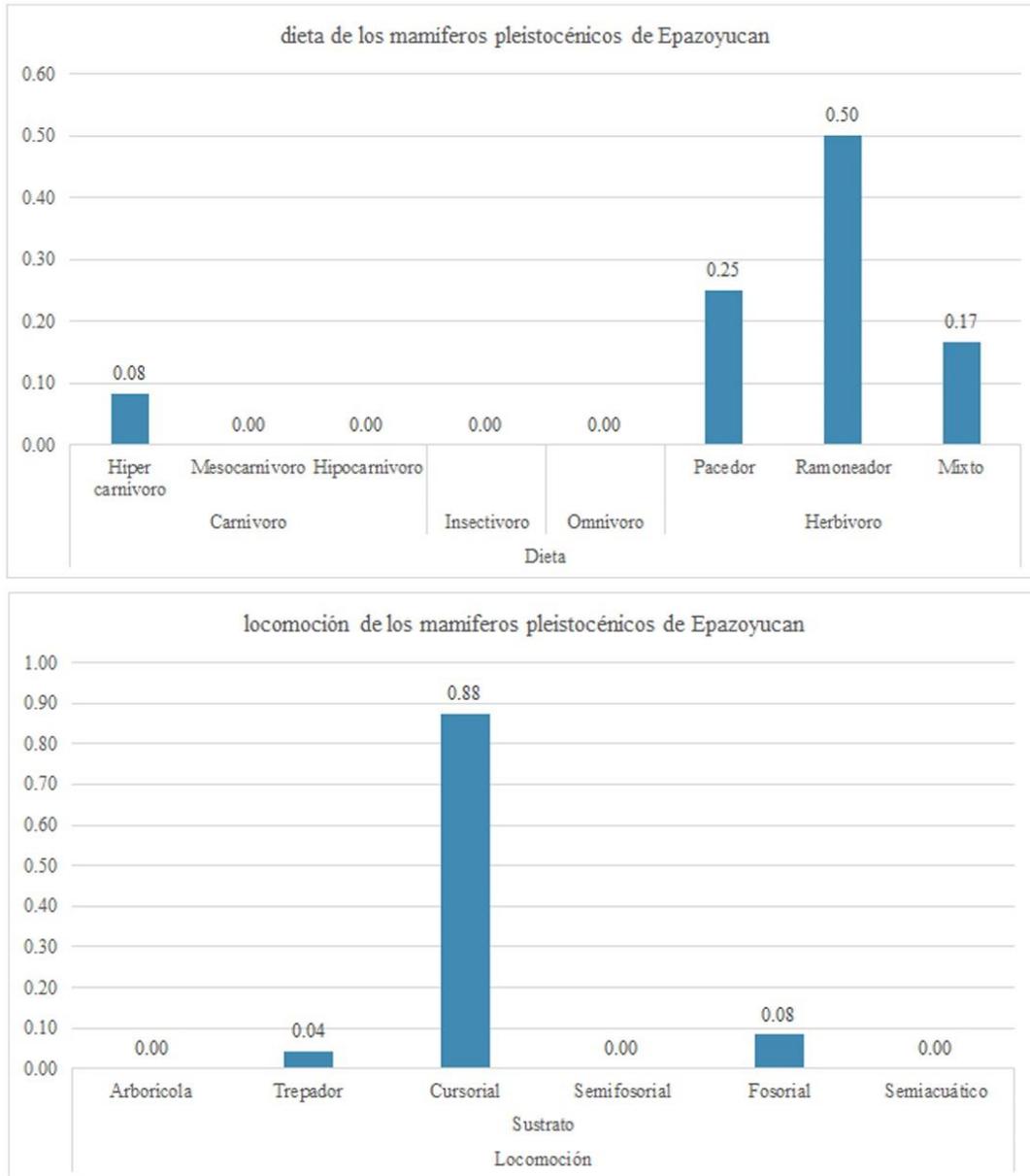
**Figura 19.** Izquierda. Grano de polen de *Pinus* (Pinaceae) recuperado de sedimentos pleistocénicos de la Barranca San Agustín (HGO 29). Vista ecuatorial. Fotografía tomada a 40X. Derecha. Grano de polen de *Pinus* (Pinaceae), Plioceno. Imagen modificada de Carrasco-Velázquez et al. (2008).

**Atributos biológicos y ecológicos de las plantas actuales.** Árboles o arbustos monoicos, perennifolios, resinosos.

## 6.2 Análisis ecomorfológico

Los resultados del análisis ecomorfológico del ensamblaje de mamíferos pleistocénicos son los siguientes. En lo que respecta a la dieta se observa que la frecuencia más alta es para los ramoneadores (0.50%) y la menor en hipercarnívoros (0.08%). En lo que respecta a la locomoción, se tiene que la frecuencia más representativa es cursorial (0.88%), mientras que la menor representada es trepador (0.04%) (Figura 20). La base de datos utilizada en el análisis, se muestra en el Anexo 2.

En los cuatro ecosistemas considerados (arbolado, matorral, herbazal, humedal), los omnívoros alcanzaron la frecuencia más alta, en los arbolados el 51%, en los matorrales 53.5 %, en los herbazales el 44.2% y en los humedales el 42%. Los ramoneadores representan alrededor de una cuarta parte en tres de los ecosistemas, en los arbolados 23%, en los matorrales el 25.2% y en los humedales el 34%. Por otra parte, en los herbazales, los herbívoros mixtos ocupan un 19.3%. El resto de los tipos de dieta tienen representaciones menores al 10%.



**Figura 20.** Frecuencias relativas de las variables ecomorfológicas de los mamíferos pleistocénicos de Epazoyucan. Arriba. Dieta. Abajo. Locomoción.

En lo que respecta a la locomoción, se observa que los semifosoriales son el tipo de locomoción dominante en los ecosistemas considerados, dado que en los arbolados representan el 76%, en los matorrales el 86.3%, en los herbazales el 75% y en los humedales el 71%. Los cursoriales son el segundo grupo mejor representado en tres de los

ecosistemas, a saber, arbolados, matorrales y herbazales; cabe señalar que los trepadores son el segundo tipo de locomoción en los humedales. Los otros tipos de locomoción ocupan porcentajes menores en los ecosistemas considerados.

Al comparar las frecuencias de las variables (dieta y locomoción) del ecosistema pleistocénico con los ecosistemas actuales, se observó que los cursoriales dominan en el ecosistema pleistocénico de Epazoyucan, pero en los ecosistemas actuales estudiados (arbolados, matorrales, herbazales y humedales) dominan los semifosoriales (Figuras 21-24). Los trepadores en el ecosistema pleistocénico de Epazoyucan, sugieren que también estaban elementos arbóreos en el ecosistema.

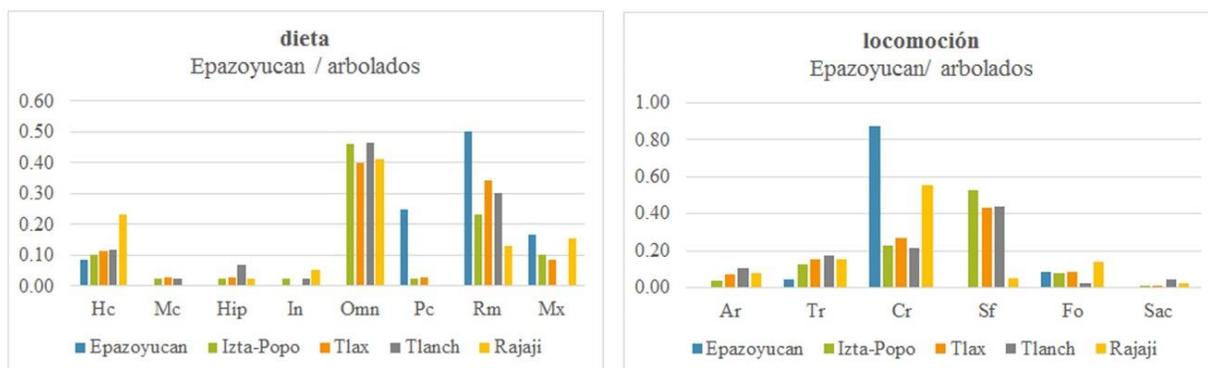


Figura 21. Comparación de las frecuencias relativas de las variables ecomorfológicas del ecosistema pleistocénico y arbolados actuales.

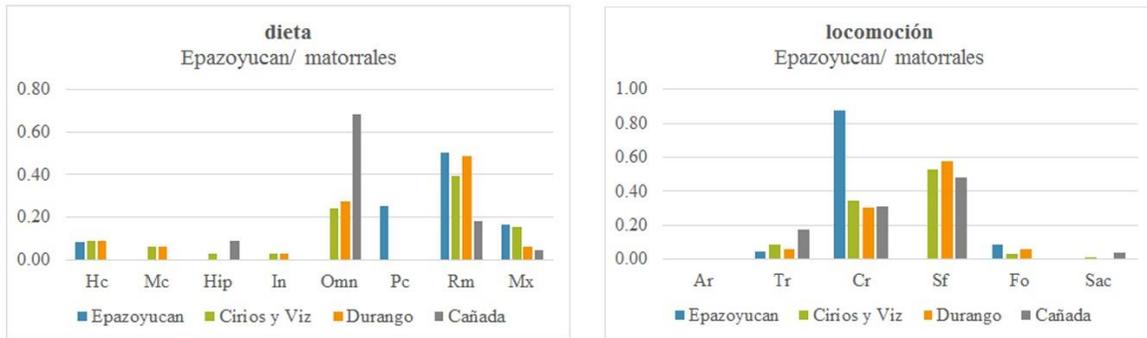


Figura 22. Comparación de las frecuencias relativas de las variables ecomorfológicas del ecosistema pleistocénico y matorrales actuales.

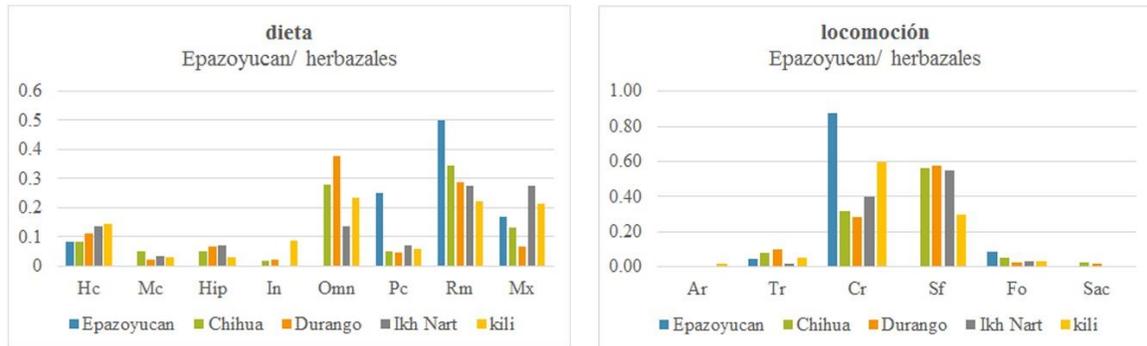


Figura 23. Comparación de las frecuencias relativas de las variables ecomorfológicas del ecosistema pleistocénico y herbazales actuales.

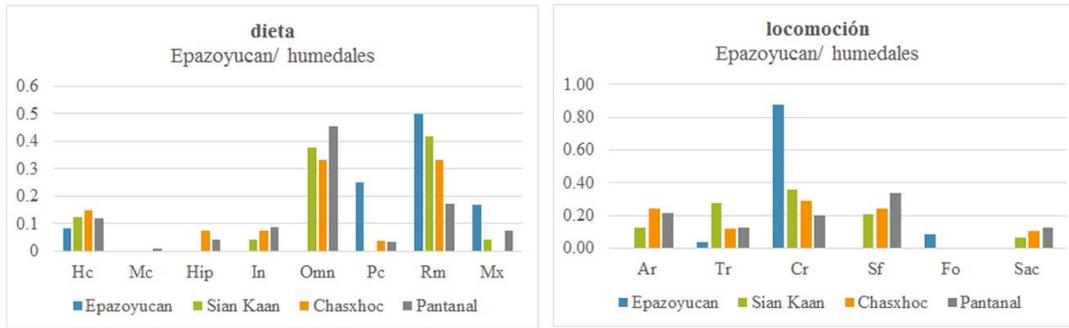


Figura 24. Comparación de las frecuencias relativas de las variables ecomorfológicas del ecosistema pleistocénico y humedales actuales.

Los resultados de la ANOVA para las variables dieta (Arbolados-  $gl= 31$ ;  $F= 0.000941$ ;  $p= 1$ . Matorrales-  $gl= 23$ ;  $F= 0.000124$ ;  $p= 0.99$ . Herbazales-  $gl= 31$ ;  $F= 0.000650$ ;  $p= 0.1$ . Humedales-  $gl= 23$ ;  $F= 0.000536$ ;  $p= 0.99$ ) y locomoción (Arbolados-  $gl= 23$ ;  $F= 0.000627$ ;  $p= 1$ . Matorrales-  $gl= 17$ ;  $F= 0$ ;  $p= 1$ . Herbazales-  $gl= 23$ ;  $F= 0.000910$ ;  $p= 1$ . Humedales-  $gl= 17$ ;  $F= 0.010$ ;  $p= 0.98$ ), muestran que no existen diferencias significativas entre los ecosistemas considerados. Un caso semejante se tiene para los resultados de la prueba de Tukey.

La comparación por medio de la ANOVA entre los ecosistemas actuales y el ecosistema pleistocénico para la variable dieta ( $gl= 39$ ;  $F= 4.35E-05$ ;  $p= 1$ ) y locomoción ( $gl= 29$ ;  $F= 9.51E-05$ ;  $p= 1$ ), indicaría que no existen diferencias entre los ecosistemas actuales con el ecosistema pleistocénico. La prueba de Tukey confirma que no existen diferencias entre los ecosistemas actuales y el ecosistema pleistocénico.

## 7. Discusión

### 7.1 Interpretación paleoambiental de Epazoyucan

La vegetación actual en la Barranca San Agustín (HGO-29), de acuerdo con la carta de uso de suelo y vegetación del INEGI escala 1:250 000 (1984), se encuentra a una altitud de 2470 msnm. Con base en observaciones en campo, la vegetación actual corresponde a vegetación secundaria y campos de cultivo.

El efecto antrópico impide verificar con certeza el tipo de vegetación natural que existió en la actualidad a nivel local. Es probable que en el Holoceno los encinares se hayan extendido hasta la Barranca San Agustín, pero con la información disponible no es posible determinar si efectivamente así fue y si estaban presentes elementos mesofíticos como *Alnus* o algún otro componente del bosque mixto.

Por otra parte, la carta de uso de suelo y vegetación muestra encinares en los alrededores hacia el suroeste, así como parte de la vegetación natural conserva elementos templados como los encinos (INEGI, 1984). La presencia de encinos en los alrededores sugiere un clima del tipo Cw (Templado subhúmedo con lluvias en verano) (García, 2004).

La mayoría de los elementos florísticos identificados en el análisis palinológico se encuentran actualmente en bosques mixtos templados del centro de México que se distribuyen en el clima antes mencionado.

Otros elementos florísticos como *Juglans*, se distribuyen actualmente en el bosque mesófilo de montaña y se encuentran en climas (A)Cf (Semicálido templado húmedo) y C(m)(f) (Templado húmedo) (Luna, 2003).

Por lo que el ambiente pleistocénico en la Barranca San Agustín (HGO-29) sería más templado y húmedo que en la actualidad.

La estructura de la vegetación de la asociación florística pleistocénica, consta de un estrato arbóreo integrada por los géneros *Alnus*, *Juglans*, *Quercus* y *Pinus* (Nieto de Pascual y Zamora, 1989; Encina y Villarreal, 2002); las anacardiáceas que podrían ser árboles o arbustos (Rzedowski et al., 2001). El estrato herbáceo estaría formado por las familias Compositae y Cyperaceae (Bryson y Carter, 2008; Vitto y Petenatti, 2009). El estrato arbustivo está representado también por *Alnus*, el cual suele crecer en forma arbustiva a lo largo de los cuerpos de agua y como árbol al interior de la comunidad forestal (Nieto de Pascual y Zamora, 1989).

El género *Quercus* generalmente se encuentra bajo la forma biológica arbórea, principalmente en valles intermontanos y suelos profundos del fondo de las cañadas (Rzedowski, 1988; Encina y Villarreal, 2002), pero también puede encontrarse en forma arbustiva o arbórea de baja altura cuando crece en ambientes xéricos (secos) con suelos poco profundos y pedregosos (Encina y Villarreal, 2002).

El género *Pinus* se distribuye en gran parte del territorio mexicano, principalmente en las zonas montañosas (Eguiluz, 1982). Los pinos se encuentran asociados con los encinos en gran parte de su distribución (Rzedowski, 1988; Nieto de Pascual y Zamora, 1989; Keeley, 2012).

Las anacardiáceas son plantas que se caracterizan por su toxicidad, se adaptaron a distintos cambios climáticos, forman parte importante de ambientes forestales tropicales perennifolios y subperennifolios. Las anacardiáceas lograron establecerse en distintos climas, mediante estrategias adaptativas que les han permitido dispersarse por encima de la línea de las nieves, como polimorfismo foliar, estacionalidad, diversidad de frutos y distintos mecanismos de dispersión, entre otras (Nie et al., 2009; Weeks, et al., 2014).

La distribución actual del género *Juglans* es fragmentada y poco abundante, abarca distintos estados de la república. Se encuentra en ambientes húmedos, en ocasiones forma parte de la vegetación riparia en las planicies de inundación (Acosta-Hernández, et al., 2011). Crecen en condiciones climáticas relativamente frescas con temperaturas que van de 15-24°C y una precipitación de 1500-2400 mm (Narave y Taylor, 1997). Por lo cual, probablemente la humedad ambiental relativa del ecosistema pleistocénico era al menos cercana a 1500 mm y la temperatura tendría un rango aproximado entre 15-22°C.

Pese a que, en altitudes cercanas a los 2400 msnm, en la región existen actualmente bosques de coníferas y bosques de pino-encino, la humedad ambiental relativa es insuficiente para el establecimiento de elementos mesofíticos y asociados a sustratos húmedos como las ciperáceas, *Alnus* o *Juglans*. La ausencia de estas taxa en la actualidad, indicaría una disminución de la humedad, tanto atmosférica como edáfica en el presente (Rzedowski, et al., 2001).

El género *Alnus* está asociado a ambientes forestales con un alto grado de humedad. Suelen encontrarse a la orilla de los cuerpos de agua. No forman bosques puros pero su presencia se interpreta como parte del proceso de sucesión que conduce al establecimiento del bosque de *Pinus* (Carranza y Madrigal, 1995; Gutiérrez.Guzmán, 2004).

Por otra parte, el conjunto de granos de polen puede estar influido por la dominancia de especies con dispersión por anemocoria y por la alta producción de árboles como los pinos. El registro polínico de Epazoyucan es indicativo de plantas en las que la dispersión por anemocoria corresponde a un 57.1%, los granos de polen con dispersión por zoocoria representan un 28.5% y el 14.2% corresponde a las Cyperaceae por hidrocoria. Con base en lo anterior, el ensamblaje polínico de la Barranca San Agustín (HGO-29) representa a la comunidad florística (Wing et al., 1992; Roy et al. 1996).

La fidelidad en la composición florística de un conjunto polínico en los subtrópicos representa un área de  $10^2 - 10^4 \text{ m}^2$  (Figueroa et al., 2016), así como los ensamblajes polínicos de sedimentos fluviales antiguos y áreas forestadas que muestran la composición taxonómica local en un área de pocas decenas a cientos de metros (Wing et al., 1992). Estas estimaciones indican que el registro polínico de Epazoyucan y la flora que representan ocurrió en el área de estudio durante el Pleistoceno tardío.

En resumen, la palinoflora pleistocénica de la Barranca San Agustín (HGO-29), indica que las condiciones ambientales del Pleistoceno tardío en el centro de México, eran más frescas y húmedas de lo que es actualmente.

Durante el Pleistoceno tardío (entre 20 000 y 17 000 AP), la línea de las nieves descendió en el Iztaccíhuatl hasta una altitud cercana a los 3500 m, lo que determinó el límite del bosque a esta altitud, en promedio tenía 2000 m en el Eje Volcánico Transversal. Esto ocasionó una disminución de la temperatura de alrededor de  $-6^\circ$  y  $-8^\circ\text{C}$  en el centro de México, afectando la distribución altitudinal de las comunidades vegetales (Lozano-García y Cevallos-Feriz, 2007).

Con base en lo anterior, la presencia de la comunidad vegetal en la Barranca San Agustín durante el Pleistoceno tardío, tiene dos posibles explicaciones: podría estar en los límites de su distribución altitudinal, o bien, se estableció en un momento cronológico en que la temperatura no era un factor limitante.

La palinoflora de la Barranca San Agustín (HGO 29), comparte semejanzas con otros conjuntos pleistocénicos identificados en la Cuenca de México y zonas cercanas.

Por ejemplo, en la Cuenca de México, durante el Pleistoceno tardío, los registros polínicos indican que el paisaje estaba dominado por un estrato arbóreo *Pinus*, *Quercus*, *Alnus* y

Cupressaceae, además un estrato herbáceo formado por Poaceae, Asteraceae y Amaranthaceae (Lozano-García y Sosa Nájera, 2015).

La palinoflora del Lago de Pátzcuaro, muestra que *Pinus*, *Alnus*, *Quercus*, *Juniperus*, *Artemisa*, *Ambrosia*, formaban una comunidad forestal con un estrato herbáceo durante la transición del Pleistoceno al Holoceno (Metcalf et al., 2000).

La mayor parte de la composición florística pleistocénica de la Barranca San Agustín (HGO-29), se asocia a ambientes actuales con clima del tipo Cw, templado subhúmedo con lluvias en verano (Miranda, 2004; Rzedowski, 1988). Con rangos de precipitación media anual que van de 600 a 1200 mm (Rzedowski, 1988). En estos ambientes forestales la temperatura media anual está entre 10-20°C (Rzedowski, 1988).

En el Pleistoceno tardío, el conjunto florístico de la Barranca San Agustín (HGO-29) cuenta además con elementos mesofíticos, que tienen requerimientos de humedad intermedia, (Jenks y Hasegawa, 2005) como *Juglans*, el cual actualmente está presente en el bosque mesófilo de montaña de México.

## 7.2 Ecomorfología de la mastofauna pleistocénica de Epazoyucan

Los resultados del análisis ecomorfológico en la comunidad de mamíferos pleistocénicos de Epazoyucan, muestran que la fauna estaba integrada por herbívoros con distintas preferencias, como ramoneadores, pacedores y herbívoros de dieta mixta (Figura 20).

La proporción de distintas preferencias dietarias en los herbívoros pleistocénicos del ensamblaje de la Barranca San Agustín (HGO-29), está asociada con la diversificación de la estructura de la vegetación. Lo cual se interpreta como evidencia de heterogeneidad en la estructura de la vegetación, es decir, la variación espacial en la composición de especies (Lezama et al., 2006), con base en la presencia de follaje que aprovechaban los

ramoneadores a distintas alturas y vegetación herbácea disponible para los pacedores, así como para los herbívoros de dieta mixta (Figuras 21-24).

Esta diferencia en los tipos de locomoción puede estar relacionada con la alta proporción de especies pequeñas como roedores y similares en los ecosistemas actuales, especialmente en los ecosistemas mexicanos, donde son más abundantes los mamíferos medianos y pequeños.

La megafauna dominaba el paisaje en el Pleistoceno tardío de Epazoyucan, que, si bien era una característica de los ecosistemas pleistocénicos, actualmente los roles ecológicos que ocupaban los grandes mamíferos, en muchos casos esos mismos ecomorfos están representados por otros animales, en ocasiones de menor tamaño.

Los ecosistemas africanos están representados por grandes herbívoros con dietas más definidas, como ramoneadores y pacedores, mientras que en los ecosistemas mexicanos, los pacedores auténticos son pocos, especialmente hacia el sur del Eje Volcánico Transversal.

Los ecosistemas africanos, como las sabanas, cuentan también con una proporción más elevada de mamíferos cursoriales (Palmqvist et al., 2003) en comparación con los ecosistemas mexicanos, en los cuales gran parte de la mastofauna se compone de mamíferos de tamaño mediano y pequeño con un tipo de locomoción semifosorial, es decir, animales que se refugian en cavidades. Por lo que probablemente los ecosistemas más adecuados para estudios ecomorfológicos entre ecosistemas pleistocénicos y ecosistemas actuales serían aquellos que cuenten con mamíferos grandes que puedan servir como referencia para entender el funcionamiento de los ecosistemas antiguos.

Las pruebas estadísticas (ANOVA y Tukey) revelan que las especies de mamíferos actuales utilizadas en el análisis, muestran una tendencia a ocupar una gran variedad de ecosistemas.

Esta tendencia podría explicarse parcialmente mediante la euritipia (la capacidad de las especies para distribuirse en varios ecosistemas), aunque también podría estar influida por factores antrópicos que afecten la presencia de los mamíferos en las localidades seleccionadas, como ocurre en sitios templados como Kansas y Kentucky, y tropicales como el Cerrado brasileño (Mares y Willing, 1994; Cáceres et al., 2010).

### 7.3 El ecosistema pleistocénico de Epazoyucan

Como se mencionó anteriormente, el aparente estado sucesional de la vegetación favoreció el establecimiento de formas arbustivas en la ribera. Esta vegetación proporcionaba refugio a mamíferos como *Lynx rufus*, que en la actualidad son usuarios obligados de los hábitats en los primeros estados de sucesión en el ecosistema pleistocénico (Fuller y DeStefano, 2003), probablemente utilizaba los arbustos de *Alnus* como sitios de descanso y para cazar presas como lagomorfos y roedores como geómidos.

Las zonas forestales del ecosistema pleistocénico de Epazoyucan, soportaban también mamíferos fosoriales asociados a ambientes cerrados como *Pappogeomys*, que actualmente se encuentra en bosques mixtos de pino-encino en México, tanto en el interior del bosque como en los márgenes.

Algunos mamíferos como *Glyptotherium*, *Mammuth americanum*, *Odocoileus virginianus*, probablemente ocupaban el ambiente ripario por más tiempo debido a la preferencia por ambientes húmedos.

En Florida, *Mammuth americanum* se alimentaba de *Taxodium*, corteza, elementos leñosos y fruta (Green, et al., 2005). De acuerdo con Newsom y Muhlbachler (2006), con base en

análisis de estiércol, en Page-Ladson, Florida (12 000 AP), *Mammut americanum* se alimentaba de coníferas como *Picea*, *Tsuga*, *Pinus*, *Juniperus*, *Abies*, *Larix*, otros árboles como *Carpinus*, *Quercus*, *Carya*, *Maclura*, *Malus*, *Prunus*, *Diospyros*, *Cucurbita*, plantas acuáticas como *Potamogeton*, pastos y cañas; mientras que en Burning Tree, Ohio, las plantas que formaban parte de sus hábitos, eran ciperáceas (*Carex*, *Cladium*), otras plantas como *Najas*, *Trifolium*, *Potamogeton*, *Nymphaea*, *Amaranthus*, las cuales probablemente las consumía a orillas de los cuerpos de agua o en terrenos húmedos. En el este de Norteamérica, la dieta de *Mammut americanum*, estaba integrada por *Picea*, *Larix*, *Abies*, *Pinus*, *Populus*, *Salix*, *Betula/Alnus*, *Ranunculus*, *Myriophyllum*, *Viola*, *Njas*, *Potentilla*, *Eriophorum*, Cyperaceae, *Chamaedaphne*, *Ilex*, *Rhododendron*, *Andomeda*, *Vaccinum*, *Myrica* (Teale y Miller, 2012). Con base en lo anterior, el 85% de los taxa vegetales registrados por medio del polen de la Barranca San Agustín (HGO-29), constituyen alimento potencial para *Mammut americanum*. Esta amplia variedad dietaria de *Mammut americanum*, los patrones de forrajeo y la dinámica poblacional influyeron en la fisonomía del paisaje y la dispersión de las especies vegetales de las que se alimentaba en distintas partes de Norteamérica, pudo influir también en el ecosistema pleistocénico de Epazoyucan. La vegetación compuesta por formas arbustivas, probablemente también servía de refugio para herbívoros mixtos de tamaño pequeño como *Capromeryx minor*. Por otra parte, la heterogeneidad de la vegetación, permitió también la presencia de asociaciones de herbívoros de espacios abiertos predominantemente pacedores como *Mammuthus columbi*, *Camelops*, *Equus*, *Bison* y *Hemiauchenia*.

La dinámica del ecosistema cambió desde el Pleistoceno al presente. En el Pleistoceno, los grandes mamíferos como los proboscídeos, fueron capaces de modificar su entorno

inmediato, alterando el paisaje mediante el derribo de árboles, lo que ocasionó un estado de sucesión continuo en el que se mantuvieron los estratos arbóreo, arbustivo y herbáceo.

El ecosistema de la Barranca San Agustín, cursó un episodio climático relativamente estable en el Pleistoceno; sin embargo, las condiciones ambientales cambiaron, como lo demuestra la alteración en la deposición sedimentaria que testifica una modificación en la intensidad de la energía del agua sobre la planicie de inundación donde se obtuvieron los palinomorfos. Como resultado, el sistema fluvial pasó de ser permanente a intermitente con el paso del tiempo desde el Pleistoceno hasta el reciente, lo cual afectó el establecimiento de elementos florísticos mesofíticos.

La humedad ambiental y la temperatura templada favoreció el establecimiento de géneros arbóreos, de los cuales, únicamente *Quercus* y *Pinus* forman bosques en la actualidad o bosques mixtos de Pino-encino en gran parte del centro de México. Las poblaciones de elementos mesofíticos se redujeron y permanecieron en ecosistemas más húmedos como el bosque mesófilo de montaña.

Durante el Pleistoceno tardío, la Cuenca de México se encontraba cerrada en el extremo sur, de modo que constituía un cuerpo de agua dulce permanente, que cubría extensiones de lo que hoy es la Ciudad de México, Texoco, Chalco y Apan, entre otros. Este paleolago era un recurso que utilizaba la fauna tanto migratoria altitudinal, latitudinal y residente.

## **8. Conclusiones**

El polen obtenido de los sedimentos pleistocénicos del sistema fluvial de la Barranca San Agustín (HGO-29), proporcionó información respecto a la composición florística y la estructura de la vegetación del Pleistoceno tardío durante el Rancholabreano. Como resultado, la estructura de la vegetación durante ese segmento geocronológico, estaba formada por un estrato arbóreo (*Alnus*, *Quercus*, *Juglans*, *Pinus*, Anacardiaceae), un estrato arbustivo (*Alnus*, en forma arbustiva, Anacardiaceae) y un estrato herbáceo (Compositae y Cyperaceae). Por lo tanto, el paisaje era un arbolado mixto cercano a un cuerpo de agua donde había vegetación riparia y espacios abiertos.

La heterogeneidad de la vegetación permitió el desarrollo de distintos estratos, los cuales a su vez estaban relacionados con la diversidad de mamíferos, con preferencias dietarias y modos de locomoción variados, especialmente ramoneadores, pacedores y herbívoros mixtos con locomoción cursorial.

La interpretación del ambiente basada en el análisis ecomorfológico del ensamblaje de mamíferos pleistocénicos y de los mamíferos actuales en otros ecosistemas (arbolados, matorrales, herbazales y humedales), permite inferir ciertos aspectos respecto a la estructura de la vegetación como la presencia de espacios abiertos o cerrados y la presencia de distintos estratos de vegetación por medio de la dieta.

El ecosistema pleistocénico de Epazoyucan, era distinto a cualquiera de los ecosistemas actuales analizados (arbolados, matorrales, herbazales y humedales). El funcionamiento del ecosistema pleistocénico de la Barranca San Agustín (HGO-29) estaba determinado en parte, por la dinámica de las poblaciones de herbívoros que influyeron en la vegetación, induciendo un estado similar al proceso de sucesión o probablemente cercano a lo que hoy

se conoce como disturbio ocasionado por la interacción entre la vegetación y los grandes mamíferos. De ese ambiente, en la actualidad sobreviven parte de los elementos florísticos templados y desaparecieron los elementos mesofíticos como *Juglans*, *Alnus* y *Cyperaceae*.

La megafauna y algunos mamíferos de tamaño mediano se extinguieron dejando ecoespacios para otros animales. Parte de los elementos del ensamblaje sobrevivieron como *Lynx rufus*, *Pappogeomys* y *Odocoileus cf. virginianus*.

## 9. Bibliografía

- Acosta-Castellanos S. 2007. Betulaceae. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. 54, 1-7.
- Acosta-Hernández. CC.; Luna-Rodríguez, M.; Noa.Carrazana, J.C.; Galindo-González, J.; Vázquez-Torres. S.M.; Morales-Romero, Z.; Iglesias-Andreu, L.G. 2011. Caracterización morfológica y dasométrica de la especie amenazada *Juglans pyriformis* Liebm. Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente. 17(1): pp 59-67.
- Aguilar-López, M., Rojas-Martínez, A.E., Cornejo-Latorre, C., Vite-Silva, V.D., Ruano-Escalante, Y. 2013. Lista taxonómica y estructura del ensamblaje de los mamíferos terrestres del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. Mastozoología Neotropical. 20(2), 229-242.
- Alba- López. M.P., González.Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Castillo-Santiago, A. 2003. Determinantes de la distribución de *Pinus* spp. en la Altiplanicie Central de Chiapas, México. Bol. Soc. Bot. Méx. 73. pp. 7-15.
- Alho, C.J.R., Camargo, G., Fisher, E. 2011. Terrestrial and aquatic mammal of the Pantanal. Braz. J. biol. 71(1, suppl.), 297-310.
- Almeida-Lenero, L., Hooghiemstra, H., Cleef, A.M., van Geel, B., 2005. Holocene climatic and environmental change from pollen records of lakes Zempoala and Quila, central Mexican highlands. Review of Palaeobotany and Palynology. 136. pp. 63-92.
- Álvarez-Castañeda S.T., Rios E., Cortés-Calva P., González -Ruiz N., Suárez-Gracida C.G. 2008. Mamíferos de las Reservas de El Valle de los Cirios y El Vizcaíno. Grupo de Mamíferos. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. CONABIO.

- Aradhya, M.K.; Potter, D., Gao, F., Simon, C.J. 2007. Molecular phylogeny of *Juglans* (Juglandaceae): a biogeographic perspective. *Tree Genetics & Genomes*. DOI 10.1007/s11295-006-0078-5. Springer-Verlag.
- Aranda, M., Rosas, O., Ríos, J.J., García, N. 2002. Análisis comparativo de la alimentación del gato montés (*Lynx rufus*) en dos diferentes ambientes de México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 87, 99-109.
- Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O.J., Johnson, E., 2002. La mastofauna del Cuaternario tardío en México. En: Avances en los estudios paleomastozoológico en México. Montellano-Ballesteros, M. y Arroyo-Cabrales J., (Coords.). Serie Arqueología. INAH.
- Arroyo-Cabrales., Polaco, O. y Johnson, E., 2004. Quaternary mammals of Mexico. 18th International Senckenberg Conference 2004 in Weimar.
- Arroyo-Cabrales, J., A.L. Carreño, S. Lozano-García, M. Montellano-Ballesteros et al, 2008. La diversidad en el pasado, en *Capital natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México, pp. 227-262.
- Arroyo-Cabrales J., Polaco O. J., Johnson E., Ferrusquía-Villafranca I., 2010. A perspective on mammal biodiversity and zoogeography in the Late Pleistocene of México. *Quaternary International* 212, 187–197.
- Augusta J. y Burian Z., 1964. *Animales prehistóricos*. Queromón Editores S.A.; Versión española; México D.F. 124 pp.
- Augusta J. y Burian Z., 1966. *Los colosos de las tierras y los mares prehistóricos*. Queromón Editores S.A.; Versión española; México D.F. 132 pp.
- Avenant N.L. 1997. Mammals recorded in the QwaQwa National Park (1994-1995). *Koedoe*. 40(1), 31-40.

- Barnosky, A.D., Holmes, M. Kirchholtes, 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*. 1-18.
- Barrón-Ortíz, C.R., Theodor, J.M., Arroyo-Cabrales, J. 2014. Dietary resource partitioning in the Late Pleistocene horses from Cedral, north-central Mexico. Evidence from the study of dental wear. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 31 (2), 260-269.
- Barton, B.R. 1998. Notes on the new Washington State fossil, *Mammuthus columbi*. *Washington Geology*. 26 (2/3), 68-69.
- Baskaran, N., Balasubramanian, M., Swaminthan, S., Desal, A.A. 2010. Feeding ecology of the asian elephant *Elephas maximus* Linnaeus in the Nilgiri Biosphere Reserve, Southern India. *Journal of the Bombay Natural History Society*. 107 (1).
- Behrensmeyer, A.K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*. 4(2). 150-162 pp.
- Behrensmeyer, A.K, Kidwell, S.M., Gastaldo, R.A. 2000. Taphonomy and paleobiology. *The paleontological Society*. pp 103-147.
- Bell, C.J., Lundelius Jr., E.L. 2004. The blancan, Irvingtonian and RanchoLabrean Mammal Ages. En: Woodburne, M.O. (Ed.) *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America*. Columbia University Press
- Bengtson P. 1988. Open nomenclature, *Palaeontology*. 31 (Part 1), 223-227
- Best, T.L. 1973. Ecological separation of three genera of pocket gophers (Geomyidae). Reprinted. *Ecology*. Vol. 54 (6), 1311-1319.
- Betz, O., 2006. Ecomorphology: Integration of form, function, and ecology in the analysis of morphological structures. *Mitt. Dtsch. Ges. allg angew. Ent.* 15, 409-416.

- Bock, W.J. 1994. Concepts and methods in ecomorphology. *J. Biosce.* Vol, 19, 403-413.
- Boev, Z. 2016. Paleobiodiversity of the Vrachanska Planina Mountains in the Villafranchian: a case of study of the Varshets (Dolno Ozirovo) Early Pleistocene locality of fossil fauna and flora. En: Bechev, D. & Georgiev, D. (Eds.). Faunistic diversity of Vrachanski Balkan Nature Park. *ZooNotes*, Supplement 3, Plovdiv University Press, Plovdiv.
- Bonvicino, C.R., de Oliveira, J.A., D'Andrea, P.S. Guia dos roedores do Brasil, com chaves para géneros baseadas em caracteres externos. 2008. Organização Pan-Americana da Saúde. Escritorio Regional para as Américas da Organização Mundial de Saúde, Saúde Pública Veterinaria PANAFTOSA-OPAS/OMS. 120 pp.
- Bravo-Cuevas, V.M., Cabral-Perdomo, M.A., Ortíz-Caballero, E. y Priego-Vargas, J., 2009. La megafauna del Pleistoceno. Capítulo 8. En: Los fósiles del estado de Hidalgo. González-Rodríguez, K., Cuevas-Cardona, C. y Castillo-Cerón J. M. (Eds). Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. pp 85-96.
- Bravo-Cuevas, V.M., Jiménez-Hidalgo, E., Priego-Vargas, J., 2011, Taxonomía y hábito alimentario de *Equus conversidens* (Perissodactyla, Equidae) del Pleistoceno tardío (Rancholabreano) de Hidalgo, Centro de México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 28 (1), pp. 65-82.
- Bravo-Cuevas, V.M., Jiménez-Hidalgo, E., Cuevas-Ruiz, G.E., Cabral-Perdomo, M.A., 2012. A small camelid *Hemiauchenia* from the Late Pleistocene of Hidalgo, central Mexico. *Acta Palaeontologica Polonica* 57 (3), 497-508.
- Bravo-Cuevas, V.M., Jiménez-Hidalgo, E., Cabral-Perdomo, M.A., Priego-Vargas, J., 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 (3), 601-613.
- Bravo-Cuevas, B.M., Morales-García, N.M., Cabral-Perdomo, M.A., 2015. Description of mastodons (*Mammut americanum*) from the late Pleistocene of southeastern Hidalgo, central Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 67 (2), 337-347.
- Briones-Salas M. 2000. Lista anotada de los mamíferos de la región de La Cañada, en el valle de Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca, México. *Acta Zool. Mex.* (n.s.), 83-103.
- Brown, C. A., 2008. Palynological techniques. Second Edition. Riding J.B. and Warny S. (Eds.) American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation. 137 pp.
- Browning, E.S. 2014. Seasonal and habitat-based prey diversity of bobcats, *Lynx rufus*, in Big Bend National Park, Texas. Thesis. Ph.D. Faculty of the Graduate School of The University of Texas.
- Bryson, C.T., Carter, R. 2008. The significance of Cyperaceae as weeds. Cap. 2. En: R. F. C. Naczi and B. A. Ford (editors). *Sedges: Uses, diversity, and systematics of Cyperaceae*. St. Louis Missouri Botanical Garden. 298 pp.
- Bryson Jr, R.W., Murphy, R.W., Graham, M.R., Lathrop, A., Lazcano, D. 2011. Ephemeral Pleistocene woodlands connect the dots for Highland rattlesnakes of the *Crotalus intermedius* group. *Journal of Biogeography*. 38. pp. 2299-2310.
- Burger, J., 2006. Bioindicators: Types, development, and use in ecological assessment and research. *Environmental Bioindicators*. 1, 22-39.
- Burjachs, F. Palinología y restitución paleoecológica. 2006. *Ecosistemas* 15 (1), 7-16. Enero. <http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=395>

- Caballero, M., Lozano-García, S., Vázquez-Selem, L., Ortega, B. 2010. Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. 62 (3), pp. 359-377.
- Cabral-Perdomo., M. A., 2001. Vertebrados pleistocénicos de la región Pachuca-Tulancingo, estado de Hidalgo. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, División de Estudios de Posgrado, UNAM. México, D.F.
- Cabral-Perdomo, M.A., 2010. Importancia del acervo paleontológico del estado de Hidalgo para el estudiante de historia. En: *Arqueología y Patrimonio en el estado de Hidalgo: Estudios de Antropología e Historia*. Moragán-Segura N. y Morales-Damián M.A. (Coordinadores). UAEH. Pasado y Presente. pp 13-21
- Cabrera-Pérez, L., 2011. Paleobiología de los bisontes pleistocénicos en la mixteca alta oaxaqueña. Tesis de Licenciatura. Universidad del Mar, Campus Puerto Escondido.
- Cáceres, N.C., Nápoli, R.P., Casella, J., Hannibal W. 2010. Mammals in a fragmentes savannah landscape in south-western Brazil. *Journal of Natural History*. 44 (7-8). pp. 491-512.
- Callahan, F., 2008. Hinds walnut (*Juglans hindsii*) in Oregon. *Kalmiopsis*. 15. pp. 42-52.
- Campos-Arceiz, A., Blake, S. 2011. Megagardeners of the forest- the role of elephants in seed dispersal. *Acta Oecologica*. 37. pp. 542-553.
- Cárdenas et al. Informe final de la primera etapa del proyecto Reserva Patrimonial del Curutarán. Colmich-UMSNH-INAH. Proyecto financiado por los Fondos Mixtos Conacyt – Gobierno del Estado de Michoacán, 2005. Clave Fomix: 2005-01-020; Fecha de entrega del informe: abril de 2007

- Carignan, V., Villard M.C. 2002. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: a review. *Environmental Monitoring and Assessment*. 78, 45-61.
- Carranza G., E., Madrigal S., X., 1995. Betulaceae. *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*. 39, 1-22.
- Carrasco-Velázquez, B.E., Martínez-Hernández, E., Ramírez-Arriaga, E., Solé V., J., 2008. Estratigrafía de la formación Metztitlán del Plioceno (estado de Hidalgo, Centro de México). *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 60 (1), 83-99.
- Carrizo, L.V., y Díaz, M., 2011. Descripción del postcráneo de *Rhipidomys austrinus* y *Graomys griseoflavus* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Iheringia, Série Zoologia*, Porto Alegre, 101(3), 207-219.
- Castillo C., J., Cabral P., M. y Carranza C., O., 1996. Vertebrados Fósiles del estado de Hidalgo. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. 128 pp.
- Castillo-Cerón, J.M., y Palma-Ramírez A., 2009. Micromamíferos fósiles. Capítulo 7. En: *Los fósiles del estado de Hidalgo*. González-Rodríguez, K., Cuevas-Cardona, C. y Castillo-Cerón J. M. Editores. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. pp. 79-84.
- Cayuela, L., Granzow de la Cerda, I. 2012. Biodiversidad y conservación de bosques neotropicales. *Ecosistemas*. 21 (1-2), 1-5.
- Ceballos, G., Oliva, G. (Coords.). 2005. *Los mamíferos silvestres de México*. CONABIO, FCE. Primera edición. 988 pp.
- 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, 464–473.

- Cerling, T.E., Harris, J.M., MacFadden, B.J., Leakey, M.G., Quade, J., Eisenmann, V., Ehleringer, J.R., 1997. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature* vol 389. 11 september.
- Chefaoui, R.M., Chozas, S., Correia, O., Santos, A.M.C., Hortal, J. 2016. Using niche models of indicator species to predict the distribution of xerophytic shrub dune communities. *Web Ecol.* 16, 47-49. [www.web-ecol.net/16/47/2016/](http://www.web-ecol.net/16/47/2016/)  
doi:10.5194/we-16-47-2016
- Coltrain, J.B., Harris, J.M., Cerling, T.E., Ehleringer, J.R., Dearing, M.D., Ward, J., Allen, J. 2004. Rancho La Brea stable isotope biogeochemistry and its implications for the palaeoecology of the late Pleistocene, coastal southern California. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.* 205, 199-219.
- Conserva, M.A., Byrne R., 2002. Late Holocene vegetation change in the Sierra Madre Oriental of Central Mexico. *Quaternary Research* 58, 122-129.
- Contreras-Balderas A.J., Hafner D.J., López-Soto J.H., Torres-Ayala J.M., Contreras-Arqueta S. 2007. Mammals of the Cuatro Ciénegass Basin, Coahuila, México. *The Southwestern Naturalist* 52(3), 400-409.
- Contreras-Díaz, R.G., 2010. Diversidad de pequeños mamíferos no voladores en los agrosistemas cafetaleros de sombra en la Chiantla Alta, Oaxaca, México. Centro Interdisciplinario para la Investigación y el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca. Instituto Politécnico Nacional. 70 pp.
- Contreras-Medina, R., Luna-Vega, I., Alcántara-Ayala, O. 2006. La familia Podocarpaceae en el estado de Hidalgo, México. *Nota científica. Revista Mexicana de Biodiversidad.* 77. pp. 115-118.

- Cowardin, L.M., Carter, V., Golet, F.C., LaRoe, E.T. 1979. Classification of Wetlands and Deepwater Habitats of the United States. Reprinted 1992. Library of Congress Cataloging in Publication Data. United States, Fish and Wildlife Service. 142 pp.
- Cuevas, R., G.E. 2013. Paleoecología de una asociación fósil de mamíferos del Pleistoceno tardío (Rancholabreano) de Hidalgo, centro de México. Tesis de maestría. Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Área Académica de Biología, Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Dai, X., Page, B., Duffy, K.J. 2006. Indicator value analysis as a group prediction technique in community classification. *South African Journal of Botany*. 72, 589-596.
- Damuth, J.D., 1992. Taxon-free characterization of animal communities. En: Behrensmeyer, A.K., Damuth, J.D., DiMichele, W.A., Potts, R., Sues, H.D., Wing S.L. (Eds.). *Terrestrial ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*. University of Chicago Press. pp. 182-203.
- De Esteban-Trivigno, S., 2011. Ecomorfología de xenartros extintos: análisis de la mandíbula con métodos de morfometría geométrica. *AMEGHINIANA*, Tomo 48 (3), 381 – 398.
- DeGusta, D., Vrba, E., 2003. A method for inferring paleohabitats from the functional morphology of bovid astragali. *Journal of Archaeological Science*. 30, 1009-10022.
- del Vitto, L.A., Petenatti, E.M. 2009. Asteráceas de importancia económica y ambiental. Primera parte. Sinopsis morfológica y taxonómica, importancia ecológica y plantas de interés industrial. *Multequina*. 18. pp 87-115.
- Demastes J.W., Spradling, T.A., Hafner, M.S., Hafner, D.J., Reed, D.L. 2002. Systematics and Phylogeography of pocket gophers in the genera *Cratogeomys* and

*Pappogeomys*. Molecular Phylogenetics and Evolution. vol. 22 (1). January. 144-154.

Denk T., Tekleva M.V. 2014. Pollen morphology and ultrastructure of *Quercus* with focus on Group Ilex) =*Quercus* subgenus *Heterobalanus* (Oerst.) Menitsky): implications for oak systematics and evolution. Grana.

<http://dx.doi.org/10.1080/00173134.2014.918647>

Dodd, J. R., Stanton, R. J. 1990. Palaeoecology: concepts and applications. Wiley Interscience. Chichester. 528 pp.

Edwards, T., Cox, E.C., Buzzard, V., Wielse, C., Hillard, L.S., Murphy, R.W. 2014. Genetic assessments and parentage analysis of captive bolsón tortoises (*Gopherus flavomarginatus*) inform their “rewilding” in New Mexico. PloS ONE. 9(7); e102787. Doi:10.1371/journal.pone.0102787.

Eeley, H.A.C, Lawes, M.J., Piper, S.E. 1999. The influence of climate change on the distribution of indigenous forest in KwaZulu-Natal, South Africa. Journal of Biogeography. (26). pp. 595-617.

Eguiluz P., T. 1982. Clima y distribución del género *Pinus* en México. Rev. Ciencia Forestal No. 38. Vol. 7. pp. 30-44.

Encina D., J.A., Villarreal Q., J.A. 2002. Distribución y aspectos ecológicos del género *Quercus* (Fagaceae), en el estado de Coahuila, México. Polibotánica. 13. pp 1-23.

Espinosa-Castillo, E. 2008. Procesos y actores en la conformación del suelo urbano en el ex lago de Texcoco. Economía, Sociedad y Territorio. VIII (27): 769-798

Ezcurra, E. 1996. De las chinampas a la megápolis. El medio ambiente en la Cuenca de México. Fondo de Cultura Económica

- Feranec, R.S. 2007. Stable carbon isotope values reveal evidence of resource partitioning among ungulates from modern C3-dominated ecosystems in North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 252, 575-585.
- Feranec, R.S., MacFadden, B.J. 2000. Evolution of the grazing niche in Pleistocene mammals from Florida: evidence from stable isotopes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 162, 155-169.
- Fernández L., S. 1990. El significado de la autoctonía/aloctonía tafonómica. Com. Reunión de Tafonomía y Fossilización. Pp. 115-124
- Fernández-Nava, R.E., Arreguín-Sánchez, M.L. 2007. Sinopsis de la flora del Valle de México. En: Luna, I., Morrone, J.J., Espinosa, D. (Eds.) Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana. UNAM. pp. 199-229.
- Fiedler, L.A. 1988. Rodent problema in Africa. En: Prakasn (Ed.) Rodent Pest Manegement. CRC Press, pp. 35-65.
- Figuroa-Rangel, B.L., Olvera-Vagas, M., Vázquez-López, J.M., Willis, K.J., Lozano-García, S. 2016. Modern and fossil pollen assemblages reveal forest taxonomic changes in the Mexican subtropics during the last 1300 years. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 231. pp. 1-13
- Frischia, A.R., Van Valkenburgh, B., Biknevicius, A.R. 2007. An ecomorphological analysis of extant small carnivorans. *Journal of Zoology*. 272, 82-100.
- Fisher, S.G., Heffernan, J.B., Sponseller, R.A., Welter, J.R. 2007. Functional ecomorphology: Feesbacks between form and function in fluvial landscape ecosystems. *Geomorphology*. 89. pp. 84-96.

- Fuller, T.K., DeStefano, S. 2003. Relative importance of early-succesional forests and shrubland hábitats to mammals in the northeastern United States. *Forest Ecology and Manegement*. 185. pp. 75-79.
- Fürsich, F.T., Aberhan, M. 1990. Significance of time-averaging for paleocommunity analysis. *Lethaia*. 23. pp. 143-152.
- Galicia, D., Pulido-Flores, G., Miranda, R., Monks, S., Amezcua-Martínez, A., Imas-Lecumberri, M., Chaves-Illana, A., Ariño, A. 2014. Hidalgo Fishes: Datase on freshwater fishes of Hidalgo state (Mexico) in the MZNA fish collection of the University of Navarra (Spain). *ZooKeys* 403, 67-109.
- García, E. 2004. Modificaciones al Sistema de clasificación climática de Köppen. Serie Libros. Núm. 6. Quinta edición. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México.
- García-Mendoza D.F., López-González C. 2013. A checklist of the mammals (Mammalia) from Durango, western Mexico. *Check List* 9(2), 313–322.
- Gibbard, P., Head, M.J. 2009. The definition of the Quaternary System/ Era and the Pleistocene Series/ Epoch. *Quaternary* 20 (2), 125-133.
- Gibbard, P.L., Head, M.J., Walker, M.J.C., Subcommission on Quaternary Stratigraphy. 2010. Formal ratification of the Quaternary System/Period and the Pleistocene Series/ Epoch with a base at 2.58 Ma. Rapid Communication. *Journal of Quaternary Science* 25(2), 96-102.
- González-Medrano, F., 2004. Las comunidades vegetales de México Propuesta para la unificación de la clasificación y nomenclatura de la vegetación de México. INE-SEMARNAT. Segunda edición. 88 pp.

- González-Salazar, C., Martínez-Meyer, E., López-Santiago, G., 2014. A hierarchical classification of trophic guilds for North American birds and mammals. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85, 931-941.
- González-Salazar, C., Martínez-Meyer, E., López-Santiago, G., 2014a. A hierarchical classification of trophic guilds for North American birds and mammals. Material suplementario. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85, 931-941.
- González-Solís, N. A., 2014. Análisis preliminar de polen en sedimentos miocénicos de la localidad de Panotla del estado de Tlaxcala. Tesis de Licenciatura. Escuela de biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. 53 pp.
- González-Rodríguez, K., Cuevas-Cardona, C. y Castillo-Cerón J. M. (Eds.), 2009. Historia de los estudios paleontológicos. En *Los fósiles del estado de Hidalgo*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. pp. 19-31.
- Gordillo-Chávez, E.J., Mata Z., E.E., García-Morales, R., Morales G., M.A., Villanueva G., C., Valdez-Leal, J.D. 2015. Mastofauna del humedal Chasxhoc-Sejá en Tabasco, México. *THERYA*. 6(3), 535-544. DOI: 10.12933/therya-15-259, ISSN 2007-3364
- Green, J.L.; Semprebon, G.M., Solounias, N. 2005. Reconstructing the paleodiet of Florida *Mammot americanum* via low-magnification stereomicroscopy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 223. pp. 34-48.
- Grimshaw J.M. 1995. The mammals of Kilimanjaro. *Journal of East African Natural History*. 84, 105-139.
- Guix, J.C., Soler, M., Martín, M. Fosalba, M., Mauri, A. 2001. Introducción y colonización de plantas alóctonas en un área mediterránea: evidencias históricas y análisis cuantitativo. *Orsis*. 16. pp. 145-185.

- Gunnell, G.F., Morgan, M.E., Maas M.C., Gingerich P.D. 1995. Comparative paleoecology of Paleogene and Neogene mammalian faunas: Trophic structure and composition. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*. 115, 265-286.
- Gutiérrez-Bedolla, M., García-Zepeda. M.L., López-García, R., Arroyo-Cabrales, J., Marín-Leyva, A., Meléndez-Herrera, E., Fuentes-Farías, A.L., 2016. Diet and habitat of *Mammuthus columbi* (Falconer, 1857) from two Late Pleistocene localities in central western Mexico. *Quaternary International*. 406. Part B. pp. 137-146.
- Hall, L.S., Krausman P.R., Morrison, M.L. 1997. The habitat concept and a plea for standart terminology. *Wildlife Society Bulletin*. 25(1), 173-182.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1):9. PAST 2016. versión 3.13. <http://folk.uio.no/ohammer/past>
- Hawksworth, D.L., Iturraga, T., Crespo, A. 2005. Líquenes como bioindicadores inmediatos de contaminación y cambios medio-ambientales en los trópicos. *Rev Iberam Micol*. 22, 71-82.
- Haynes, G., Klimowicz, J., 2003. Mammoth (*Mammuthus* spp.) and American mastodont (*Mammut americanum*) bonesites: what do the differences mean? En: Reumer, J.W.F., De Vos, J., Mol, D. (Eds.) - *Advances in mammoth research (Proceedings of the Second International Mammoth Conference, Rotterdam, May 16-20 1999)* - DEINSEA 9: 185-204 [ISSN 0923-9308]
- Hesse M., Halbritter H., Zetter R., Weber M., Buchner R., Frosch-Radivo A., Ulrich S. 2009. *Pollen Terminology: An illustrated handbook*. SpringerWienNewYork. 266 pp.

- Holdridge, L.R. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center. 149 pp.
- Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal (INAFED), Gobierno del Estado de Hidalgo., 2002. Enciclopedia de los Municipios de México. Hidalgo. <http://intranet.e-hidalgo.gob.mx/enciclomuni/municipios/13022a.htm>
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 1984. Carta de uso de suelo y vegetación. Escala 1:250 000. E14-2. Ciudad de México. Dirección General de Geografía.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2014. Anuario estadístico y geográfico de Hidalgo 2013. INEGI, Gobierno del Estado de Hidalgo. 583 pp.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2009. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Epazoyucan, Hidalgo. Clave geodésica 13022.
- Hoppe, K.A., Koch, P.L. 2007. Reconstructing the migration patterns of late Pleistocene mammals from northern Florida, USA. *Quaternary Research*. 68, 347-352.
- Hrachovy S., Bradley R.D., Jones C. 1996. *Neotoma goldmani* en: *Mammalian species*. American Society of Mammalogists. 545, 1-3.
- Jenkin P.M. 1957. The filter-feeding and food of flamingoes (Phoenicopteri). *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 240 (674), pp. 401-493.
- Jenks, M.A., Hasegawa, P.M. 2005. *Plant abiotic stress*. Blackwell Publishing
- Joshi R. 2016. Mammalian fauna of Rajaji National Park, India: a review on ecological observations and checklist. *Check List* 12(3), 1892. pp. 1-11.
- Juárez-Arriaga, E. 2009a. Zumate, Formación. *Léxico Estratigráfico de México*. Servicio Geológico Mexicano, Ficha técnica. pp. 1-2.

- Juárez-Arriaga, E. 2009b. Atotonilco El Grande, Formación. Léxico Estratigráfico de México. Servicio Geológico Mexicano, Ficha técnica. pp. 1-3.
- Juárez-Arriaga, E. 2009c. Don guinyó, Toba. Léxico Estratigráfico de México. Servicio Geológico Mexicano, Ficha técnica. pp. 1-3.
- Julik, E., Zack, S., Adrian, B., Maredia, S., Parsa, A., Poole, M., Starbuck, A., Fisher, R.E. 2012. Functional anatomy of the forelimb muscles of the ocelot (*Leopardus pardalis*). J. Mammal Evol.
- Keeley, J.E. 2012. Ecology and evolution of pine life histories. Annals of Forest Science, Springer Verlag/EDP Sciences. 69(4). pp. 445-453.
- Kidwell, S.M. 1998. Time-averaging in the marine fossil record: overview of strategies and uncertainties. (Détermination de la durée d'accumulation dans le registre fossile marin: revue des stratégies et des incertitudes). GEOBIOS. 30,7: 977-995.
- Klinger-Braham, W., Ramirez-Moreno, G., Renteria-Moreno, L.E., Dunlap-Caicedo, J.V., Cuesta-Sánchez, J.J. y Olave, C.M., 2010. Caracterización ecológica del componente faunístico en los bosques relictuales de Córdoba–nororiente del Choco Biogeográfico Colombiano. Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico. 48 pp.
- Koch, P.L., Diefenbaugh, N.S., Hoppe, K.A., 2004. The effects of late Quaternary climate and pCO<sub>2</sub> change on C<sub>4</sub> plant abundance in the south-central United States. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 207. 331– 357.
- Kohn, M., McKay, M.P. 2012. Paleoecology of late Pleistocene-Holocene faunas of eastern and central Wyoming, USA, with implications for LGM climate models. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 326–328, 42–53.

- Kovács, J., Moravcová, M., Újvári, G., Pintér A.G., 2012. Reconstructing the paleoenvironment of East Central Europe in the Late Pleistocene using the oxygen and carbon isotopic signal of tooth in large mammal remains. *Quaternary International* 276-277, 145-154.
- Kovarovic, K., Andrews, P. 2007. Bovid postcranial ecomorphological survey of the Laetoli paleoenvironment. *Journal of Human Evolution*. 52. pp 663-680.
- Kremen, C. 1992. Assessing the indicated properties of species assemblages for natural areas monitoring. *Ecological Applications*. 2(2), 203-217.
- Kurtén, B. y Anderson, E., 1980. *Pleistocene Mammals of North America*. Columbia University Press. 422 pp.
- Lingle, S., Wilson, F. 2001. Detection and avoidance of predators in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) and mule deer (*O. hemionus*). *Ethology* 107, 125-147.
- Liu, JX., Tatarenkov, A., Beacham, T.D., Gorbachev, V. 2011. Effects of Pleistocene climatic fluctuations on the phylogeographic and demographic histories of Pacific herring (*Clupea pallasii*). *Molecular Ecology*. 20: 3879-3893.
- López, C., E., Pérez, S., G. 1999. Métodos de análisis en la reconstrucción filogenética. *Bot. S.E.A.* 26: 45-56
- López R., J., de los Santos M., J.J., Cacho C., S., Sánchez B., G. 1997. Carta Geológico-Minera Pachuca F14-11 Hgo., Qro., Edo. Méx., Ver., y Pue. Escala 1:250 000. Servicio Geológico Mexicano.
- Louys, J., Meloro, C., Elton, S., Ditchfield, P., Bishop, L.C. 2011. Mammal community structure correlates with arboreal heterogeneity in faunally and geographically diverse habitats: implications for community convergence. *Global Ecology and Biogeography*. 20. pp 717-729.

- Louys, J. 2012. Paleontology in Ecology and Conservation: An introduction. En: Louys, J. (Ed.). Palenotology in Ecology and Conservation. Springer. pp. 1-7.
- Lozano-García, M.S., Ortega-Guerrero, 1998. Late Quaternary environmental changes of the central part of the Basin of Mexico; correlation between Texcoco and Chalco basins. Review of Palaeobotany and Palynology. 99, pp. 77-93.
- Lozano-García S., Sosa-Nájera S., Sugiura Y., Caballero M. 2005. 23,000 yr of vegetation history of the Upper Lerma, a tropical high-altitude basin in Central Mexico. Quaternary Research 64, 70-82.
- Ludlow-Wiechers, B., Almeida-Leñero, L., Sugiura Y., 2003. Palinomorfos del Holoceno en la cuenca alta del Río Lerma, México. Bol. Soc. Bot.Méx. 72, 59-105.
- Lugo, A.E., Brown, S.L., Dodson, R., Smith, T.S., Schugart, H.H. 1999. The Holdridge life zones of the conterminous United States in relation to ecosystem mapping. Journal of Biogeography. 26, 1025-1038.
- Lyman, R.L. 1994. Vertebrate taphonomy. Cambridge University Press. 524 pp.
- MacDonald, G.M. 1987. Methods in quaternary ecology #2. Palynology. Geoscience Canada. 15 (1). pp. 29-42.
- Macleod, N., Rose, K.D., 1993. Inferring locomotor behavior in Paleogene mammals via eigenshape analysis. American Journal of Science, Vol. 293-A, 300-355.
- Madjdzadeh S.M. 2012. A preliminary study of *Golunda ellioti* Gray, 1837 (Rodentia: Muridae) in Iran. Acta zool. Bulg. 64(4), 375-380.
- Manning, W.E. 1957. The genus *Juglans* in Mexico and Central America. En: Kobuski C.E., Bailey I.W., Johnston, I.M., Howard, R.A., Sax, K. (Eds.). Journal of Arnold Arboretum. Harvard University. Vol. 38. Num. 2, 121-150.

- Mares, M.A., Willing, M.R. 1994. Inferring biome associations of recent mammals from samples of temperate and tropical faunas: paleoecological considerations. *Historical Biology*. 8. pp. 31-48.
- Martínez-Cabrera H.I., Ramírez-Garduño J.L., Estrada-Ruiz E. 2014. Plantas fósiles e inferencia paleoclimática: aproximaciones metodológicas y algunos ejemplos para México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 66(1), 41-52.
- Martínez G., J.A., Mendoza M., G.D., Plata, F.X., Rosas R., O.C., Tarango A., L.A., Bender L.C. 2014. Use of prey by sympatric bobcat (*Lynx rufus*) and coyote (*Canis latrans*) in the Izta-Popo National Park, Mexico. *The Southern Naturalist*. 59(2), 167-172.
- Martínez-Hernández E., Ludlow-Wieches B., Sánchez-López M. 1980. Palinología y sus aplicaciones geológicas cuenca carbonífera de Fuentes-Río Escondido, Coahuila. Ediciones del Sector Eléctrico. Comisión Federal de Electricidad/ UNAM. 68 pp.
- Martínez-Meyer, E., Peterson, A.T. Hargrove, W.W., 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. Blackwell Publishing Ltd [www.blackwellpublishing.com/geb](http://www.blackwellpublishing.com/geb) *Global Ecology and Biogeography*, (Global Ecol. Biogeogr.) 13, 305–314.
- Mert, C. 2010. Anther and pollen morphology and anatomy in walnut (*Juglans regia* L.). *HortScience* 45(5), 757-760.
- Metcalf, S.E., O'Hara, S., Caballero, S., Davies, S. 2000. Records of Late Pleistocene-Holocene climatic change in Mexico- a review. *Quaternary Science Reviews*. 19: 699- 721.

- McDonald H.G., Pelikan S., 2006. Mammoths and mylodonts: Exotic species from two different continents in North American Pleistocene faunas. *Quaternary International*. 142-143, 229-241.
- Meachen, J.A., 2005. A new species of *Hemiauchenia* (Artiodactyla, Camelidae) from the late Blancan of Florida. *Bull. Fla. Mus. Nat. Hist.* 45(4), 435-447.
- Mead, J.I., Swift, S.L., White, R.S., McDonald, H.G., Baez, A., 2007. Late Pleistocene (Rancholabrean) glyptodont and pampathere (*Xenarthra*, Cingulata) from Sonora, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 24 (3), 439-449.
- Molina-Mendoza J.L., Galván-Villanueva R., Patiño-Siciliano A., Fernández-Nava R. 2012. Plantas medicinales y listado florístico preliminar del municipio de Huasca de Ocampo, Hidalgo, México. *Polibotánica*. 34, 259-291
- Molur S., Srinivasulu C., Srinivasulu B., Walker S., Nameer P.O., Ravikumar L. 2005. Status of South Asian Non-volant Small Mammals: Conservation Assessment and Management Plan (C.A.M.P.) Workshop Report. Zoo Outreach Organisation / CBSG-South Asia, Coimbatore, India.
- Monadjem, A., Taylor, P.J., Denys, C., Cotterill, F.P.D. 2015. Rodents of Sub-Saharan Africa. A biogeographic and taxonomic synthesis. De Gruyter.
- Monroy, G., Briones-Salas, M. 2012. Primeros datos sobre área de actividad de gato montés (*Lynx rufus*) en Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 28(2), 471-474.
- Mora-Jarvio, M.A. 2010. JUGLANDACEAE A. Rich. ex Kunth. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología. UNAM. 77, 1-8.

- Morafka, D.J., Berry, K.H. 2002. Is *Gopherus agassizii* a desert-adapted tortoise, or an exaptive opportunist? Implications for tortoise conservation. *Chelonian Conservation and Biology*. 4(2). pp. 263-287.
- Mshua, M.J., Carbone, C., Pettorelli, N., Durant S.M. 2012. Conservating biodiversity in a changing world: land use change and species richness in northern Tanzania. *Biodivers. Conserv.* 21, 2747-2759.
- Murdoch J.D., Munkhzul T., Amgalanbaatar S., Readin R.P. 2006. Checklist of Mammals in Ikh Nart Nature Reserve. *Mongolian Journal of Biological Sciences*. 4(2): 69-74.
- Nadachowski A., Mead J.I. 1999. *Alticola argentatus* en: *Mammalian Species*. American Society of Mammalogists. 625, 1-4.
- Nájera H., 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. Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Área Académica de Biología, Licenciatura en Biología. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Narave F., H.V. Juglandaceae. 1983. Flora de Veracruz. Instituto Nacional de Investigación sobre Recursos Bióticos. Fascículo 31. 30 p.
- Narave F., H.V., Taylor, K., 1997. Pinaceae. Flora de Veracruz. Instituto de Ecología, A.C. 98, 1-51.
- Neira O., R., Cantera K., J.R. 2005. Composición taxonómica y distribución de las asociaciones de equinodermos en los ecosistemas litorales del Pacífico Colombiano. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744)*. 53 (Supl. 3), 195-206

- Newsom, L.A., Muhlbachler, M.C., 2006. Mastodons (*Mammuth americanum*) diet foraging patterns based on analysis of dung deposits. En: S.D. Webb (Ed.). First floridans and last mastodons: The Page-Ladson site in the Aucilla River. 263-331.
- Nie, Z.L., Sun, H., Meng, Y., Wen, J. 2009. Phylogenetic analysis of *Toxicodendron* (Anacardiaceae) and its biogeographic implications on the evolution of north temperate and tropical intercontinental disjunctions. *Journal of Systematics and Evolution*. 47(5): 416-430
- Nieto de Pascual, C., Zamora-Martínez, M. 1989. Características del aile (*Alnus jorullensis*) en el Valle de México. *Rev. Ciencia Forestal*. 65 (14). pp 99-114.
- Noto, C.R., Grossman, A., 2010. Broad-scale patterns of Late Jurassic dinosaur paleoecology. *PLoS ONE*. vol.5. 9.e12553
- Norton, S.F., Luczkovich, J.L., Motta, P.J. 1995. The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes. *Environmental Biology of Fishes*. 44, 287-304.
- Ochsenius, C., 1995. Late Pleistocene paleoecology of the south american aridity: A case of continental dichotomy and the search of a new paradigm in paleoclimatology. En: Argollo, J., Mourguiart, Ph. (Eds.). *Cambios cuaternarios en América del Sur*. 3-27.
- Oxman, B. I., 2011. Aplicación de análisis polínicos a casos arqueológicos: perspectivas actuales, precauciones metodológicas y algunas cuestiones interpretativas. *La Zaranda de Ideas. Revista de Jóvenes Investigadores en Arqueología* 7, 81-89.
- Palma, M., Cram, S., Bocco, G., Velázquez, A. 1999. Caracterización abiótica de la región de montaña del sur de la Cuenca de México. En: Velázquez, A., Romero, F.J. (comp). *Biodiversidad de la Región de Montaña del Sur de la Cuenca de México: bases para el ordenamiento ecológico*. Primera edición. Universidad Autónoma

- Metropolitana; Secretaría del Medio Ambiente, Comisión de Recursos Naturales y Desarrollo Rural, Ciudad de México. pp. 51-63.
- Palma-Ramírez, A. 2014. Riolita Navajas, Formación. Léxico Estratigráfico de México. Servicio Geológico Mexicano, Ficha técnica. pp. 1-2.
- Palma-Ramírez, A. 2014a. El Pino, Formación. Léxico Estratigráfico de México. Servicio Geológico Mexicano, Ficha técnica. pp. 1-2.
- Palmqvist P., Gröcke D.R., Arribas A., Fariña R.A. 2003. Paleocological reconstruction of a lower Pleistocene large mammal community using biochemical ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ , Sr:Zn) and ecomorphological approaches. *Paleobiology*, 29(2), 205-229.
- Park, J.; Byrne. R.; Böhnell, H.; Molina G., R.; Conserva, M. 2010. Holocene climate change and human impact, central Mexico: a record base don mar lake pollen and sediment chemistry. *Quaternary Science Reviews*. 29. pp 618-632.
- Paul, G. S., 2010. The Princeton field guide to dinosaurs. (Princeton field guides) Published by Princeton University Press. 320 pp.
- Pérez-Crespo, V.A., Sánchez-Chillón, B., Arroyo-Cabrales, J., Alberdi M.T., Polaco, O.J., Santos-Moreno, A., Benammi M., Morales-Puente P., Cienfuegos-Alvarado E. 2009, La dieta y el hábitat del mamut y los caballos del pleistoceno tardío de El Cedral con base en isótopos estables ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ ): *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, v. 26, núm. 2, 347-355.
- Pérez-Crespo, V.A., Arroyo-Cabrales, J.A., Alva-Valdivia, L.M., Morantes-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E. 2012. Datos isotópicos ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ ) de la fauna pleistocénica de la Laguna de las Cruces, San Luis Potosí. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. Vol. 29. No. 2. 299-307.

- Pérez-Crespo, V.A., Carbot-Chanona, G., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., Otero, F.j. 2015. Paleoambiente de la Depresión Central de Chiapas, con base en isótopos estables de carbono y oxígeno. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. Vol. 32. 273-282.
- Pérez-Crespo V.A., Ferrusquía-Villafranca I., Bravo-Cuevas V.M., Morales-Puente P., Ruiz-González J. E. 2016. Dietary analysis of Late Cenozoic Mexican equids from three different geographic/geologic settings using stable carbon isotopes: Coincidences, differences and paleobiologic significance. *Journal of South American Earth Sciences* 66, 97-109.
- Pérez-García, E.A., Meave J.A., Cevallos-Ferriz S.R.S. 2012. Flora and vegetation of the seasonally dry tropics in Mexico: origin and biogeographical implications. *Acta Botánica Mexicana* 100, 149-193.
- Pérez L., Lorenschat J., Massaferró J., Pailles C., Sylvestre F., Hollwedel W., Brandorf G., Brenner M., Islebe G., Lozano M.S., Scharf B., Schwalb A. 2013. Bioindicadores of climate and tropic state in lowland and Highland aquatic ecosystems of the Northern Neotropics. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744)* 61 (2), 603-644, June
- Perveen A. 1999. Contributions to the Pollen morphology of the family Compositae. *Tr. J. of Biology*. 23, 523-535.
- Pozo de la Tijera, C., Escobedo C., J.E. 1999. Mamíferos terrestres de la Reserva de la Biósfera de Sia Ka'an, Quintana Roo, México. *Rev. Biol. Trop.* 47(1-2), 251-262
- Prevosti, F.J., Palmqvist P., 2001. Análisis ecomorfológico del cánido hipercanívoro *Theriodictis platensis* Mercerat (Mammalia, Carnivora), basado en un nuevo

- ejemplar del Pleistoceno de Argentina. *Ameghiniana* (Rev. Asoc. Paleontol. Argent.). 38(4), 375-384.
- Prothero, D.R. 2004. Chapter 18: North American Mammalian Chronostratigraphy: The Contributions of Malcolm C. McKenna. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 238-245.
- Qian, H. 1999. Floristic analysis of vascular plant genera of North America north of Mexico: characteristics of phytogeography. *Journal of Biogeography*. 26. pp. 1307-1321.
- Ramírez, J.L., Cevallos-Ferriz, S.R.S. 2002. A diverse assemblage of Anacardiaceae from Oligocene sediments, Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. *American Journal of Botany*. 89(3). pp. 535-545.
- Ramírez-Albores, J.E., León-Paniagua, L., Navarro-Sigüenza, A. 2014. Mamíferos silvestres del Parque Ecoturístico Piedra Canteada y alrededores, Tlaxcala, México; con notas sobre algunos registros notables para el área. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85, 48-61.
- Ramírez-Arriaga E., Prámparo M.B., Nieto-Samaniego A.F., Martínez-Hernández E., Valiente-Banuet A., Macías-Romo C., Dávalos-Álvarez O.G. 2014. Palynological evidence for Middle Miocene vegetation in the Tehuacán Formation of Puebla, Mexico. *Palynology* 38, (1), 1–27.
- Ramírez, R.G., Quintanilla, J.B., Aranda, J. 1997. White-tailed deer food habits in northeastern Mexico. *Small Ruminant Research*. 25. 141-146.
- Reed K.E. 1998. Using large mammal communities to examine ecological and taxonomic structure and predict vegetation in extant and extinct assemblages. *Paleobiology* 24(3), 384-406.

- Reid F.A. 1997. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press. 346 pp.
- Retallack, G.J., Dugas D.P., Bestland E.A., 1990. Fossil soils and grasses of a Middle Miocene East African Grassland. *Science*. March. Vol 247. Pp 1325-1328.
- Retallack, G.J., Bestland, E.A., Theodore J.F., 1996. Reconstructions of Eocene and Oligocene plants and animals of central Oregon. *Oregon Geology*. 58(3). pp. 50-76.
- Retana, O.G. y Lorenzo, C., 2002. Lista de los mamíferos terrestres de Chiapas: endemismo y estado de conservación. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) 85, 25-49.
- Richter, F. 2000. Structure and dynamics of riverine forest vegetation. *Tropical Forest Research*. 108 pp.
- Rivals, F., Solounias, N., Mithlacher, M.C. 2007. Evidence for geographic variation in the diets of late Pleistocene and early Holocene *Bison* in North America, and differences from the diets of recent *Bison*. *Quaternary research*. 68, 338-346.
- Rodríguez-Romero, Palacios-Salgado, D.S., López-Martínez, J., Sergio Hernández-Vázquez, S., Ponce-Díaz, G., 2008. Composición taxonómica y relaciones zoogeográficas de los peces demersales de la costa occidental de Baja California Sur, México. *Rev. Biol. Trop.* (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744) Vol. 56 (4), 1765-1783.
- Romero, F.J., Velázquez, A. 1999. La región de montaña del sur de la Cuenca de México: una revisión de su importancia biológica. En: *Biodiversidad de la Región de Montaña del Sur de la Cuenca de México: bases para el ordenamiento ecológico*. Primera edición. Universidad Autónoma Metropolitana; Secretaría del Medio Ambiente, Comisión de Recursos Naturales y Desarrollo Rural, Ciudad de México. 39-48.

- Roy, K., Valentine, J.W., Jablonski, D., Kidwell, S.M. 1996. Scales of climatic variability and time averaging in Pleistocene biotas: implications for ecology and evolution. Elsevier Science Ltd. TREE. 11(11). pp. 458-46.
- Royo-Márquez M.H., Melgoza-Castillo A., Quintana-Martínez, G. 2013. Especies vegetales en peligro, su distribución y estatus de conservación de los ecosistemas donde se presentan. Rev. Mex. Cien. For. 5, 22.
- Rueda G., J., 1975. La paleobotánica, la Palinología, sus relaciones y algunas aplicaciones. Bol. Soc. Geol. Mexicana XXXVI. 1-30.
- Ruiz Z., B., Andrade O., A., Dorado V., M., Gil G., M.J., Martín A., T., Valdeomillos R., A., 1996. Reflexiones sobre la Palinología del Cuaternario y su aplicación en la reconstrucción paleoambiental y paleoclimática I: Representación polínica de la vegetación. Geogaceta Vol. 20. (1), 217-220.
- Russell, D.A., Rich, F.J., Schneider, V., Lynch-Stieglitz, J. 2009. A warm thermal enclave in the Late Pleistocene of the South-eastern United States. Biol. Rev. 84. 173-202.
- Russell, F.L., Zippin, D.B., Fowler, N.L. 2001. Effects of White-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on plants, plant populations and communities: A review. Am. Midl. Nat. 146, 1-26.
- Rzedowski, J., 1988. Vegetación de México. Cuarta reimpresión. Limusa. México. 432 pp.
- Rzedowski, G. C. de, Rzedowski J., y colaboradores, 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. 2a. ed., Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro (Michoacán), 1406 pp.
- Rzedowski, J., Zamudio, S., Calderón de Rzedowski, G. y Paizanni, A., 2014. El bosque tropical caducifolio en la cuenca lacustre de Pátzcuaro (Michoacán, México). Flora del bajío y de regiones adyacentes. Fascículo complementario XXIX. Instituto de

- Ecología A.C. Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. Junio. 1-18.
- Sáenz Lain, C. Glosario de términos palinológicos., 2004. L2zaroa 25, 93-112.
- Salas P., M.A. 1987. Hábitos alimentarios de la zorra, coyote y gato montés en la Sierra Tarasca. Rev. Ciencia Forestal. 62. vol. 12.
- Samuels, J.X., Van Valkenburg, B. 2008. Skeletan indicators of locomotor adaptations in living and extinct rodents. Journal of Morphology. 269. pp. 1387-1411.
- Sánchez-Hernández C., Romero-Almaraz M.L., García-Estrada C. 2005. Mamíferos. Cap.13. En Bueno, J., Álvarez F., Santiago S. (Eds.) Biodiversidad del estado de Tabasco. Instituto de Biología, UNAM-CONABIO. 383-384.
- Schwenk, K., Rubega, M., Diversity of Vertebrate Feeding Systems. Reprinted from: (2005) Physiological and ecological adaptations to feeding in vertebrates. J. Matthias Starck and Tobias Wang (eds.) Science Publishers, Enfield, New Hampshire. 41 pp
- Scott, K.M. 1985. Allometric trends and locomotor adaptations in the bovidae. Bulletin of the American Museum of Natural History vol. 179. (Art.2), 197-288.
- Scott, L. W., DiMichele W.A. 1992a. Ecological characterization of fossil plants. En: Behrensmeyer, A.K., Damuth, J.D., DiMichele, W.A., Potts, R., Sues, H.D., Wing S.L. (Eds.). Terrestrial ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals. University of Chicago Press. pp. 139-180.
- Scott, L.W., Sues, H., Potts, R., DiMichele W.A., Behrensmeyer, A.K. 1992b. Evolutionary Paleocology. En: Behrensmeyer, A.K., Damuth, J.D., DiMichele, W.A., Potts, R., Sues, H.D., Wing S.L. (Eds.). Terrestrial ecosystems through time: evolutionary

- paleoecology of terrestrial plants and animals. University of Chicago Press. pp. 1-13.
- Seegmiller, R. F., Krausman, P. R., Brown, W. H., Whiting, F.M. 1990. Nutritional Composition of Desert Bighorn Sheep Forage in the Harquahala Mountains, Arizona. *Desert Plants*. 10(2), 87-90.
- Segerstrom, K. 1962. Geology of South-central Hidalgo and Northeastern México, Mexico. Geologic Investigations in Mexico. Geological Survey Bulletin 1104-C.
- Shayanmehr F., Jalali S. Gh., Hosseinzadeh Colagar A., Yousefzadeh H., Zare H. 2015. Pollen morphology of the Genus *Alnus* Mill. In Hyrcanian forests, North of Iran. *Applied Ecology and Environmental Research*. 13(3), 833-847.
- Shelford, V.E. 1932. Life zones, modern ecology, and the failure of temperatura summing. *The Wilson Bulletin*. pp. 144-157.
- Siddig, A.A.H., Ellison, A.M., Ochs, A., Villar-Leeman, C., Lau, M.K. 2016. How do ecologists select and use indicator species to monitor ecological change? Insights from 14 years of publication in *Ecological Indicators*. *Ecological Indicators*. 60, 223-230.
- Siddique M., Arshad M. 2003. Seasonal changes in the abundance of *Bandicota bengalensis* in irrigated croplands, Faisalabad, Pakistan. *Asian Journal of Plant Sciences* 2(1), 145-148.
- Simonetti. J.A. 1989. Micromamíferos como indicadores paleoambientales: validación para especies de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 62, 109-114.
- Soler-Frost, A., Medellín, R.A., Cameron G.N. 2003. *Pappogeomys bulleri*. *Mammalian Species* 717. 1-3.

- Su, D.F. 2011. Large mammal evidence for the paleoenvironment of the upper Laetolil and Upper Ndolanya Beds of Laetoli, Tanzania. En: T. Harrison (ed.) Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context. Volume 1: Geology, Geochronology, Paleoecology and Paleoenvironment, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology, DOI 10. 1007/978-90-481-9956-3\_19. Springer Science+Business Media B.V.
- Stone, D.E., Oh, S.H., Tripp, E.A. 2009. Natural history, distribution, phylogenetic relationships, and conservation of Central American black walnuts (*Juglans* sect. *Rhysocaryon*). Journal of the Torrey Botanical Society. 136 (1). pp 1-25.
- Stroik, L.K. 2014. Dietary competition in an extant mammalian guild: application of a Quantitative method to evaluate reconstructed niche overlap in paleocommunities. Int. J. Primatol. 35: 1222-1252
- Symes, C.T., Wilson J.W., Woodborne S.M., Shaikh, Z.S., Scantlebury, M. 2013. Resource partitioning of sympatric small mammals in an African forest-grassland vegetation mosaic. Austral Ecology. 38, 721-729.
- Tafangenyasha, C. 1997. Tree loss in the Gonarezhou National Park (Zimbabwe) between 1970 and 1983. Journal of Environmental Management. 49. pp. 355-366.
- Tapia-Ramírez, G., López-González, C., González-Romero, A., Hernández-Betancourt, S.F. 2012. Diversidad de roedores y su relación con la heterogeneidad ambiental en la cuenca del río Nazas, Durango, México. En: Cervantes, F.A., Ballesteros-Barrera, C. Estudios sobre la biología de roedores silvestres mexicanos. Universidad Nacional Autónoma de México, Universidad Autónoma Metropolitana. pp. 59-70.

- Tapia-Varela, G., López-Blanco, J. Mapeo geomorfológico analítico de la porción central de la cuenca de México: unidades morfogenéticas a escala 1:100, 000. 2001. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 19(1), 50-65.
- Teale, C.L., Miller, N.G. 2012. Mastodon herbivory in mid-latitude late-Pleistocene boreal forests of Eastern North America. *Quaternary Research*. 78. pp. 72-81.
- Tilton, M.E. 1977. Habitat selection and use by bighorn sheep (*Ovis canadensis*) on a northwestern Montana Winter range. Thesis. Master of Science. University of Montana.
- Traylor, R.B. 2012. Stable isotope records of inland California megafauna –new insights into Pleistocene paleoecology and paleoenvironmental conditions. Thesis, Master of Science in Geology, College of Science and Mathematics, California State university.
- van Asperen, N. E., 2010. Ecomorphological adaptations to climate and substrate in late Middle Pleistocene caballoid horses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 297, 584-596.
- van Valkenburgh, B., *Déjà vu*: the evolution of feeding morphologie in the carnívora. *Integrative and Comparative Biology* 47(1), 147-163.
- van Wichelen J., Camelbeke Konraed, Chaerle P., Goetghebeur P., Huysmans S. 1999. Comparison of different treatments for LM and SEM studies and systematic value of pollen grains in Cyperaceae. *Grana* 38, 50-58.
- Vasquez M., R., Rojas G., R.D.P. 2016. Clave para identificar grupos de familias de Gymnospermae y Angiospermae del Perú. Center for Conservation and Sustainable Development. Missouri Botanical Garden. 80 pp.

- Vázquez-Sánchez, E., Jaimes-Palomera, R. 1989. Geología de la cuenca de México. *Geofísica Internacional* 28(2), 1-57
- Velázquez, A., Romero, F.J., Rangel-Cordero, H., Heil, G.W. 2001. Effects of landscape changes on mammalian assemblages at Izta-Popo Volcanoes, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 10, 1059–1075.
- Villa C., B., Valencia M., J. 1991. Actividad reproductiva de la tuza *Pappogeomys merriami merriami* (Rodentia: Geomydae) de Chalco, México. *Anales Inst. Biol. Univ. Autón. México. Ser. Zool.* 62(2), 235-247.
- Villagrán, C., Segovia, R., Castillo, L., 2014. Principios de la investigación en ciencias naturales históricas: ¿Por qué en biología es necesaria la Historia Natural de los organismos? *Nota científica. Gayana Bot.* 71(2), 259-266.
- Villaseñor, J.L., Maeda, P., Rosell, J.A., Ortiz, E., 2007. Plant families as predictors of plant diversity in Mexico. *Diversity and Distrib.* 13, 871-876.
- Viseras, C., Fernández, J. 2010. VIII: Sistemas aluviales de alta sinuosidad. En: Arche, A. (ed.) *Sedimentología: Del proceso físico a la cuenca sedimentaria*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. pp. 261-297.
- Weeks, A., Zapata, F., Pell, S.K., Daly, D.C., Mitchell, J.D., Fine, P.V.A. 2014. To move or to evolve: contrasting patterns of intercontinental connectivity and climatic niche evolution in “Terebinthaceae” (Anacardiaceae and Burseraceae). *Front. Genet.* 5:409. pp. 1-20.
- Whisson, D., Villa-C, B. 1994. Activity patterns of the pocket gopher *Pappogeomys merriami merriami* in a mexican rengeland. *Proceedings of the Sixteenth Vertebrate Pest Conference*. Paper 67.

- Willard, D.A., Bernhardt, C.E., Weimer, L., Cooper, S.R., Gamez, D., Jensen, J., 2004. Atlas of pollen and spores of the Florida Everglades. *Palynology*. 28, 175-227.
- Wilson, D.E., Reeder, D.A.M., (Eds). 2005. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference* (3rd ed), Johns Hopkins University Press, 2,142 pp.  
<http://www.press.jhu.edu>
- Wing, S.L., Sues, H.D., Potts, R., DiMichele, W.A., Behresmeyer, A.K. Evolutionary ecology, Cap. 1992. En: Behresmeyer, A.K., Damuth, J.D., DiMichele, W.A., Potts, R., Sues, H.D., Wing, S.L. (Eds.). *Terrestrial Ecosystems through time: Evolutionary Paleocology of terrestrial plants and animals. The Evolution of Terrestrial Ecosystems Consortium. The University of Chicago Press.* pp. 1-13.
- Yansa, C.H., Adams, K.M. 2012. Mastodons and mammoths in the Great Lakes Region, USA and Canada: New insights into their diets as they neared extinction. 2012. *Geography compass*. 1-14. 10.1111/j. 1749-8198.
- Zahler P., Dolgornaa L., Hinds L.A., Smith A.T. 2004. The management of Brandt's vole in Mongolia: Toward an ecologically based means of control. *Mongolian Journal of Biological Sciences*. 2(2), 51-55.
- Zamora C., P. 2009. Flora útil y su manejo en el cono sur del Estado de Yucatán, México. *Polibotánica*. 28, 227-250.
- Zar, J.H. 2010. *Biostatistical analysis. Fifth Edition.* Prentice Hall, Pearson.
- Zazula, G.D., Turner, D.G., Ward, B.C., Bond, J. 2011. Last interglacial western camel (*Camelops hesternus*) from Eastern Beringia. *Quaternary Science Reviews* 30, 2355-2360.
- Zettler, M.L., Proffiff, C.E., Darr, A., Degraer, S., Devriese, L., Greathead, C., Kotta, J., Magni, P., Martin, G., Reiss, H., Speybroeck, J., Tagliapietra, D., Van Hoey, G.,

Ysebaert, T. 2013. On the myths of indicator species: Issues and further consideration in the use of static concepts for ecological applications. PLoS ONE. 8(10): e78219. doi: 10.1371/journal.pone.0078219.

Zyambo, P. 2016. Woodland conversión by elephants in Africa: The search for causal factors, processes, mechanisms and manegement strategies. Open Journal of Ecology. 6. pp. 93-101.

Bases de datos en línea

Animal Diversity Web. <http://animaldiversity.org/>

[http://animaldiversity.org/accounts/Eubalaena\\_glacialis/](http://animaldiversity.org/accounts/Eubalaena_glacialis/)

Encyclopedia of life. <http://eol.org/>

The Paleobiology Database. <https://training.paleobiodb.org/#/>

Herbarios virtuales y catálogos en línea

[http://www.botany.unibe.ch/paleo/pollen\\_e/bilder.htm](http://www.botany.unibe.ch/paleo/pollen_e/bilder.htm)

<http://www.geo.arizona.edu/palynology/polondc1.html>

[http://www.nybg.org/botany/tlobova/hequet/PollenAtlas\\_frameset.htm](http://www.nybg.org/botany/tlobova/hequet/PollenAtlas_frameset.htm)

[http://sofia.usgs.gov/publications/papers/pollen\\_atlas/desc.html](http://sofia.usgs.gov/publications/papers/pollen_atlas/desc.html), <https://www.paldat.org/>

<http://stri.si.edu/sites/roubik/>

## 10. Anexos

**Anexo 1** Catálogo de ejemplares de mamíferos fósiles de la Barranca del Berrendo (HGO-28) y Barranca San Agustín (HGO-29)



a) *Mammuthus columbi*, UAHMP-4219, HGO-28, fragmento molar. b) *Mammut americanum*, UAHMP-498, HGO-29, fragmento de esmalte. c) *Glyptotherium floridanum*, UAHMP-358, HGO-29, conjunto decinco escudos óseos articulados. d) *Pappogeomys* sp., UAHMP-4012, rama mandibular. e) *Lynx rufus*, UAHMP-334, HGO-28, tibia derecha. f) *Equus conversidens*, UAHMP-509, HGO-28, cráneo.



a) *Camelops hesternus*, UAHMP-336, HGO-29, falange distal. b) *Hemiauchenia gracilis* UAHMP-1142, HGO-28, cráneo parcial. c) *Odocoileus* cf. *virginianus*, UAHMP-1143, HGO-28, astrágalo derecho. d) *Capromeryx minor*, UAHMP-331, HGO-28, fragmento molar. e) *Bison* sp., UAHMP-906, HGO-28, fragmento molar. f) *Ovis canadensis*, UAHMP-329, HGO-28, calcáneo derecho.

**Anexo 2.** Base de datos usada en el análisis ecomorfológico

**Frecuencias del ecosistema pleistocénico de Epazoyucan y de ecosistemas actuales**

|            |     | Epazoyucan  | arbolados  | matorrales | herbazales | humedales  |
|------------|-----|-------------|------------|------------|------------|------------|
| Dieta      | Hc  | 0.083333333 | 0.12944629 | 0.06628788 | 0.11143997 | 0.11901167 |
|            | Mc  | 0           | 0.01549365 | 0.03030303 | 0.02689135 | 0.00271739 |
|            | Hip | 0           | 0.02992418 | 0.03030303 | 0.04267679 | 0.02938808 |
|            | In  | 0           | 0.02003578 | 0.01515152 | 0.02486599 | 0.05067432 |
|            | Omn | 0           | 0.34738223 | 0.29924242 | 0.20602232 | 0.29121377 |
|            | Pc  | 0.25        | 0.06084249 | 0.0625     | 0.09414865 | 0.07991143 |
|            | Rm  | 0.5         | 0.30083142 | 0.39015152 | 0.32608836 | 0.35597826 |
|            | Mx  | 0.16666667  | 0.10175824 | 0.10606061 | 0.17092573 | 0.07110507 |
|            |     |             |            |            |            |            |
|            |     |             |            |            |            |            |
|            |     | Epazoyucan  | arbolados  | matorrales | herbazales | humedales  |
| Locomoción | Ar  | 0           | 0.05829287 | 0          | 0.0038     | 0.14578301 |
|            | Tr  | 0.04166667  | 0.12842196 | 0.0905303  | 0.05686212 | 0.14230978 |
|            | Cr  | 0.875       | 0.4272481  | 0.45795455 | 0.4942239  | 0.4317029  |
|            | Sf  | 0           | 0.28947099 | 0.39583333 | 0.39852942 | 0.19740439 |
|            | Fo  | 0.08333333  | 0.08205043 | 0.04356061 | 0.04355801 | 0.02083333 |
|            | Sac | 0           | 0.01721786 | 0.01193182 | 0.00947812 | 0.0747182  |
|            |     |             |            |            |            |            |