



Universidad Autónoma de Querétaro

Facultad de Ciencias Naturales

Licenciatura en Geografía Ambiental

Determinación de la distribución potencial de *Mammuthus columbi* y *Cuvieronius hyodon* en México durante el último máximo glaciar.

Tesis

Que como parte de los requisitos para obtener el grado de Licenciado en Geografía Ambiental

Presenta

Carlos Humberto Escobar López

Director de tesis

Adolfo Pacheco Castro

Querétaro, Qro a septiembre de 2021.



Universidad Autónoma de Querétaro
Facultad de Ciencias Naturales
Licenciatura en Geografía Ambiental

Determinación de la distribución potencial de *Mammuthus columbi* y *Cuvieronius hyodon* en México durante el último máximo glaciar.

Tesis

Que como parte de los requisitos para obtener el Grado de Licenciado en Geografía Ambiental

Presenta

Carlos Humberto Escobar López

Dirigido por:

Adolfo Pacheco Castro

Sinodales

Mtro. Adolfo Pacheco Castro

Presidente

Mtro. Hugo Luna Soria

Secretario

Dr. Roberto Díaz Sibaja

Vocal

Mtra. Mariana Lorena García Estrada

Suplente

Dr. Juan Manuel Malda Barrera

Suplente

Firma

Firma

Firma

Firma

Firma

Centro Universitario

Querétaro, Qro

Septiembre de 2021

Resumen

La diversidad biológica nacional se origina de un conjunto de interacciones complejas entre los ecosistemas y el paisaje mexicano, así como la historia biológica y geológica global y local. Uno de los eventos climáticos más relevantes, es el Último Máximo Glacial (UMG), hace 26.5/ 19 mil años (ka) aproximadamente, en el cual los glaciares y los enormes mantos de hielo alcanzaron sus máximos volúmenes y extensiones en América del Norte. El estudio de la distribución natural y los posibles rangos de distribución de aquellas especies que habitaron en dicho periodo ayudan a entender la adaptabilidad ante los posibles cambios climáticos y ambientales, además, facilita entender la vulnerabilidad de los ecosistemas ante estos cambios.

En este trabajo se determinó la probable paleodistribución de *Mammuthus columbi* y de *Cuvieronius hyodon* durante el último periodo glacial utilizando datos paleoclimáticos en México para dicho periodo. Se recopilaron registros fósiles de *M. columbi* y de *C. hyodon*, así como la cartografía de las principales características ambientales en México. Utilizando datos paleoclimáticos de Worldclim para el UMG junto con los registros de los proboscídeos durante todo el Pleistoceno tardío, se generaron mapas de distribución para *M. columbi* y *C. hyodon*. Se tomaron 19 registros de *M. columbi*, y 11 de *C. hyodon* de “La Mastofauna del cuaternario tardío de México”, estos fueron complementados con 22 registros bibliográficos para *M. columbi* y 48 para *C. hyodon* geográficamente referenciados y no referenciados.

Se registraron un total de 59 localidades fósiles de *C. hyodon*, distribuidas del centro al sur de la entidad, asociadas a regiones de altas a bajas temperaturas y de altas a bajas precipitaciones, ligado a vegetación de matorral tropical espinoso, matorral arbolado y tropical semidesértica. La mayor distribución potencial de *C. hyodon* se extiende del paralelo 30 sobrepasando la frontera centroamericana, en longitud, se concentra entre los meridianos -116 y -86, abarcando regiones de altas y bajas altitudes, cálidas con altas precipitaciones, templadas y frías con poca precipitación. Se obtuvieron 41 registros de *M. columbi* en regiones de grandes a medianas altitudes, con bajas temperaturas y poca precipitación; asociado a vegetación de matorral tropical espinoso y matorral arbolado. La mayor distribución potencial de *M. columbi* va del norte de México cruzando la frontera Centroamericana, en longitud, la distribución potencial se concentra entre los meridianos -116 y -92, abarcando regiones montañosas, frías con poco o nula precipitación.

Se observa un contraste en las distribuciones potenciales de ambas especies, aunque *M. columbi* abarca más en extensión se ve claramente una tendencia por zonas frías con bajas precipitaciones, contrario a *C. hyodon*, que se extiende del centro de la entidad hacia el sur, alcanzando una mayor distribución potencial en ambientes de altas y bajas temperaturas, como altas y bajas precipitaciones. Se consideró a *M. columbi* y a *C. hyodon* representantes de biomas distintos en América del Norte; *C. hyodon* se relaciona con ambientes tropicales de vegetación cerrada, *M. Columbi* se relaciona con ambientes abiertos, semejantes a praderas, aunque los registros de ambas especies reflejan una distribución en ambientes mixtos.

Palabras clave: Último Máximo Glacial, *Mammuthus columbi*, *Cuvieronius hyodon*, distribución potencial.

Abstract

The biological diversity in Mexico originated from complex interactions between the Mexican landscapes and ecosystems and local, global, and geological history. One of the most relevant events is the Last Glacial Maximum (LGM), approximately 26.5/w/o thousand years ago (ka), in which glaciers and the enormous ice sheets reached their maximum volumes and extensions in North America. Thus, studying the natural distribution and the possible ranges of the distributions of those species that lived in that period help understand the adaptability to possible climatic and environmental changes. In addition, it facilitates the understanding of the ecosystems to vulnerability before those changes.

This work determined the probable paleodistribution of the *Mammuthus Columbi* and the *Cuvieronius hyodon* during the last glacial period, using paleoclimatic data in Mexico for it. The *M. columbi* and *C. hyodon* fossil records were compiled and the mapping of the main environmental characteristics in Mexico; with the records of the proboscideans through the late Pleistocene in correlation with paleoclimatic data from WorldClim for the LMG. Also, 19 records were taken of *M. columbi*, and 11 of *C. hyodon*, from "La Mastofauna del Cuaternario tardío de México", (The Mastofauna of Mexico's late quaternary), these were complemented with 22 bibliographic records for *M. columbi* and 48 for *C. hyodon*, geographically referenced and non referenced.

A total of 59 fossil localities of *C. hyodon* were recorded; they are distributed from the center to south of the country. They are associated with high and low-temperature regions, from high to low rainfall, linked to thorny scrub, wooded scrub, and semi-desert tropical scrub.

The most significant potential distribution of *C. hyodon*, extends from the 30th parallel, beyond the Central American border. In length, it is concentrated between the meridians -116 and -86, encompassing regions with high and low altitudes, warm ones with high rainfall, the temperate and cold ones with little precipitation. Forty-one records of *M. columbi* were obtained in regions of high and medium altitudes, with low temperatures and little precipitation, associated with thorny tropical scrub vegetation and wooded scrub. The greatest potential distribution of *M. columbi*, goes from the North of Mexico across the Central American border, in longitude. The potential distribution is concentrated between meridians -116 and -92, encompassing mountainous, cold regions with little or no precipitation.

A contrast is observed in the potential distributions of both species, although *M. columbi* covers more in extension. A tendency is clearly seen for cold areas with low rainfall, contrary to *C. hyodon*, which extends from the center of the entity to the south. Reaching a more significant potential distribution in high and low-temperature environments, such as high and low rainfall. *M. columbi* and *C. hyodon* were considered representatives of different biomes in North America; *C. hyodon* is related to tropical environments with closed vegetation, *M. columbi* is related to open environments, similar to prairies. However, the records of both species reflect a distribution in mixed environments.

Key words: Last Maximum Glacial, *Mammuthus columbi*, *Cuvieronius hyodon*, potential distributions.

Dedicatoria

Esta tesis y mi título se lo quiero dedicar a mi madre, por darle todo siempre por sacarme a mi y a mis hermanos adelante a pesar de las adversidades, ella siempre se mantuvo en pie de lucha; a mi compañera de mi vida, por siempre motivarme y alentarme en todo momento y sobre todo, siempre creer en mi.

Dirección General de Bibliotecas UAQ

Agradecimiento

Quiero agradecer a mi familia, porque siempre estuvieron ahí apoyándome y alentándome en todo momento, a pesar de la distancia siempre creyeron en mí; a mi compañera de vida, por inspirarme y darme esas palabras, consejos, motivaciones y empujones que necesité para seguir adelante siempre en los momentos más oportunos; a mis compañeros de la licenciatura, por adoptarme, apoyarme, acompañarme, enseñarme, aconsejarme y en ocasiones cuidarme, porque con ustedes no me sentí solo en esta etapa de mi vida; a mis profesores y docentes que me soportaron en cada una de sus clases o inclusive en trámites, y que nunca se rindieron conmigo y lograron forjar en mí aquellos valores dignos de un profesionista; por último y no menos importante, a mi director de tesis, por creer en este proyecto y guiarme para que fuera una investigación de calidad, por transmitirme; gracias a la Universidad Autónoma de Querétaro, por transmitirme ese amor por la investigación de calidad.

Dirección General de Bibliotecas UQ

Índice

Introducción	1
OBJETIVO	5
Objetivos específicos	5
HIPÓTESIS	5
ANTECEDENTES	6
1.1. Último Máximo Glaciar	6
1.1.1. El Último Máximo Glaciar En América del Norte.....	7
1.1.2. El Último Máximo Glaciar en México	10
1.1.3. Principales ecosistemas en México en el Último Máximo Glacial.....	12
1.1.4. La diversidad faunística durante el Último Máximo Glacial.....	15
1.2. Los Proboscídeos (Orden Proboscidea).....	19
1.2.1. <i>Mammuthus columbi</i>	20
1.2.1.1. Sistemática Paleontológica	20
1.2.1.2. Sinonimia:	20
1.2.1.3. Características morfológicas.....	21
1.2.1.4. Distribución.....	22
1.2.1.5. Hábitat y dieta de <i>Mammuthus columbi</i>	23
1.2.2. <i>Cuvieronius hyodon</i>	25
1.2.2.1. Sistemática Paleontológica	25
1.2.2.2. Sinonimia	25
1.2.2.3. Características morfológicas.....	26

1.2.2.4. Distribución	27
1.2.2.5. Hábitat y dieta de <i>Cuvieronius hyodon</i>	28
1.3. Modelos de distribución potencial de especies	29
Área de Estudio	31
METODOLOGÍA.....	34
2.1. Recolección y análisis de datos.....	34
2.2. Elaboración de modelo de distribución potencial (Maxent)	39
Abreviaturas.....	43
RESULTADOS.....	45
3.1. Distribución observada y potencial de <i>Cuvieronius hyodon</i>	46
3.2. Distribución real y potencial de <i>Mammuthus columbi</i>	49
DISCUSIÓN.....	54
4.1. Potencial en el uso de Sistemas de Información Geográfica (SIG) para la modelación de distribución potencial de especies extintas	58
CONCLUSIONES.....	61
Referencias	62

Índice de Tablas

<i>Tabla 1. Variables climáticas predictoras de WorldClim para el UMG.</i>	36
<i>Tabla 2. Registro fósil de <i>Cuvieronius hyodon</i> en México. Modificado de Arroyo-Cabrales en la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), 2018.</i>	46
<i>Tabla 3. Registro fósil de <i>Mammuthus columbi</i> en México. Modificado de Arroyo-Cabrales en la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), 2018.</i>	50

Índice de Figuras

<i>Figura 1. Temperatura atmosférica reconstruida a partir de un núcleo de hielo en Groenlandia (UMG, Último Máximo Glacial, GT, Glacial Tardío). Modificado de Dede et al, 2017.</i>	6
<i>Figura 2. Reconstrucciones en el nivel de mar en cuatro sitios diferentes (puntos con barras muestran la incertidumbre de profundidad). Las líneas azul y violeta muestran las predicciones del nivel del mar para Nueva Guinea y Barbados, mientras que la línea gris muestra el nivel del mar eustático. La barra gris vertical indica el UMG. Tomado de Rahmstorf y Feulner, 2013.</i>	7
<i>Figura 3. Extensión del glaciar durante el UMG en América. Las áreas coloreadas representan glaciares de cadenas montañosas. AK= Alaska, BC= Columbia Británica (Manto Cordillerano y cascadas del norte, CS= Cascadas Central/ Sur, SN= Sierra Nevada, NRM= Norte de Montañas Rocosas, SRM= Sur de Montañas Rocosas, MX= México, CA= Centro América, NA= Norte de los Andes, PB= Perú/ Bolivia, NCA= Andes Centro-Norte, ACA= Andes Centrales Áridos, PA= Patagonia, TdF= Tierra de Fuego. Modificado de Palacios et al., 2020.</i>	8
<i>Figura 4. Último Máximo Glacial. Extensión y altura de los mantos de hielo Lauréntido y Fenoescandiano, y banquisa marina durante el verano (en blanco). Plataformas costeras emergidas (gris oscuro). Modificado de Uriarte, 2000.</i>	9
<i>Figura 5. Mapa de precipitación total anual para el UMG en México (izquierda), y temperatura media anual (derecha). Elaboración propia con información de Worldclim, 2019.</i>	11
<i>Figura 6. Composición Taxonómica de México en el Cuaternario, fauna de mamíferos fósiles terrestres (Tomado de Ferrusquía-Villafranca et al., 2010).</i>	16
<i>Figura 7. Principales localidades de mamíferos terrestres durante el Pleistoceno en México ubicados en una plantilla de provincias bióticas. Esta plantilla puede servir como esquema de provincias biogeográficas durante el Pleistoceno en México (Tomado de Ferrusquía-Villafranca et al., 2010).</i>	18
<i>Figura 8. Posibles rutas de dispersión de mamíferos de ambientes tropicales durante el Pleistoceno, establecidas en una plantilla de provincias morfotectónicas (Tomado de Ferrusquía-Villafranca et al., 2010).</i>	18

<i>Figura 9. Medidas de longitud y altura en Mammuthus columbi. Tomada de Sergio de la Rosa, 2020.....</i>	<i>22</i>
<i>Figura 10. Distribución de Mammuthus columbi en México. Elaborado con la base de datos publicada por Arroyo-Cabrales (2018).</i>	<i>25</i>
<i>Figura 11. Altura de Cuvieronius hyodon. Tomada de Sergio de la Rosa, 2020.....</i>	<i>26</i>
<i>Figura 12. Mapa de registro fósil de Cuvieronius hyodon en México. Elaborado con el registro palinológico de CONABIO, 2018.....</i>	<i>29</i>
<i>Figura 13. Mapa de México con límites estatales e internacionales. Elaborado con el Conjunto de Datos Vectoriales de INEGI, 2010.</i>	<i>31</i>
<i>Figura 14. Mapa de temperatura media del rango diurno o media mensual. Elaborado con Variables climáticas predictoras de WorldClim para el UMG publicadas en 2005.....</i>	<i>37</i>
<i>Figura 15. Mapa de rango de temperatura anual (°C). Elaborado con Variables climáticas predictoras de WorldClim para el UMG publicadas en 2005.....</i>	<i>37</i>
<i>Figura 16. Mapa de Isotermalidad. Elaborado con Variables climáticas predictoras de WorldClim para el UMG publicadas en 2005.....</i>	<i>38</i>
<i>Figura 17. Mapa de estacionalidad de la temperatura (°C) para el último periodo glacial en México. Elaborado con Variables climáticas predictoras de WorldClim para el UMG publicadas en 2005. ..</i>	<i>38</i>
<i>Figura 18. AUC en la que se observa la confiabilidad del modelo resultante para C. hyodon (2019).</i>	<i>42</i>
<i>Figura 19. AUC en la que se observa la confiabilidad del modelo resultante para M. columbi (2019).</i>	<i>42</i>
<i>Figura 20. Tabla de porcentaje de contribución al modelo resultante para C. hyodon (izquierda) y para M. columbi (derecha) (2019).....</i>	<i>45</i>
<i>Figura 21. Precipitación total anual en México durante el UMG y distribución observada (registro fósil) de C. hyodon. Elaborado con información climática de wordclim (2005) y la base de datos de registros fósiles que se construyó para el presente trabajo (2019).</i>	<i>48</i>
<i>Figura 22. Temperatura media anual en México durante el UMG y distribución observada (registro fósil) de C. hyodon. Elaborado con información climática de wordclim (2005) y la base de datos de registros fósiles que se construyó para el presente trabajo (2019).</i>	<i>48</i>
<i>Figura 23. Mapa de distribución potencial de Cuvieronius hyodon en México durante el Último Máximo Glacial. Elaboración propia, 2019.</i>	<i>49</i>
<i>Figura 24. Precipitación total anual en México durante el UMG y distribución observada (registro fósil) de M. columbi. Elaborado con base en datos paleoclimáticos de wordclim, 2005.</i>	<i>51</i>
<i>Figura 25. Temperatura media anual en México durante el UMG y distribución observada (registro fósil) de M. columbi. Elaborado con base en datos paleoclimáticos de wordclim, 2005.</i>	<i>52</i>

<i>Figura 26. Mapa de distribución potencial de Mammuthus columbi en México durante el Último Máximo Glacial. Elaboración propia, 2019.</i>	53
<i>Figura 27. Modelo de distribución potencial de Mammuthus columbi y las rutas de dispersión que utilizó durante el Último Máximo Glacial en México. Modificado de Ferrusquía-Villafranca et al., 2010.</i>	55
<i>Figura 28. Modelo de distribución potencial de Cuvieronius hyodon y las rutas de dispersión que utilizó durante el Último Máximo Glacial en México. Modificado de Ferrusquía-Villafranca et al., 2010.</i>	56
<i>Figura 29. Principales localidades de mamíferos terrestres del Blancano tardío e Irvingtoniano en México, ubicadas en una plantilla de provincias morfotectónicas. Tomado de Ferrusquía-Villafranca et al., 2010.</i>	57

Dirección General de Bibliotecas UAQ

Introducción

La diversidad biológica de México cuenta con una gran importancia a nivel mundial, representa casi el 70% de especies en el mundo, lo cual lo posiciona como un país “megadiverso”, ocupa el tercer lugar a nivel mundial en diversidad de mamíferos, el décimo primero en aves, el segundo en reptiles y el quinto en anfibios (Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008). Esta diversidad se originó a partir de complejas interacciones entre ecosistemas y el paisaje mexicano, así como la historia biológica y geológica de América.

Estudiar la distribución natural de las especies y sus posibles rangos de distribución ayudan a entender su adaptabilidad ante posibles cambios ambientales, incluso, conocer el comportamiento migratorio de la fauna podría ayudarnos a entender la vulnerabilidad de los ecosistemas ante cambios climáticos precipitados.

Para el caso de especies extintas, el conocimiento de su rol ecológico, su distribución y su migración, ayuda a comprender de mejor manera los procesos ecológicos ancestrales que derivaron en el México megadiverso de la actualidad. Uno de los eventos más importantes relacionados con las variaciones en el clima y la diversificación de especies es el Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA) (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2008).

En la actualidad, la posición latitudinal de México, así como la transición entre las zonas biogeográficas Neártica y Neotropical, la franja cálida asociada al trópico de Cáncer, los relieves, y conjunto de sistemas montañosos, que comenzaron a formarse a finales del Cretácico hace 80 millones de años (Ma), durante el Paleógeno (65 a 23.5 Ma) y Neógeno (23.5 a 1.7 Ma), generan microclimas, (Chaverri-Polini, 1998; Arroyo-Cabrales *et al.*, 2008).

En conjunto estos factores determinaron la evolución de la flora y fauna mexicana y su distribución a lo largo de nuestro territorio.

Otros factores que han afectado la distribución de especies actuales y extintas es el clima, este ha variado en periodos de tiempo cortos (miles de años) y largos (millones de años); por factores internos, como los geográficos (latitud, distribución tierra-mar, orografía, corrientes oceánicas) y meteorológicos (localización de los principales centros de bajas y altas presiones, vientos dominantes, etc.); y, por factores externos o astronómicos (distancia entre el Sol y la Tierra, inclinación del eje de rotación de la Tierra, actividad solar, etc.) (Rodríguez *et al.*, 2004; Silva *et al.*, 2017).

Uno de los eventos más relevantes asociados al clima es el Ultimo Máximo Glacial, el cual, a pesar del enfriamiento generalizado del planeta, hubo variaciones según las latitudes. El momento más frío de esta glaciación ocurrió hace 26.5/ 19, en los que los glaciares y los enormes mantos de hielo alcanzaron sus máximos volúmenes y extensiones, este periodo estuvo marcado por un aumento en la aridez. En algunas regiones del centro de México, la línea de equilibrio de los glaciares (ALE) descendió a causa de la disminución de las temperaturas, esto propició que el límite de vegetación montana descendiera algunos metros sobre el nivel del mar, lo cual benefició a la diversificación de los ecosistemas (Uriarte, 2000; Caballero *et al.*, 2010; Jordá, 2014).

Especies como *Mammuthus columbi* y *Cuvieronius hyodon* pudieron ser muy sensibles a los ecosistemas que predominaron de manera diferencial en nuestro territorio durante el Pleistoceno tardío y a sus cambios, igual que otras grandes especies, por ejemplo, el bisonte en América del Norte o el elefante en África, son especies indicadoras de ecosistemas muy específicos (Pérez-Crespo *et al.*, 2012).

El mamut de las praderas (*M. columbi*) junto con *C. hyodon*, son especies pertenecientes al orden de los proboscídeos, tuvieron una distribución bastante amplia en América del Norte llegando a distribuirse por América del Sur, como el caso del *C. hyodon*. Estas especies fueron dos representantes importantes de biomas distintos, ya que el *M. columbi*

está relacionado con ambientes de vegetación abierta, parecidos a las praderas de América del Norte; mientras que a *C. hyodon* se le relaciona más con ambientes de vegetación cerrada, aunque su distribución refleja una distribución en ambientes mixtos (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010; Jiménez-Hidalgo y Pérez-Cruz, 2014; Pérez-Crespo, 2015). Es posibles que los hábitats en donde se distribuían se sobrelaparan, las tendencias de mantenerse preferencialmente en un ecosistema se mantienen, esto ha sido inferido en parte por los hábitos alimenticios de estos organismos mediante distintas técnicas.

Para el caso del *M. colombi* se han realizado estudios con coprolitos y análisis isotópicos en el esmalte de sus molares; con los que se ha logrado determinar que su alimentación no sólo se basaba en gramíneas, sino también podían consumir hojas de árboles e incluso cactus. No obstante, aunque su alimentación fuera mixta con plantas de tipo C3 y C4, se notaba una tendencia preferencial por las plantas de tipo C4, lo cual limitaba su distribución hacía ecosistemas más abiertos (tipo sabana o pradera). A diferencia de la mayoría de gonfotéridos que tenían una preferencia por ambos tipos de plantas, esto ampliaba su distribución (Pérez-Crespo, 2012).

Por ello, se piensa que ambas especies podrían ser indicadoras de ecosistemas distintos, ya que *M. colombi* podría estar relacionado positivamente con ambientes abiertos dominados principalmente por gramíneas, mientras que el *C. hyodon* se podría relacionar más con ambientes abiertos de vegetación arbórea/ arbustiva. Considerando que la distribución de estos ecosistemas se limita a condiciones ambientales y topográficas particulares, podría ayudar a determinar corredores biológicos migratorios que existieron en dicho periodo mediante técnicas de distribución espacial como podrían ser los modelos de distribución potencial.

Los modelos de distribución potencial consisten en la identificación de áreas con altas probabilidades de tener presencia de organismos en condiciones similares a las de la

distribución real (edafológicas, climáticas, topográficas, etc.), la cual se obtiene mediante observaciones y muestreos. Con especies actuales, conocer la distribución potencial ayuda en la identificación de zonas prioritarias para una adecuada planificación de conservación (Mercado *et al.*, 2010; Gamez, 2011). Maxent, por ejemplo, es una herramienta basada en un principio de máxima entropía (cercano a la realidad). Se calcula la probabilidad de ocurrencia a través de la construcción de puntos de pseudo ausencia y presencia, que derivan de características ambientales en los puntos de registro (Phillips *et al.*, 2009).

Mediante el uso de técnicas de distribución potencial se puede establecer un modelo que muestre los rangos ecológicos de dispersión de *M. columbi* y *C. hyodon* en México durante el UMG. Por ello, en este trabajo se determinará la paleodistribución de *M. columbi* y de *C. hyodon* durante el UMG utilizando el software Maxent basado en el principio de máxima entropía, usamos variables climatológicas relacionadas con la distribución de ambas especies, como lo son el registro fósil, las características respecto a las variables climáticas. La cartografía obtenida será una aportación importante para estudios futuros relacionados con la paleobiogeografía.

OBJETIVO

Determinar la paleodistribución potencial de *Mammuthus columbi* y *Cuvieronius hyodon* con registros fósiles de ambas especies durante el Pleistoceno tardío y variables climáticas del UMG en México.

Objetivos específicos

1. Actualizar la información cartográfica disponible de los registros fósiles que se tienen de *Mammuthus columbi* y *Cuvieronius hyodon* en México durante el Pleistoceno tardío.
2. Realizar un análisis espacio temporal sobre los cambios y la importancia del UMG en México.
3. Generar un modelo de distribución potencial para *M. columbi* y *C. hyodon* durante el UMG con variables paleoclimáticas en México.

HIPÓTESIS

Debido a los cambios generados por el descenso de las temperaturas durante el Último Máximo Glacial (UMG), el aumento de la aridez en gran parte del territorio mexicano y el descenso de la línea de equilibrio de los glaciares (ALE), principalmente en el Eje Volcánico Transmexicano (EVTM), se esperaría que en los modelos de distribución potencial se viera una mayor distribución y dispersión de *M. columbi*, reduciendo drásticamente la distribución de *C. hyodon* a regiones más al sur del país, asociándolo con ambientes más tropicales.

ANTECEDENTES

1.1. Último Máximo Glaciar

El Último Máximo Glaciar (UMG) se define como el periodo de tiempo en el que los glaciares y capas de hielo continentales alcanzaron su masa máxima total, fechado hace 26.5/ 19 ka (Clark *et al.*, 2009; Rahmstorf y Feulner, 2013). El UMG se relaciona con la disminución de la insolación de verano en el hemisferio norte, siguiendo las periodicidades de Milankovitch; la migración hacia el sur del límite del bosque boreal/ tundra, en consecuencia del enfriamiento del planeta, favoreció las condiciones para el crecimiento de las capas de hielo continentales con una mayor profundidad. Además, se registra en este periodo la erupción del volcán Toba, que produjo entre 10^{15} y 10^{16} gramos de cenizas finas y gases de azufre suspendidos a 32 ± 5 km de altura, así como nubes de aerosol estratosférico, acelerando el enfriamiento global ya en curso y disminuyendo la temperatura de 3° a 5° C en la superficie del hemisferio norte (Fig. 1) (Rampino y Self, 1993; Noblet *et al.*, 1996; Rahmstorf y Feulner, 2013).

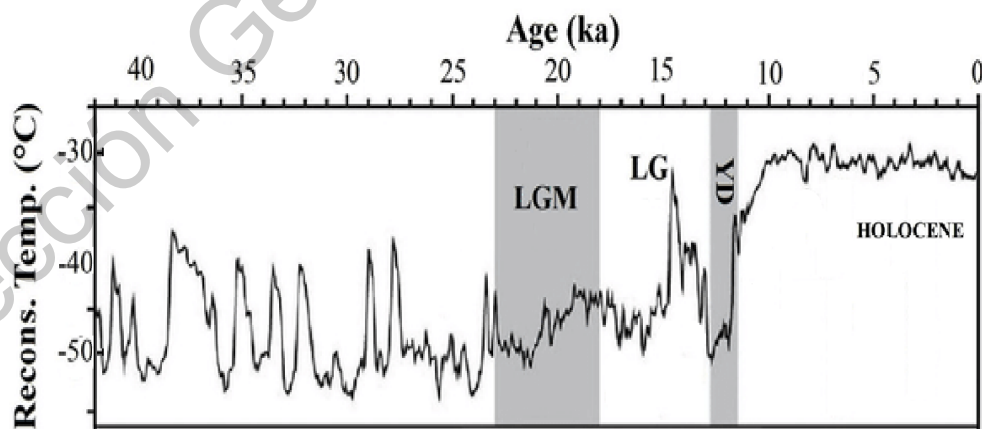


Figura 1. Temperatura atmosférica reconstruida a partir de un núcleo de hielo en Groenlandia (UMG, Último Máximo Glaciar, GT, Glacial Tardío). Modificado de Dede *et al.*, 2017.

Las condiciones climáticas propiciaron un descenso en el nivel del mar de hasta 120/ 135 metros por debajo del nivel actual (Fig. 2); esto permitió la emergencia de tierras continentales, por ejemplo, el “Puente” de Beringia”, que quedó al descubierto por el descenso de los niveles del mar. (Bigelow, 2013; Rahmstorf y Feulner, 2013; Mena, 2018; Batchelor, *et al.*, 2019).

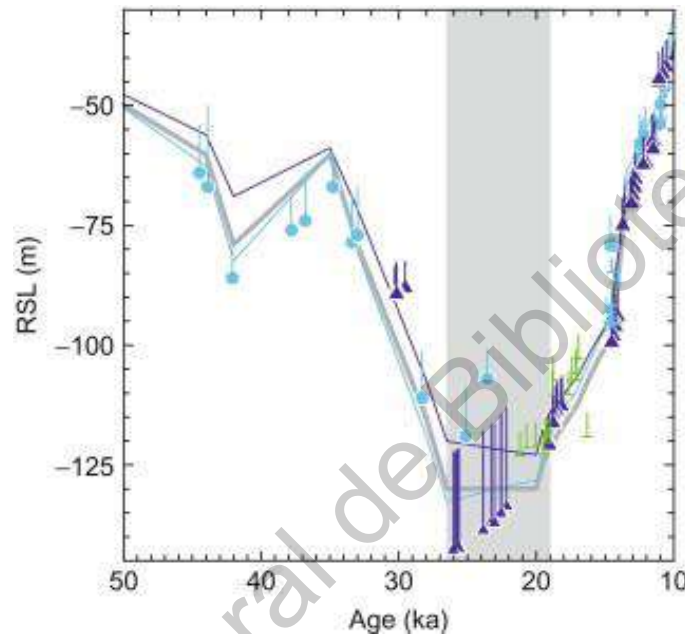


Figura 2. Reconstrucciones en el nivel de mar en cuatro sitios diferentes (puntos con barras muestran la incertidumbre de profundidad). Las líneas azul y violeta muestran las predicciones del nivel del mar para Nueva Guinea y Barbados, mientras que la línea gris muestra el nivel del mar eustático. La barra gris vertical indica el UMG. Tomado de Rahmstorf y Feulner, 2013.

1.1.1. El Último Máximo Glacial En América del Norte

El manto Laurentide se formó en el este del Ártico canadiense hace 116/ 110 ka, derivado de diversos periodos de expansión y contracción su crecimiento no fue lineal, hasta cierto punto, el movimiento de manto Laurentide fue moldeado por el paisaje, en las tierras altas se formaban domos y a su vez desviaban el glaciar en “lóbulos” que avanzaron a zonas bajas. Su extensión abarcó los estados de Michigan, Dakota del Sur, Minnesota, Wisconsin (Fig. 3), con una acumulación máxima de aproximadamente 3,000 metros sobre el actual

nivel del mar (Fig. 4) (Clayton y Moran, 1982; Lusardi y Dengler, 2017; Mickelson y Attig, 2017; Stokes, 2017).

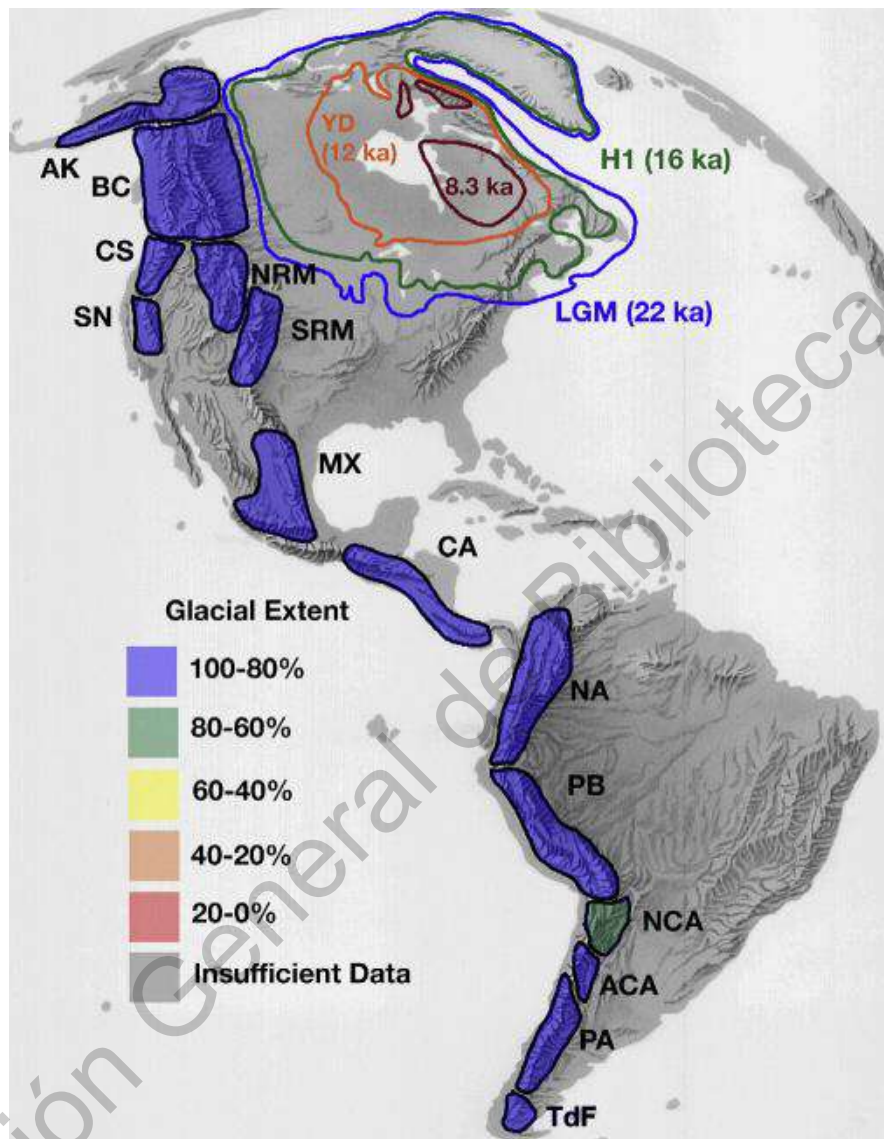


Figura 3. Extensión del glaciar durante el UMG en América. Las áreas coloreadas representan glaciares de cadenas montañosas. AK= Alaska, BC= Columbia Británica (Manto Cordillerano y cascadas del norte, CS= Cascadas Central/ Sur, SN= Sierra Nevada, NRM= Norte de Montañas Rocosas, SRM= Sur de Montañas Rocosas, MX= México, CA= Centro América, NA= Norte de los Andes, PB= Perú/ Bolivia, NCA= Andes Centro-Norte, ACA= Andes Centrales Áridos, PA= Patagonia, TdF= Tierra de Fuego. Modificado de Palacios et al., 2020.

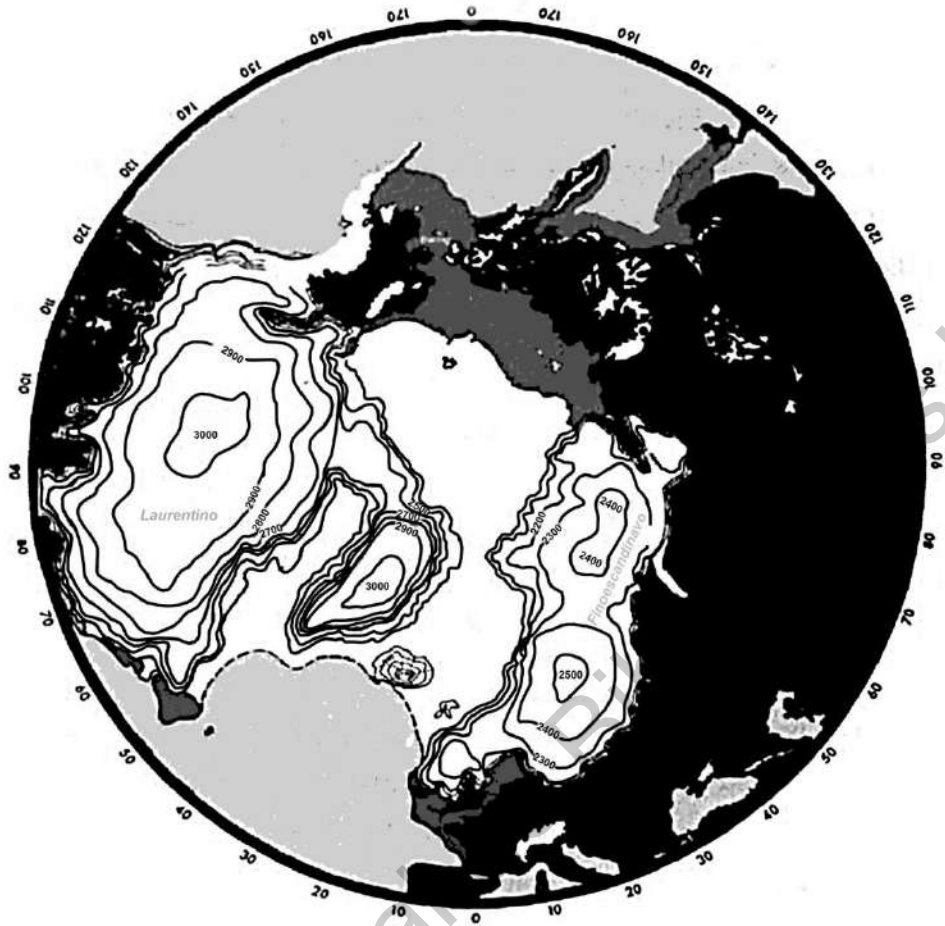


Figura 4. Último Máximo Glacial. Extensión y altura de los mantos de hielo Lauréntido y Fenoescandiano, y banquisa marina durante el verano (en blanco). Plataformas costeras emergidas (gris oscuro). Modificado de Uriarte, 2000.

Se han realizado modelos climáticos que indican un aumento en la aridez en América del Norte, en los márgenes de los bloques de hielo; así como una reducción de la cubierta forestal; sitios que se encuentran cercanos a las costas habrían tenido un clima mucho más continental durante el UMG; la existencia de humedales se redujo, principalmente en las latitudes altas, aunque esta reducción se pudo haber compensado con el establecimiento de humedales en plataformas tropicales expuestas (Brovkin, 2013; Rahmstorf y Feulner, 2013).

1.1.2. El Último Máximo Glacial en México

Durante el verano del UMG, el sistema de vientos Alisios, encargados del aporte fluvial en se desplazó al sur, esto generó una reducción en las precipitaciones, principalmente en la zona central de la entidad, afectando así los niveles lacustres del centro de México, propiciando una reducción en la evaporación asociada a la disminución de temperatura y el desarrollo del casquete desplazó los vientos del oeste al sur. Se tiene la hipótesis de que hubo un incremento en las lluvias de invierno, principalmente en el centro y norte de México, como se muestra en la Fig. 5 (Lozano, 2007; Arroyo-Cabrales *et al.*, 2008).

En algunas regiones del oeste central de México, la cuenca de Zacapu, por ejemplo, el aumento de la cobertura de hielo en América del Norte derivado de las bajas temperaturas y las precipitaciones invernales, generaron un aumento de los vientos alisios del norte y del oeste, esto evitó una gran sequía en la zona (Correa-Metrio *et al.*, 2012).

En la zona norte de la entidad, aumentaron las precipitaciones debido al desplazamiento de los vientos del oeste hacia el sur que incrementaron la humedad efectiva en la región. En zonas planas y de poco o nulo drenaje se cubrieron de agua lo que formo lagos, acompañados de vegetación propia de ambientes templados húmedos (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2008). En Baja California Sur el proceso de desertificación aumentó, en la zona central de Chihuahua se tuvieron condiciones templadas con poca precipitación, por el contrario, en Santiagoullo, Durango, las condiciones y ambientes húmedos se mantuvieron, la temperatura superficial del Golfo de California varió entre 4 y 5°C; en el Golfo de México la temperatura del mar disminuyó entre 3 a 4°C y para el Golfo de Tehuantepec se registran aguas cálidas (Lozano *et al.*, 2015).

En el centro de México el descenso de las temperaturas y el avance de los glaciares durante el UMG afectaron los procesos de precipitación y los niveles lacustres. Se estima que en

su punto máximo hubo un enfriamiento de entre 6° y 8°C y un descenso estimado en la altitud de la línea de equilibrio de los glaciares (ALE) de 1,000 m (Caballero, *et al.*, 2010).

En la región noroeste de México, en los depósitos de Térapa, Sonora, durante el Pleistoceno tardío, se ha descrito un mosaico de hábitats, entre los que se encuentran bosque tropical seco y pastizales, así como un paleoclima equitativo con temperaturas más frías en verano y más suaves en invierno que en la actualidad, las precipitaciones en invierno eran mayores y las lluvias monzónicas en verano eran menores a las actuales (Nunez *et al.*, 2010).



Figura 5. Mapa de precipitación total anual para el UMG en México (izquierda), y temperatura media anual (derecha). Elaboración propia con información de Worldclim, 2019.

En la época posglacial u Holoceno, el calentamiento global y desintegración del casquete Laurentino provocaron cambios en la circulación oceánica, así como la distribución y extensión de flora y fauna (Lozano, 2007).

Los bosques tropicales y templados se vieron beneficiados por el calentamiento global y por la reducción de los glaciares de montaña, provocando que se desplazaran altitudinalmente, así mismo la reducción del casquete Laurentino permitió que la vegetación de bosques templados migrase más norte; en el Eje Volcánico Transmexicano (EVTM),

disminuyeron los bosques de juníperos, los cuales indican la existencia de ambientes secos y aumentaron los bosques de encino (Lozano, 2007).

En el lago de Cuitzeo, se tienen registros de los cambios en las estructuras de la vegetación desde finales del último periodo interglaciar, en donde se observa una transición de ambientes húmedos con vegetación arbórea y matorrales en zonas más abiertas. Las condiciones frías que se empezaron a dar con la entrada del UMG fueron reduciendo las poblaciones de vegetación arbórea y dieron ventaja a la vegetación de tipo xerófila. El UMG estuvo acompañado de fluctuaciones en la humedad, que afectaron la profundidad y la vegetación de alrededor y cercana al lago y a finales de dicho periodo las condiciones de humedad establecieron una vegetación como la actual (Israde *et al.*, 2010).

1.1.3. Principales ecosistemas en México en el Último Máximo Glacial

Para estudiar el UMG en México se han realizado estudios principalmente paleolimnológicos, palinológicos y de paleo-vegetación en diversos cuerpos lacustres, principalmente en el centro de México, esto con el fin de determinar los cambios de vegetación asociados a las fluctuaciones climáticas, principalmente de humedad, temperatura y precipitación (Caballero *et al.*, 2010; Nunez *et al.*, 2010; Pérez-Crespo *et al.*, 2012b; Lozano, 2007; Lozano *et al.*, 2015; Cruz *et al.*, 2016; Díaz-Sibaja *et al.*, 2018).

En las actuales regiones desérticas del sur de Estados Unidos y el noreste de México se distribuyeron comunidades de vegetación templada; en la cuenca de Purísima-Iray-Magdalena, en Baja California Sur se incrementó la desertificación durante los estadios fríos, en Saltillo (Durango) prevalecía un ambiente húmedo, en la zona noreste del país en donde hoy se encuentran el desierto Chihuahuense y Sonorense se ha determinado la presencia de bosques de *Juniperus* y pinos piñoneros, así como grandes extensiones lacustres y zonas de inundación (Caballero *et al.*, 2010; Lozano, 2007; Lozano *et al.*, 2015).

En los conjuntos polínicos del centro de México, principalmente en el EVTM, se han interpretado importantes extensiones de *Pinus* que se reducen en cuencas de menor altitud como en Chalco y Texcoco en donde se encuentran registros abundantes de *Mimosa aff. biuncifera* y *Cupressus juniperus*, los cuales están asociados principalmente a ambientes secos. Dentro de estos conjuntos polínicos del UMG se han hallado grandes concentraciones de pastos, por ejemplo, en la cuenca del río Lerma (la de mayor altitud a 2,600 msnm), se tiene registrada una dominancia del 60% de pastos, la cual se ha interpretado con la presencia de bosques abiertos y muy densos de zacatonales; en menor concentración se tiene el registro de *Picea*, principalmente en la zona sur del centro de México, la cual se asocia a climas fríos, ya que en la actualidad esta conífera se distribuye en bosques fríos y templados del norte del país, en altitudes entre los 2,000 a 3,700 msnm. Estas variaciones en la vegetación pudieron permitir que zonas con mayor humedad como cañadas, pudieran albergar taxones como *Podocarpus* y *Abies*, entre otros elementos mesófilos. Para Teotihuacán los paleosuelos indican la presencia de ambientes húmedos y fríos antes y durante el UMG (Caballero *et al.*, 2010).

Con base en algunos datos palinológicos se han podido dar diversas interpretaciones de los ambientes lacustres durante el UMG, para el lago de Texcoco durante el Glacial Temprano el ambiente lacustre dominante era somero y salobre; en la zona central del Lago de Chalco, se detectaron tendencias de reducción lacustre con condiciones someras y salubres que cambian drásticamente de salobres a condiciones de agua dulce a los 26,500 cal AP, esto sugiere un aumento en el aporte del recurso hídrico al lago. Los registros palinológicos para la zona norte de la cuenca de México (Tecocomulco y Texcoco) arrojan evidencias de una reducción de la humedad sin la presencia de ambientes lacustres, aunque en Texcoco, en la zona de Tepexpan, se infiere la presencia de un lago somero salobre; en la cuenca alta del río Lerma se registra una variación entre una disminución y

aumento del nivel lacustre durante el UMG; en Pátzcuaro, se registra la presencia de un lago profundo y frío, que se congelaba durante el invierno (Caballero *et al.*, 2010).

Además de las variaciones en la temperatura y la humedad y las repercusiones que hubo en los niveles lacustres en México durante el UMG, se ha logrado definir la altitud de la línea arbórea a nivel global de acuerdo con la isoterma del suelo, la cual corresponde a 6.7° C. Por ejemplo, en el Holoceno temprano para el volcán Iztaccíhuatl se establece un límite arbóreo entre 500 y 700 metros debajo del límite actual a unos 4020 msnm, esto podría ayudar a definir el desplazamiento de vegetación en periodos previos (Caballero *et al.*, 2010).

Las reconstrucciones paleoecológicas para el UMG se han basado principalmente en las aportaciones palinológicas, así como en las interpretaciones que han traído los registros fósiles de fauna, por ejemplo, los mamíferos en su distribución y alimentación o los reptiles y anfibios, sensibles a ciertos ambientes son propuestos como indicadores ambientales. En el desierto chihuahuense se han encontrado restos de al menos 60 taxones, entre ellos anfibios, tortugas, cocodrilos, serpientes, aves y mamíferos que habitaron la región hace 43-40 ka, esto ha permitido reconocer la presencia de bosques tropicales secos con presencia de pastos (Nunez *et al.*, 2010).

En San Luis Potosí, en la Laguna de las Cruces, se han encontrado restos de *Camelops hesternus*, *Equus* sp. y *Mammuthus columbi* que coexistieron durante el Pleistoceno Tardío, la descripción de sus hábitos alimenticios y hábitats se han logrado determinar por la presencia de molares hipsodontos en dichas especies, considerando así la presencia de vegetación de tipo pastizal con arbolado escaso en la zona, parecido a las actuales sabanas africanas (Pérez-Crespo *et al.*, 2012b).

En la zona norte de Michoacán, en las localidades de La Piedad - Santa Ana y Cinta – Portalitos, a través del registro de *B. antiquus*, se sugieren paleoambientes de praderas abiertas con parches de vegetación de bosque y matorral en la localidad norte, para la localidad sur, se sugieren paleoambientes de llanura fluvial aluvial con vegetación de corta duración. Para ambas localidades, los pastos no fueron dominantes (Díaz-Sibaja, *et al.*, 2018b)

Para algunas regiones de Oaxaca se han hallado distintos tipos de registros, por ejemplo, para la zona de San Dionisio Ocoatepec, y en algunas regiones planas se ha identificado restos fósiles que incluyen *Mammuthus columbi*, *Equus cf. E. conversidens* y *Bison sp.*, con los cuales se ha logrado inferir una vegetación abierta de pastizales durante el Pleistoceno tardío, esto último a través de análisis de mesodesgaste y microdesgaste en restos dentales (Díaz-Sibaja *et al.*, 2018).

Para la Península de Yucatán, se realizó una interpretación paleoecológica a través de registro fósil de anfibios y reptiles que consisten en un anuro, tres saurios, cinco serpientes y una tortuga en el lago de Petén Itza, lo cual determinó la existencia de tres tipos de vegetación, bosques tropicales caducifolios, bosques estacionales y bosques de matorrales durante el Pleistoceno tardío (Cruz *et al.*, 2016).

1.1.4. La diversidad faunística durante el Último Máximo Glacial.

La diversidad faunística que habitó y desapareció de la tierra durante el Pleistoceno tardío, dejó sólo algunas evidencias de su existencia, restos fósiles de diferentes tipos (huellas, excretas, huesos, etc.). Con dichos restos fósiles se han podido determinar las posibles dietas y lugares en los que los animales habitaron; los cambios de alimentación que sufrieron los individuos a lo largo de su crecimiento, esto por medio de análisis isotópicos en esmaltes de molares y dientes de mamíferos; incluso se ha inferido que individuos de la misma especie que habitaron en diferentes regiones cambiaron sus hábitos

alimenticios, así como migraciones por cambios estacionales (Feranec, 2004; Hoppe *et al.*, 2004; Julien *et al.*, 2012; Pérez-Crespo *et al.*, 2012; Díaz-Sibaja, *et al.*, 2018b).

Los cambios climáticos durante el UMG afectaron la distribución de la fauna e incluso extinciones, se reflejan patrones complejos biogeográficos entre especies tropicales y templadas en donde se observan asociaciones de estos grupos fuera de sus respectivas latitudes. Para México el registro fósil de mamíferos incluye 13 órdenes, 44 familias, 146 géneros y 278 especies distribuidos de la siguiente forma: 1. Didelphimorphia (1 familia, 4 géneros, y 7 especies). 2. Xenarthra (6 familias, 11 géneros, y 15 especies.). 3. Insectívoras (1 familia, 3 géneros, y 7 especies.). 4. Chiroptera (7 familias, 35 géneros, y 50 especies.). 5. Primates (1 familia, 2 géneros, y 3 especies). 6. Carnívora (6 familias, 23 géneros, y 38 especies). 7. Rodentia (9 familias, 37 géneros, y 97 especies.). 8. Lagomorpha (1 familia, 5 géneros, y 13 especies). 9. Perissodactyla (2 familias, 2 géneros, y 7 especies.). 10. Artiodactyla (5 familias, 18 géneros, y 35 especies). 11. Proboscidea (3 familias, 4 géneros, y 5 especies). 12. Notoungulata (1 familia, 1 género, y 1 especie). 13. Litopterna (1 familia, 1 género, y 1 especie). (Figura 6) (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010).

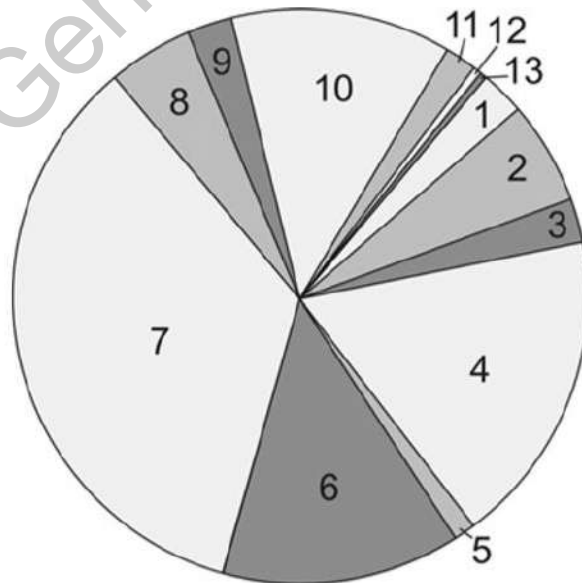


Figura 6. Composición Taxonómica de México en el Cuaternario, fauna de mamíferos fósiles terrestres (Tomado de Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010).

Con la combinación de datos geológicos recientes y registros fósiles se ha logrado delimitar localidades principales de mamíferos terrestres en el territorio mexicano durante el Pleistoceno, como se muestra en la Figura 7, así como la proyección de 14 corredores de migración y dispersión de mamíferos durante el Pleistoceno, como se observan en la figura 8, sobrepuestos en una capa de provincias morfotectónicas (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010).

De acuerdo con Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2010) dichos corredores se logran clasificar en tres tipos:

- a.) los corredores de tierras altas templadas: D, Corredor de las Montañas Rocosas; D1, Corredor de las Montañas Rocosas del Sur-Sierra Madre Occidental; D2, Rama Sudeste de las Montañas Rocosas-Sierra Madre Oriental; E, Cascadian / Nevadan-Corredor Occidental de Baja California; F, Corredor del Eje Volcánico Trans-Mexicano, G, Corredor Sureste de México; H, Corredor Sur de la Sierra Madre del Sur.
- b.) corredores de tierras bajas templadas: I, Gran Corredor Sonoran, J, Corredor de Grandes Llanuras Occidentales Chihuahua / Central Planteau.
- c.) corredores tropicales: A, Corredor de la Costa del Golfo del Llano; B, Corredor del Pacífico y sus variantes Sonora (B1) y California (B2); C, Corredor de Depresión de Balsas y rutas menores del norte asociadas.

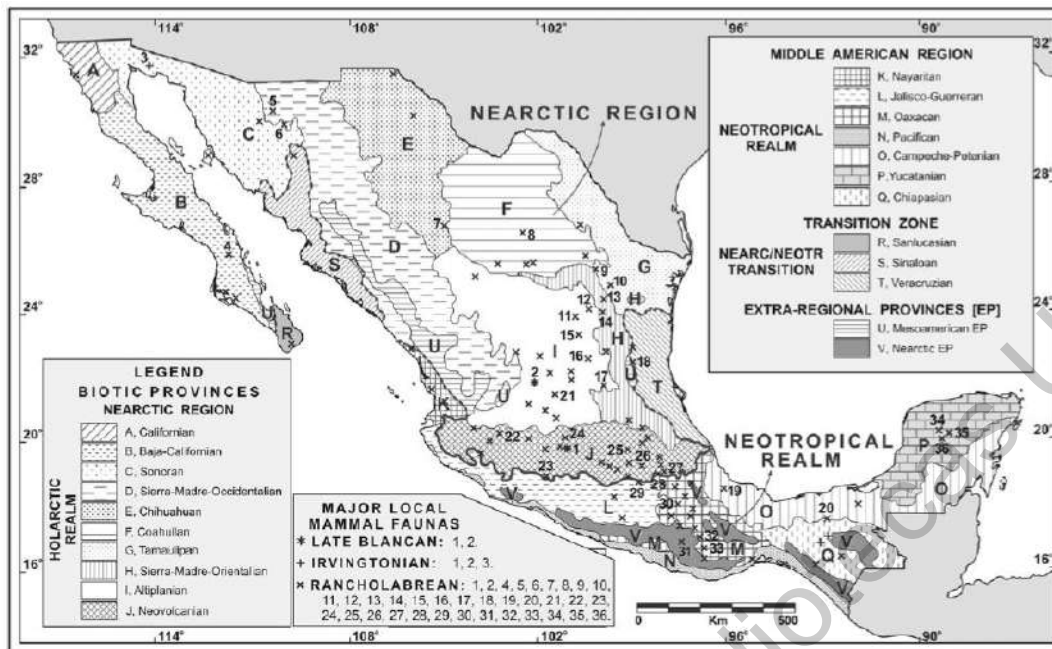


Figura 7. Principales localidades de mamíferos terrestres durante el Pleistoceno en México ubicados en una plantilla de provincias bióticas. Esta plantilla puede servir como esquema de provincias biogeográficas durante el Pleistoceno en México (Tomado de Ferrusquía-Villafranca et al., 2010).

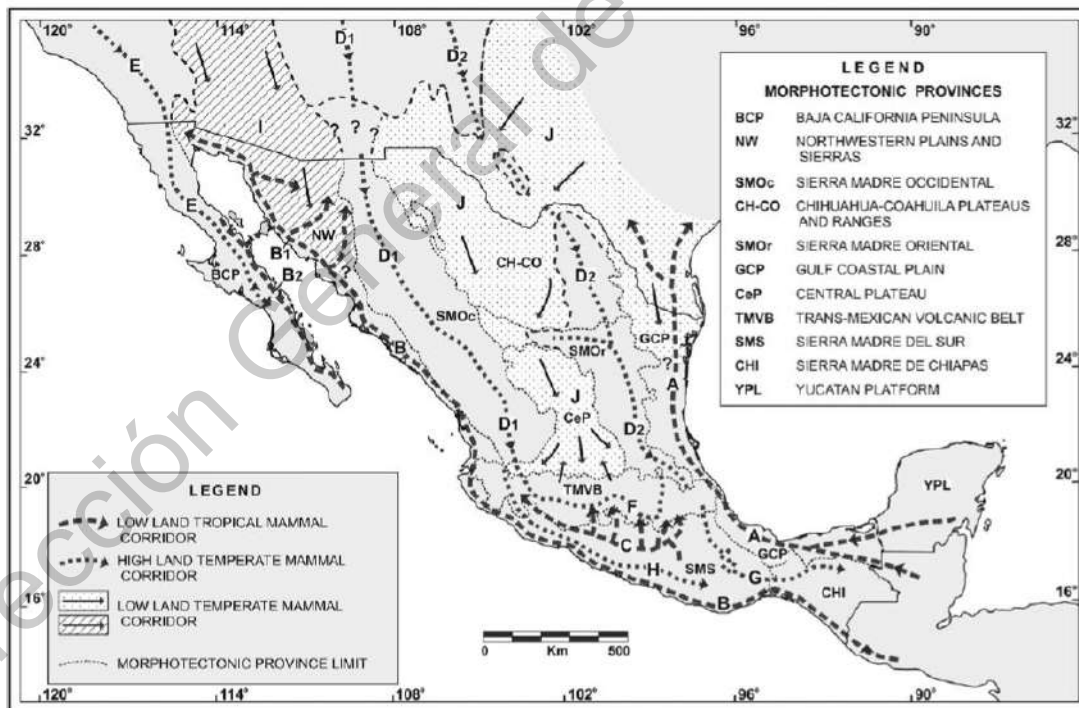


Figura 8. Posibles rutas de dispersión de mamíferos de ambientes tropicales durante el Pleistoceno, establecidas en una plantilla de provincias morfotectónicas (Tomado de Ferrusquía-Villafranca et al., 2010).

1.2. Los Proboscídeos (Orden Proboscidea)

El orden de los proboscídeos, del griego *proboskis* (trompa), mamíferos Paenungulata de gran tamaño que cuentan con una trompa prensil con orificios nasales al final de esta. La fórmula dental varía, aunque en la mayoría de los casos existen un par de incisivos superiores muy desarrollados constituyendo defensas (Garrido, 2008).

La familia Elephantidae, Mammutidae y Gomphotheriidae pertenecientes al Orden Proboscidea llegaron a América del Norte a través del estrecho de Bering durante el Mioceno Medio. Habitaron parte del territorio mexicano junto a otros herbívoros como caballos, camellos, llamas, gliptodontes, perezosos gigantes, bisontes y berrendos, además de depredadores de gran tamaño como los lobos y leones del pleistoceno, dientes de sable, y osos, hasta hace más de 10 mil años aproximadamente (Carrillo *et al.*, 2008; Pérez-Crespo *et al.*, 2012).

Las tres familias pertenecientes al Orden Proboscidea coexistieron y se distribuyeron durante el Pleistoceno en América del Norte y parte de América Central, aunque a diferencia de los mamuts y los elefantes, los gonfotéridos se dispersaron hacia América del Sur durante “El Gran Intercambio Biótico Americano” (GABI, por sus siglas en inglés), cruzando por el Istmo de Panamá durante el Blancano con el establecimiento de un corredor terrestre continuo (Laurito y Valerio, 2012; Pérez-Crespo, 2015).

La mayoría de las especies de Proboscídeos que convivieron en América en el Pleistoceno eran individuos de tallas medianas y grandes. Se sabe que eran de los principales dispersores de semillas a través del consumo de frutos, plantas y pastos, arbustos, y árboles (Rumiz, 2010). Además, el INAH (2018), propone que *Mammuthus columbi* consumía aproximadamente 200 kilogramos de alimento diario y bebía hasta 250 litros de

agua, esto generó sin duda grandes impactos y modificaciones a los ecosistemas en los que habitaban.

1.2.1. *Mammuthus columbi*

1.2.1.1. Sistemática Paleontológica

Orden: **Proboscidea Illiger ,1811**

Familia: **Elephantidae Gray, 1821**

Género: ***Mammuthus* Brookes, 1828**

Especie: ***M. columbi* (Falconer, 1857)**

1.2.1.2. **Sinonimia:** *Parelephas columbi*, *Elephas columbi*, *Mammuthus imperator*, *Elephas primigenius columbii*, *Euelephas columbi*, *Elephas jeffersonii*, *Mammuthus jefersonii*, *Elephas roosevelti*, *Elephas washingtonii*, *Paralephas roosevelti*, *Paraelephas progressus*, *Elephas maibeni*, *Elephas eellsii*, *Archidiskodon sonoriensis*, *Elephas floridanus*, *Parelephas floridanus*, *Parelephas jacksoni*, *Paraelephas jeffersonii*, *Paraelephas roosevelti*, *Parelephas washingtonii*.

Debido a la complejidad e inexactitud en los registros molares se ha establecido la existencia de una sinonimia entre *M. imperator* y *M. columbi* (Lister y Sher, 2015). En el siguiente estudio se toman en cuenta los registros fósiles de *M. columbi* y *M. imperator* para determinar la distribución de *M. columbi* para todo México.

M. columbi conocido como mamut de Columbia o mamut de las praderas fue descrito por primera vez por el geólogo escocés Hugh Falconer, en 1858. La palabra Mamut, deriva del ruso *mamont* o *mamot*, su significado puede estar relacionado con la palabra “tántaro”, así mismo *mamma* significa “tierra”. El significado refleja la creencia de que el mamut vivía en madrigueras subterráneas debido a que los restos fósiles siempre se encontraban

enterrados (Cohen, 2002). Por otro lado, “columbi” es en honor a Critóbal Colón (Christopher Columbus, nombre latinizado).

1.2.1.3. Características morfológicas

M. columbi llegó a medir hasta 4.3 metros de alto, 4.5 metros de longitud (Fig. 9) y llegó a pesar hasta 11 toneladas aproximadamente, su periodo reproductivo pudo haber sido entre los 10 y los 13 años (San Diego Zoo Global, 2008). La identificación de mamuts se hace con base en las características de los dientes, principalmente los molares que son clasificados como M1, M2, M3, M4, M5 y M6. Se toma en cuenta el número de láminas en la superficie de mordida, que típicamente va de 18 a 21, el espesor del esmalte, y la frecuencia lamear que va de 5 a 8 placas de esmalte por cada 100mm.

Los mamuts cuentan con un total de 26 dientes, así como seis 6 juegos de dientes que se mudan durante la vida, cuentan con incisivos hipertrofiados, curvados y retorcidos que crecen durante la vida del individuo, en las bandas de crecimiento de la dentina se almacenan los datos de vida de los individuos (Laws, 1966; Maglio, 1973; Lister, 1996; Shoshani, 1996; Fox *et al.*, 2003; Lister y Sher, 2015; Carbot-Chanona *et al.*, 2017).

Además, existen diferencias en los huesos del cráneo, extremidades y la pelvis entre machos y hembras, los incisivos de los machos son más pesados y largos al de las hembras (Averianov, 1996; Haynes, 1991; Shoshani y Tassy, 1996). En el macho, el comienzo del ciclo reproductivo registra una disminución en la tasa de crecimiento de los incisivos, entre los 10 y los 13 años. En las hembras, la tasa de crecimiento de los colmillos puede delatar periodos de embarazo e incluso de lactancia (Fisher, 1996).



Figura 9. Medidas de longitud y altura en *Mammuthus columbi*. Tomada de Sergio de la Rosa, 2020.

1.2.1.4. Distribución

El género *Mammuthus* se distribuyó desde África en el Pleistoceno inferior alcanzando una gran extensión por Eurasia. *Mammuthus primigenius* uno de elefántidos más reconocidos en su dispersión hacía el continente americano. Así mismo, *M. columbi* es una especie que se reconoce principalmente en América del Norte, alcanzando una distribución que iba desde Canadá hasta América Central (Garrido, 2008; Carbot-Chanona *et al.*, 2017).

Se tienen registros de *M. columbi* en varios de los estados de la república; siendo la Cuenca de México y la Meseta Mexicana las localidades con mayores concentraciones (Fig. 10); no llegó a cruzar más allá del puente terrestre panameño, se tienen registros en Guatemala, Honduras, Nicaragua y Costa Rica. Se ha llegado a calcular que la temporalidad aproximada en la habitó fue hace 10,500 y 32,000 años (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2007).

1.2.1.5. Hábitat y dieta de *Mammuthus columbi*

Se han realizado análisis morfológicos en restos de dentición fósil, principalmente los molares de *M. columbi* para determinar su dieta y hábitat. Estos molares de corona alta y con raíces reducidas (molares hipsodontos) se han comparado con algunas de los elefantes actuales por su similitud, determinando que al igual que los elefantes, la dentición de los mamuts era especializada para una dieta abrasiva, se asumió entonces que *M. columbi* era un animal pacedor (pacen, pastos), aunque en observaciones recientes realizadas a las poblaciones de elefantes modernos se ha mostrado que la dieta de estos es más generalista que especialista, independientemente de los molares (Pérez Crespo, 2012; Pérez Crespo, 2015). Pérez-Crespo (2013), ha propuesto que los individuos jóvenes de *M. columbi* tenían mayor preferencia al consumo de pastos que los individuos adultos, estos tendían a ramonear como se observa en los elefantes actuales.

Estudios realizados con coprolitos (heces fósiles), marcadores biogeoquímicos ($\delta^{13}C$ y $\delta^{18}O$), además de análisis de microdesgaste y mesodesgaste dental (maxilar y mandibular) han arrojado que el mamut era pacedor, mixto y ramoneador, es decir, se alimentaba principalmente de pastos, hojas de árboles, arbustos y cactus, etc. (Pérez-Crespo, 2012; Díaz-Sibaja *et al.*, 2018). Esto relaciona el comportamiento alimentario de los mamuts con el de los elefantes actuales, como se mencionó anteriormente; aunque teniendo una dieta mixta preferían alimentarse con plantas de tipo C4, haciendo que mantuviera una preferencia a un tipo de ambiente específico, limitando así su distribución.

Según propone el INAH (2018), *Mammuthus columbi* llegaba a consumir alrededor de 200 kilogramos de alimento diario y bebían hasta 250 litros de agua. Es probable que, al igual que los elefantes modernos, *Mammuthus columbi* haya generado un gran impacto en el ecosistema, el mantenimiento de los senderos que hacían accesibles los canales de agua y el mantenimiento de áreas cubiertas de hierba que habrían beneficiado a otras especies,

como creadores indirectos de refugio para pequeños vertebrados y plantas; además, pudieron haber integrado un grupo importante de dispersores de semillas a través del consumo de frutos, plantas, pastos, arbustos y árboles (Riney, 2002; Pringle, 2008; Rumiz, 2010; Haynes, 2012; Corvedale *et al.*, 2016; Fritz, 2017).

En algunas localidades como en El Carrizal, en Baja California, Las Cruces en San Luis Potosí, se tienen registros de asociaciones de *M. columbi* con mamíferos herbívoros como *Equus* y *Bison*. Así como registros palinológicos que determinan que *M. columbi* se distribuía en zonas abiertas de pastizales, principalmente en zonas planas, con escasez de árboles y una predominación de climas secos y fríos (Pérez-Crespo *et al.*, 2009; Pérez-Crespo *et al.*, 2012b; Carbot-Chanona *et al.*, 2017; Diaz-Sibaja *et al.*, 2018).

La idea de que *M. columbi* se distribuía principalmente en praderas similares a las de Estados Unidos, de ahí el nombre común de “mamut de las praderas”, no es errónea, aunque se ha concluido que los ambientes en donde principalmente habitaron se asemejaban más a las sabanas africanas, en donde además de pastos, existen árboles dispersos y escasos (Pérez-Crespo, 2012). La existencia de dicha vegetación quizá se debió a las variaciones climáticas que oscilaban de periodos fríos y secos a cálidos y húmedos produciendo una expansión y contracción de los bosques y pastizales (Pérez-Crespo, 2012).

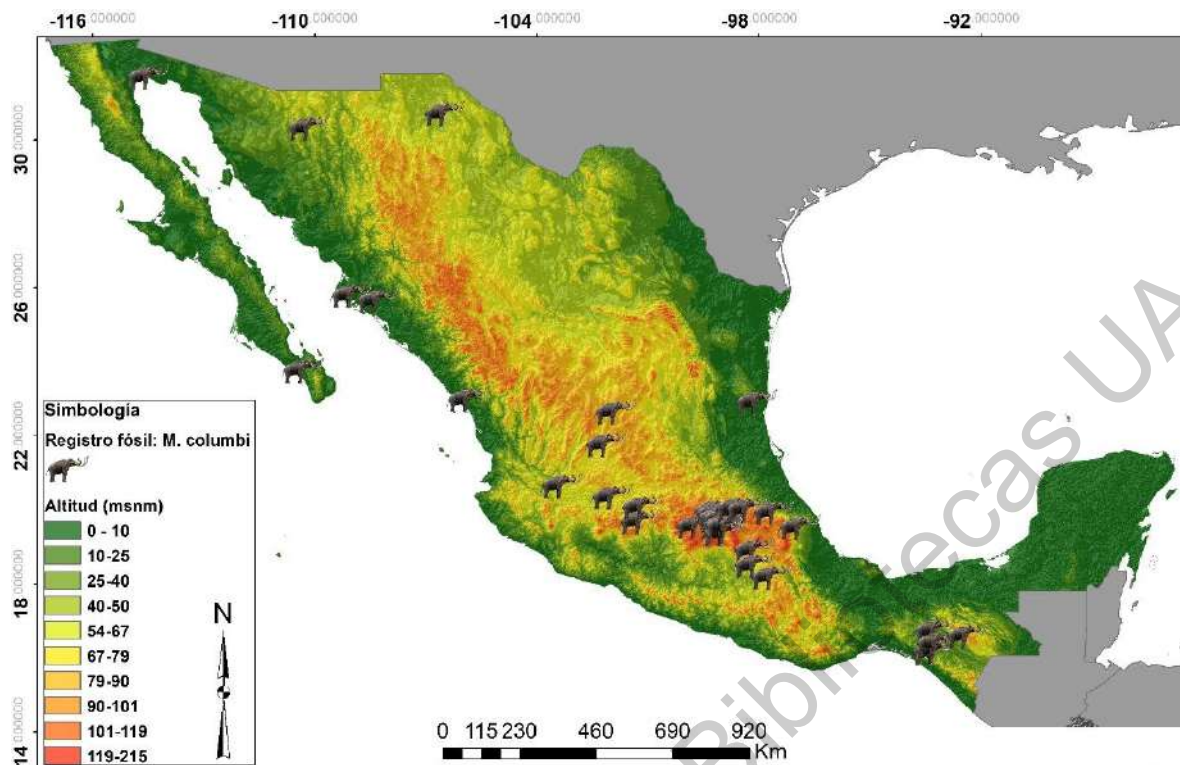


Figura 10. Distribución de *Mammuthus columbi* en México. Elaborado con la base de datos publicada por Arroyo-Cabrales (2018).

1.2.2. *Cuvieronius hyodon*

1.2.2.1. Sistemática Paleontológica

Orden: **Proboscidea Illiger, 1811**

Familia: **Gomphotheriidae Hay, 1922**

Género: ***Cuvieronius* Osborn, 1923**

Especie: ***Cuvieronius hyodon* Fischer, 1814**

1.2.2.2. Sinonimia: *Cuvieronius tropicus*, *Cordillerion defloccatus*, *Cordillerion oligobunis*, *Cordillerion orarius*, *Cuvieronius oligobunis*, *Mastodon oligobunis*, *Dibelodori tropicus*, *Dibelodon tropicus*, *Cordillerion tropicus*, *Mastodon tropicus*, *Cuvieronius arellanoi*, *Cuvieronius tarijensis*, *Mastotherium hyodon*, *Mastodon andium*, *Mastodon humboldtii*.

C. hyodon, fue descrito por primera vez por Fischer, en 1814. Llegó a medir 2.7 metros de altura (Fig. 11), llegando a pesar más 5 toneladas aproximadamente (CONABIO, 2019). Se

han propuestos cuatro especies del género *Cuvieronius*, aunque la validez de cada una de ellas aún se discute (Tapia-Ramírez *et al.*, 2013). Se estableció una sinonimia entre el *C. tropicus* con *C. hyodon*, debido a la complejidad e inexactitud de sus descripciones. Para el siguiente estudio se toma a *C. hyodon* como especie válida, y se utilizarán los registros de *C. tropicus* para determinar la distribución de *C. hyodon* en México (Cabrera, 1930; Lucas, 2009; Lucas y Alvarado, 2010; ICZN, 2011; Jiménez-Hidalgo y Pérez-Cruz, 2014).

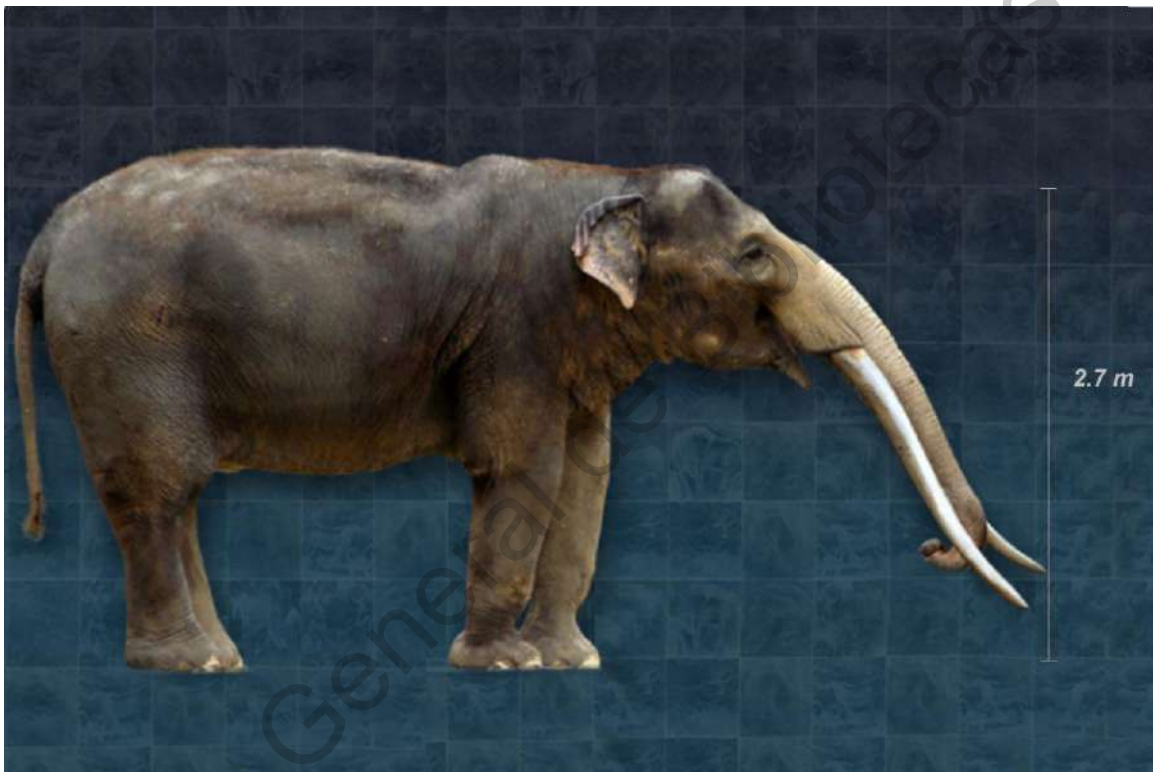


Figura 11. Altura de *Cuvieronius hyodon*. Tomada de Sergio de la Rosa, 2020.

1.2.2.3. Características morfológicas

Cuvieronius hyodon contaba con una mandíbula corta (Elephantoidea, Gomphotheriidae), cuenta con una fórmula dental que deriva de la de los elefantoideos (1/0, 0/0, 0/0, 3,3), cuentan con un incisivo superior que se ha modificado como defensa, ligeramente encorvados hacia abajo en individuos jóvenes, en los adultos eran divergentes y cada uno retorcido sobre su eje, tres incisivos superiores caducifolios y un caducifolio inferior, contaba con incisivos inferiores durante las primeras etapas del desarrollo posnatal, durante las etapas

posteriores de desarrollo perdían los incisivos y conservaban los alveolos que se cerraban, además, de contar con de tres pares premolares inferiores y superiores deciduos (el primer par bilofodonte, dp2 /dP2, los otros dos pares trilofodontes, dp3 / dP3 y dp4 / dP4) y tres pares de molares inferiores y superiores permanentes (los dos primeros pares trilofodontes - m1 / M1 y m2 /M2 y el último par tetra o pentafodontes – m3 / M3. Los dientes de las mejillas varían desde un doble trébol fuerte (cánulas accesorias que se desgastan y forman tréboles en ambos lados) hasta tréboles simples (característica primitiva de los gonfotéridos) y ptychodont (pliegues de esmalte plicados) a aptychodont (sin pliegues de esmalte), respectivamente. En su forma más simple de m3 / M3 contaba con cuatro y fracción a cinco y fracción de lóbulos y una longitud de 188-225 mm. (Cabrera, 1930; Lambert y Shoshani, 1998; Ferretti, 2008; Mothé *et al.*, 2016).

1.2.2.4. Distribución

La distribución de *C. hyodon* fue amplia abarcando desde América del Norte en localidades como Arizona, Texas, Florida y Nuevo México, pasando por América Central hasta llegar a extenderse en América del Sur a través del corredor Oeste, cerca de los Andes, esto debido al GIBA (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2007; Jiménez-Hidalgo, 2014).

Así también en México, su distribución fue amplia, principalmente en el centro y sur, con algunas localidades en el norte del país, como se muestra en la Fig. 12. El rango altitudinal también es amplio, desde altitudes bajas hasta los 2,500 m.s.n.m. (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2007; Jiménez-Hidalgo, 2014). Abarcaron desde el corredor templado del Cinturón Transvolcánico-Sierra Madre del Sur / Eje volcánico Transmexicano-Corredor del Sureste Mexicano hasta el corredor tropical de Tamaulipas-América Central / Planicie Costera del Golfo, también pudo distribuirse por el Corredor Tropical Sonora-Tierras Bajas de América Central y el Pacífico/ Corredor del Pacífico (Jiménez-Hidalgo y Pérez-Cruz, 2014).

1.2.2.5. Hábitat y dieta de *Cuvieronius hyodon*

Los mastodontes y gonfoteridos, por sus características con molares coronados relativamente bajos (braquiodontos a mesodontos), se asocian principalmente a hábitats boscosos (Pérez Crespo, 2015). Se han realizado estudios en los que se ha demostrado que la dieta de los gonfoteridos era mixta (C3 y C4), lo que le permitió sobrevivir de mejor forma a distintos tipos de ambientes y migrar (Pérez-Crespo, 2015).

Los gonfoteridos a principios del Mioceno era el grupo más diversificado de los grandes mamíferos, además de haber podido trasladarse de África hacia Europa, Asia y llegó hasta América del norte por el puente de Siberia y Alaska hace aproximadamente 15 Ma (Acuña-Mesén y García-Díaz, 1998; Carrillo y Alfonso-Hernández, 2008). El género *Cuvieronius* prevaleció hasta finales del Plesitoceno y se distribuyó en América del Norte durante el Plioceno (Blancano) – Pleistoceno, y en América del Sur durante el Pleistoceno (Jiménez-Hidalgo, 2014). (Tapia-Ramírez *et al.*, 2013).

La distribución geográfica y altitudinal tan amplia de *C. hyodon* durante el Pleistoceno indica una concurrencia en diversos tipos de hábitats tales como, pantanales, pastizales, bosques, bosques abiertos y vegetación asociada a cuerpos de agua, así como en paisajes áridos, tal es el caso de la zona andina de Perú, Ecuador, Bolivia y Chile. Su función pudo basarse en la dispersión de frutos a través de semillas y algunos frutos resistentes a la masticación (Acuña-Mesén y García-Díaz, 1998; Arroyo-Cabrales *et al.*, 2005; Jiménez-Hidalgo y Pérez-Cruz, 2014).

Algunas hipótesis han planteado que la extinción de los gonfoteridos y de la megafauna a finales del Pleistoceno se debió principalmente al impacto del hombre a través de la actividad de cacería acompañado de cambios climáticos y ecológicos producidos en la época (Alberdi y Prado, 2008).

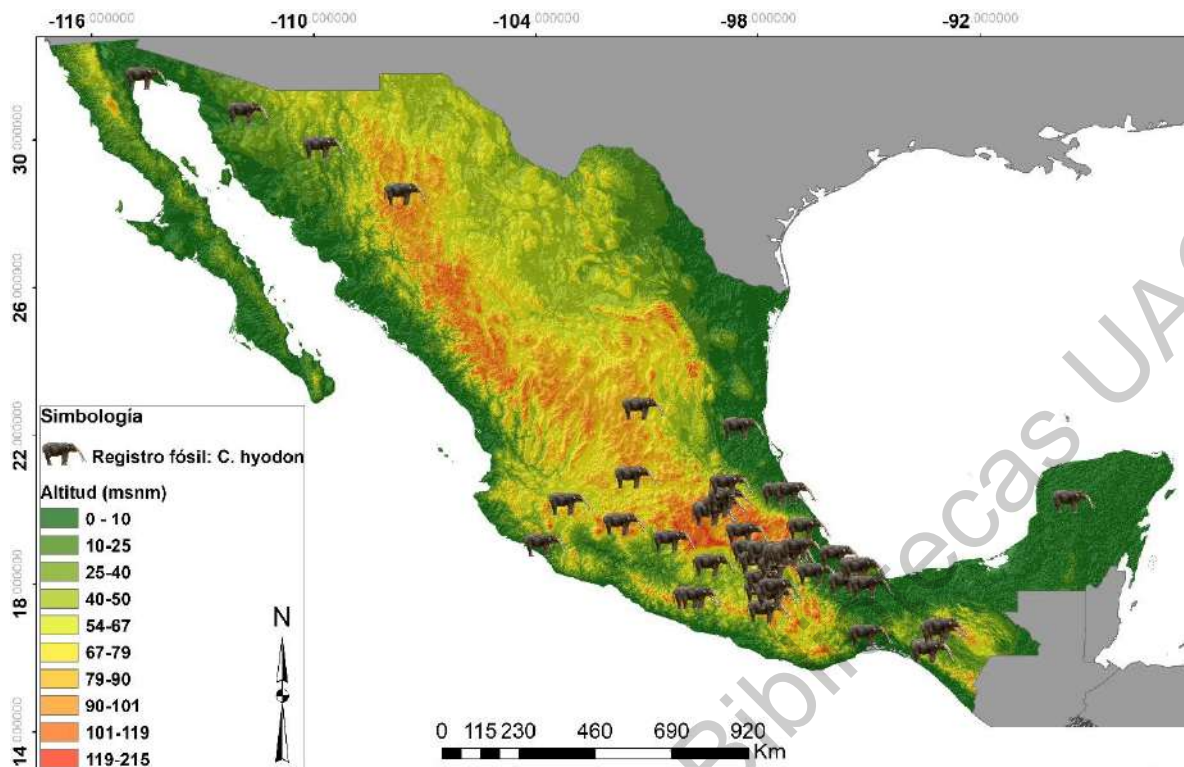


Figura 12. Mapa de registro fósil de *Cuvieronius hyodon* en México. Elaborado con el registro palinológico de CONABIO, 2018.

1.3. Modelos de distribución potencial de especies

Etimológicamente se define “modelo” como medida, cantidad, proporción, algo proporcionado de una cosa, descripción o representación de la realidad (hechos, fenómenos, procesos, estructuras, y sistemas, etc.). Estas representaciones pueden ser abstractas, es decir, una fórmula matemática, o más concretas como un mapa, un modelo a escala, o representaciones físicas de alguna estructura en particular (Carvajal, 2002).

En ecología, los modelos de nichos ecológicos se han convertido en una herramienta fundamental, pueden indicar zonas con un alto grado de idoneidad para el desarrollo de una especie, una población o una comunidad. Para representar la distribución de especies, los modelos utilizan algoritmos de datos primarios como las localidades de presencia o ausencia y datos secundarios como factores bióticos y abióticos conocidos y particulares que interactúan y limitan la dispersión o distribución de las especies (Savino *et al.*, 2014).

Los modelos basados en las localidades con presencia y ausencia correlacionan los factores ambientales y climáticos de los sitios ya conocidos; otros modelos utilizan métodos estadísticos como regresión múltiple o multivariados y otros utilizan registros de presencias de especies junto con la información ambiental generando perfiles bioclimáticos óptimos, por ejemplo, Maxent (Savino *et al.*, 2014).

Maxent está basado en un principio de probabilidad de máxima entropía, basados en la definición de Shannon en 1948, según la teoría de la información indica que tan aleatorio es “algo”, al medirse la incertidumbre ese “algo”, se estaría hablando de la entropía de la información. La probabilidad de ocurrencia se calcula a través de la construcción de puntos de pseudo ausencia y presencia, las cuales se derivan de las características ambientales en los puntos de registro (Phillips *et al.*, 2009). Su cálculo se define con la siguiente fórmula:

$$H = \sum_{i=1}^s p_i \times \log_{base} (p_i)$$

En donde p_i es el número de individuos por especie (s).

Área de Estudio

La República Mexicana se encuentra situada en el hemisferio norte del continente americano, entre los paralelos $14^{\circ}32'27''$ y $32^{\circ}43'06''$, y entre las longitudes $118^{\circ}22'00''$ y $86^{\circ}42'36''$. El área territorial es de 1.9 millones de kilómetros cuadrados de superficie continental y 5, 127 kilómetros de superficie insular (INEGI, 1979). Al norte, colinda con Estados Unidos, al sur con las repúblicas de Belice y Guatemala, al oeste se encuentra delimitado por el océano Atlántico, el Golfo de México y el mar de las Antillas, al oeste se encuentra el Océano Pacífico y el Golfo de California (Fig. 13) (INEGI, 1979).



Figura 13. Mapa de México con límites estatales e internacionales. Elaborado con el Conjunto de Datos Vectoriales de INEGI, 2010.

La topografía en México es compleja, es resultado de una intensa actividad tectónica ocurrida en el Cenozoico. Más del 65% del territorio nacional se encuentra por arriba de los mil metros sobre el nivel del mar y alrededor del 47% del territorio cuenta con pendientes

mayores a 27% (Servicio Geológico Mexicano, 2017). Se conoce que la estructuras geológicas y provincias fisiográficas actuales no han tenido modificaciones muy contrastantes hasta hace 50,000 años, dichas estructuras comenzaron a formarse a finales del Cretácico hace 80 millones de años (Ma) (Arroyo-Cabrales, *et al.*, 2008).

La compleja topografía junto a las diferencias de latitudes y altitudes tienen como consecuencia un variado mosaico climático. Al menos en México se distribuyen 4 de 5 climas fundamentales, A, B, C y E. Los de tipo E (frío o polar), solo se distribuyen en las partes más altas de algunas montañas, ocupando un espacio muy pequeño. En los climas de tipo A o caliente y húmedo, se encuentran en mayor frecuencia los de tipo Aw (con larga temporada de seca), ocupando grandes extensiones de tierras bajas, principalmente a lo largo del litoral del pacífico. Los climas de tipo B, o secos, son los que abarcan la mayor porción del territorio nacional, principalmente en la zona septentrional. Los climas de tipo C o templados y húmedos son característicos principalmente en las zonas montañosas de México (García, 1998). Además, el Trópico de Cáncer, que pasa por la parte media del territorio mexicano, provee una franja cálida al territorio mexicano, asimismo separa los climas semicálidos de los templados (García, 1998).

La variedad de suelos, climas, paisajes y la compleja topografía, han colocado a México junto con otros 12 países en el mundo a ser considerados como “megadiverso”, los cuales, conforman casi el 70% de la diversidad de especies en el mundo (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 2020). De estos, México se encuentra en el lugar número 5 en diversidad de anfibios, ocupa el segundo lugar, en diversidad de reptiles, el tercer lugar, en diversidad de mamíferos, y el quinto lugar en diversidad de plantas vasculares (Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008).

La vegetación nacional puede dividirse en cuatro categorías. Los bosques (17% de cobertura nacional) y selvas (17% de cobertura nacional) son dominados por vegetación arbórea, los bosques se restringen a zonas templadas, y las selvas se distribuyen

principalmente en zonas tropicales. También, los matorrales, con un 29% de cobertura nacional, se caracterizan por una cubierta vegetal de tipo arbustivo, típicos de zonas áridas y semiáridas; los pastizales se caracterizan por vegetación de tipo herbáceo y tienen una cobertura del 12% del territorio nacional (Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008).

Dirección General de Bibliotecas UAQ

METODOLOGÍA

2.1. Recolección y análisis de datos

Algunos autores sugieren para generar un modelo de distribución potencial confiable que se tenga un mínimo de 50 localidades registradas (Muñoz-Reja, 2018). La base de datos de registros fósiles se construyó a partir de la actualización de “La Mastofauna del cuaternario tardío de México”, a cargo de Arroyo-Cabrales en la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), en 2018, se extrajeron 11 registros de *C. hyodon* y 19 de *M. columbi*, los cuales fueron complementados con registros de diversos artículos y publicaciones científicas recientes, del año 2000 a la actualidad, esto con el fin de reducir el sesgo taxonómico en la interpretación y descripción de las especies, así como del fechamiento; bajo el mismo principio y con el mismo fin, se excluyeron aquellos registros en los que sólo se mencionaba el género y no las especies correspondientes. Se obtuvieron 48 registros para *C. hyodon* y 22 para *M. columbi*. Debido a que existen discusiones en la validez y sinonimias de especies respecto a *M. columbi* y *C. hyodon*, se utilizaron los registros de *M. imperator* y *C. tropicus* como complementos para *M. columbi* y *C. hyodon* respectivamente.

Para reducir el sesgo geográfico, aquellos registros sin coordenadas, en su mayoría fueron excluidos, exceptuando aquellos registros en los que las localidades fueron menores a 25 m², esto último se realizó de manera arbitraria en algunas localidades para fines prácticos. Así mismo, no se tomó en cuenta la cantidad de individuos fósiles colectados por localidad, es decir, aun habiendo más de un registro fósil en una localidad, se registró una sola vez la localidad sin que esta se repitiera en la base de datos, esto porque se consideró la ocurrencia y no la incidencia de las especies.

El sitio web Wordclim (Wordclim.org) pone a disposición del público en general información climática internacional mediante 19 rásters (Tabla 1) (Figura 14 – 17), estos son el resultado

de compilaciones entre organismos de recolección de datos climáticos internacionales, tales como: *Global Historical Climatology Network* (GHCN), la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura o FAO por sus siglas en inglés; *World Meteorological Organization* (WMO); el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), R-HYdronet, entre otros. Estos datos son procesados para reducirse en Modelos Climáticos Globales (MCG). Para generar las capas de pasado y futuro, se combina la información sobre cambio climático extraído de modelos de circulación global, AOGCMs por sus siglas en inglés (*atmosphere-ocean coupled general circulation models*) y modelos físicos de dinámica climática (Valera *et al.*, 2015).

La información climática presentada por Wordclim ha sido utilizada en diversidad de publicaciones que van desde la elaboración de modelos de distribución geográfica de especies biológicas (Borja, 2009; Caballero, 2010; Fernández, 2018); para evaluar la importancia relativa de las variables climáticas en patrones de distribución, así como publicaciones en las que utilizan dichas variables para generar modelos de distribución en diversos escenarios de cambio climático (Fernandez-Eguiarte, 2007; Silva *et al.*, 2015; Fernández, 2018). Para México son las únicas variables que presentan información climática para trabajar durante el UMG en todo el territorio nacional, en una escala que permite la manipulación e interpretación de la información (tamaño de celda de 1 kilómetro cuadrado), es por ello que se utilizaron en la elaboración de los modelos de distribución potencial. Los *rásters* presentan una ampliación territorial consecuente a las tierras emergidas durante el UMG, para evitar ausencias de información en los píxeles y para fines prácticos se realizó un ajuste espacial, los *rásters* fueron recortados a los límites del territorio nacional dados por INEGI, en el conjunto de datos vectoriales de 2010.

Tabla 1. Variables climáticas predictoras de WorldClim para el UMG.

Bio1	Temperatura media anual
Bio2	Media del rango diurno. Media mensual (temp máx – temp mín)
Bio3	Isotermalidad (Bio2/Bio7)(*100)
Bio4	Estacionalidad de la temperatura (Desviación estándar *100)
Bio5	Temperatura máxima del mes más cálido
Bio6	Temperatura mínima del mes más frío
Bio7	Rango de temperatura anual (Bio5-Bio6)
Bio8	Temperatura media del cuarto más húmedo
Bio9	Temperatura media del cuarto más seco
Bio10	Temperatura media del cuarto más cálido
Bio11	Temperatura media del cuarto más frío
Bio12	Precipitación anual
Bio13	Precipitación del mes más húmedo
Bio14	Precipitación del mes más seco
Bio15	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)
Bio16	Precipitación del cuarto más húmedo
Bio17	Precipitación del cuarto más seco
Bio18	Precipitación del cuarto más cálido
Bio19	Precipitación del cuarto más frío

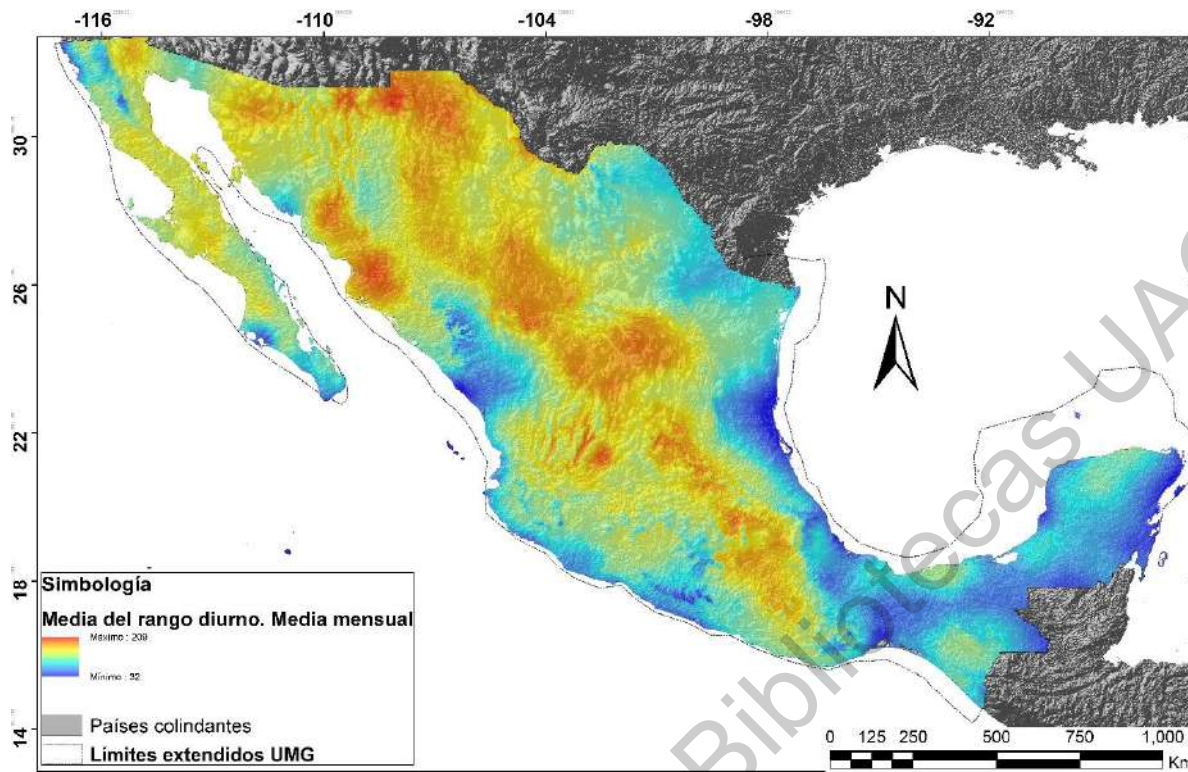


Figura 14. Mapa de temperatura media del rango diario o media mensual. Elaborado con Variables climáticas predictoras de WorldClim para el UMG publicadas en 2005.

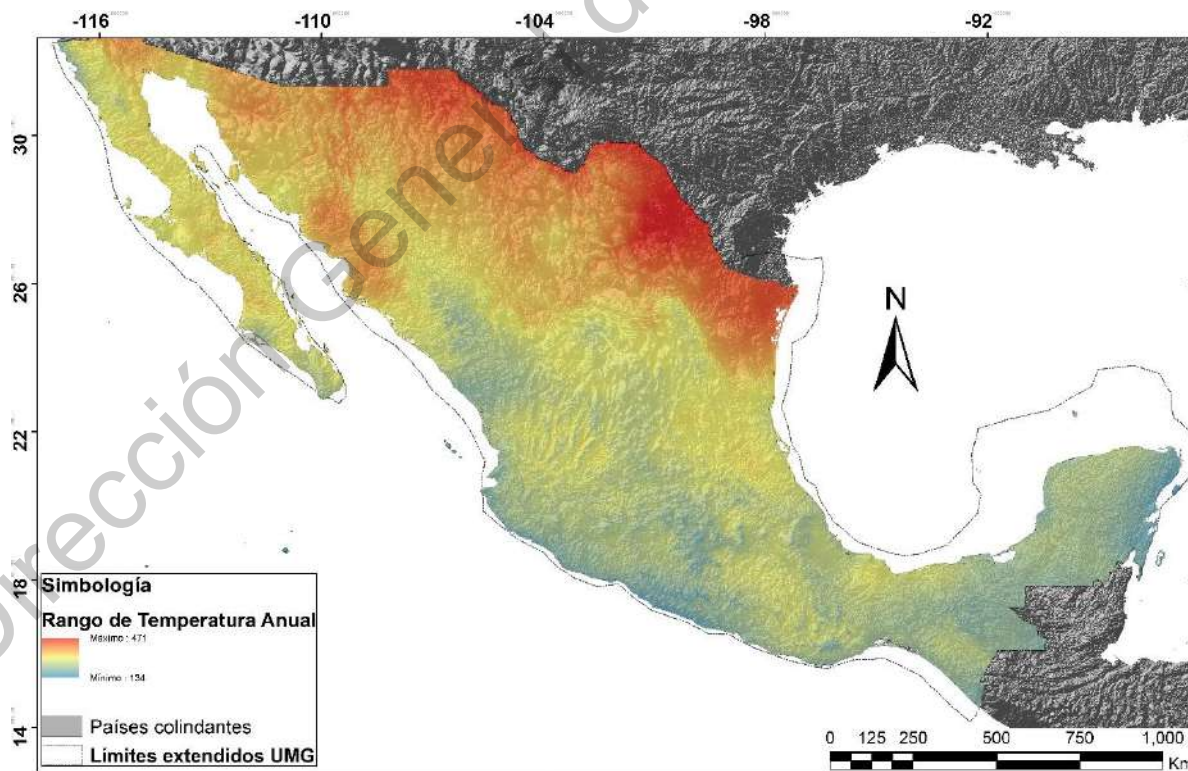


Figura 15. Mapa de rango de temperatura anual (°C). Elaborado con Variables climáticas predictoras de WorldClim para el UMG publicadas en 2005.

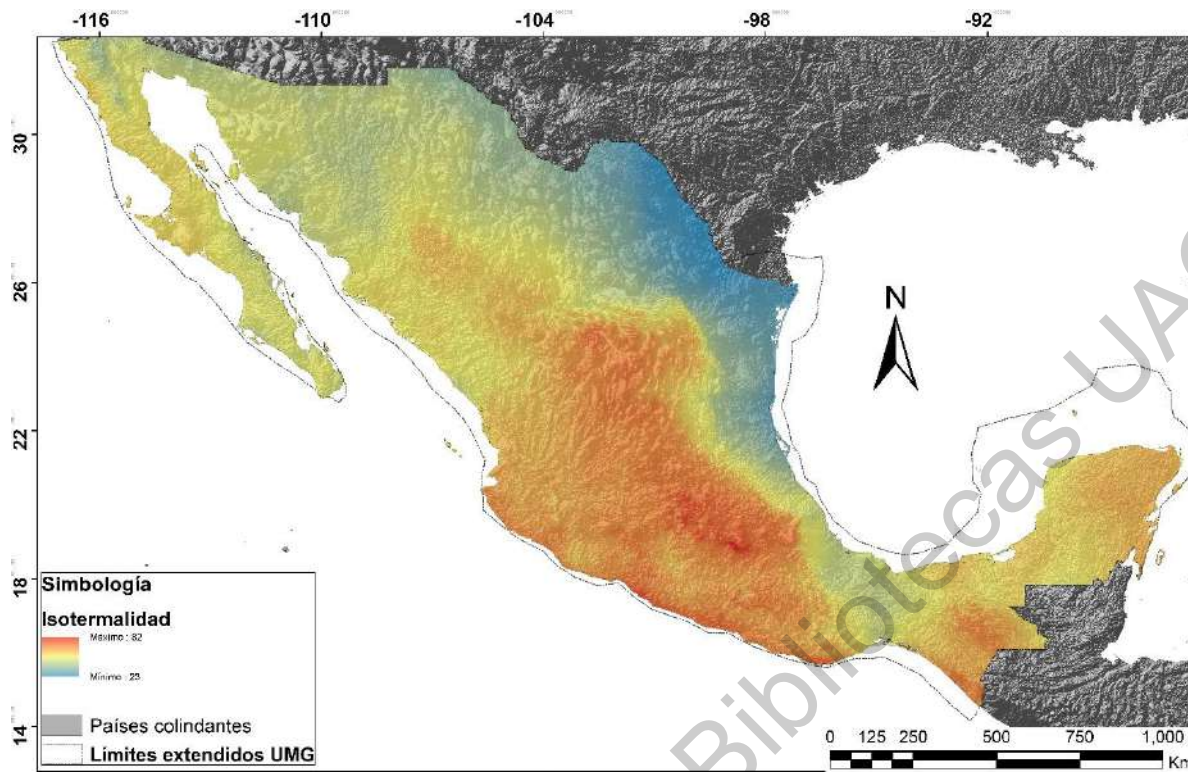


Figura 16. Mapa de Isotermalidad. Elaborado con Variables climáticas predictoras de WorldClim para el UMG publicadas en 2005.

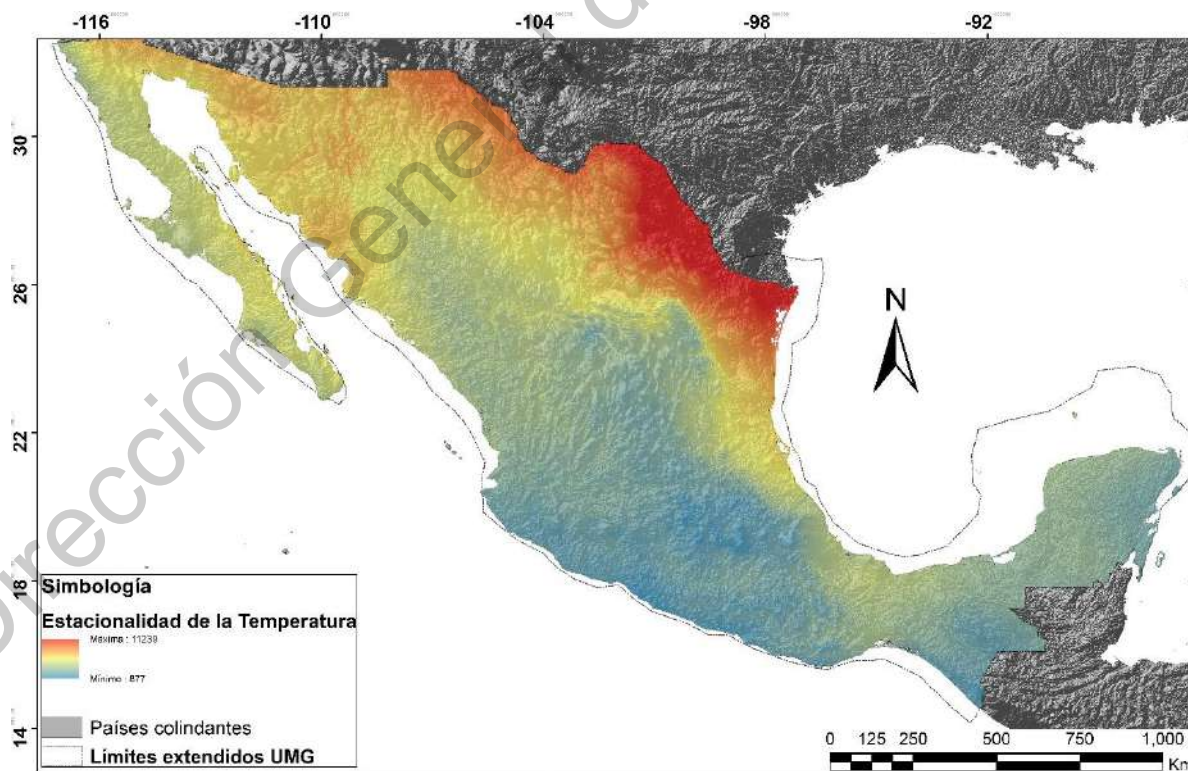


Figura 17. Mapa de estacionalidad de la temperatura (°C) para el último periodo glacial en México. Elaborado con Variables climáticas predictoras de WorldClim para el UMG publicadas en 2005.

En este trabajo se asume que la geomorfología regional no ha sufrido cambios significativos desde el Pleistoceno tardío, ya que no existen hasta el momento trabajos que detallen si hubo variación topográfica en la elevación de México durante los último 22 mil años, por lo cual, se utilizó el Modelo Digital de Elevación Mundial (DEM), que se encuentra disponible en la página oficial de la Administración Nacional de Aeronáutica y del Espacio (NASA, por sus siglas en inglés) con una resolución de un kilómetro cuadrado. El Ministerio de Economía, Comercio e Industria de Japón (METI, por sus siglas en inglés) junto a la NASA elaboraron un modelo global con aproximadamente 1.3 millones de imágenes estéreo tomadas en un periodo del 2000 al 2008 por el radiómetro japonés ASTER (*Advanced Spaceborne Thermal Emission and Reflection Radiometer*). El ráster obtenido fue recortado con el límite territorial actual junto a las otras variables climáticas.

Para la construcción de los modelos de distribución potencial se pretendía utilizar una variable de vegetación para el UMG para México. La única representación cartográfica de la vegetación disponible y que abarca todo México en dicha época fue publicada por Ray y Adams en 2001, así como los límites por tierras emergidas; aunque se consideró que las áreas de vegetación no representan en su totalidad la distribución de la vegetación en México durante el UMG, ni la cantidad de grupos de vegetación en todo el territorio nacional; por lo que se descartó la utilización de los datos de vegetación y se rescataron los límites por tierras emergidas para diseño cartográfico.

2.2. Elaboración de modelo de distribución potencial (Maxent)

Una de las herramientas más utilizadas para conocer la distribución potencial es el software libre Maxent, el cual, trata de estimar la probabilidad de máxima entropía de un evento de manera generalizada, que resulta en la distribución de probabilidad del evento en cuestión, coherente a las restricciones probabilísticas impuestas por la información disponible y las condiciones ambientales del área de estudio (Perrazo, 2017; Correia, 2019).

Los modelos obtenidos de esta técnica tienen como característica principal el poseer la menor incertidumbre con la información disponible, ya que los modelos se generan de acuerdo a todo lo que se conoce (aunque esta sea incompleta) de la información que se infiere, las condiciones ambientales y las localidades de ocurrencia de toda la región de estudio (Perrazo, 2017; Correia, 2019).

Maxent determina la relación que existe entre las variables climáticas y el registro fósil de *M. columbi* y *C. hyodon*, ya que, se presupone que el clima en los puntos de observación para ambas especies es representativo de la gama ambiental para estas mismas. El clima entonces se utiliza como sistema de calibración y se presenta como un conjunto de covariables en la propuesta de los modelos de distribución potencial de *M. columbi* y *C. hyodon* durante el UMG (Palma-Ordaz y Delgadillo-Rodríguez, 2014).

Para modelar la distribución de especies, los registros del área de estudio delimitan el espacio en la distribución de la probabilidad. La configuración de Maxent al tener sólo datos de presencia, calcula la probabilidad de ocurrencia a través de la construcción de puntos de pseudoausencia y divide el registro de presencia en dos grupos: registros de entrenamiento y validación del modelo (Palma-Ordaz y Delgadillo-Rodríguez, 2014; Correia, 2019).

Para los resultados de salida se eligió el formato logístico, esto facilita de mejor manera la interpretación pues proporciona un estimado entre 0 y 1 de probabilidad de presencia, lo que permite una mejor percepción de dependencia de los detalles del diseño de muestreo, como el tamaño de la zona de estudio (Phillips y Dudík, 2008; Muñoz-Reja, 2018). En la calibración del programa, para ejecutar el modelo, se hicieron las siguientes especificaciones: con los datos obtenidos de los registros fósiles de *M. columbi* y *C. hyodon*, se estableció el 75% del registro de la muestra para la realización del modelo y el 25% restante para utilizarlos en una prueba estadística de validación (en la opción 'porcentaje

de prueba aleatoria', en la pestaña de 'ajustes básicos'), como sugieren diversos autores (Romo *et al.*, 2013; Quesada-Quirós *et al.*, 2017; Muñoz-Reja, 2018). Se consideraron además parámetros predeterminados: 500 como máximo número de interacciones, 10,000 puntos de fondo (estos son puntos de control dispersos de manera aleatoria para caracterizar toda el área de estudio fuera del área de distribución del taxón) y un umbral de convergencia de 0.00001 (en las pestañas 'ajustes básicos' y 'ajustes avanzados' (Phillips *et al.*, 2006; Phillips y Dudík, 2008). Cada modelo se corrió 6 veces por especie.

La evaluación del modelo se realizó mediante estadísticos que miden la consistencia y desempeño del modelo, esto en referencia a su capacidad de discriminar entre los datos de entrada (presencias, ausencias y pseudoausencias) y los datos independientes (variables climáticas) (Muñoz-Reja, 2018). El AUC o área bajo la curva ROC, mide la habilidad del modelo para discriminar los sitios donde hay presencia de las especies y donde hay ausencias; la curva ROC por su parte, es la representación gráfica de la capacidad del modelo para discriminar todos sus posibles puntos de corte, necesita que los datos evaluados sean de presencia/ ausencia (López, 2014; Muñoz-Reja, 2018). La precisión del AUC se pueden clasificar de la siguiente forma: 0.50 – 0.60 = suficiente, 0.60 – 0.70 = pobre, 0.70 – 0.80 = promedio, 0.80 – 0.90 = bueno, 0.90 – 1 = excelente (Palma-Ordaz y Delgadillo-Rodríguez, 2014). Esto último se puede apreciar abriendo el archivo .html, en la gráfica donde se muestra el valor de *Training data* (Fig. 18 y 19).

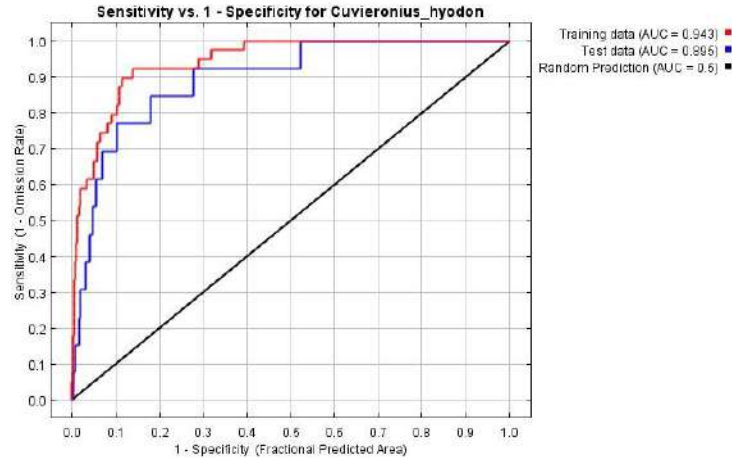


Figura 18. AUC en la que se observa la confiabilidad del modelo resultante para *C. hyodon* (2019).

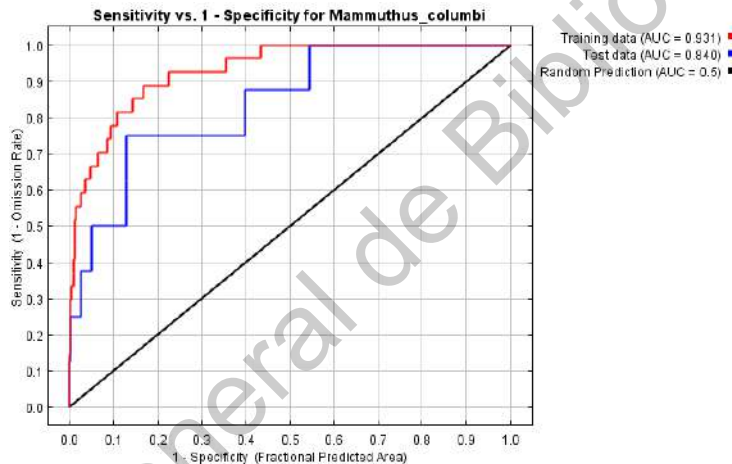


Figura 19. AUC en la que se observa la confiabilidad del modelo resultante para *M. columbi* (2019).

Para realizar umbrales de cortes existen métodos objetivos y subjetivos, estos últimos se utilizan para maximizar la relación entre la distribución real y la potencial. Por ejemplo, en ecología se utiliza un umbral de 0.5 o de 0.3 aunque este valor es arbitrario y sin ninguna base ecológica (Mercado *et al.*, 2010). Para los modelos realizados no se excluyó ningún valor dado en los modelos de distribución potencial, se realizó una clasificación con valores equitativos para la predicción en la presencia de especies.

Abreviaturas

ALE, línea de equilibrio de los glaciares	ka, miles de años
AOGCMs, Atmosphere-Ocean Coupled General Circulation Models	km, kilómetros
Aster, <i>Advanced Spaceborne Thermal Emission and Reflection Radiometer</i>	M, <i>Mammuthus</i>
AUC, <i>Area Under the Curve</i>	m, metros
C, <i>Cuvieronius</i>	Ma, Millones de años
CIAT, Centro Internacional de Agricultura Tropical	MCG, Modelos Climáticos Globales
DEM, Modelo Digital de Elevación	METI, Ministerio de Economía, Comercio e Industria de Japón
EVTM, Eje Volcánica Transmexicana	mm, milímetros
fam, familia	msnm, metros sobre el nivel del mar
FAO, Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y Agricultura	NASA, Administración Nacional de Aeronáutica y del Espacio
gen, género	SIG, Sistemas de Información Geográfica
GHCN, <i>Global Historical Climatology Network</i>	sp, especie

GIBA, Gran Intercambio Biótico
Americano

UMG, Último Máximo Glacial

GT, Glacial Tardío

WMO, *World Meteorological Organization*

Dirección General de Bibliotecas UAQ

RESULTADOS

Una vez que se ha corrido un primer modelo y se ha obtenido un primer resultado, se localizaron las tablas en donde se indican los porcentajes de contribución de cada variable al modelo, así se descartaron aquellas variables iguales a 0 que no contribuyen al modelo y se corrió al menos 5 veces más el modelo con aquellas variables que sí cuentan con un porcentaje de distribución (Fig. 20). Para el caso de *C. hyodon* las variables que no contribuyeron al primer modelo y que fueron descartadas posteriormente fueron: Temperatura media del cuarto más húmedo, Precipitación del cuarto más cálido, Precipitación del cuarto más húmedo, Temperatura media anual; para *M. columbi* las variables que no contribuyeron al primer modelo y que fueron descartadas posteriormente fueron: Precipitación anual, Temperatura media del cuarto más húmedo, Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación), Temperatura máxima del mes más cálido.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
bio7	26.3	4.3
bio4	21.6	36.4
bio15	9.4	4.2
bio10	8.4	5.6
bio12	8.3	2.2
bio19	6.7	17.2
bio6	5.1	0
bio9	4.8	0.3
bio14	3.8	10.2
bio5	1.9	1.9
bio17	1.7	13.7
bio11	0.6	0
bio3	0.6	1.9
bio13	0.5	1.8
bio2	0.4	0.3
bio8	0	0
bio18	0	0
bio16	0	0
bio1	0	0

Variable	Percent contribution	Permutation importance
bio3	25.6	0.5
bio4	20.5	32.6
bio19	17.2	23.9
bio2	13.1	2.8
bio11	9.9	0.4
bio7	3.5	10
bio9	3.3	0
bio1	2.3	0.2
bio18	1.2	0.9
bio17	1.1	7.8
bio16	0.8	0
bio14	0.7	16.3
bio10	0.6	0.5
bio13	0.1	2.1
bio6	0.1	2.1
bio12	0	0
bio8	0	0
bio15	0	0
bio5	0	0

Figura 20. Tabla de porcentaje de contribución al modelo resultante para *C. hyodon* (izquierda) y para *M. columbi* (derecha) (2019).

3.1. Distribución observada y potencial de *Cuvieronius hyodon*

Se registraron un total de 59 localidades para *C. hyodon* según las coordenadas geográficas establecidas o coordenadas provisionales como se puede observar a continuación en la Tabla. 2.

Tabla 2. Registro fósil de *Cuvieronius hyodon* en México. Modificado de Arroyo-Cabrales en la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), 2018.

Localidad	y	x	Temporalidad
Golfo de Santa Clara	31.688348	-114.493949	Irvingtoniano
Oquitao	30.741982	-111.736048	Pleistoceno tardío
Térapa	29.806292	-109.680046	Rancholabreano
Ciudad Guerrero	28.549611	-107.482333	Pleistoceno tardío
cerro La Guayabilla	19.076925	-103.716119	Pleistoceno
Lago de Chapala	20.185752	-103.048705	Rancholabreano
Tzintzuntzan	19.634124	-101.576069	Pleistoceno tardío
La Purísima	20.896999	-101.280259	Pleistoceno tardío
Brechas coloradas	22.761944	-101.059722	Pleistoceno no definido
Ixtapatongo	19.173992	-100.24462	Pleistoceno tardío
Chichihualco	17.658333	-99.691667	Pleistoceno no definido
Chichihualco	17.656215	-99.675023	Pleistoceno tardío
Zumpango del Río	17.653049	-99.525534	Pleistoceno tardío
Tequixquiac	19.908333	-99.175	Pleistoceno no definido
Apaxco de Ocampo	19.97309	-99.17124	Pleistoceno tardío
Tequixquiac	19.9	-99.167	Pleistoceno no definido
Nexpa	18.519511	-99.146339	Pleistoceno tardío
Tequixquiac	19.909444	-99.144722	Pleistoceno no definido
Tequixquiac	19.909716	-99.140858	Rancholabreano
Sin localidad	19.910633	-99.140083	Plioceno tardío
San Agustín Taxiaca	20.115265	-98.886223	Rancholabreano
Santa María Amajac	20.324286	-98.741911	Pleistoceno no definido
Tehuichila	20.7	-98.7	Pleistoceno no definido
Sin localidad	20.700001	-98.699997	Pleistoceno no definido
Ébano	22.21747	-98.378668	Pleistoceno tardío
Huexoyucan	19.375259	-98.275661	Pleistoceno no definido
Valsequillo	18.918741	-98.13444	Rancholabreano
Rancho Gerardo	18.580529	-97.926249	Pleistoceno no definido
Sin localidad	18.616667	-97.900002	Pleistoceno no definido
Rancho Gerardo	18.62	-97.9	Pleistoceno no definido

Continúa tabla

Huajuapán de León	17.807366	-97.77729	Pleistoceno no definido
Santa Catarina Chinango	18.1067	-97.755109	Pleistoceno tardío
Tecamachalco	18.880998	-97.732625	Pleistoceno tardío
Taxiaco	17.268237	-97.679768	Pleistoceno no definido
Villa Tejuapán	17.664591	-97.468878	Pleistoceno Tardío
Concepción Buenavista	17.87854	-97.400679	Rancholabreano
Tehuacán	18.461697	-97.39807	Rancholabreano
Papantla	20.458088	-97.31572	Pleistoceno
Acultzingo	18.715069	-97.306363	Pleistoceno
Maltrata	18.813816	-97.270231	Rancholabreano
Nogales	18.820817	-97.165565	Pleistoceno no definido
Ixtaczoquitlán	18.860742	-97.064964	Pleistoceno no definido
Tecoluitla	20.481113	-97.0094	Pleistoceno no definido
Rincón de las Maravillas	18.786171	-96.997963	Pleistoceno tardío
Atoyac	18.970177	-96.774595	Rancholabreano
Actopan	19.506438	-96.616274	Pleistoceno no definido
Cosoltepec	18.281467	-96.364667	Pleistoceno tardío
Alvarado	18.768985	-95.759398	Pleistoceno no definido
Isla	18.029252	-95.524432	Pleistoceno no definido
San Andrés Tuxtla	18.450218	-95.213247	Pleistoceno no definido
Catemaco	18.419587	-95.113166	Pleistoceno no definido
Mazahua	16.630354	-94.947509	Pleistoceno no definido
Acayucan	17.949473	-94.913873	Pleistoceno no definido
Villa Flores	16.241667	-93.291667	-----
Villaflores	16.231977	-93.2735	Rancholabreano
Villa de Corzo	16.187011	-93.268432	Pleistoceno tardío
Chiapa de Corzo	16.703919	-93.006106	Pleistoceno tardío
Ixtapa	16.798393	-92.896601	Irvingtoniano
Grutas de Loltún	20.253541	-89.456218	Rancholabreano

La distribución real de *C. hyodon* fue muy extensa en el territorio durante el Pleistoceno tardío, concentrándose principalmente en el centro y sur de la entidad, en regiones que van de grandes a bajas altitudes, en donde destacan el Eje Volcánico Trans-mexicano, la Sierra Madre del Sur, la Sierra Madre Oriental, así como la asociación a regiones que van de altas a bajas temperaturas, así como zonas de poca a altas precipitaciones (Fig. 21, Fig. 22).

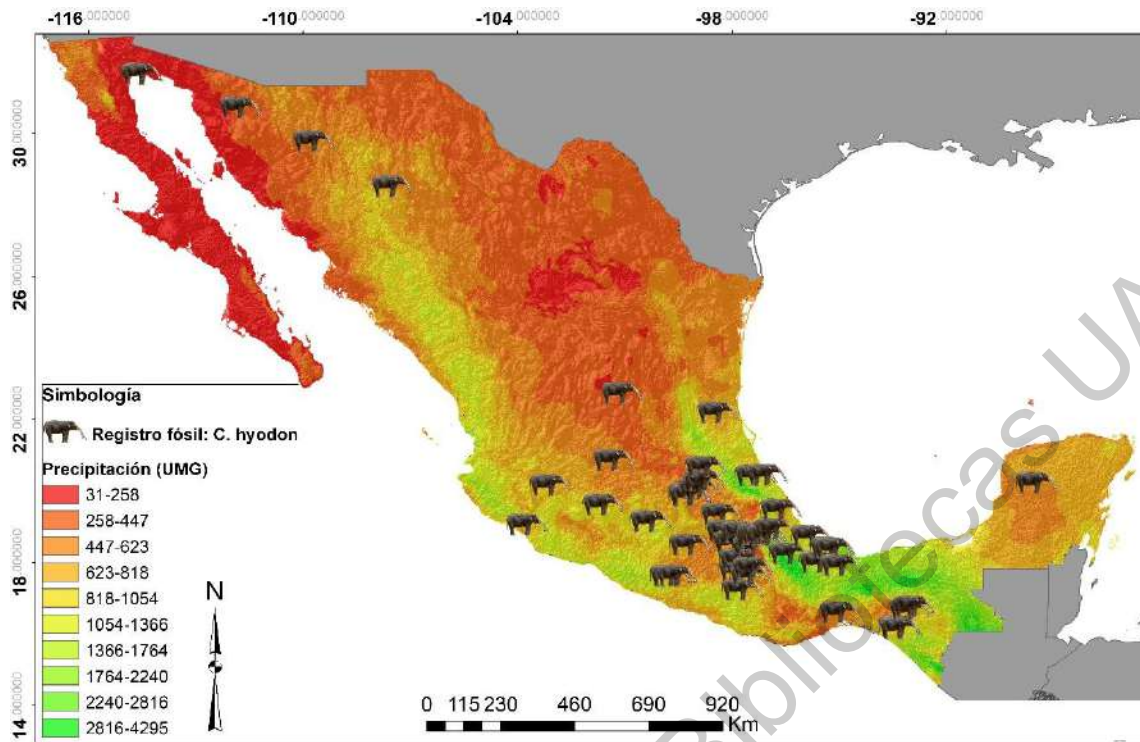


Figura 21. Precipitación total anual en México durante el UMG y distribución observada (registro fósil) de *C. hyodon*. Elaborado con información climática de wordclim (2005) y la base de datos de registros fósiles que se construyó para el presente trabajo (2019).

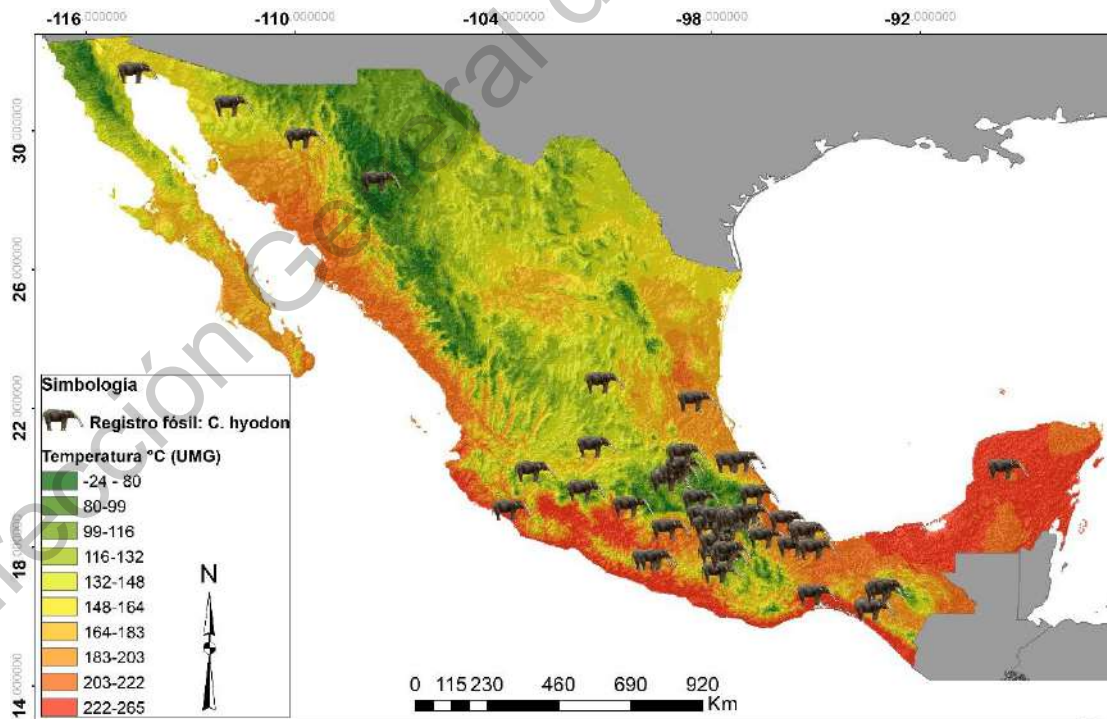


Figura 22. Temperatura media anual en México durante el UMG y distribución observada (registro fósil) de *C. hyodon*. Elaborado con información climática de wordclim (2005) y la base de datos de registros fósiles que se construyó para el presente trabajo (2019).

La distribución potencial de *C. hyodon* en México se extiende en todo el territorio, aunque la clasificación probabilística que va de 40 al 100% de potencialidad se encuentran contenidos al norte por el paralelo 30 y se extiende hacia el sur cruzando la frontera hacia América Central, en longitud, la distribución potencial se encuentra contenida entre los meridianos -116 y -86 (Fig. 23). Abarca regiones con altas a bajas altitudes y en relación con los datos paleoclimáticos, la distribución potencial de *C. hyodon* se extiende en regiones que van de zonas cálidas con altas precipitaciones a zonas templadas y frías con poco o nula precipitación.

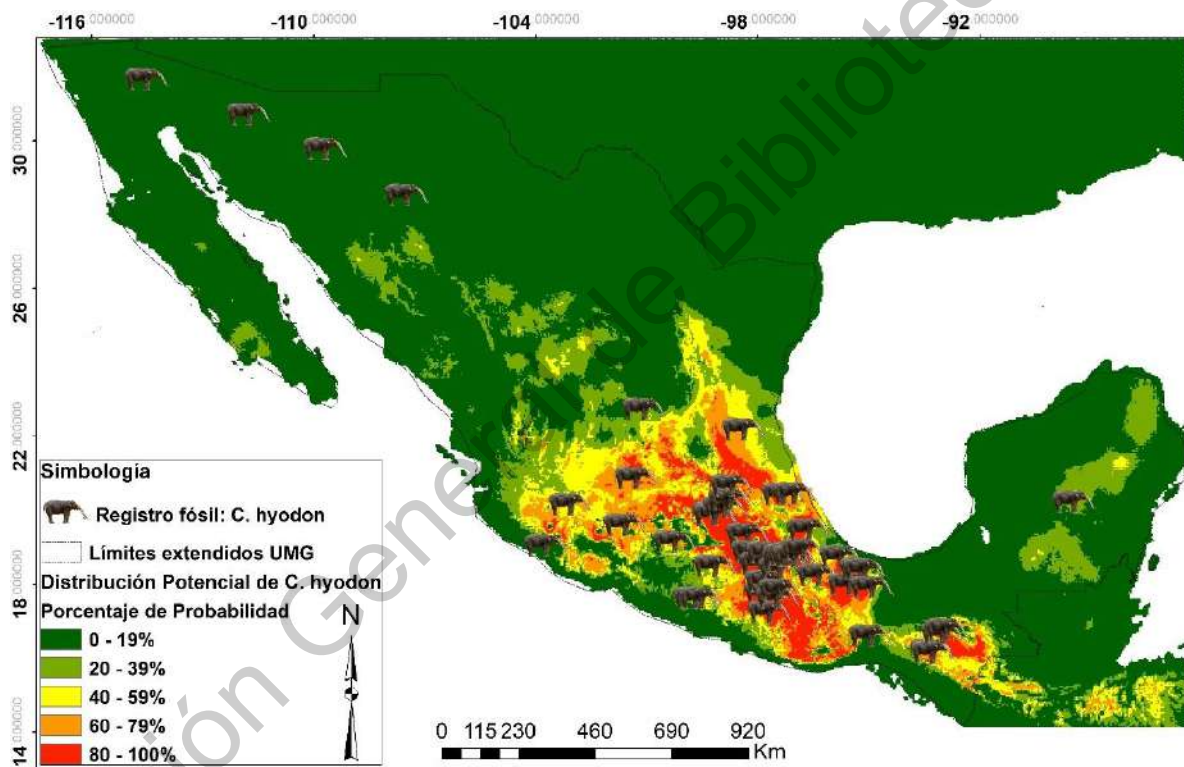


Figura 23. Mapa de distribución potencial de *Cuvieronius hyodon* en México durante el Último Máximo Glacial. Elaboración propia, 2019.

3.2. Distribución real y potencial de *Mammuthus columbi*

Se obtuvieron un total de 41 registros para *M. columbi* en diferentes localidades de México, aunque estos registros sólo representan los datos que contaban con una coordenada

geográfica establecida en el registro o fueron cartografiados de manera arbitraria según la localidad donde fueron colectados (Tabla. 3).

Tabla 3. Registro fósil de Mammuthus columbi en México. Modificado de Arroyo-Cabrales en la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), 2018.

Localidad	y	x	Temporalidad
Sin Localidad	31.700001	-114.5	Pleistoceno no definido
El Carrizal	23.776278	-110.311417	Rancholabreano
Sin Localidad	30.333332	-110.166664	Pleistoceno tardío
San Jose Spring	30.716667	-106.5	Pleistoceno no definido
Los Mochis	25.808333	-109.008333	Pleistoceno no definido
Guasave	25.658333	-108.308333	Pleistoceno no definido
El Rosario	22.991667	-105.858333	Pleistoceno no definido
Sin Localidad	20.666668	-103.333336	Pleistoceno no definido
Valle de Zacualco Mammoth	20.67	-103.33	Pleistoceno no definido
El Cedazo	21.775	-102.141667	Pleistoceno no definido
Laguna de las Cruces. Salinas	22.651389	-101.881111	Pleistoceno no definido
Sin Localidad	19.566668	-99.699997	Pleistoceno tardío
Huehuetoca	19.98	-99.201667	Pleistoceno no definido
Tequixquiac	19.909444	-99.144722	Pleistoceno no definido
area de Zumpango de Ocampo	19.796698	-99.098694	Pleistoceno no definido
Zumpango de Ocampo	19.796698	-99.098694	Pleistoceno no definido
Venta de Carpio	19.621551	-99.005401	Pleistoceno no definido
Vaso del Lago de Texcoco	19.52429	-98.988708	Pleistoceno no definido
Los Reyes-La Paz II. Los Reyes La Paz (cuadra 10)	19.364595	-98.98625	Pleistoceno no definido
Los Reyes Acozac. Los Reyes Acozaca	19.773333	-98.981667	Pleistoceno no definido
Los Reyes La Paz	19.361667	-98.975	Pleistoceno no definido
Chimalhuacan-Atenco. Cerro del Chimalhuaque. Tzocuilco; Chimalhuacan, Atenco	19.396072	-98.955284	Pleistoceno no definido
Santa Isabel Iztapan II	19.586389	-98.945	Pleistoceno no definido
Tepexpan	19.614601	-98.934008	Pleistoceno no definido
Tepexpan-Hospital Dr. Adolfo M. Nieto	19.614601	-98.934008	Pleistoceno no definido
Barrio de Calxiacatl	19.558333	-98.908333	Pleistoceno no definido
Sin Localidad	20	-98.633057	Pleistoceno tardío
Sin Localidad	20.050833	-98.623055	Pleistoceno tardío
Sin Localidad	20.016666	-98.333336	Pleistoceno tardío
Valsequillo	18.918741	-98.13444	Pleistoceno no definido
Tepeji de Rodriguez	18.508333	-98.125	Pleistoceno no definido
Aldama	22.918333	-98.073333	Pleistoceno no definido

Localidad	y	x	Temporalidad
Sin Localidad	18.195557	-97.67083	Cuaternario
Sin Localidad	18.195557	-97.67083	Pleistoceno
San Pedro Zacachimalpa. Barranca de San Pedro Zacachimalpa. San Pedro Zacamachila Villa (sic)	19.941667	-97.606667	Pleistoceno no definido
Xalapa	19.538056	-96.909167	Pleistoceno no definido
Sin Localidad	16.151389	-93.315278	Pleistoceno no definido
Sin Localidad	16.215278	-93.272222	Pleistoceno no definido
Sin Localidad	16.7425	-93.2625	Pleistoceno no definido
Sin Localidad	16.399167	-93.208333	Pleistoceno no definido
Aguacatenango	16.608333	-92.391667	Pleistoceno no definido

La distribución real de *M. columbi* fue reducida durante el UMG, aunque cuenta con una extensión bastante amplia que va del norte al sur del país, concentrándose principalmente en regiones de grandes y medianas altitudes, de las que destaca el Eje Volcánico Transmexicano, con escasos registros en regiones costeras al Este, Noroeste y Oeste de la entidad, así como la asociación a regiones con bajas temperaturas y poca precipitación (Fig. 24, Fig. 25).

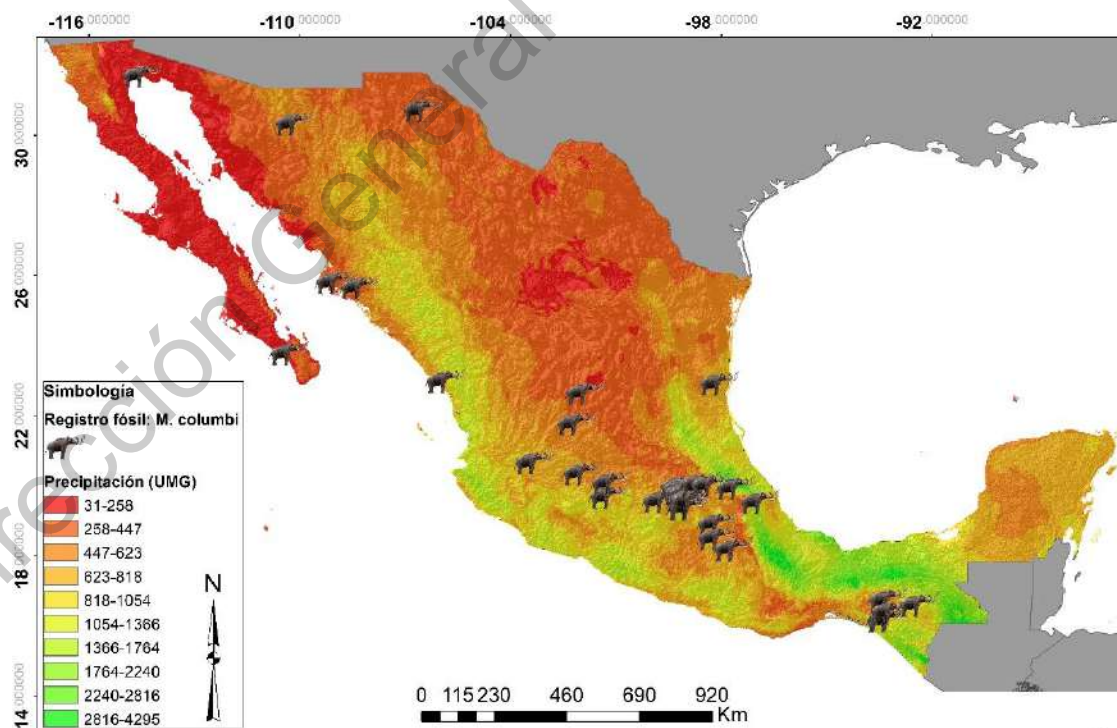


Figura 24. Precipitación total anual en México durante el UMG y distribución observada (registro fósil) de *M. columbi*. Elaborado con base en datos paleoclimáticos de wordclim, 2005.

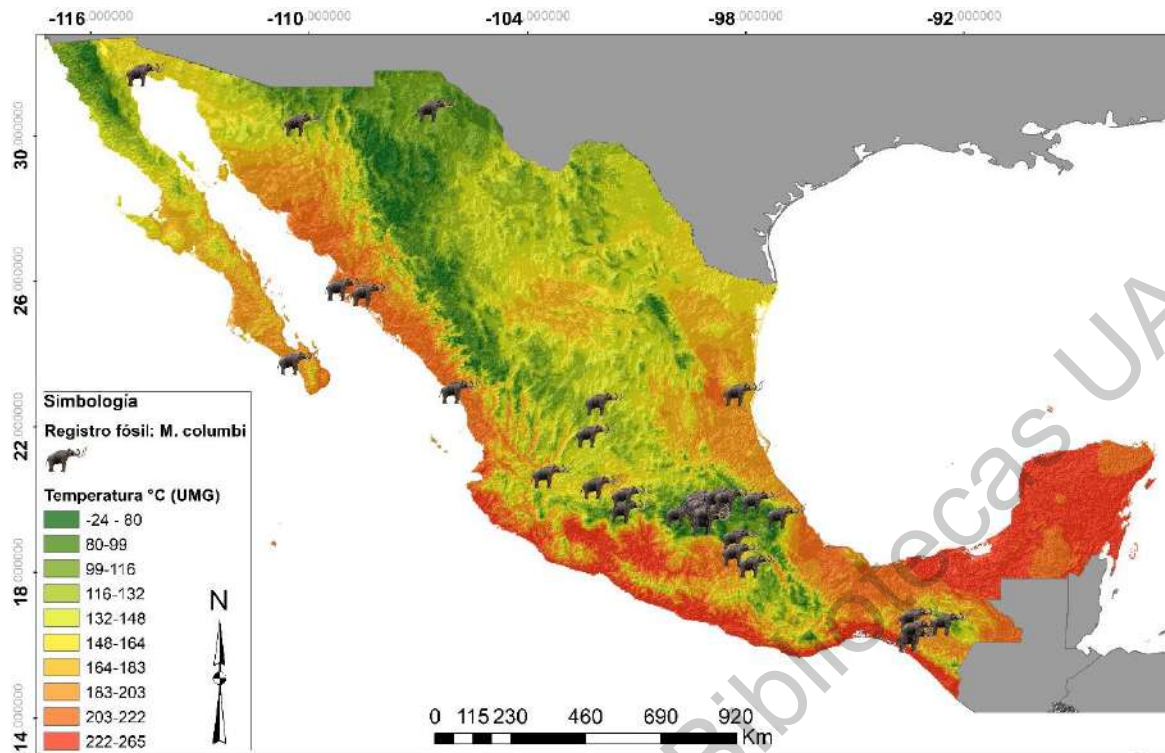


Figura 25. Temperatura media anual en México durante el UMG y distribución observada (registro fósil) de *M. columbi*. Elaborado con base en datos paleoclimáticos de wordclim, 2005.

La distribución potencial de *M. columbi* en México se extiende en todo el territorio, aunque la clasificación probabilística que va de 40 al 100% de potencialidad se encuentra extendida de norte a sur en todo el territorio nacional logrando cruzar la frontera hacia América Central, en longitud, la distribución potencial se encuentra contenida entre los meridianos -116 y -92, más reducido al de *C. hyodon* (Fig. 26). Abarca principalmente regiones montañosas, que va de medias a grandes altitudes. En relación con los datos paleoclimáticos, la distribución potencial de *M. columbi* se extiende principalmente en regiones frías con poco o nula precipitación.

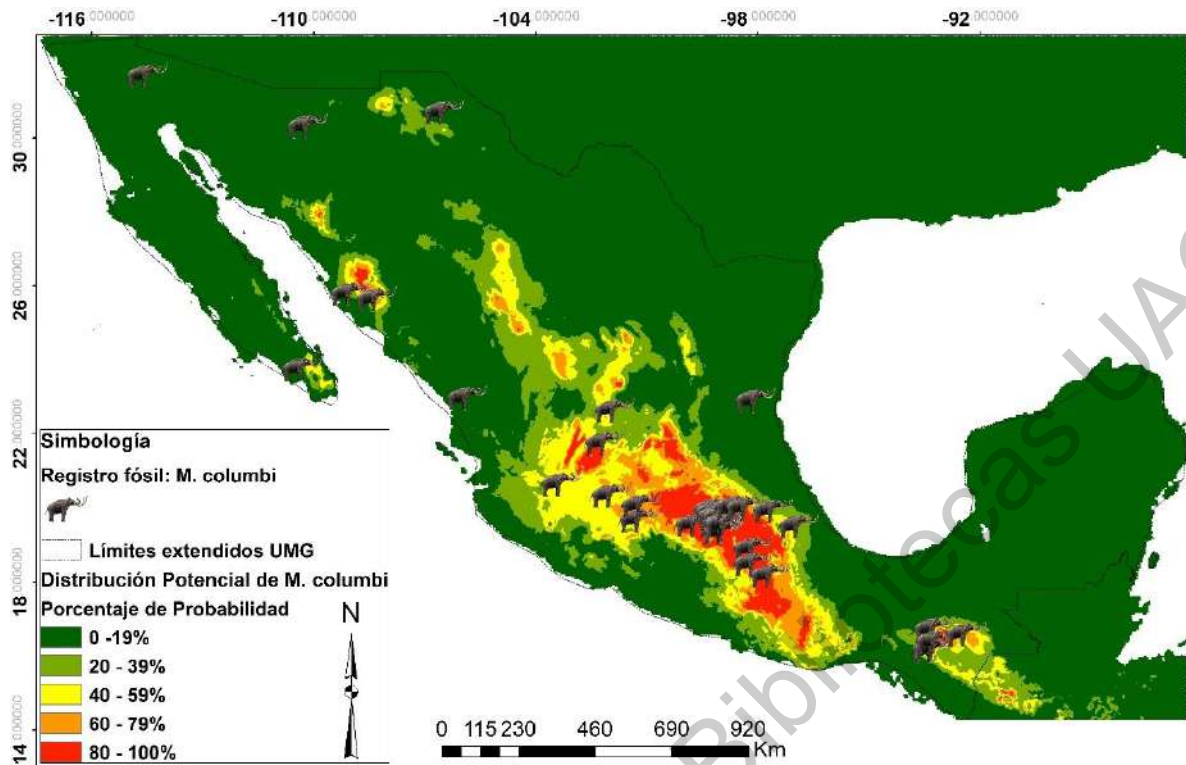


Figura 26. Mapa de distribución potencial de *Mammuthus columbi* en México durante el Último Máximo Glacial. Elaboración propia, 2019.

En los modelos obtenidos en Maxent para *C. hyodon* y *M. columbi* se observan algunos sitios en donde se tienen registros fósiles con una muy baja probabilidad de distribución potencial para ambas especies; se debe tomar en cuenta que los modelos resultantes de Maxent son modelos exponenciales, es decir, los datos de distribución real de ambas especies se asocian estadísticamente con las variables independientes de paleoclimáticas, en caso de existir una relación, esta se extrapola al resto del área de estudio y se asigna un valor numérico en cada punto del terreno (píxel) que suele interpretarse como la probabilidad de presencia de la especie en ese punto (López, 2014; Muñoz-Reja, 2018).

DISCUSIÓN

La cobertura territorial y distribución de *M. columbi* fue bastante amplia durante el Pleistoceno tardío, abarcó la gran mayoría de los estados de la República, siendo el centro de México la región con más registros. La cobertura de *C. hyodon* fue amplia en diversos estados de la república, con una mayor distribución en el sur, y el sureste en comparación de *M. columbi*.

La distribución real de *Mammuthus columbi* y *Cuvieronius hyodon*, muestran cierto patrón de según su registro fósil. La distribución de *C. hyodon* coincide con la vegetación de tipo matorral tropical espinoso y matorral arbolado, así como la tropical semidesértica, propuestas para el UMG por Ray y Adams, 2001; para el caso de *M. columbi* según el registro fósil, coincide en su mayoría con la vegetación de tipo matorral tropical espinoso y matorral arbolado. A pesar de converger en algunos tipos de vegetación, ambas especies se distribuían de manera más óptima en vegetaciones características.

La modificación en las estructuras de vegetación, así como la reducción de la precipitación en algunas regiones de México, relacionadas con los constantes cambios climatológicos durante el UMG, probablemente favorecieron la migración de pequeñas y grandes especies, en busca de alimento, refugio, así como extinciones de especies como lo menciona Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010.

El resultado obtenido de los modelos de distribución potencial de *M. columbi* y *C. hyodon* para el UMG, en contraste con las rutas de dispersión de macro mamíferos propuestas por Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010, nos permite vislumbrar aquellas rutas utilizadas por ambas especies para dispersarse a diferentes regiones del país que posiblemente favorecieron la distribución y extensión de ambas especies en el país en dicho periodo.

Mammuthus columbi debido a su dieta y a sus preferencias paleoambientales probablemente tenía la capacidad de utilizar principalmente las rutas de dispersión templadas de tierras altas y bajas, con una mínima asociación con las rutas tropicales (Fig. 27). Por el contrario, *Cuvieronius hyodon* no era tan estricto en las condiciones paleoambientales para su distribución, esto le pudo permitir utilizar casi indiscriminadamente todas aquellas rutas de dispersión de mamíferos propuestas por Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010 (Fig. 28).

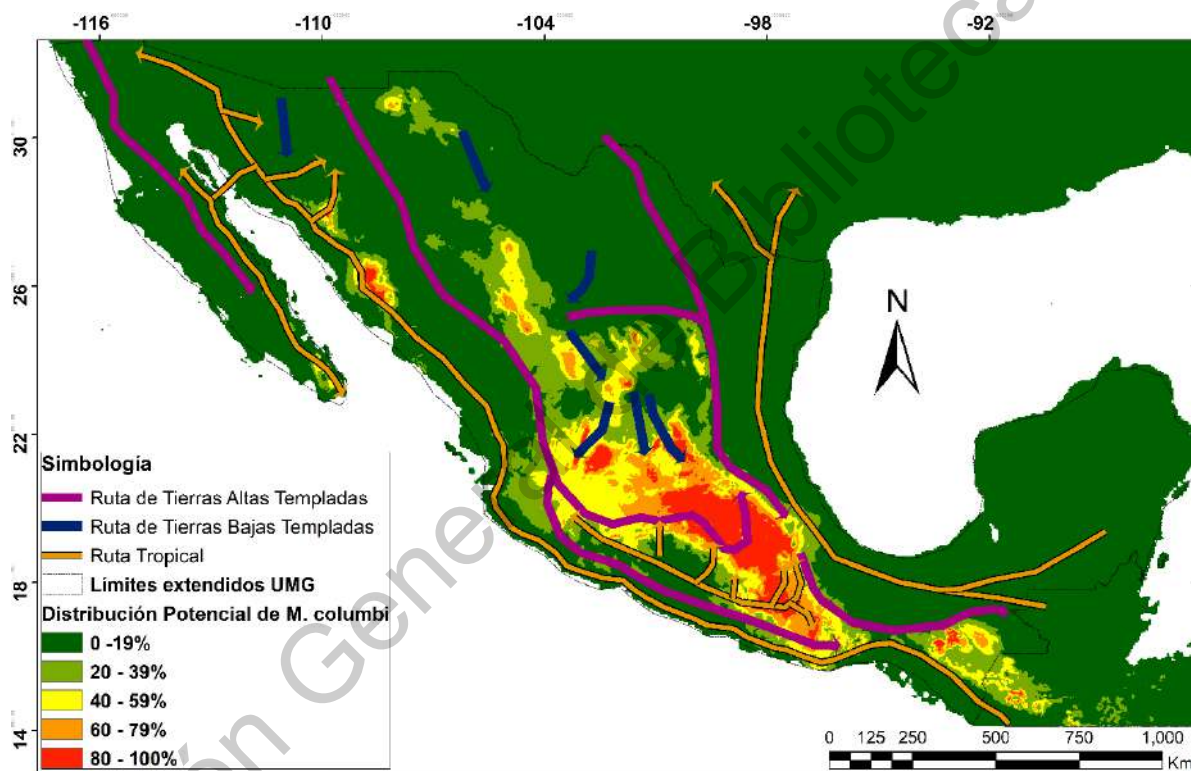


Figura 27. Modelo de distribución potencial de *Mammuthus columbi* y las rutas de dispersión que utilizó durante el Último Máximo Glacial en México. Modificado de Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010.

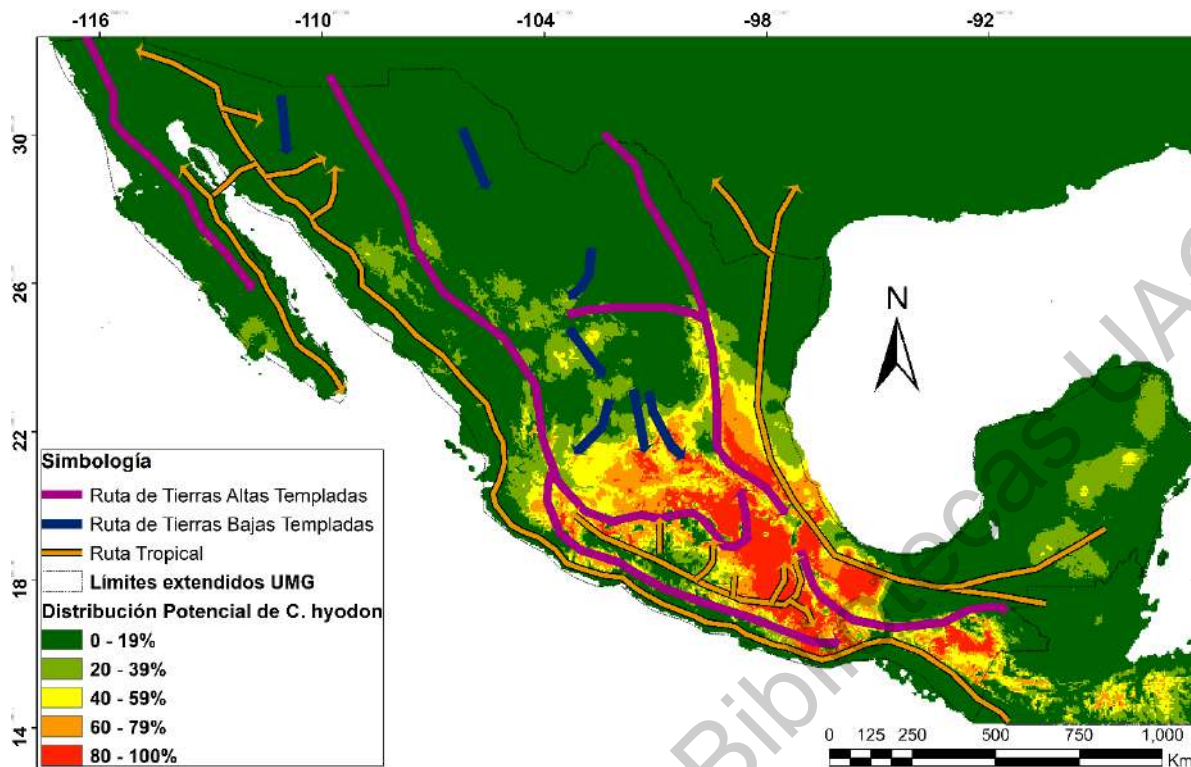


Figura 28. Modelo de distribución potencial de *Cuvieronius hyodon* y las rutas de dispersión que utilizó durante el Último Máximo Glacial en México. Modificado de Ferrusquía-Villafranca et al., 2010.

En algunas regiones, como en el centro de México, la abundancia de especies y la variabilidad en el registro fósil, principalmente mamíferos (Fig. 29), así como la alta probabilidad de distribución de especies como *M. columbi* y *C. hyodon* dadas por los modelos de distribución potencial, podrían ser indicadores de zonas con altos niveles de recurso hídricos así como una variedad de vegetación, ya que, como lo ha propuesto Rumiz, 2010 y el Instituto Nacional de Arqueología e Historia, 2018, se estima que los proboscídeos bebían al día aproximadamente 250 litros de agua y consumían 200 kilogramos de alimento, además de que *C. hyodon* está relacionado al consumo vegetación asociada a cuerpos de agua como lo mencionan Jiménez-Hidalgo y Pérez-Cruz, 2014; De la Rosa, 2020. Los proboscídeos pudieron proporcionar grandes impactos ecológicos, como la modificación en las estructuras de la vegetación, abriendo brechas y corredores de paso para especies medias y pequeñas propuesto también por Riney en 2002.

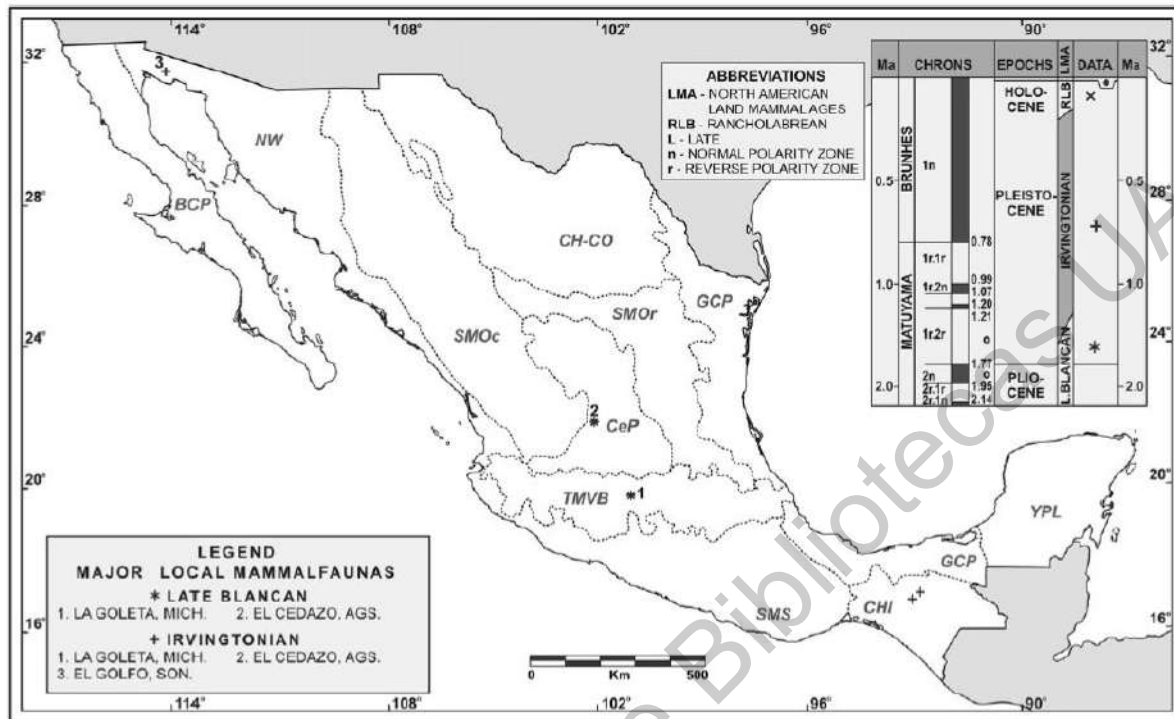


Figura 29. Principales localidades de mamíferos terrestres del Blancano tardío e Irvingtoniano en México, ubicadas en una plantilla de provincias morfoestructónicas. Tomado de Ferrusquía-Villafranca et al., 2010.

La poca variedad de vegetación con la que se alimentaba *M. columbi* limitaba su capacidad de migrar más allá de América Central como lo menciona Arroyo-Cabrales en 2007, caso contrario al de *C. hyodon* que logró extenderse hasta América del Sur como lo menciona Pérez-Crespo, 20015 y Jiménez-Hidalgo y Pérez-Cruz, 2013.

La limitada variedad de hábitats de *M. columbi*, pudo haber propiciado una sobrepoblación de esta y otras especies, nativas o aquellas que se dispersaban de América del Sur hacia América del Norte, que competían por alimento y refugio en zonas específicas, añadiendo a esto la presión ejercida por la presencia de los primeros hombres, así como las constantes fluctuaciones climáticas y ambientales pudieron haber sido causas principales del deterioro y extinción de los proboscídeos en México en los que se incluye a *M. columbi* así como lo mencionan Arroyo-Cabrales, 2005; Alberdi y Prado, 2008.

Los mapas de distribución potencial no solo contribuyen en el análisis de la dispersión o expansión de las especies estudiadas, para las investigaciones paleontológicas, los modelos podrían aportar datos e información relevante en la determinación de los hábitats, su importancia ecológica y paleoambiental, la transformación de los ecosistemas ante los abruptos cambios climáticos y las posibles consecuencias que esto traería a las especies estudiadas, contribuyendo así al análisis de las posibles causas de migración o extinción de las mismas.

En conjunto, con la información existente se puede generar un mayor conocimiento de la fauna y las estructuras de vegetación en el territorio nacional durante el último periodo glaciario, además de poder emplearse para reconstrucciones paleoambientales, paleoecológicas e incluso paleoclimáticas, sus relaciones y afectaciones, así como nuevas interrogantes para análisis más completos en el futuro.

4.1. Potencial en el uso de Sistemas de Información Geográfica (SIG) para la modelación de distribución potencial de especies extintas

A pesar de los resultados obtenidos en los registros paleontológicos y modelos de distribución potencial, se debe tomar en cuenta que la visión geográfica dentro de los estudios paleontológicos no es tomada con la relevancia debida.

Tan solo 65 de los 167 registros que se tienen disponibles en *Global Biodiversity Information Facility* de *Mammuthus columbi* en México cuentan con una referencia cartográfica específica, así mismo para *Cuvieronius hyodon* que cuenta con un total de 11 registros en México, aunque estos se encuentran dentro de una misma localidad cartografiable. Para la elaboración de los mapas de distribución potencial en el que se debe de toma en cuenta la cantidad de localidades y no específicamente los registros por localidad, el número de

localidades cartografiadas disminuye, como es el caso de *Cuvieronius hyodon* en los registros de *Biodiversity Information Facility*.

Debido a que no en todo el país las condiciones favorecen a los estudios paleolimnológicos, palinológicos y de paleovegetación por separado o en conjunto, la mayoría de estos se han enfocado en detallar puntos del EVTMM y algunas regiones muy específicas del norte del país, así como puntos muy escasos en el sur del territorio nacional.

Hay que tomar en cuenta que aquellos rásters de variables climáticas utilizadas para los modelos de distribución potencial, cuentan con una de escala de 1 kilómetro cuadrado, es decir, en estudios a nivel local en escalas de 1 km o menores no sería posible un análisis óptimo, ya que los resultados no serían representativos, para ello se requeriría realizar variables climáticas con las escalas óptimas para estudios muy locales.

Lo anterior hace visible otra de las problemáticas para estudiar los paleoambientes en México. Aquellos estudios realizados de paleovegetación, principalmente palinológicos, se realizan en su mayoría en el centro de México, en zonas lacustres del EVTMM, así como en regiones ubicadas al noroeste de la entidad. Hace falta una mayor cobertura y la descentralización en los estudios consiguientes, además, las inferencias realizadas en los estudios de paleovegetación y palinológicos en ocasiones se contraponen a inferencias de estudios realizados con dientes de grandes mamíferos o de registro fósil de plantas, principalmente en la temporalidad, o incluso en el tipo de vegetación o ambiente propuestos para un área determinada.

Dicho esto, sin el afán de desprestigiar el presente trabajo y enfatizando en los puntos anteriores, se debe aclarar que los resultados arrojados en este estudio no son representativos o no reflejan una realidad en todas las áreas o regiones del país, aunque esta fuera la intención principal. Se sigue teniendo la confianza de que los resultados

obtenidos son pieza clave para comenzar a realizar y pulir estudios de paleobiogeografía en México a futuro.

Por ello se propone un mayor control en el registro fósil faunístico, así como de vegetación y polen, tomando en cuenta la importancia de la georreferenciación en la descripción de los registros. Esto ligado a la creación de una red nacional de registros fósiles en México, en el que se pueda echar mano tanto de la información geográfica y metodológica derivada de los registros fósiles, así como la distribución de localidades fosilíferas, con el fin de descentralizar los estudios paleontológicos y paleambientales así como el de detectar áreas potenciales para futuras investigaciones. Así mismo, se propone la creación de cartografía paleoclimática y paleambiental con variables en una escala y resolución menores a 1 kilómetro cuadrado, más óptimas para futuros estudios locales y nacionales, para una mayor representación de la realidad.

CONCLUSIONES

Se logra observar un contraste en las distribuciones potenciales de ambas especies, aunque *M. columbi* abarca más en extensión se aprecia claramente una tendencia en la distribución de mayor potencialidad en zonas frías con bajas precipitaciones, contrario a *C. hyodon*, que se extiende del centro de la entidad hacia el sur, alcanzando una mayor distribución potencial en ambientes de altas y bajas temperaturas, como altas y bajas precipitaciones, es decir, una distribución en ambientes mixtos, no especializados como los de *M. columbi*. Esto parece refutar la hipótesis planteada al comienzo de la investigación, en la que se pensaba que al aumentar la aridez en el territorio nacional durante el UMG, aumentaría la distribución de *M. columbi* y se reduciría drásticamente la de *C. hyodon*, limitándolo hacia ambientes más tropicales al sur de la entidad. Esto último podría también significar una mayor adaptabilidad de *C. hyodon* en comparación con *M. columbi* ante los posibles cambios climáticos y ecosistémicos durante el UMG.

La información también nos plantea una nueva hipótesis, en la que se proponen microclimas que favorecieron las condiciones para la formación y extensión de lagos y lagunas, debido a que se sobrelapan los ambientes en los que se distribuían el *M. columbi* y *C. hyodon*, según se observa en los modelos de distribución potencial para ambas especies y en el registro fósil. Esto se observa principalmente en la región del Eje Volcánico Trans-Mexicano, que además de contener a la ruta de dispersión de tierras altas templadas, podría consolidarla como una zona percha, principalmente para aquellos mamíferos que se encontraban migrando.

Referencias

Acuña-Mesén, R. y García-Díaz, E. (1998). Nuevo ejemplar de *Cuvieronius hyodon* (Proboscidea: Gomphotheriidae) del Pleistoceno de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 46(4). 1167-1172.

Alberdi, M.T. (2011). Paleobiogeografía de gonfoterios trilofodontos (Mammalia: Proboscidea): Una reconstrucción por medio de la aplicación DIVA (análisis de dispersión- vicarianza). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 65(3). 235-244.

Alberdi, M.T. y Prado, J.L. (2008). Presencia de Stegomastodon (Gomphotheriidae, Proboscidea) en el Pleistoceno Superior en la zona costera de Santa Catarina del Mar (Argentina). *Estudios Geológicos*, 64(2). 175-185.

Arroyo-Cabrales, J., Carreño, A.L., Lozano-García, S., Montellano-Ballesteros, M.M., Cevallos-Ferriz, S., Corona, E., Espinosa-Arrubarrena, L., Guzmán, A.F., Magallón-Puebla, S., Morán-Zenteno, D.J., Naranjo-García, E., Olivera, M.T., Polaco, O.J., Nájera, S.S., Téllez-Duarte, Miguel, Tovar-Liceaga, R.E., Vázquez-Selem, L. (2008). La diversidad en el pasado. En Sarukhán, J., *Capital natural de México, vol I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, 227-262.

Arroyo-cabrales, J., Polaco, O. J., y Johnson, E. (2005). La mastofauna del Cuaternario tardío de México. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. Recuperado de <http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/InfG012.pdf>

Arroyo Cabrales J, Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad C (2018). La mastofauna del cuaternario tardío de México. Version 1.5. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. Recuperado de <https://www.gbif.org/dataset/987fc6a5-1a11-452b-be14-b89e027fa3e4#description>

Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O.J., Laurito, C., Johnson, E., Alberdi, M.T., Valerio, A.L. (2007). The proboscideans (Mammalia) from mesoamerica. *Elsevier*, 169(170). 17-23.

Averianov, A. (1996). Sexual Sexual dimorphism in the mammoth skull, teeth, and long bones. En Shoshani, J. y Tassy, P. (Eds), *The Proboscídea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and Ther Relatives*. Oxford University Press. 260-167.

Bigelow, N.H. (2013). Pollen records, late Pleistocene | Northern North America. *Encyclopedia of Quaternary Science (Second Edition)*. 39-51.

Blatchelor, C.L., Margold, M., Krapp, M., Murton, D.K., Dalton, A.S., Gibbard, P.L., Stokes, C.R., Murton, J.B., Manica, A. (2019). The configuration of Northern Hemisphere ice sheets through the quaternary. *Nature Communications*, 10(3713).

Borja, M. O. (2009). *Modelamiento de nicho ecológico de las ranas de cristal (Amphibia: Anura: Centrolenidae) del Ecuador a partir del registros de museología: predicción del área de ocupación y evaluación en relación con el Sistema Nacional de Áreas Protegidas del Ecuador* (Tesis de grado). Universidad de San Francisco de Quito, Ecuador.

Brovkin, V. (2013). Glacial climates | biosphere feedbacks. En Elias S.A., Mock, C.J., *Encyclopedia of Quaternary Science (Second Edition)*. 721-728.

Brookes, J. (1828). A catalogue of the anatomical zoological museum of Joshua Brookes. Esq., F.R.S., F.L.S. y C. Part 1, Londres, Richard Taylor. 76.

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). 359-377.

Caballero, J.M. (2010). *Uso de los Sistemas de Información Geográfica para el análisis de la biodiversidad. Aplicación al estudio de los macrolepidópteros en Angola* (Tesis doctoral). Universidad de Extremadura, España.

Cabrera, A. (1930). Una revisión de los mastodontes argentinos. *Revista del museo de la plata*, 3(8). 110-126.

Carrillo, J.D., Chávez, E., Alfonso-Hernández, I. (2008). Notas preliminares sobre los Mastodontes Gonfoteridos (Mammalia: Proboscidea) del cuaternario venezolano. *Boletín Antropológico, Universidad de los Andes*, 26. 233-263.

Carbot-Chanona, G., Lagunas-Rodríguez, Z., Jiménez-Moreno, F. J., & Suárez, S. (2017). Aspectos paleobiológicos de dos ejemplares de *Mammuthus columbi* (Mammalia, Proboscidea, Elephantidae) del Pleistoceno de Puebla, centro de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 69(3), 591-609.

Carvajal, A. (2002). Teorías y modelos: formas de presentación de la realidad. *Comunicación*, 12(001). 1-14.

Chaverri-Polini, A. (1998). Las montañas, la diversidad biológica y su conservación. *UNASLYVA*, 195(49).

Clark, P.U., Dyke, A.S., Shakun, J.D., Carlson, A.E., Clark, J., Wohlfarth, B., Mitrovica, J.X., Hostetler, S.W., McCabe, A.S. (2009). The Last Glacial Maximum. *Science*, 325(5941), 710-714.

Clayton, L., Moran, S.R. (1982). Chronology of late wisconsinan glaciation in middle North America. *Quaternary Science Reviews*, 1(1). 55-82.

Cohen, C. (2002). Fate of the Mammoth. *University of Chicago Press*. 63-64.

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (2020). México Megadiverso. Recuperado de <https://www.biodiversidad.gob.mx/pais/quees>

Correa-Metrio, A., Lozano-García, S., Xelhuantzi-López, S., Sosa-Nájera, S., Metcalfe, S.E. (2012). Vegetation in western central Mexico during the last 50 000 years: modern analogs and climate in the Zacapu Basin. *Journal of Quaternary Science*, 27(5). 509-5018.

Correia, Manuel Jorge (2019). Criterios confiables para la construcción del modelo de máxima entropía (Maxent) orientados a la pesquería con red de cerco en el pacífico oriental. 10.13140/RG.2.2.36673.81769.

Corvedale, T.C., Kartzinel, T.R., Grabowski, K.L., Shriver, R.K., Hassa, A.A., Goheen, J.R., Palmer, T.M., Pringle, R.M. (2016). Elephants in the understory: opposing direct and indirect effects of the consumption and the ecosystem engineering by megaherbivores. *Ecology*, 97(11). 3219-3230.

Cope, E.D. (1884). The extinct Mammalia of the Valley of Mexico. *Proceedings of the American Philosophical Society of Philadelphia*, 22. 1-21.

Cruz, J.A., Arroyo-Cabrales, J., Reynoso, V.H. (2016). Reconstructing the paleoenvironment of Loltún cave, Yucatán, México, with pleistocene amphibians and reptiles and their paleobiogeographic implications. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 33(3). 342-354.

De la Rosa, S., Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (S.f.).

Gonfoterido de Cuvier (*Cuvieronius tropicus*) Cope, 1884. Recuperado de <https://www.biodiversidad.gob.mx/biodiversidad/EdHielo/GCuvieronius.html>.

De la Rosa, S., Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (S.f). Mamut de columbia (*Mammuthus columbi*) Falconer, 1857. Recuperado de <https://www.biodiversidad.gob.mx/biodiversidad/EdHielo/mamutColumbia.html>.

Dede, V., Çiçek, I., Sarikaya, M., Ciner, A., Uncu, L. (2017). First cosmogenic geochronology from the Lesser Caucasus: Late Pleistocene glaciation and rock glacier development in the Karçal Valley, NE Turkey. *Quaternary Science Reviews*, 164(2017). 54-67.

Díaz-Sibaja, R., Jiménez-Hidalgo, E., García-Zepeta, M.L. (2018). Una nueva localidad fosilífera en Oaxaca (México) y el registro más austral de *Bison Latifrons*. Implicaciones paleobiogeográficas, paleoecológicas y paleoambientales. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 70(1). 201-222.

Díaz-Sibaja, R., Jiménez-Hidalgo, E., Ponce-Saavedra, J., García-Zepeta, M.L. (2018)b. A combined mesowear analysis of Mexican *Bison antiquus* shows a generalist diet with geographical variation. *Cambridge University Press*, 92(6). 1130-1139.

Ehlers, J., Gibbard, P.L. (2006). The extent and chronology of cenozoic global glaciation. *Elsevier*, 164(165). 6-20.

Falconer, H. (1857). On the species of mastodon and elephant occurring in the fossil state of Great Britain. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 13. 307-36.

Feranec, R. S. (2004). Geographic variation in the diet of hypsodont herbivores from the Rancholabrean of Florida. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207(3-4), 359-369.

Fernández, G. (2018). Validez de los datos de precipitación media mensual (1970-2000) generados por el modelo WorldClim V2.0 para Venezuela. *Terra Nueva España*, 34(56).

Fernandez-Eguiarte, A., Zavala-Hidalgo, J., Romero-Centeno, R. (2020). Atlas Climático Digital de México. Centro de Ciencias de la Atmósfera. Universidad Nacional Autónoma de México.

Ferreti, M.P. (2008). Estructura del esmalte de *Cuvieronius hyodon* (Proboscidea, Gomphotheriidae) con una discusión sobre la evolución del esmalte en elefantoides. *Journal of Mammalian Evolution*, 15(1).

Ferrusquía-Villafranca, I., Arroyo-Cabrales, J., Martínez-Hernández, E., Gama-Castro, J., Polaco, O., Johnson, E. (2010). Pleistocene mammals of México: A critical review of regional chronofaunas, climate change response and biogeographic. *Quaternary International*, 217(1). 53-104.

Ferrusquía-Villafranca, I., Arroyo-Cabrales, J., Martínez-Hernández, E., Gama-Castro, J., Ruiz-González, J., Polaco, O.J. (2018). Mamut: el gigante de la prehistoria llega al desierto sonorense. Recuperado de <https://inah.gob.mx/attachments/article/7495/Boletín%20297.pdf>

Fischer, G. (1814). Zoognosia Tabulis synopticis illustrate. Typis Nicolai Sergeidis Vsevolozky, Moscow, 3. 1-694.

Fisher, D.C. (1996). Extinction of proboscideans in North America. En J. Shoshani and P. Tassy, *The Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and Their Relatives*. Oxford University Press. 296-315.

Fritz, H. (2017). Long-term field studies of elephants: understanding the ecology and conservation of a long-lived ecosystem engineer. *Journal of Mammalogy*, 98(3). 603-611.

Fox, D., Fisher, D., Vartanyan, S. (2003). Tusk growth increment and stable isotope profiles of Late Pleistocene and Holocene *Mammuthus primigenius* from Siberia and Wrangel Island. *Third International Mammoth Conference*. Dawson City, Yukon Territory, Canada.

Gamez, R. (2011). *Guía para la Elaboración de Mapas de Distribución Potencial*. México: Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad Veracruzana.

Garcia, E. (1998). Modificación al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía-UNAM, México. 1-98.

Garrido, G. (2008). Generalidades de Perisodáctilos y los Proboscídeos del Villafraniense superior en la relación con el registro fósil de fonelas P-1. *Cuadernos del Museo Geominero* (10), 517-551

GBIF: The Global Biodiversity Information Facility (*Mammuthus columbi*, Falconer 1857). Recuperado de https://www.gbif.org/occurrence/search?country=MX&has_coordinate=true&has_geospatial_issue=false&taxon_key=4968840

GBIF: The Global Biodiversity Information Facility (*Cuvieronius hyodon*, Fischer, 1814). Recuperado de https://www.gbif.org/occurrence/search?q=cuvieronius%20hyodon&country=MX&has_coordinate=true&has_geospatial_issue=false

Gray, J.E. (1821). On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Medical Repository*, 15. 293-310.

Hay, O.P. (1922). Further observations on some extinct elephants. *Proc, Biol. Soc. Washington*, 35. 97-102.

Haynes, G. (1991). Mammoths, mastodonts, and elephants: biology, behavior, and the fossil record. *Journal of Mammalogy* 75. 234-236.

Haynes, G. (2012). Elephants (and extinct relatives) as earth-movers and ecosystem engineers. *Geomorphology* 157-158. 99-107.

Hoppe, K. A., Stover, S. M., Pascoe, J. R., & Amundson, R. (2004). Tooth enamel biomineralization in extant horses: implications for isotopic microsampling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 206(3-4), 355-365.

Illiger, C. (1811). *Prodomus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis*. C. Salfeld, Berlín. 301.

Instituto Nacional de Antropología e Historia. (2018). Mamut: el gigante de la prehistoria llega al desierto sonorense. Recuperado de <https://www.inah.gob.mx/attachments/article/7495/Boleti%CC%81n%20297.pdf>

Instituto Nacional de Geografía y Estadística. (1979). Referencias geográficas y extensión territorial de México. En *Serie de manuales de información básica de la nación cómo es México*. 1-17.

Instituto Nacional de Geografía y Estadística. (1991). Datos básicos de la geografía en México. Recuperado de http://internet.contenidos.inegi.org.mx/contenidos/productos/prod_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/historicos/2104/702825221218/702825221218_2.pdf

International Commission on Zoological Nomenclature. (2011). Opinion 2276 (Case 3479) Cuvieronius Osborn, 1923 (Mammalia, Proboscidea): usage conserved by designation of a type species. *The Bulletin of Zoological Nomenclature*, 68(2). 156-158.

Israde, I., Velázquez-Durán, R., Lozano, M.S., Bischoff, J., Domínguez, G., Garduño, V.H. (2010). Evolución paleolimnológica del Lago Cuitzeo, Michoacán durante el Pleistoceno-Holoceno. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 62(3). 345-357.

Jiménez-Hidalgo, E., y Pérez-Cruz, L.A. (2014). Primer registro de *Cuvieronius* (Proboscidea: Gomphotheriidae) en el Pleistoceno del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, sur de México, algunas consideraciones sobre taxonomía y distribución geográfica en México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 31(3). 354-360.

Johnson, E. (2010). Pleistocene mammals of México: a critical review of regional chronofaunas, climate change response and biogeographic provinciality. *Elsevier*, 217(1). 53-104.

Jordá, J.F. (2014). El cuaternario: marco cronológico y paleoambiental de la prehistoria. En S. Ripoll (Ed). *Prehistoria I: las primeras etapas de la humanidad* (21-75). Madrid, España: Centro de Estudios Ramón Areces, A.C.

Julien, M. A., Bocherens, H., Burke, A., Drucker, D. G., Patou-Mathis, M., Krotova, O., & Péan, S. (2012). Were European steppe bison migratory? ^{18}O , ^{13}C and Sr intra-tooth isotopic variations applied to a palaeoethological reconstruction. *Quaternary International*, 271, 106-119.

Lambert, D. y Shoshani, J. (1998). Proboscidea. En Janis, C.M., *Evolution of Tertiary Mammals of North America* (606-622). Estados Unidos de América.

Laurito, C. A., & Valerio, A. L. (2012). Paleobiogeografía del arribo de mamíferos sudamericanos al sur de América Central de previo al gran intercambio biótico americano: un vistazo al GABI en América Central. *Revista Geológica de América Central*, (46). 123-144.

Laws, R. (1966). Age criterio for the African elephant *Loxodonta a. africana*. *East African Wildlife Journal* 4. 1-37.

Lister, A.M. (1996). *Evolution and taxonomy of Eurasian mammoths*. En J. Shoshani y P. Tassy (Eds), *Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and Their Relatives* (203-213). Oxford University Press.

Lister, A.M. (2017). On the type material and evolution of North American mammoths. *Quaternary International*, 443. 14-31.

Lister, A., y Sher, A.V. (2015). Evolution and dispersal of mammoths across the northern hemisphere. *Science*, 350. 42-43.

Llorente-Bousquets, J., y Ocegueda, S. (2008). Estado del conocimiento de la biota. En Sarukhán, J., (Coord) *Capital natural de México, vol I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México. 283-322.

Lozano, M.A. (2007). Evidencia del cambio climático: cambios en el paisaje. Recuperado de <http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones2/libros/437/lozano.html>.

Lozano, M.S., Roy, P.D., Correa, Y.A., Caballero, M.E., Charriquiry, J.D., Figueroa-Rangel, B.L., Islebe, G.A., González, L., Villanueva, J. (2015). Capítulo 5: Registros paleoclimáticos. En Gay, C., Cos, A., Rueda, J.C. (Eds), *Reporte mexicano de cambio climático* (113-130). México.

López, D.C. (2014). *Predicción de la futura distribución potencial de Quercus humboldtii bajo diferentes escenarios de cambio climático* (Tesis de maestría). Universidad de San Francisco de Quito, Ecuador.

Lucas, S.G. (2009). Case 3479 Cuvieronius Osborn, 1923 (Mammalia, Proboscidea): proposed conservation. *The Bulletin of zoological nomenclature*, 66(3). 265-270.

Lucas, S.G. y Alvarado, G.E. (2010). Fossil proboscidea from the upper cenozoic of central America: taxonomy, evolutionary and paleobiogeographic significance. *Revista Geológica de America Central*, 42. 9-42.

Lusardi, B.A., Dengler, E.L. (2017). Minnesota at a glance quaternary glacial geology. Minnesota Geological Survey. Recuperado de <https://hdl.handle.net/11299/59427>.

Maglio, V.J. (1973). Origen and evolution of the Elephantidae. *Transactions of the American Philosophical Society*, 63(3). 413-427.

Mena, F. (2018). La humilde aventura de conocer: el caso del poblamiento americano. *Magallania*, 46(1). 17-25.

Mercado, N., Wallace, R.B., López-Strauss, H. (2010). Metodología para el Desarrollo de Mapas de Distribución Mamíferos Medianos y Grandes en Bolivia. En Wallace, R.B., Gómez, H., Porcel, Z.R., Rumiz, D.I. (Eds), *Distribución Ecológica y Conservación de los Mamíferos Medianos y Grandes de Bolivia* (117-127). Bolivia.

Mickelson, D.M. y Attig, J.W. (2017). Laurentide ice sheet: ice Margin Positions in Wisconsin. *Wisconsin Geological and Natural History Survey*. 1052-2115.

Mothé, D., Ferretti, M.P., Avilla, L.S. (2016). The dance of tusks: rediscovery of lower incisors in the Pan-American Proboscidean Cuvieronius hyodon revises incisor evolution in Elephantimorpha. *PloS ONE*, 11(1). Doi [10.1371 / journal.pone.0147009](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147009).

Muñoz-Reja, L.M. (2018). *Elaboración de un modelo predictivo de distribución potencial del cultivo de Chenopodium quinoa Willd. Basado en necesidades edafoclimáticas con*

objeto de determinar las zonas de correcta adaptación en extremadura (Tesis de maestría). Universidad de Extremadura, España.

Noblet, N.I., Prentice, I.C., Joussaume, S., Texier, D., Botta, A., Haxeltine, A. (1996). Possible role of atmosphere-biosphere interactions in triggering the Last Glaciation. *Geophysical Research Letters*, 23(22). 3191-3194.

Nunez, E.E., Macfadden, B.J., Mead, J.I., Baez, A. (2010). Ancient forest and grasslands in the desert: diet and habitat of late pleistocene mammals from northcentral Sonora, México. *Elsevier*, 297(2). 391-400.

Osborn, H.F. (1923). New subfamily, generic and specific stages in the evolution of the Proboscidea. *American Museum Novitates*, 99. 1-4.

Palacios, D., Stokes, C.R., Phillips, F.M., Clague, J.J., Alcalá-Reygosa, J., Andrés, N., Angel, I., Blard, P., Briner, J.P., Hall, B.L., Dahms, D., Hein, A.S., Jomelli, V., Mark, B.G., Martini, M.A., Moreno, P., Riedel, J., Sagredo, E., Satansell, N.D., Vázquez-Selem, L., Viulle, M., Ward, D.J. (2020). The deglaciation of the Americas during the Last Glacial Termination. *Earth-Science Reviews*, 203.

Palma-Ordaz, S., Delgadillo-Rodríguez, J. (2014). Distribución potencial de ocho especies exóticas de carácter invasor en el estado de Baja California. *Botanical Sciences*, 92(4). 587-597.

Pérez-Crespo, V.A., Sánchez-Chillón, B.S., Arroyo-Cabrales, J., Alberdi, M.T., Polcao, 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 Catedral con base en isótopos estables ($\delta^{13}C$, $\delta^{18}O$). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26(2). 347-355.

Pérez-Crespo, V.A., Arroyo-Cabrales, J., Benammi, M., Johnson, E., Polaco, O.J., Santos-Moreno, A., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E. (2012). Geographic variation of diet and habitat of the mexican populations of Columbian mammoth (*Mammuthus columbi*). *Quaternary International*. 1-9.

Pérez-Crespo, V.A., Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O.J. (2012). Uso de marcadores biogeoquímicos para el estudio de la dieta y el hábitat de los mamutes en México. *Arqueología Mexicana*, 116. 76-79.

Pérez-Crespo, V.A., Arroyo-Cabrales, J., Alva-Valdivia, L.M., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E. (2012) b. Datos isotópicos ($\delta^{13}C$, $\delta^{18}O$) de la fauna pleistocénica de la Laguna de las Cruces, San Luis Potosí. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 29(2). 299-307.

Pérez-Crespo, V.A., Arroyo-Cabrales, J., Benammi, M., Polaco, O.J., Santos-Moreno, A., Morales-Puente, P. (2013). Variación de la dieta del mamut de las praderas de la Laguna de las Cruces, San Luis Potosí. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 65(3). 573-580.

Pérez-Crespo, V.A., Prado, J.L., Alberdi, M.T., Arroyo-Cabrales, J., Johnson, E. (2015). Diet and habitat for six american pleistocene proboscidean species using carbon and oxygen stable isotopes. *Ameghiniana*, 53(1). 1-13.

Perrazo, F. y Marchant, F. (2017). Análisis comparativo entre funciones de forma maxent y de mínimos cuadrados ponderados en un método sin malla de colocación. *Revista Internacional de Métodos Numéricos para Cálculo y Diseño en Ingeniería*, 33(3-4). 290-298.

Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling*, 190. 231-259.

Phillips, S.J., y Dudik, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and comprehensive evaluation. *Ecography*, 31. 161-175.

Phillips, S.J., Dudik, M. y Schapire, R.E. (2009). Maxent software for modeling species niches and distributions (version 3.4.1). Recuperado de https://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/

Pringle, R.M. (2008). Elephants as agents of habitat creation for small vertebrates at the patch scale. *Ecology*, 89(1). 26-33.

Quesada-Quirós, M., Acosta-Vargas, L.M., Arias-Aguilar, D., y Rodríguez-González, A. (2017). Modelación de nichos ecológicos basados en tres escenarios de cambio climático para cinco especies de plantas en zonas altas de Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 14(34). 1-12.

Rahmstorf, S., Feulner, G. (2013). Ocean circulation and climate. En Siedler, M., Griffies, S.M., Gould, J., Church, J.A. (Eds.), *International Geophysics* (1-868).

Ray, N. y Adams, J. M. (2001). A Gis-based vegetation map of the world at the Last Glacial Maximum (25,000-15,000 BP). *Internet Archaeology*, 11(11), 1-44.

Rosas, R., y Looor, P. (2015). Isotopos estables de nitrógeno y carbono para entender la ecología trófica de los organismos marinos. *Boletín de la Asociación Argentina de Malacología*, 4(2). 19-22.

Rampino, M.R. y Self, S. (1993). Climate-volcanism feedback and the Toba eruption of 74,000 years ago. *Quat. Res*, 40. 269-280.

Riney, B. (2002). Excavation site in Oceanside reveals fossils of mammoth, mastodon, and tapir. San Diego Natural History Museum. Recuperado de <http://www.sdnhm.org/research/paleontology/oceanside02.html>.

Romo, H., Sanabria, P., García-Barros, E. (2013). Predicción de los impactos del cambio climático en la distribución sobre las especies de Lepidoptera. El caso del género *Boloria* Moore, 1900 en la Península Ibérica (Lepidoptera: Nymphalidae). *SHILAP Revista de Lepidopterología*, 41(162). 267-286.

Rodríguez, R.M., Benito, A., Portela, A. (2004). Meteorología y climatología. En Fundación Española para la Ciencia y la Tecnología, FECYT, *Meteorología y Climatología Semana de la Ciencia y la Tecnología* (3-88). España.

Ros-Montoya, S. (2010). *Los Proboscídeos del Plio-pleistoceno de las cuencas de Guadix-Baza y Granada* (Tesis Doctoral). Universidad de Granada, España.

Rumiz, D.I. (2010). Roles ecológicos de los mamíferos medianos y grandes. En Wallace, R.B., Gómez, H., Porcel, Z.R., Rumiz, D.I. (Eds.), *Distribución, ecología y conservación de los mamíferos medianos y grandes de Bolivia* (53-73). Bolivia.

San Diego Zoo Global. (2008). Extinct columbian (*Mammuthus columbi*) and channel island (*M. Exilis*) mammoths fact sheet. Recuperado de <http://ielc.libguides.com/sdzg/factsheets/extinctmammoth>.

Savino, C., Dionato, L., Gatto, M.A., Zerda, H. (2014). Modelos de distribución potencial de especies. 31-36.

Servicio Geológico Mexicano. (2017). Evolución de las tectónica en México. Recuperado de <https://www.sgm.gob.mx/Web/MuseoVirtual/Riesgos-geologicos/Evolucion-tectonica-Mexico.html#>

Servicio Geológico Mexicano, (2017). Datación de las rocas. Recuperado de <https://www.sgm.gob.mx/Web/MuseoVirtual/Rocas/Datacion-de-las-rocas.html>

Silva, D.P., Valera, S., Nemésio, A., De Marco, P.Jr. (2015). Adding Biotic Interactions into Paleodistribution Models: A Host-Cleptoparasite Complex of Neotropical Orchid Bees. *PLOS ONE*, 10(6). Recuperado de <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0129890>.

Silva, P.G., Bardají, T., Roquero, E., Baena-Preysler, J., Cearreta, A., Rodríguez-Pascua, M.A., Rosas, A., Cari Zazo, Goy, J.L. (2017). El periodo cuaternario: la historia geológica de la prehistoria. *Cuaternario y Geomorfología*, 31(3-4). 134-152.

Shoshani, J. y Tassy, P. (1996). The Proboscídea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and Ther Relatives. *Oxford University Press*. 260-167.

Stokes, C.R. (2017). Deglaciation of the Laurentide ice sheet from the Last Maximum Glacial. *Geographical Research Letters*, 43(2). 377-428.

Tapia-Ramírez, G., Guzmán, A. F., & Polaco, O. J. (2013). Los gonfoterios (Proboscidea, Gomphotheriidae) de Colima, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 65(3), 591-607.

Uriarte, A. (2000). Sobre el clima global y su cronología durante el último ciclo glacial. *Dialnet*, 5(2000). 79-117.

Uriarte, A. (2003). Mantos de hielo durante el último máximo glacial. Recuperado de <http://ram.tiempo.com/numero9/pdf/mantosdehielo.pdf>.

Valera, S., Terribile, L.C., de Oliveira, G., Diniz-Filho, J.A.F., González-Hernández, J., Lima-Ribeiro, M.S. (2015). ecoClime vs. Worldclim: variables climáticas SIG para trabajar en biogeografía. *Ecosistemas*, 24(3). 88-92.

Dirección General de Bibliotecas UAQ