



Universidad del Mar
Campus Puerto Escondido

**Reconstrucción paleoambiental de un
yacimiento fosilífero del Pleistoceno tardío
en la Mixteca Alta de Oaxaca usando
proxies biológicos**

T e s i s

**Que para obtener el Título Profesional de
Licenciado en Biología**

Presenta
Ismael Espinosa Poblano
Directora
Dra. Rosalía Guerrero Arenas

Puerto Escondido, Oaxaca, México, 2022

DEDICATORIA

*“...el ave canta aunque la rama cruja
como que sabe lo que son sus alas...”*

A Gloria – Salvador Diaz Mirón

A mi familia, por motivarme a volar. En especial, a mi mamá, a mi papá, a mis hermanas y a mis hermanos, qué sería yo sin ustedes.

A mis amigos, por motivarme y por todas las aventuras vividas durante estos años.

A mí, por atreverme.

AGRADECIMIENTOS

Mi más grande agradecimiento a mi madre Rosa y a mis hermanos Carmen, Luis, Raúl, Salvador, Alejandro y Cecilia, por su confianza, por su apoyo incondicional, por sus enseñanzas y por su ejemplo. Gracias familia, sin ustedes esto no hubiera sido posible.

A mi directora de tesis, la Dra. Rosalía Guerrero Arenas, por haberme aceptado como su tesista, por su apoyo, su paciencia y su orientación durante todo el desarrollo de esta tesis. Gracias doctora por inspirarme como Biólogo.

Al Dr. Eduardo por prestarme material bibliográfico y por compartir con gusto su conocimiento paleontológico.

A mis profesores, en especial a aquellos que me permitieron involucrarme en sus proyectos de investigación o en sus laboratorios y que con todo gusto me compartieron su conocimiento en campo y en laboratorio.

Muchas gracias Dr. Eduardo Jiménez Hidalgo, Dr. Gerardo F. Carbot Chanona, Dr. Carlos García Estrada y M. en C. Helisama Colín Martínez por el tiempo invertido en revisar mi tesis y por sus acertadas observaciones que ayudaron a mejorar mi escrito.

A la Universidad de Mar y a todo su personal que hacen de este campus un sitio idóneo para nuestra formación como profesionales.

Al personal de la Biblioteca del campus Puerto Escondido quienes amablemente me apoyaron en la recuperación de material bibliográfico.

A mis compañeros y amigos de grupo, por las buenas charlas y el intercambio de ideas, tengo muy buenos recuerdos con cada uno de ustedes.

A Cris, Migue, Balbi y Citla, por hacer ameno el trabajo en el paleomóvil. A Balbi por procesar parte del material durante su servicio social.

Un agradecimiento muy especial a Gris, Mar y Alba por escucharme y apoyarme siempre que lo necesité.

A mi prima Alida, por motivarme a iniciar mis estudios superiores. Ese gesto lo recordaré por siempre.

Mi profundo agradecimiento a todas aquellas personas -que son muchas- que me han apoyado de buena voluntad en la realización de este proyecto.

A los lectores que se interesen en este texto.

Gracias... muchas gracias.

CONTENIDO

1	Índice de tablas.....	1
2	Índice de figuras.....	2
3	Resumen.....	3
4	Abstract.....	4
5	Introducción.....	5
6	Antecedentes.....	7
6.1	Pleistoceno.....	7
6.2	Moluscos continentales pleistocénicos en México.....	8
6.3	Ostrácodos dulceacuícolas del Pleistoceno en México.....	11
6.4	Los proxies biológicos en las reconstrucciones paleoambientales.....	12
6.4.1	Ostrácodos.....	13
6.4.2	Moluscos continentales (terrestres y dulceacuícolas).....	14
6.5	Estudios del Pleistoceno en la zona de estudio.....	15
7	Zona de estudio.....	20
8	Justificación.....	23
9	Objetivos.....	23
10	Hipótesis.....	23
11	Materiales y métodos.....	24
11.1	Recuperación de ejemplares fósiles.....	24
11.2	Identificación taxonómica de los ejemplares.....	24
11.3	Revisión bibliográfica.....	28
11.4	Abreviaturas.....	29
12	Resultados.....	30
12.1	Paleontología sistemática.....	30
12.2	Distribución geográfica de las especies.....	64
12.3	Condiciones paleoambientales representadas.....	65

13	Discusión.....	65
13.1	Identificación taxonómica.....	65
13.2	Distribución geográfica.....	67
13.3	Consideraciones tafonómicas.....	70
13.3.1	Daños tafonómicos.....	71
13.3.2	Ponderación temporal (<i>time-averaging</i>).....	72
13.3.3	Conjunto parautóctono.....	73
13.4	Condiciones ambientales representadas.....	75
13.4.1	Ambientes dulceacuícolas.....	75
13.4.2	Ambientes terrestres.....	77
14	Conclusiones.....	80
15	Referencias.....	81

1 Índice de tablas

Tabla 1. Estudios que han usado moluscos como proxies biológicos para interpretaciones paleoambientales.	10
Tabla 2. Condiciones ambientales reportadas en México para las fechas más próximas a los 60 000 años BP.	18
Tabla 3. Medidas de los caparazones de <i>Cypridospsis vidua</i>	31
Tabla 4. Medidas de los caparazones de <i>Eucypris meadensis</i>	32
Tabla 5. Medidas de los caparazones de <i>Candona crogmaniana</i>	33
Tabla 6. Medidas de los caparazones de <i>Candona patzcuaro</i>	35
Tabla 7. Medidas de los caparazones de <i>Ilyocypris bradyi</i>	37
Tabla 8. Medidas de las conchas de <i>Tepalcatia polia</i>	40
Tabla 9. Medidas de las conchas de <i>Fossaria</i> cf. <i>F. parva</i>	42
Tabla 10. Medidas de las conchas de <i>Fossaria</i> cf. <i>F. obrussa</i>	43
Tabla 11. Medidas de las conchas de <i>Stagnicola</i> cf. <i>S. elodes</i>	45
Tabla 12. Medidas de las conchas de <i>Gyraulus parvus</i>	48
Tabla 13. Medidas de las conchas de <i>Punctum vitreum</i>	52
Tabla 14. Medidas de las conchas de <i>Punctum minutissimum</i>	53
Tabla 15. Medidas de las conchas de <i>Helicodiscus (Lucilla) singleyanus</i>	54
Tabla 16. Medidas de las conchas de Succineidae Morfotipo a.	55
Tabla 17. Medidas de las conchas de Succineidae Morfotipo b.	56
Tabla 18. Medidas de las conchas de <i>Gastrocopta (Inmersidens) prototypus</i>	59
Tabla 19. Medidas de las conchas de <i>Deroceras laeve</i>	60
Tabla 20. Medidas de las conchas de <i>Pisidium casertanum</i>	63
Tabla 21. Distribución reportada para las especies registradas en el conjunto fosilífero de Tejupam, Oaxaca.	70
Tabla 22. Especies dulceacuícolas y sus hábitats reportados.	76
Tabla 23. Especies terrestres y sus hábitats reportados.	79

2 Índice de figuras

Figura 1. Ubicación de la localidad fosilífera Oax-7 Río Tejupam.....	21
Figura 2. Perfil estratigráfico de la localidad fosilífera Oax-7 Río Tejupam.....	22
Figura 3. Caracteres morfológicos de los caparazones de los ostrácodos.....	25
Figura 4. Características de la concha de un gasterópodo.....	26
Figura 5. Nomenclatura de la concha de un pupílido.....	27
Figura 6. Características de la concha de un bivalvo.....	27
Figura 7. Nomenclatura de los dientes de la bisagra de un bivalvo.....	28
Figura 8. Ostrácodos dulceacuícolas de la localidad fosilífera ubicada en Villa Tejupam de la Unión.....	38
Figura 9. Gasterópodos dulceacuícolas del conjunto fosilífero ubicado en Villa Tejupam de la Unión.....	50
Figura 10. Gasterópodos terrestres del conjunto fosilífero ubicado en Villa Tejupam de la Unión.....	61
Figura 11. <i>Pisidium casertanum</i> , TB001-H3.....	63

3 Resumen

La localidad fosilífera ubicada en Villa Tejupam de la Unión, Oaxaca, representa una oportunidad para estudiar las condiciones ambientales que predominaron durante el Pleistoceno Tardío en el sur de México. El objetivo de esta tesis es reconstruir las condiciones paleoambientales, usando como proxies biológicos a las especies de ostrácodos y moluscos fósiles encontrados en el sitio. Se identificaron y describieron cinco taxones de ostrácodos, 16 taxones de gasterópodos y un taxon de bivalvo. La mayoría de las especies, 16 de 22, tiene afinidades neárticas (*Eucypris meadensis*, *Candona crogmaniana*, *Candona patzcuaro*, *Tepalcatia polia*, *Fossaria parva*, *Fossaria obrussa*, *Fossaria cockerelli*, *Stagnicola elodes*, *Gyraulus parvus*, *Ferrissia fragilis*, *Punctum vitreum*, *Punctum minutissimum*, *Helicodiscus singleyanus*, *Gastrocopta prototypus*, *Vertigo oralis*) mientras que el resto son cosmopolitas (*Cypridopsis vidua*, *Ilyocypris bradyi*, *Physa* sp., *Succineidae* spp., *Deroceras laeve* y *Pisidium casertanum*). El conjunto fosilífero representa un conjunto parautóctono con un buen estado de preservación. Se infiere la presencia de una corriente de baja energía con estanques permanentes y temporales en sus orillas, además de presencia de zonas boscosas y abiertas en los alrededores.

Palabras clave: ostrácodos, gasterópodos, bivalvos, moluscos, dulceacuícola, tafonomía, paleoambiente.

4 Abstract

The fossiliferous locality in Villa Tejupam de la Unión, Oaxaca, represents an opportunity to study the prevailing environmental conditions during the Late Pleistocene in southern Mexico. The objective of this thesis is to reconstruct the paleoenvironmental conditions using the species of fossil ostracods and mollusks fossil as biological proxies. Five ostracod taxa, 16 gastropod taxa, and one bivalve taxon were identified and described. The majority of the species (16 of 22) have Nearctic affinities (*Eucypris meadensis*, *Candona crogmaniana*, *Candona patzcuaro*, *Tepalcatia polia*, *Fossaria parva*, *Fossaria obrussa*, *Fossaria cockerelli*, *Stagnicola elodes*, *Gyraulus parvus*, *Ferrissia fragilis*, *Punctum vitreum*, *Punctum minutissimum*, *Helicodiscus singleyanus*, *Gastrocopta prototypus*, *Vertigo oralis*), while the rest are considered as cosmopolitan (*Cypridopsis vidua*, *Ilyocypris bradyi*, *Physa* sp., Succineidae spp., *Deroceras laeve* y *Pisidium casertanum*). The fossiliferous assemblage represents a parautochthonous assemblage, with a good state of preservation. A low energy current with permanent and temporary ponds on its banks is inferred, as well as the presence of wooded and open areas of vegetation.

Key words: ostracods, gastropods, bivalves, mollusks, freshwater, taphonomy, paleoenvironment.

5 Introducción

El Pleistoceno (de 2.58 Ma a 11.7 ka) es una época en la historia de la Tierra en la que los climas variaron de manera importante, influyendo en la configuración de los ecosistemas existentes. Los fósiles presentes en sedimentos de esta época son importantes para dilucidar los cambios ambientales de ese tiempo. Particularmente, los sedimentos de origen fluvial o lacustre ofrecen una cantidad y variedad importante de fósiles de un sitio en particular, representando archivos naturales que nos permiten conocer el pasado de un sitio (Pigati *et al.* 2014, Bradley 2015).

Los fósiles han jugado un papel importante como proxies en análisis paleoclimáticos y paleoambientales del Pleistoceno. El uso de conjuntos fosilíferos como proxies para la reconstrucción paleoambiental de sitios pleistocénicos ha sido ampliamente usado (Leonard 1950, Taylor 1954, Tuthill *et al.* 1964b, Schultz y Cheatum 1970, Jass *et al.* 2002, Jiménez-Hidalgo *et al.* 2011, Guerrero-Arenas *et al.* 2013, Jiménez-Hidalgo *et al.* 2019).

De acuerdo con Fürshic (1995) la reconstrucción paleoambiental puede abordarse desde diferentes enfoques, siendo recomendable la integración de varios de ellos. Entre estos enfoques se encuentra el uso de proxies biológicos, que consiste en analizar a los organismos fósiles para saber las condiciones ambientales que existían cuando estos vivieron. Los estudios de las preferencias de hábitat, biogeografía y ecología de la biota actual nos brindan un punto de partida para inferir las condiciones paleoambientales (Jass *et al.* 2002). El Pleistoceno es una época relativamente reciente, por lo que es posible analizar los patrones ecológicos de los organismos actuales y extrapolarlos a las condiciones en las que se desarrollaban los organismos en ese tiempo (Francesco 2013).

En México, el estudio de conjuntos fosilíferos del Pleistoceno ha estado sesgado a los vertebrados de mediano y gran tamaño, los microvertebrados e invertebrados han sido poco estudiados o no han sido estudiados aún (Arroyo-Cabrales *et al.* 2002, Arroyo-Cabrales *et al.* 2008, Jiménez-Hidalgo y Guerrero-Arenas 2012), a pesar de que estos últimos representan una fuente confiable de información paleoambiental.

Diversos fósiles de animales y plantas han sido encontrados en sitios del Pleistoceno de México (*e. g.* Jiménez-Hidalgo *et al.* 2011, Olivera-Carrasco 2012, Guerrero-Arenas *et al.*

2013, Czaja *et al.* 2014a, Sánchez-Salinas *et al.* 2016, Bravo-Cuevas *et al.* 2017b, Cevallos-Ferriz 2019, Cruz *et al.* 2021, Short *et al.* 2021). Sin embargo, los fósiles de invertebrados, como los moluscos, tienen algunas ventajas sobre otros fósiles utilizados en las reconstrucciones paleoambientales. Están ampliamente distribuidos en estos depósitos y pueden preservarse en donde otros fósiles como polen, restos de insectos o restos de plantas no se preservan (Shimek 1913, Lowe y Walker 2015). Además, la mayoría de las especies vive actualmente, por lo que las inferencias ambientales son más precisas en comparación con otros taxones (Shimek 1913). Lo anterior también es cierto para los fósiles de ostrácodos que se encuentran en sedimentos pleistocénicos (Horne *et al.* 2012).

El objetivo de este trabajo es reconstruir las condiciones ambientales del sitio fosilífero ubicado en Tejupam, en el noroeste del estado de Oaxaca usando como proxies al conjunto de invertebrados fósiles encontrados en él. La descripción e identificación taxonómica de este conjunto fosilífero nos permite contribuir al conocimiento de las condiciones paleoambientales que prevalecieron durante el Pleistoceno Tardío en una parte del sur de México.

6 Antecedentes

6.1 Pleistoceno

El Pleistoceno es una época que comprende desde hace 2.58 Ma hasta hace 11.7 ka (Gordillo *et al.* 2014, Head 2019). Esta época se encuentra subdividida en tres partes, usadas comúnmente en la literatura como Inferior o Temprano (2.58 Ma), Medio (~773 ka), y Superior o Tardío (~129 ka, Head 2019). Esta época se caracteriza por cambios en las condiciones climáticas y en los ecosistemas (Arroyo-Cabrales *et al.* 2002, Montellano-Ballesteros y Jiménez-Hidalgo 2006).

En el Pleistoceno es evidente la alternancia de periodos glaciares y de periodos interglaciares (Gordillo *et al.* 2014). Durante los periodos glaciares, las condiciones climáticas eran frías y más secas; los niveles del mar disminuían, ya que el agua se concentraba en los glaciares. En cambio, durante las épocas interglaciares los climas eran más cálidos y los niveles del mar aumentaban. Estos cambios influyeron de manera importante en la configuración de los ecosistemas existentes (Gordillo *et al.* 2014).

El aumento o decremento de los glaciares durante el Pleistoceno se explica principalmente por la variación en la cantidad de energía recibida por el Sol. Un cambio en la forma de la órbita terrestre (excentricidad de la órbita), en el ángulo de inclinación (oblicuidad de la eclíptica) o en el bamboleo de la Tierra (precesión de los equinoccios o de los solsticios) modifica la cantidad de radiación recibida por el Sol (Lowe y Walker 2015). Estas variaciones son conocidas como ciclos de Milankovich (Andrews y Dyke 2014, Lowe y Walker 2015, Ehlers *et al.* 2018).

Otro aspecto por el que se conoce al Pleistoceno, es por la diversidad de mamíferos de gran tamaño que habitaron durante esta época. Ejemplos de ellos en América del Norte son los mamutes, bisontes, perezosos gigantes, gliptodontes, caballos, camellos, tigres dientes de sable y otros, todos ellos con registros en México (Arroyo-Cabrales *et al.* 2002). De acuerdo con algunos autores que han analizado los conjuntos de mamíferos fósiles de esta época, los ambientes en donde se desarrollaban eran generalmente heterogéneos y podían existir desde bosques templados hasta pastizales, en donde ocasionalmente había presencia de cuerpos de agua permanente o semipermanentes, ya sean estanques o ríos con llanuras de

inundación (e. g. Jiménez-Hidalgo *et al.* 2011, Bravo-Cuevas *et al.* 2017a, Jiménez-Hidalgo *et al.* 2019, Short *et al.* 2021).

En México, los sedimentos pleistocénicos se encuentran ampliamente distribuidos a lo largo del territorio. Sin embargo, los que están mejor estudiados se encuentran en el centro y norte del país. Además, la mayoría de los hallazgos son aislados, sin control estratigráfico, sin alguna localización segura y con pobres descripciones (Arroyo-Cabrales *et al.* 2002). A pesar de la abundancia de estos sedimentos en nuestro país, en la mayoría de sitios solo se han estudiado a los vertebrados de mediano y gran tamaño, mientras que los microvertebrados y los invertebrados han sido poco estudiados (Arroyo-Cabrales *et al.* 2002, Jiménez-Hidalgo y Guerrero-Arenas 2012).

Para México, hay registro de 286 especies de mamíferos durante el Cuaternario tardío, principalmente del Rancholabreano (considerando la edad de mamíferos terrestres norteamericanos, *North American Land Mammal Ages* [NALMA] por sus siglas en inglés). Para el caso particular del estado de Oaxaca se registran aproximadamente 20 localidades de mamíferos del Pleistoceno, que representan el 2.58% del total de localidades del Pleistoceno de México (Arroyo-Cabrales *et al.* 2002). Recientemente, se han agregado nuevas localidades para las regiones de la Mixteca, Valles Centrales y Costa (Bravo-Cuevas y Jiménez-Hidalgo 2018, Díaz-Sibaja *et al.* 2018, Jiménez-Hidalgo y Bravo-Cuevas 2021).

6.2 Moluscos continentales pleistocénicos en México

El estudio de moluscos continentales pleistocénicos en México es escaso. Arroyo-Cabrales *et al.* (2008) indican que para México existen nueve localidades con moluscos del Cuaternario, de las cuales dos pueden ser pleistocénicas o post-pleistocénicas, dos del Holoceno y el resto del Pleistoceno. Se han registrado 51 especies en el país, que pertenecen a ocho familias dulceacuícolas (tres pertenecientes a Prosobranchia, cuatro a Pulmonata y una a Bivalvia) y 21 terrestres (tres perteneciente a Prosobranchia y 17 a Pulmonata), con dos especies de la familia Succineidae que permanecen indeterminadas (Arroyo-Cabrales *et al.* 2008).

De acuerdo con Olivera-Carrasco (2012), existen escritos que reportan estos organismos como fósiles del Pleistoceno ([Herrera 1883, Richards 1937, Morrison 1945] *in*

Olivera-Carrasco 2012) y solo cuatro de ellos realizan alguna inferencia ambiental a partir de ellos ([Drake 1960, Taylor 1967, Metcalf 1980, Polaco 1983] *in* Olivera-Carrasco 2012). A éstos se suman ocho escritos más que analizan moluscos pleistocénicos: uno en San Luis Potosí (Olivera-Carrasco 2012), uno en Puebla (Stevens *et al.* 2012), dos en Oaxaca (Jiménez-Hidalgo *et al.* 2011, Guerrero-Arenas *et al.* 2013), uno en la región noreste de México (Correa-Sandoval *et al.* 2017) y cuatro en otros estados del norte del país: Chihuahua (Czaja *et al.* 2014a), Coahuila y Durango (Czaja *et al.* 2014b, Czaja *et al.* 2017, Czaja *et al.* 2019). De estos últimos estudios, algunos reportan inferencias ambientales, como los realizados en Puebla (Stevens *et al.* 2012), en Oaxaca (Jiménez-Hidalgo *et al.* 2011, Guerrero-Arenas *et al.* 2013), en San Luis Potosí (Olivera-Carrasco 2012) y en Chihuahua y Coahuila por Czaja *et al.* en 2014a,b (Tabla 1).

Tabla 1. Estudios que han usado moluscos como proxies biológicos para interpretaciones paleoambientales.

Época	Edad	Lugar	Condiciones ambientales	Autor
Pleistoceno Tardío	20 000 – 9 000 años	Valsequillo, Puebla.	Conjunto asociado a agua dulce perenne, con pocas especies tolerantes a la fluctuación estacional. Corriente que cambia de perenne hace 20 000 años a marcadamente estacional hace 9 000 años. Verano más fresco. Clima similar al actual pero más húmedo hace 9 000 años.	Taylor 1967
Pleistoceno Tardío	88 300 – 12 400 años (Ordoñez <i>et al.</i> 2016)	Concepción Buenavista, San Antonio Acutla, Teotongo y Villa Tejupam de la Unión, Oaxaca.	Bosques con pastizales, algunos estanques semipermanentes y flujos de agua (al menos en algunos periodos). Periodos de condiciones secas se alternaban con periodos de mayor humedad. Ambiente frío-templado.	Jiménez-Hidalgo <i>et al.</i> 2011
Pleistoceno Tardío	36 000 años	Valsequillo, Puebla.	Clima similar al actual, siendo un poco más seco, prevaleciendo vegetación C3.	Stevens <i>et al.</i> 2012
	36 000 – 20 000 años	Valsequillo, Puebla.	Las condiciones fueron cada vez más secas.	
	20 000 años y después	Valsequillo, Puebla.	Las condiciones fueron cada vez más frías y/o húmedas.	
Pleistoceno Tardío - Holoceno	40 846 ± 3135 años – 31 850 años	Cedral, San Luis Potosí.	Cuerpo de agua temporal, con clima templado y fluctuaciones en la humedad.	Olivera-Carrasco 2012
	Sin fechamiento	Cedral, San Luis Potosí.	Cuerpo de agua permanente, con clima frío-templado con aumento de la humedad. Aumento de la temperatura y disminución de la humedad. Clima templado con humedad moderada. Sin evidencia de cuerpos de agua. Veranos secos y calientes.	
	21 960 ± 540	Cedral, San Luis Potosí.	Periodo más cálido con fluctuaciones en la humedad. Clima templado con humedad media y un cuerpo de agua pasa a ser un clima templado-cálido seco.	
	21 960 ± 541 – 8 150 ± 215	Cedral, San Luis Potosí.	Lago permanente con sequías temporales poco significativas, somero con orillas pantanosas, vegetación acuática, con agua alcalina superior a los 13° C. Alrededores con cobertura vegetal abundante (bosques).	

			Después disminución de la temperatura y la humedad.	
	8 150 ± 215 años	Cedral, San Luis Potosí.	Cuerpo de agua permanente con clima templado-frío para después pasar a un clima templado por el aumento de la temperatura y disminución de la humedad.	
	2 620 ± 220 años	Cedral, San Luis Potosí.	Clima con temperatura templada cambia a templada-fría con humedad moderada. Cuerpo de agua temporal con estrato vegetal. Después la temperatura aumenta y disminuye la humedad estableciéndose condiciones semiáridas. Presencia de un cuerpo de agua permanente.	
Pleistoceno Tardío	60 000 – 10 000 años	Concepción Buenavista, Oaxaca.	Río meandriforme con presencia de estanques temporales y condiciones subaéreas. Llanuras de inundación con periodos de sequía. Posible vegetación de vida corta resultando en un ambiente de humedal.	Guerrero-Arenas <i>et al.</i> 2013
Holoceno	Sin dato	Valle de Sobaco, Coahuila.	El conjunto indica un ambiente extremo, en este caso con condiciones salinas o hipersalinas.	Czaja <i>et al.</i> 2014a
Pleistoceno Tardío	Sin dato	Comarca Lagunera, Coahuila.	Lago permanente de aguas poco profundas, con salinidad moderada y alcalinidad alta de 8.5 (aproximadamente 10). Con una cobertura de algas y angiospermas acuáticas.	Czaja <i>et al.</i> 2014b

6.3 Ostrácodos dulceacuícolas del Pleistoceno en México

Los ostrácodos dulceacuícolas del Pleistoceno de México han sido poco estudiados. Existen algunos escritos que usan ostrácodos fósiles como indicadores paleoambientales, todos ellos en el norte del país.

El primer escrito en México que usa ostrácodos dulceacuícolas del Pleistoceno como proxies ambientales es el realizado por Palacios-Fest *et al.* (2002), que usan a los conjuntos de ostrácodos para reconstruir el paleoambiente de Laguna Babícora, en Chihuahua. El

análisis de los conjuntos de las siete especies de ostrácodos indica cambios en la salinidad del lago fluctuando de oligohalino a mesohalino durante los últimos 25 mil años.

Mead *et al.* (2006) reportan un listado de ocho especies de ostrácodos y los usan como un proxy biológico más para la interpretación de los distintos hábitats reportados en Térapa, Sonora, un sitio fosilífero del Rancholabreano. Estos autores infieren una corriente de agua cálida con plantas en los alrededores.

Chávez-Lara *et al.* (2012) analizan los ostrácodos recuperados de un núcleo del paleolago de Babícora en el desierto de Chihuahua. Encuentran cinco especies con las que infieren condiciones de temperatura y salinidad para los últimos 72 mil años. Los conjuntos de ostrácodos muestran que el lago tuvo cambios en la temperatura y salinidad hasta su posterior desecación durante el Holoceno.

Czaja *et al.* (2014b) usan a los ostrácodos del conjunto fosilífero encontrado en sedimentos del paleolago Irritila, en la Comarca Lagunera, Coahuila. El conjunto de seis especies de ostrácodos indica cambios en la salinidad del lago.

Chávez-Lara *et al.* (2015), analizan el conjunto de cuatro especies de ostrácodos de la cuenca Santiaguillo ubicada en la parte central del desierto de Chihuahua. Los cambios en los conjuntos de ostrácodos sugieren cambios en la salinidad de las aguas, pasando de un cuerpo de agua oligohalino a un mesohalino.

Finalmente, otro estudio reportado para el norte de México, es el de Bright *et al.* (2016), en donde usa la autoecología de las 13 especies de ostrácodos encontradas para reconstruir el ambiente en los depósitos pleistocénicos de Térapa, Sonora. Los ostrácodos indican condiciones de corriente y condiciones de agua estancada, lo que probablemente indica heterogeneidad en el hábitat. Existen ostrácodos con afinidades tropicales y con afinidades templadas. Con base en la presencia de ostrácodos tropicales, infieren que la temperatura en Térapa hace 40-43 ka fue aproximadamente 5°C más fría que en el presente.

6.4 Los proxies biológicos en las reconstrucciones paleoambientales

Las reconstrucciones paleoambientales permiten conocer información detallada de un sitio en particular. El concepto “paleoambiente” se entiende como la suma de parámetros abióticos que dieron lugar a las condiciones en las cuales vivieron los organismos pasados (Fürshic

1995). Para proponerlas, los científicos han utilizado actualismo biológico, geoquímica, funcionalidad, principio ecológico, o una integración de éstos (Fürshic 1995).

Los fósiles han jugado un papel importante como proxies en análisis paleoclimáticos y paleoambientales del Cuaternario, especialmente aquellos conjuntos fosilíferos provenientes de depósitos fluviales (Pigati *et al.* 2014, Bradley 2015). Al tratarse de un periodo relativamente reciente, es posible analizar las preferencias ecológicas de los organismos actuales y extrapolarlos a las condiciones en las que se desarrollaban los organismos pasados (Francesco 2013).

6.4.1 Ostrácodos

Los ostrácodos (Ostracoda) son crustáceos con un promedio de un milímetro de largo y con el cuerpo blando completamente rodeado por un caparazón bivalvo. Son comunes en la mayoría de aguas continentales, donde abundan en comunidades bentónicas y perífitas; también pueden habitar ambientes marinos, intersticiales e incluso semiterrestres (Martens *et al.* 2008).

Los ostrácodos son considerados como los fósiles de invertebrados más abundantes (Horne y Siveter 2016). Estos organismos tienen una gran variedad de aplicaciones en diferentes tipos de estudios, tales como análisis paleoambientales y paleoecológicos, datación y correlación de secuencias rocosas, reconstrucciones de geografías pasadas y en estudios taxonómicos y evolutivos (Lowe y Walker 2015, Horne y Siveter 2016). Gracias a que poseen cuerpos pequeños y caparazones calcificados, estos organismos tienen un excelente registro fósil (Horne y Siveter 2016). Los ostrácodos son uno de los pocos organismos que pueden servir tanto como proxies de ambientes marinos como de aguas continentales. Esto ha dado lugar a que sean utilizados ampliamente como indicadores paleoambientales, paleoclimáticos y bioestratigráficos (Rodríguez-Lazaro y Ruíz-Muños 2012).

La mayoría de los ostrácodos habita medios acuáticos y se considera que han sido capaces de colonizar todos los tipos posibles, marinos, salobres y dulceacuícolas (Canudo 2002). Este éxito refleja su excelente adaptabilidad ecológica. Han sido muy diversos y han estado ampliamente distribuidos desde el Ordovícico (Rodríguez-Lazaro y Ruíz-Muños 2012).

Los análisis detallados del conjunto de ostrácodos de una localidad o de las características geoquímicas de los caparazones permiten las reconstrucciones paleoambientales mediante la estimación de los parámetros que se presentaron en ambientes pasados como son temperatura, salinidad, concentración de solutos, productividad, hidrología, oxigenación, profundidad (Rodríguez-Lazaro y Ruíz-Muños 2012, Pérez *et al.* 2017). Para esto se debe de considerar a las especies que ya han sido probadas en los parámetros mencionados. Algunas especies o conjuntos de especies pueden aportar información distinta ya que algunos tienen preferencias ecológicas particulares (Lowe y Walker 2015, Pérez *et al.* 2017). Para hacer este tipo de deducciones a partir de los ostrácodos se han utilizado alguno de los siguientes métodos: a) comparación con el modo de vida de las especies actuales (principio del actualismo biológico), b) morfología funcional de carapacho y sus cambios en el tiempo y el espacio, c) estructura y cambios de las poblaciones y comunidades, y d) análisis de los grupos acompañantes (Canudo 2002).

6.4.2 Moluscos continentales (terrestres y dulceacuícolas)

Las conchas de los moluscos son uno de los fósiles más comunes encontrados en sedimentos del Cuaternario y por lo mismo, su estudio ha sido amplio a lo largo de la historia (Pigati *et al.* 2014). Los moluscos poseen algunas ventajas sobre otros fósiles utilizados en las reconstrucciones paleoambientales, especialmente en estudios del Cuaternario, ya que pueden ser identificados hasta nivel de especie y por lo tanto, las reconstrucciones paleoambientales pueden ser más confiables. Otra es que los moluscos fósiles pueden preservarse en sitios en donde otros fósiles -como polen o restos de coleópteros- no pueden preservarse. Finalmente, otra ventaja es que en algunas especies es posible pre-identificarlas en campo otorgando un contexto paleoecológico general para ellos (Lowe y Walker 2015).

Lowe y Walker (2015) mencionan que para hacer las interpretaciones de los conjuntos de moluscos dulceacuícolas se requiere tomar en cuenta clasificaciones que permitan inferir hábitats locales y cambios ambientales pasados. La clasificación más aceptada es dividir a las especies de acuerdo a sus preferencias de hábitat comunes, esto se hace con base en especies actuales. Esta clasificación incluye un grupo ‘universal’, que comprende especies tolerantes a un rango amplio de hábitats; un grupo acuático, especies asociadas con cuerpos de agua como diques, tanques o corrientes de arroyos o ríos; especies de pantano o ciénaga;

especies de campo abierto, aquellas intolerantes a la sombra; y especies tolerantes a la sombra, asociadas con bosques (Lowe y Walker 2015). Lo anterior permite inferir un contexto ecológico para las especies fósiles con registros actuales.

En las reconstrucciones paleoclimáticas que involucran el análisis de especies de moluscos se han utilizado distintos enfoques. Uno de ellos es el de especie indicadora (proxy). Para este método se han propuesto algunas especies que sirven como indicadoras de condiciones ambientales específicas (época glacial o cálida, por mencionar algunos). Otro enfoque que ha tenido reciente interés para inferir un ambiente pasado y sus condiciones climáticas es el de analizar los isótopos estables en las conchas de los moluscos (Francesco 2013, Lowe y Walker 2015).

Los gasterópodos han sido usados recientemente como proxies para reconstruir ambientes pasados (*e. g.* Francesco y Hassan 2009, Pigati *et al.* 2010, Stevens *et al.* 2012, Guerrero-Arenas *et al.* 2013, Czaja *et al.* 2014a). Por su parte, los bivalvos dulceacuícolas también han demostrado ser buenos indicadores de ambientes pasados (*e. g.* Francesco y Hassan 2009, Francesco 2013, Guerrero-Arenas *et al.* 2013) y recientemente se plantea el uso de las líneas de crecimiento como un indicador ambiental más (Francesco 2013, Lundquist *et al.* 2019).

6.5 Estudios del Pleistoceno en la zona de estudio

La localidad fosilífera del Pleistoceno Tardío ubicada en Tejupam no ha sido estudiada a detalle. Existe un par de estudios preliminares realizados en ella. El primer estudio de la región fue realizado por Jiménez-Hidalgo *et al.* (2011), en donde se da a conocer la asociación faunística denominada *Viko vijin* (época o periodo frío en lengua mixteca). Esta asociación faunística está constituida por seis localidades fosilíferas, incluyendo la de Tejupam. En estas localidades fueron reportados fósiles de vertebrados que incluyen lagartijas, roedores, gliptodontes, camellos, cérvidos, équidos, gonfoterios y mamutes. Respecto a los invertebrados, reportan ejemplares de moluscos completos y casi completos que corresponden a una especie de bivalvo dulceacuícola y a ocho taxones de gasterópodos con afinidades terrestres y dulceacuícolas (Jiménez-Hidalgo *et al.* 2011).

Otro estudio realizado en la región es el de Guerrero-Arenas *et al.* (2013), en este trabajo reportan el registro de 10 taxones de gasterópodos y un bivalvo dulceacuícola. Estos pertenecen a estratos sedimentarios del Pleistoceno Tardío que se localizan en la comunidad de Concepción Buenavista, a una distancia aproximada de 25 km de la zona de estudio (Villa Tejupam de la Unión).

Posteriormente, Guerrero-Arenas y Jiménez-Hidalgo (2015) presentan una actualización del listado de especies encontradas en las localidades del Pleistoceno Tardío de la Mixteca Alta Oaxaqueña, en la que se incluyen algas calcáreas, ostrácodos, dos taxones más de gasterópodos y un bivalvo dulceacuícola más.

Para el caso particular de la localidad cercana a Villa Tejupam de la Unión, el conjunto faunístico reportado incluye ostrácodos (*Candona* spp.), algas carofitas (*Chara* sp.), moluscos dulceacuícolas (*Pisidium casertanum*, *Gyraulus parvus*, *Succinea* spp., *Planorbella trivolvis* y *Polygyra* sp.). Con respecto a los vertebrados se reporta un bisonte (*Bison antiquus*), mamut (*Mammuthus columbi*) y una especie de équido (*Equus* sp.) (Jiménez-Hidalgo *et al.* 2011, Guerrero-Arenas y Jiménez-Hidalgo 2015, Ordoñez *et al.* 2016). De acuerdo con Ordoñez *et al.* (2016), la edad estimada para la localidad fosilífera cercana a Villa Tejupam de la Unión, es de 60 mil \pm 3 mil años, analizando el fósil de *M. columbi*. Este es el único fechamiento en mamíferos de esta localidad.

De acuerdo con la edad estimada para esta localidad, la comunidad fosilífera se desarrolló durante un periodo glacial conocido como Wisconsiniano, particularmente durante el Wisconsiniano temprano, ocurrido durante el MIS 4 (*Marine Isotope Stage*) el cual abarca aproximadamente desde 80 a 70 mil años (Andrews y Dyke 2014) o de 71 a 59 mil años, según otros autores (Hughes *et al.* 2013, Deckker *et al.* 2019). También corresponde con el Rancholabreano tardío (considerando el fósil índice *Bison antiquus*), que abarca desde 115 a 12 mil años atrás (Hulbert 2015).

Respecto a las implicaciones paleoambientales de los fósiles pleistocénicos encontrados en esta región se propone, de manera preliminar, la existencia de cuerpos de agua permanentes o semipermanentes con vegetación abundante y bosques de coníferas, con un relieve accidentado en los alrededores (Guerrero-Arenas y Jiménez-Hidalgo 2015), donde predominaba un ambiente de frío a templado, con algunos episodios de clima seco y otros de

clima más húmedo (Jiménez-Hidalgo *et al.* 2011). En estos trabajos se menciona la necesidad de estudios paleontológicos detallados y a menor escala para elucidar de manera más precisa el clima y el hábitat (Jiménez-Hidalgo *et al.* 2011, Guerrero-Arenas y Jiménez-Hidalgo 2015).

En la actualidad, aún no existen estudios que hayan explorado las condiciones ambientales para esta época y para esta zona en particular (Tabla 2). En México, la mayoría de los estudios se centran en las condiciones ambientales que predominaron durante el último glacial máximo (UGM, Metcalfe *et al.* 2002). Durante el Pleistoceno, las condiciones ambientales en México no fueron totalmente uniformes. De manera general, se sabe que el Pleistoceno Tardío fue más frío y húmedo que en la actualidad (Metcalfe *et al.* 2000, Metcalfe 2006). Además, los análisis de algunos conjuntos faunísticos (principalmente de vertebrados) de esta época indican condiciones frías, presencia de hábitats como bosques cerrados y pastizales o una combinación de ambos, además de presencia de cuerpos de agua permanentes o semipermanentes (Jiménez-Hidalgo *et al.* 2011, Bravo-Cuevas *et al.* 2017a, Jiménez-Hidalgo *et al.* 2019).

De acuerdo con Ceballos *et al.* (2010), algunas especies modificaron sus áreas de distribución durante el Pleistoceno debido a los cambios ambientales. La contracción y expansión de las comunidades vegetales asociadas a los cambios climáticos glaciares e interglaciares, provocó modificaciones en la distribución de los mamíferos y otros organismos (Ceballos *et al.* 2010, Mastretta-Yanes 2015). Generalmente, durante periodos fríos las especies de zonas templadas fueron desplazadas hacia latitudes más bajas como el sur de Florida, México y Centroamérica. Durante periodos interglaciares, estas especies reinviadieron la tierra dejada por el retroceso de los glaciares (Ceballos *et al.* 2010). En México algunas especies de mamíferos que actualmente tienen distribuciones en Estados Unidos o en el Norte de México, han sido registradas durante el Pleistoceno en sitios del centro o sur del país (Ceballos *et al.* 2010).

Lo anterior también ha sido observado para algunas especies de moluscos que tienen su registro más austral durante el Pleistoceno en México (Olivera-Carrasco 2012, Guerrero-Arenas 2013). Es importante mencionar que en México el conocimiento que se tiene de la distribución pasada y reciente de los moluscos, es menor a la que se tiene de los mamíferos.

Tabla 2. Condiciones ambientales reportadas en México para las fechas más próximas a los 60 000 años BP.

Factores	Descripción			
	México			Mundo
	Norte	Centro	Sur (Oaxaca)	
Precipitación	Antes de los 49 ka hubo un incremento en las precipitaciones de verano e invierno para el norte de México y suroeste de EEUU. Entre 49 ka y 12 ka las precipitaciones de verano fueron débiles para el noroeste de México (Chavez-Lara <i>et al.</i> 2012). Régimen con lluvias en invierno durante el Pleistoceno Tardío en el norte de México (Metcalf <i>et al.</i> 2002).	Los eventos de calentamiento en el Lago Chalco, también están caracterizados por anomalías positivas en la precipitación (+200 mm/yr) (Caballero <i>et al.</i> 2019).	Sin datos.	Sin datos.
Temperatura	Templado-frío en El Cedral, San Luis Potosí, para $40\ 860 \pm 3135$ a $31\ 850 \pm 1600$ años (Olivera-Carrasco 2012).	Para el Lago Chalco, Cuenca de México, se registran anomalías positivas en la temperatura entre los 39 y 34 ka que podrían estar relacionados con eventos de calentamiento y un evento de enfriamiento (~31.5 ka) de poca magnitud (-1.5 °C) (Caballero <i>et al.</i> 2019).	Ambiente frío (Jiménez-Hidalgo <i>et al.</i> 2011).	En el hemisferio norte (Groenlandia) por 69.8 ka hubo un descenso en las temperaturas en 14° C, en este tiempo el nivel del mar también disminuye significativamente. Después hubo un evento de calentamiento (en 13° C) de mil años después de los 65 ka. Poco después, las temperaturas volvieron a descender. Es hasta los 59.6 ka que las temperaturas se incrementaron nuevamente. Sin embargo, el aumento global del nivel del mar comenzó antes de los 62 ka (Deckker <i>et al.</i> 2019).
Humedad	En el desierto de Chihuahua se sugiere la presencia de un cuerpo de agua diluido con un ingreso abundante de agua dulce (Chavez-Lara <i>et al.</i> 2012). En El Cedral, San Luis Potosí, se registra un cuerpo de agua temporal con gasterópodos dulceacuícolas que toleran sequías temporales. Clima	Hace 36 000 años para Valsequillo, Puebla, condiciones similares a las actuales, aunque un poco más secas (Stevens <i>et al.</i> 2012). Entre 39 y 34 ka en el lago Chalco se registran altos niveles de salinidad	Presencia de cuerpos de agua como estanques, corrientes y llanuras de inundación. Alternancia de periodos secos con otros de mayor humedad (Jiménez-Hidalgo <i>et al.</i> 2011).	Hace 54 ka (MIS 3) el volumen de la capa de hielo en el hemisferio norte fue

	templado-frío con humedad media para 40 860 ± 3135 a 31850 ± 1600 años (Olivera-Carrasco 2012).	ocasionados por una mayor evaporación que se corresponde con la máxima insolación de verano y estacionalidad (Caballero <i>et al.</i> 2019).		de aproximadamente la mitad de lo que fue en el Último Glaciar Máximo (LGM). Hace 64 ka (MIS 4) los niveles de gases de efecto invernadero y la insolación fueron bajos en el hemisferio norte y el volumen de hielo fue dos tercios más grande que en los 54 ka, dando como resultado un clima global significativamente más frío (Hoogakker <i>et al.</i> 2016).
Vegetación	Presencia de una cuenca con bosque abierto de roble y pino, con algunos abetos para hace 65-57 ka en el desierto de Chihuahua (Metcalf <i>et al.</i> 2002).	En los alrededores del lago Pátzcuaro se reporta una vegetación dominada por <i>Pinus</i> , <i>Quercus</i> y <i>Alnus</i> y en menor proporción <i>Juniperus</i> , <i>Artemisia</i> y <i>Ambrosia</i> para un periodo de 44-10 ka (Bradbury 2000, Metcalf <i>et al.</i> 2000). Hace 36 000 años prevalece la vegetación C ₃ en Valsequillo, Puebla (Stevens <i>et al.</i> 2012). En el Pleistoceno Tardío la vegetación en el Eje Neovolcánico Transversal es similar a la que existe en la actualidad (Caballero <i>et al.</i> 2017).	Presencia de pastizales con un importante componente de árboles (Jiménez-Hidalgo <i>et al.</i> 2011). Posible ambiente de humedal con vegetación de vida corta (Guerrero-Arenas <i>et al.</i> 2013).	Hay una reducción del área promedio global de biomas como el bosque tropical, bosque cálido-templado y bosque templado durante el MIS 4 (64 ka). Mientras que hay un incremento del área promedio global de biomas como pastizales y matorral desierto y tundra (Hoogakker <i>et al.</i> 2016).

7 Zona de estudio

El municipio de Villa de Tejupam de la Unión pertenece a la región Mixteca, en la parte noroeste del estado de Oaxaca, particularmente se ubica en la subdivisión denominada Mixteca Alta. Tejupam pertenece al distrito de Teposcolula, que tiene 21 municipios más. El municipio de Villa de Tejupam de la Unión tiene una superficie de 141.97 km² y se encuentra ubicado aproximadamente a 145 km de la capital del Estado (INAFED 2010). Presenta un clima templado subhúmedo con lluvias en verano, con un intervalo de temperatura de 14° a 18° C y un intervalo de precipitación que va desde 600 a 1000 mm. La vegetación principal son bosques de pino-encino, matorrales y pastizales inducidos (INEGI 2008).

La localidad fosilífera, denominada Oax-7 Río Tejupam por Jiménez-Hidalgo *et al.* (2011), se ubica al sureste de la población de Villa de Tejupam (Figura 1). La columna estratigráfica comienza con la Formación Yanhuitlán, la cual en algunos lugares presenta fracturas rellenas con yeso. La Formación Yanhuitlán está cubierta por una capa gruesa de arena de grano fino de color marrón olivo de tono claro (2.5Y 5/3), con lentes de arcilla y grava (Figura 2). Dentro de esta matriz hay pequeños rizolitos de 1-5 mm de longitud. Los fósiles pleistocénicos se encuentran en esta capa en la que también se encuentran varios nódulos de calcreta de 1 a 8 cm de diámetro. Después del estrato fosilífero existen tres capas de sedimento arenoso de grano fino y de color café rojizo (5YR 5/4), con algunos lentes de grava que cubren discordantemente el estrato fosilífero. En la cima de la columna hay una capa gruesa de suelo de aproximadamente 35 cm (Jiménez-Hidalgo *et al.* 2011).

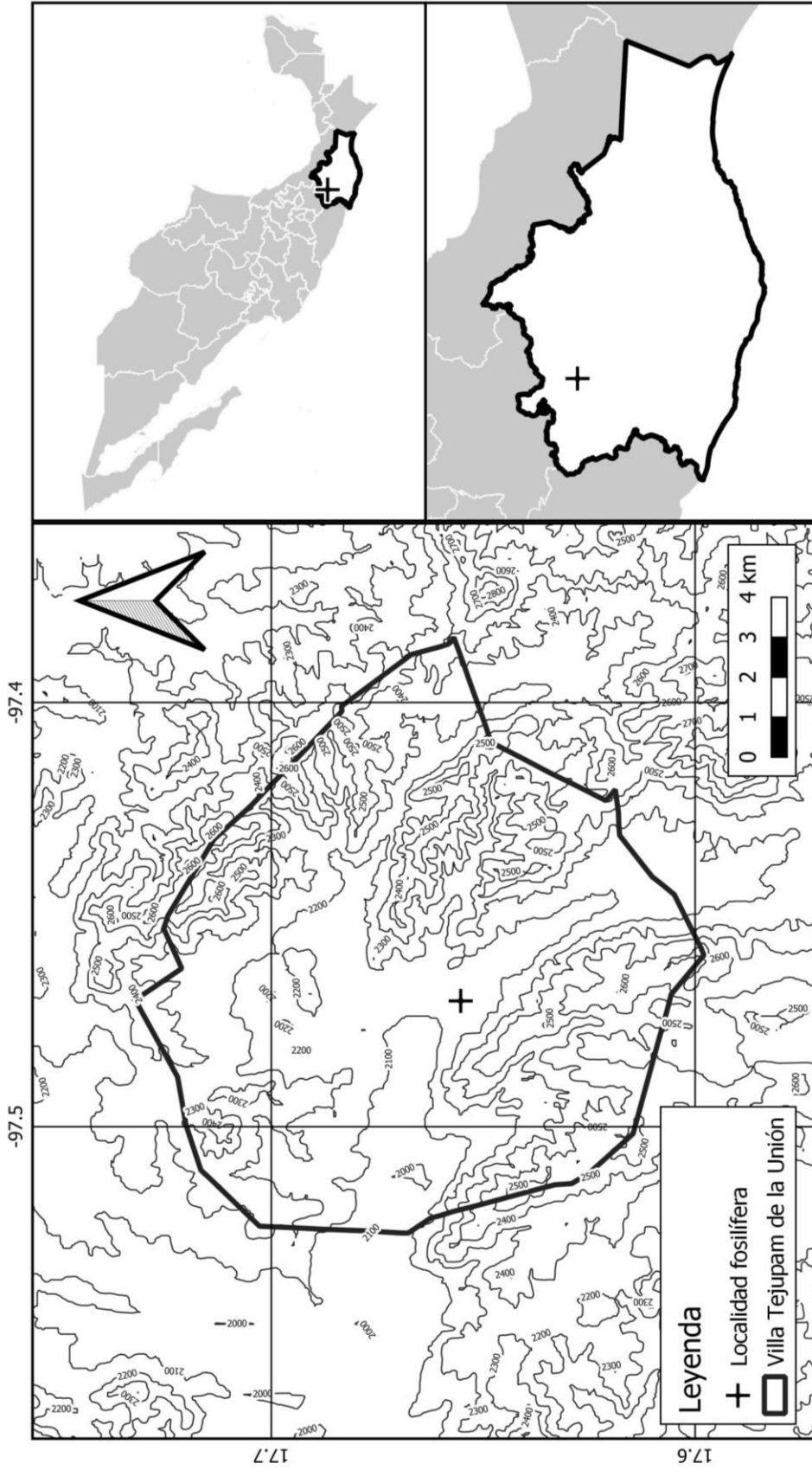


Figura 1. Ubicación de la localidad fosilífera Oax-7 Río Tejujupam.

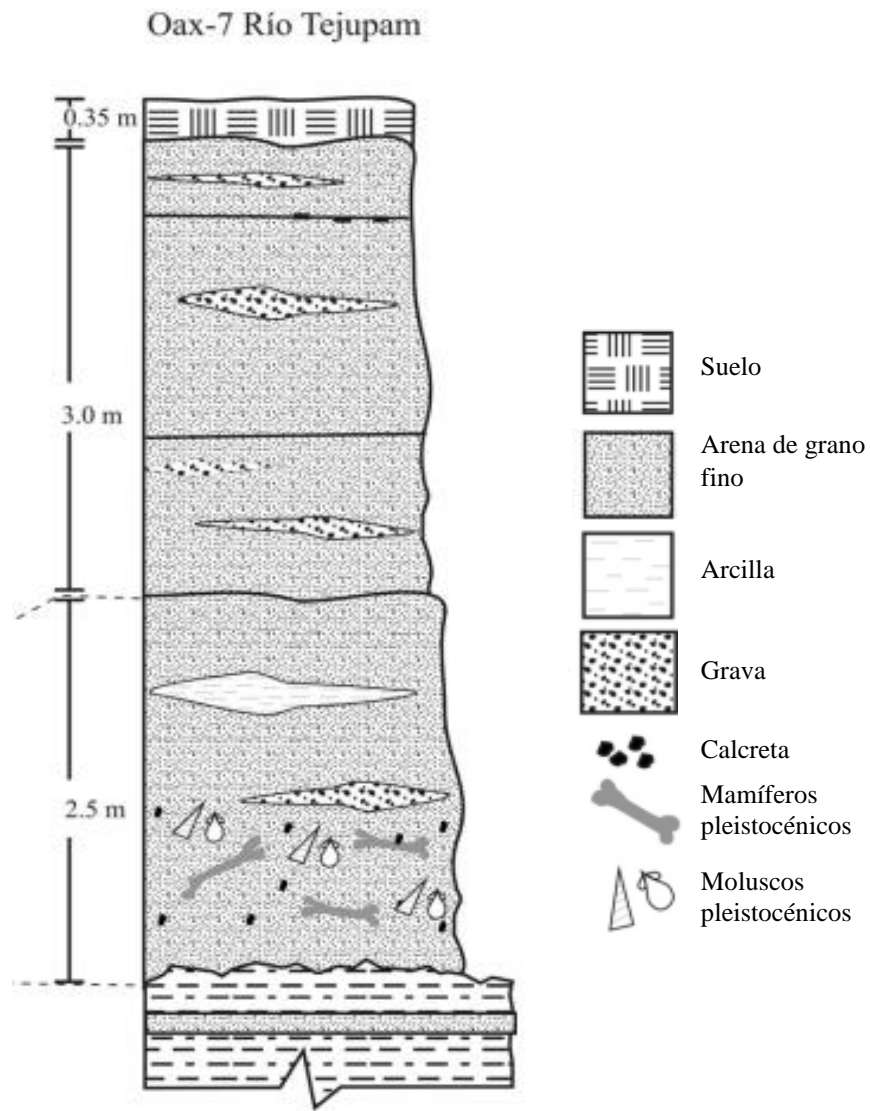


Figura 2. Perfil estratigráfico de la localidad fosilífera Oax-7 Río Tejupam. Modificado de Jiménez-Hidalgo *et al.* 2011.

8 Justificación

En México, los estudios paleobiológicos que abarquen la época del Pleistoceno son abundantes en la zona norte y centro del país, concentrándose en número en la zona centro. La mayoría de estos estudios están enfocados al análisis de fósiles de vertebrados y en mucho menor proporción, en invertebrados u otros organismos. Este estudio permitirá aumentar el conocimiento taxonómico sobre grupos poco estudiados en el sur del país, como lo son los moluscos y ostrácodos continentales. Al mismo tiempo, su análisis aportará información relevante para poder entender las condiciones paleoambientales que predominaron en una parte de la Mixteca Alta oaxaqueña, en el sur de México.

9 Objetivos

General

- Reconstruir las condiciones paleoambientales usando como proxies biológicos a ostrácodos y moluscos fósiles de la localidad Río Tejupam, noroeste de Oaxaca, sur de México.

Particulares

- Realizar la descripción taxonómica de los taxones de la localidad fosilífera.
- Extender el rango geográfico de algunas especies de la asociación faunística.

10 Hipótesis

Si las comunidades de organismos del Pleistoceno Tardío (de hace 60 mil años BP) en Tejupam, noroeste de Oaxaca, presentan afinidades neárticas, entonces la vegetación y las condiciones ambientales corresponderán presumiblemente con un periodo glacial: clima templado o frío con un mosaico de zonas abiertas y parches de bosque en los alrededores, además de cuerpos de agua permanentes o semipermanentes.

11 Materiales y métodos

11.1 Recuperación de ejemplares fósiles

Los sedimentos proceden de los paredones del arroyo intermitente El Salado, cercano a la población de Tejupam. Estos sedimentos fueron recolectados en el mes de febrero del 2012. En el Laboratorio de Paleobiología de la Universidad del Mar los sedimentos se dejaron en agua durante unas horas para disgregarlos y para liberar a los fósiles de la matriz. Después, fueron nuevamente lavados para eliminar las arcillas más finas. El sedimento se dejó secar al aire libre; ya seco fue procesado con tamices para separar las partículas gruesas de las finas. Se usaron tamices con dos tamaños de luz (50 ϕ y 100 ϕ). Se revisaron aproximadamente dos kilogramos de sedimento con ayuda de un microscopio estereoscopio para separar manualmente cada uno de los fósiles usando la técnica conocida como *picking* (recolección), la cual consiste en usar un pincel de punta muy fina humedecido con agua bajo un estereoscopio, separando a los fósiles que hay en la muestra (Moore 1961).

Una vez separados los ejemplares, se procedió a realizar su clasificación e identificación taxonómica. Cada grupo fue separado en laminillas micropaleontológicas y catalogado, usando el acrónimo TG para los gasterópodos, TB para los bivalvos y TO para los ostrácodos.

11.2 Identificación taxonómica de los ejemplares

Los ostrácodos fueron identificados taxonómicamente usando caracteres morfológicos de los caparazones fosilizados (Figura 3). En los ostrácodos, los patrones de las cicatrices dejadas por los músculos abductores permiten la diferenciación entre superfamilias o familias (Figura 3a). Otras características diagnósticas importantes son: la charnela, la zona marginal, el número y disposición de los poros normales y marginales. El patrón general de ornamentación de la valva en la parte externa fue otra característica diagnóstica, ésta puede ser lisa, punteada, reticular, con espinas, crestas o tubérculos.

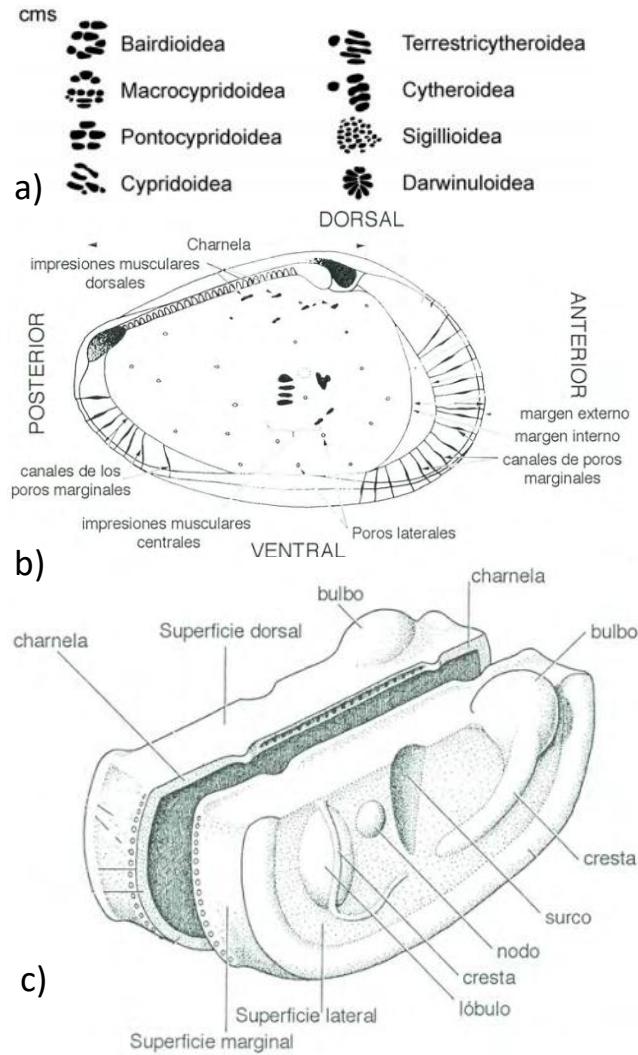


Figura 3. Caracteres morfológicos de los caparazones de los ostrácodos.
a) Patrón de las cicatrices de los músculos abductores, b) características internas del caparazón y c) características externas de los caparazones. Modificado de Canudo (2002) y Rodríguez-Lazaro y Ruíz-Muños (2012).

Para el caso de los gasterópodos (terrestres y dulceacuícolas) y de los bivalvos dulceacuícolas, fueron determinados taxonómicamente usando las características morfológicas de la concha. Estas características involucran la anchura y altura de la concha, las características de la apertura, la espira, el ombligo, las suturas, los labios y la ornamentación de la concha para los gasterópodos (Figuras 4 y 5). Para los bivalvos se revisaron las impresiones musculares, los dientes y la ornamentación externa de la concha (Figuras 6 y 7).

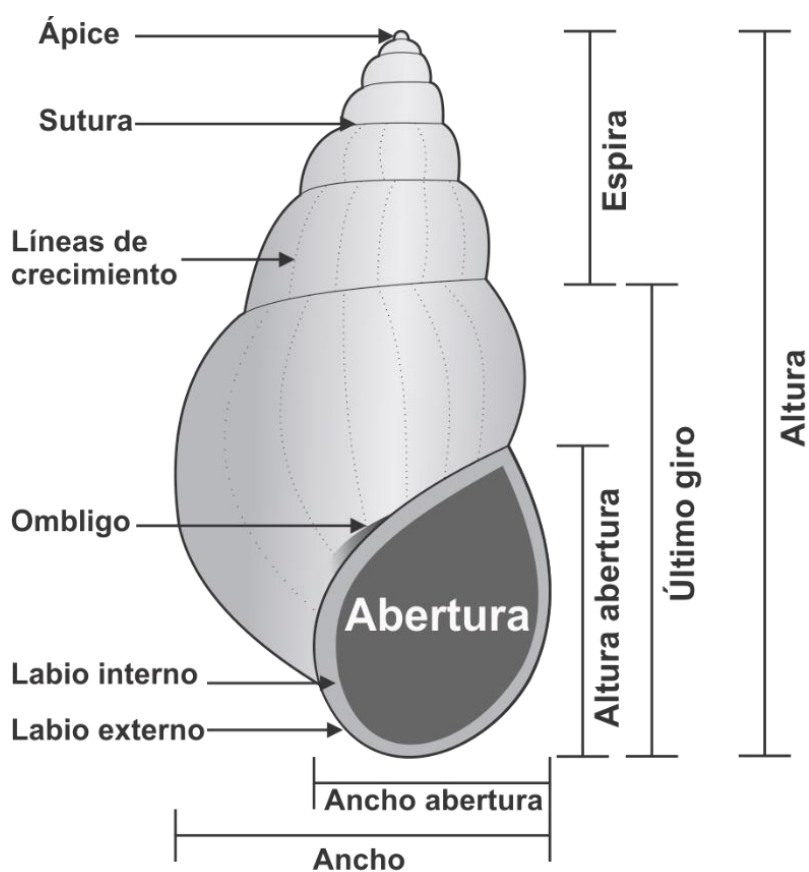


Figura 4. Características de la concha de un gasterópodo. Modificado de Francesco (2013).

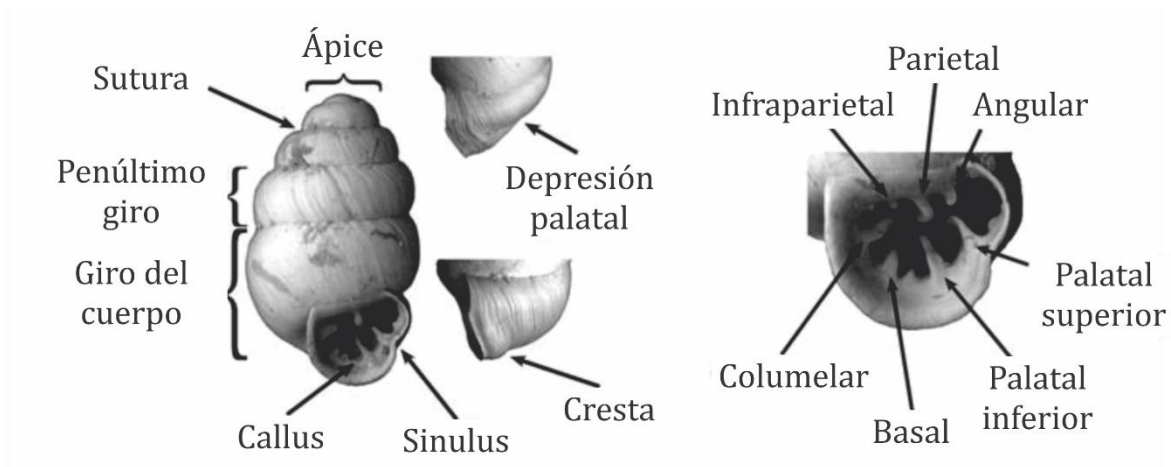


Figura 5. Nomenclatura de la concha de un pupílido.
Modificado de Nekola y Coles (2010).

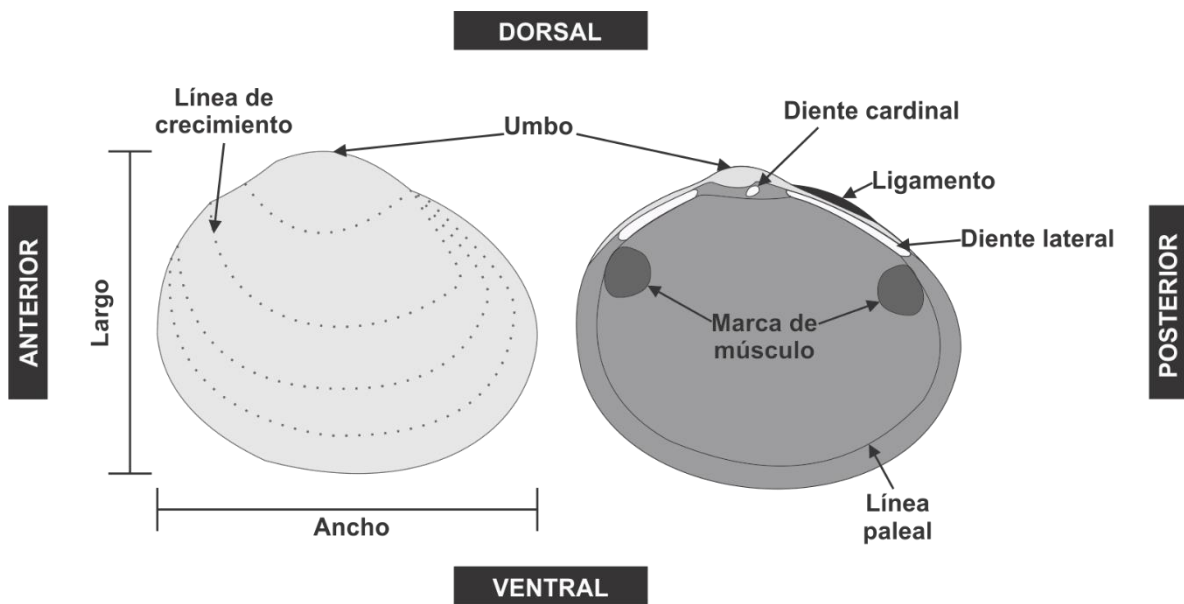


Figura 6. Características de la concha de un bivalvo.
Modificado de Francesco (2013).

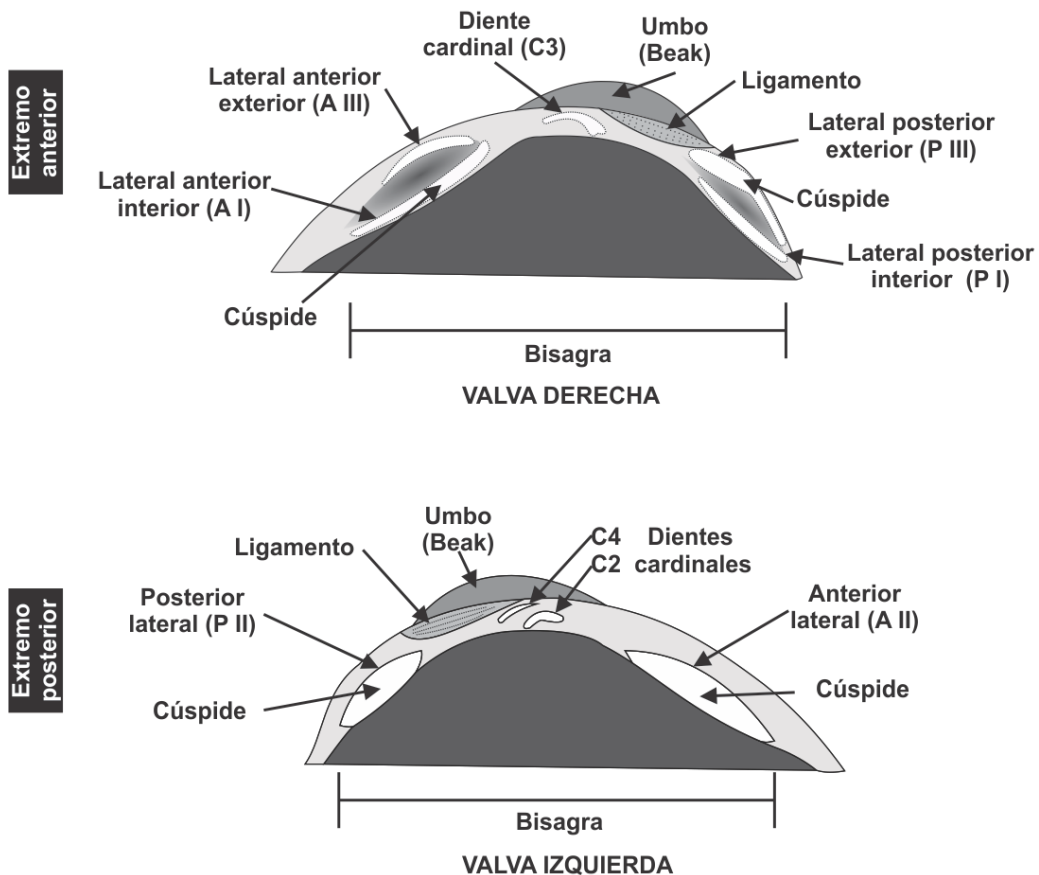


Figura 7. Nomenclatura de los dientes de la bisagra de un bivalvo. Modificado de Herrington (1962).

Los ejemplares fósiles fueron medidos usando un microscopio estereoscópico con reglilla, la cual fue calibrada para cada aumento, usando como referencia la reglilla de un Vernier. El aumento usado para medir a los ejemplares fue el que mejor se adaptó al tamaño de cada ejemplar. Posteriormente se hizo la conversión de unidades ópticas a milímetros. Todas las medidas de los ejemplares están expresadas en milímetros.

11.3 Revisión bibliográfica

Para cada especie de ostrácodo y de molusco se hizo una revisión bibliográfica en literatura especializada. Dentro de la paleontología sistemática, para cada especie, se incluyen los siguientes apartados:

- Material referido: son los lotes analizados con el tamaño de muestra entre paréntesis.

- Sitios de muestreo: son los nombres de los sitios específicos de donde provienen las muestras de la localidad fosilífera.
- Diagnósis: descripción original de las especies o en algunos casos se usó la descripción que fuera más amplia y que aportara más caracteres diagnósticos para comparar con los ejemplares estudiados aquí.
- Descripción: descripción propia para los ejemplares estudiados.
- Distribución: distribución reportada para las especies.
- Hábitat: preferencias de hábitats en los que las especies han sido reportadas.
- Edad: registros de las especies en la escala geológica.
- Comentarios: aclaraciones puntuales acerca de la identidad u otro aspecto de las especies aquí estudiadas.

Para establecer las condiciones de la reconstrucción paleoambiental se usó la información de las preferencias de ecológicas de las especies, reportada en el apartado “Hábitat”.

11.4 Abreviaturas

- Descripción de los ostrácodos: VL: vista lateral, VD: vista dorsal.
- Descripción de los gasterópodos: SH: altura de la concha, SW: ancho de la concha, Wmax: diámetro máximo de la concha, Wmin: diámetro mínimo de la concha, AH: altura de la abertura, AW: ancho de la abertura, WH: número de vueltas, UM: ancho del ombligo, ApW: ancho de la vuelta apical (Ver Figura 4).
- Material referido: cuando el lote incluye fragmentos identificables se usó el signo más (+).

12 Resultados

12.1 Paleontología sistemática

La clasificación usada para Arthropoda y Mollusca -como filos- está basada en la propuesta de Giribet y Edgecombe (2020). La clasificación usada para los ostrácodos está basada en Meisch *et al.* (2019). Para los gasterópodos se siguió la clasificación propuesta en Bouchet *et al.* (2017) y en el caso de los bivalvos, la clasificación está basada en Bouchet *et al.* (2010).

Filo Arthropoda von Siebold, 1848

Clase Ostracoda Latreille, 1806

Subclase Podocopa G.W. Müller, 1849

Orden Podocopida Sars, 1866

Superfamilia Cypridoidea Baird, 1845

Familia Cyprididae Baird, 1845

Género *Cypridopsis* Brady, 1867

Cypridopsis vidua (O. F. Müller, 1776) Brady 1867

(Figura 8a-b, Tabla 3)

Material referido. Tamaño de muestra entre paréntesis. TO006 (223), TO012 (104), TO014 (95).

Sitios de muestreo. Cráneo de mamut frente a charco salado; Charco salado, Tejupam, Oaxaca – Nivel colmillo.

Diagnosis. Hembras: Caparazón de subtriangular a subovado en vista lateral. Punta aguda en la zona anterior y redondeado posteriormente, lados moderadamente inflados. Ancho mayor anterior al centro en vista dorsal. Dorso obtusamente redondeado, uniendo la zona anterior y posterior sin romper la curvatura, con el punto de mayor altura ligeramente anterior al centro. Vientre cóncavo. Extremos anterior y posterior ampliamente redondeados. Caparazón con superficie puntuada en las terminaciones de los poros normales. Lamela interna inclinada y concéntricamente estriada y más ancha que la lamela interna posterior (Delorme 1970a).

Descripción. Los ejemplares estudiados son hembras. Caparazón pequeño. En vista lateral el caparazón es subtriangular, con los extremos anterior y posterior redondeados, el margen dorsal arqueado y el ventral cóncavo. En vista dorsal el caparazón tiene una apariencia inflada

teniendo el ancho mayor casi en el centro, el extremo anterior es agudo y el posterior es redondeado. En vista ventral la valva izquierda esta superpuesta sobre la valva derecha. Caparazón con superficie puntuada en los poros normales. Lamela interna anterior inclinada y estriada concéntricamente, más ancha que la lamela interna posterior.

Tabla 3. Medidas de los caparazones de *Cypridopsis vidua*.

	Longitud VL (n=60)	Altura VL (n=60)	Ancho VD (n=10)
Promedio	0.71	0.47	0.49
Mínimo	0.64	0.44	0.46
Máximo	0.79	0.51	0.51

Distribución. Cosmopolita, es el ostrácodo más común en la región neártica (Smith y Horne 2016).

Hábitat. La mayoría de hábitats de agua dulce (Smith y Horne 2016).

Edad. Pleistoceno al Reciente (Swain, 1999).

Género *Eucypris* Vávra, 1891

Eucypris meadensis Gutentag y Beson, 1962

(Figura 8c-f, Tabla 4)

Material referido. TO001 (262), TO002 (120), TO003 (315), TO004 (62), TO005 (36).

Sitios de muestreo. Cráneo de mamut frente a charco salado; El charco salado Tejupam, Oaxaca; El charco salado Tejupam, Oaxaca – Nivel colmillo; Atrás charco salado, Tejupam, Oaxaca.

Diagnosis. Hembras: En vista lateral, el contorno del caparazón es subtriangular. El margen dorsal está arqueado en la región central. Los márgenes posterodorsal y anterodorsal forman un ángulo obtuso en la región dorsal central. El margen ventral es sinuoso en la región central y ligeramente convexo antes de la zona sinuosa. El margen anterior está ampliamente redondeado. El margen posterior está estrechamente redondeado y forma un ángulo obtuso pequeño en su unión con el margen posterodorsal. La mayor altura se presenta desde el ángulo obtuso del centro del dorso hacia el margen ventral y es de más de la mitad de la longitud. En vista dorsal el caparazón es elíptico. El punto más ancho es de menos de la mitad

de la longitud y está ubicado posteriormente al punto medio. La valva izquierda sobrepasa la derecha. La superficie del caparazón es punteada. Los canales de los poros normales son numerosos y sencillos. La duplicatura es más ancha en el extremo anterior que en el posterior. Holotipo: longitud de 1.2 mm y altura de 0.68 mm. Paratipo: Longitud de 1.2 mm, altura de 0.68 mm y ancho de 0.57 mm (Gutentag y Benson 1962).

Descripción. Los ejemplares estudiados son hembras; caparazón de más de 1 mm de longitud. En vista lateral, el contorno del caparazón es subtriangular o subtrapezoidal, los extremos anterior y posterior son redondeados, el margen dorsal es arqueado y con la altura máxima ubicada casi en el punto medio, en el margen posterodorsal se forma un ángulo obtuso que une el dorso y el extremo posterior, el margen ventral es ligeramente cóncavo. En vista dorsal, el caparazón es elíptico y con apariencia inflada, el ancho máximo está posterior al punto medio y es de menos de la mitad de la longitud. La valva izquierda sobrelapa la valva derecha en vista dorsal y ventral. La superficie es puntuada y el margen de las valvas liso. Los poros normales son numerosos y sencillos. La lamela interna es más ancha en el extremo anterior que en el posterior.

Tabla 4. Medidas de los caparazones de *Eucypris meadensis*.

	Longitud VL (n=90)	Altura VL (n=90)	Ancho VD (n=20)
Promedio	1.33	0.77	0.64
Mínimo	1.15	0.64	0.56
Máximo	1.49	0.90	0.77

Distribución. A través de América del Norte (Palacios-Fest y Hollyday 2018).

Hábitat. Arroyo alimentado por manantiales artesianos (Gutentag y Benson 1962). Especie crenófila (Palacios-Fest 2010).

Edad. Del Pleistoceno al Reciente. Un registro para el Pleistoceno Tardío de México en Térapa, Sonora (Bright *et al.* 2016).

Comentarios. Se encuentra asociada con *Ilyocypris bradyi* (Gutentag y Benson 1962).

Familia Candonidae Kaufmann, 1900

Candona crogmaniana Turner, 1894

(Figura 8g-h, Tabla 5)

Material referido. TO009 (91), TO010 (147), TO011 (56), TO012 (26), TO013 (14).

Sitios de muestreo. Cráneo de mamut frente a charco salado; Charco salado, Tejupam, Oaxaca – Nivel colmillo.

Diagnosis. Hembras: en vista lateral, la forma del caparazón es subtriangular, el tercio caudal es la porción más alta. Los márgenes caudal, dorsal y cefálico son convexos. El margen ventral es ligeramente sinuoso, siendo cóncavo en el medio. En vista dorsal, el caparazón es una elipse elongada, con extremos punteados. Una valva es más larga que la otra y la sobrelapa en cada extremo. Longitud de 1.52 mm, altura de 0.76 mm y ancho 0.58 mm (Turner 1894).

Descripción. Los ejemplares estudiados son hembras; en vista lateral, caparazón subtrapezoidal, extremo anterior redondeado y orientado hacia abajo, el extremo posterior está inclinado (casi en línea recta) y forma un ángulo posteroventral que está redondeado. Margen dorsal arqueado, con la altura máxima ubicada posteriormente al punto medio. El margen ventral es cóncavo en la zona anterior al punto medio. En vista dorsal, el caparazón tiene forma de elipse alargada y con extremos puntiagudos. La valva izquierda sobrelapa a la valva derecha. La superficie es lisa con poros normales dispersos. La lamela interna es ancha en el extremo anterior y estrecha en el extremo posterior.

Tabla 5. Medidas de los caparazones de *Candona crogmaniana*.

	Longitud VL (n=40)	Altura VL (n=40)	Ancho VD (n=10)
Promedio	1.15	0.55	0.45
Mínimo	1.0	0.46	0.41
Máximo	1.31	0.64	0.49

Distribución. Grandes Lagos y lagos de Estados Unidos (Smith y Horne 2016).

Hábitat. Estanques primaverales y estanques permanentes alimentados por manantiales. En lagos a considerable profundidad (Smith y Horne 2016).

Edad. Plioceno inferior al Reciente (Swain 1999).

Comentarios. *Candona crogmaniana* puede confundirse con *Candona caudata*. Sin embargo, Gutentang y Benson (1962) mencionan que *C. crogmaniana* no tiene el proceso caudal con forma de gancho que tiene *C. caudata*.

Candona patzcuaro Tressler, 1954

(Figura 8i-j, Tabla 6)

Material referido. TO012 (2), TO015 (39).

Sitios de muestreo. Charco salado, Tejupam, Oaxaca – Nivel colmillo; Cráneo de mamut frente a charco salado.

Diagnosis. Macho: en vista lateral es alargado; altura ligeramente más larga que la mitad de la longitud. Ambos extremos están redondeados, el extremo posterior es más uniforme y amplio. Están presentes una hendidura distintiva en el margen anterodorsal y un ángulo agudo en el margen anteroventral. El margen dorsal está redondeado, mientras que el margen ventral está profundamente hendido de la zona posterior al ángulo anteroventral. Valvas lisas (Tressler 1954). Longitud de 1.12 a 1.35 mm, altura de 0.66 a 0.79 mm, ancho de 0.53 a 0.59 mm (Delorme 1970b).

Hembra: Caparazón reniforme en vista lateral, extremo anterior puntiagudo, extremo posterior truncado. En vista dorsal, lados convexos, con el punto más ancho posterior al centro. Dorso arqueado, vientre cóncavo. Margen posterior truncado que se une al vientre en ángulo recto. Margen posterodorsal con una concavidad. Superficie del caparazón liso. Lamela interna amplia posteriormente y estrecha en el extremo anterior. Longitud de 0.99 a 1.20 mm, altura de 0.56 a 0.68 mm, ancho de 0.48 a 0.56 mm (Delorme 1970b).

Descripción. Dimorfismo sexual marcado. Caparazones con forma reniforme. Machos más grandes, comparados con las hembras. La valva izquierda sobrelapa la valva derecha, rasgo que es evidente en el margen anterodorsal, posterodorsal y ventral.

Machos: en vista lateral, los extremos anterior y posterior son redondeados, el extremo posterior es más amplio que el extremo anterior, que, además, está pronunciado hacia abajo. En la región anteroventral se observa una pequeña protuberancia. El margen dorsal está

ligeramente arqueado y el margen ventral es más cóncavo que en las hembras. Lamela interna amplia anteriormente y más estrecha posteriormente. Superficie lisa con poros normales dispersos. Poros marginales evidentes en el extremo anterior.

Hembras (?): en vista lateral, extremo anterior redondeado y extremo posterior casi recto, parece cuadrado, extremo posterodorsal inclinado y ligeramente cóncavo, margen dorsal arqueado y margen ventral cóncavo. En vista dorsal el ancho máximo está ligeramente posterior al punto medio, extremo anterior ligeramente puntiagudo y extremo posterior redondeado. La lamela interna es amplia anteriormente y más estrecha posteriormente. Superficie lisa con poros normales dispersos.

Tabla 6. Medidas de los caparazones de *Candona patzcuaro*.

	Longitud VL	Altura VL	Ancho VD
Machos	n = 4	n = 4	-
Promedio	1.29	0.70	-
Mínimo	1.26	0.67	-
Máximo	1.33	0.74	-
Hembras	n = 23	n = 23	n = 3
Promedio	1.13	0.62	0.52
Mínimo	1.03	0.56	0.51
Máximo	1.21	0.67	0.54

Distribución. Suroeste de Estados Unidos y centro de México (Smith y Horne 2016). Ver discusión en Cohuo *et al.* (2017), que señala la necesidad de una revisión detallada acerca de la distribución de esta especie, ya que por la similitud del caparazón con otras especies podría haber sido identificada de manera incorrecta para algunos sitios de América del Norte.

Hábitat. Lagos, estanques temporales y humedales (Smith y Horne 2016, Palacios-Fest y Holliday 2018).

Edad. Plioceno al Reciente (Swain 1999). Registros en el Pleistoceno de la cuenca de México (Palacios-Fest 2016).

Comentarios. La validez de este taxón aún sigue en discusión. Para Karanovic (2006) y Meisch *et al.* (2019), este taxón es sinónimo de *Eucandona obtusa* y *Fabaeformiscandona obtusa*. Sin embargo, Karanovic (2012) y Cohuo *et al.* (2017), basándose en caracteres del caparazón y de las partes blandas, consideran a *Candona patzcuaro* una especie distinta.

Familia Ilyocyprididae Kaufmann, 1900
Género *Ilyocypris* Brady y Norman, 1889
Ilyocypris bradyi Sars, 1890
(Figura 8k-1, Tabla 7)

Material referido. TO010 (184), TO013 (8), TO016 (133), T0017 (313).

Sitios de muestreo. Charco salado, Tejupam, Oaxaca – Nivel colmillo; Cráneo de mamut frente a charco salado. charco salado Tejupam Oaxaca.

Diagnosis. Caparazón subcuadrado in vista lateral. En vista dorsal el extremo anterior es puntiagudo y el posterior redondeado; lados casi paralelos, ancho máximo posterior al centro. Dorso recto a ligeramente convexo, con una joroba sobre el surco, vientre ligeramente cóncavo, extremos anterior y posterior ampliamente redondeados, altura mayor anterior al centro. Superficie de las valvas picada, alas ausentes, con pústulas sobre los márgenes anterior y posterior, con dos surcos, siendo el surco anterior más largo, con tres muescas profundas, que indican las cicatrices musculares ubicadas debajo de los surcos. Lamela interna estrecha en ambos extremos, ligeramente mayor en el extremo anterior (Delorme 1970c).

Descripción. En vista lateral, caparazón con forma subrectangular. Extremos anterior y posterior redondeados. Margen dorsal ligeramente cóncavo, con una joroba en el margen anterodorsal. Margen ventral, ligeramente cóncavo, casi recto. En vista dorsal, caparazón con forma de ovalo alargado, extremo anterior puntiagudo y extremo posterior redondeado, ancho máximo posterior al punto medio. En vista dorsal y ventral, valva izquierda sobrelapa la valva derecha. La superficie de las valvas tiene una textura picada, con algunas pústulas sobre los márgenes anterior y posterior, con dos surcos en cada valva, el anterior más grande que el posterior y tres muescas que indican la posición de las cicatrices musculares. Lamela interna estrecha anteriormente y muy poco desarrollada posteriormente.

Tabla 7. Medidas de los caparazones de *Ilyocypris bradyi*.

	Longitud VL (n = 51)	Altura VL (n = 51)	Ancho VD (n=10)
Promedio	1.11	0.59	0.41
Mínimo	0.88	0.46	0.35
Máximo	1.26	0.67	0.49

Distribución. Cosmopolita (Smith y Horne 2016, Palacios-Fest y Holliday 2018).

Hábitat. Común en estanques poco profundos, corrientes, manantiales y margen de los lagos.

Es una especie béntica (Smith y Horne 2016).

Edad. Pleistoceno al Reciente (Swain 1999).

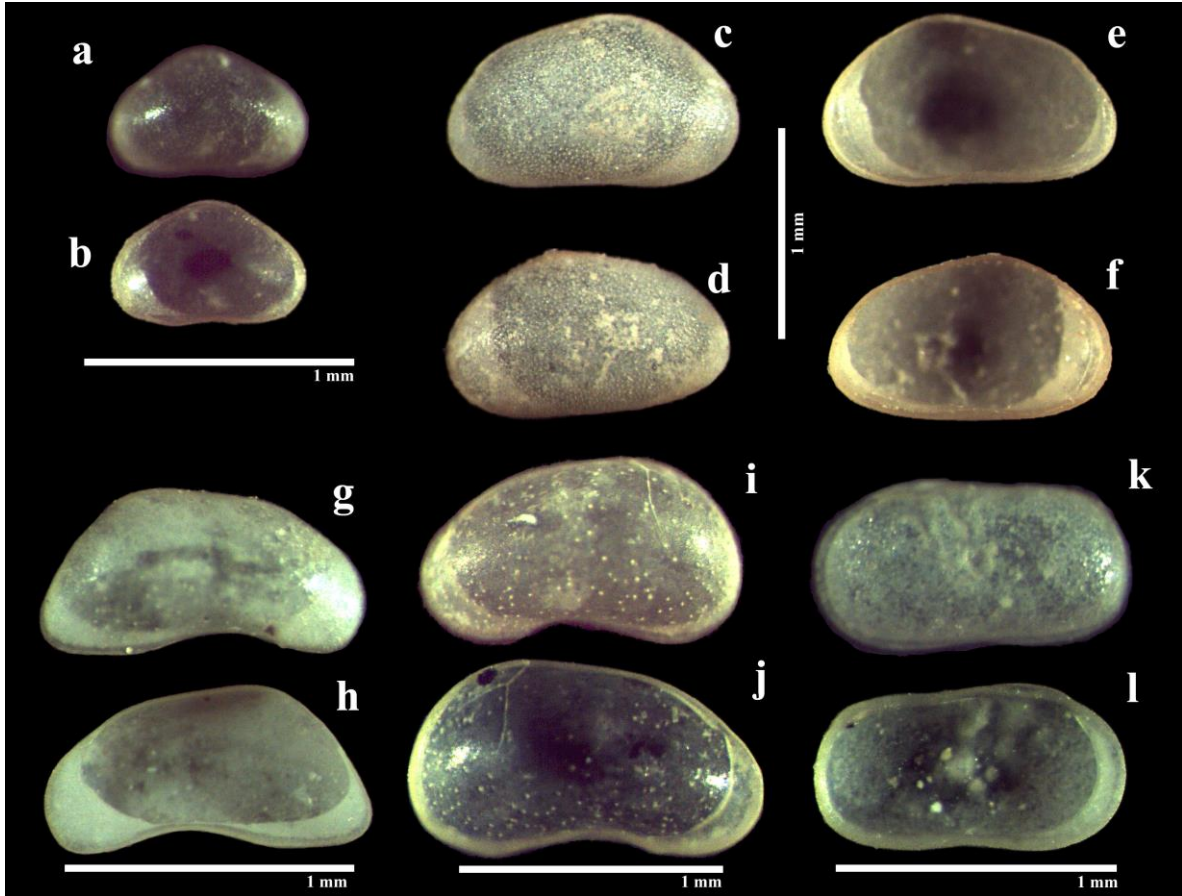


Figura 8. Ostrácodos dulceacuícolas de la localidad fosilífera ubicada en Villa Tejupam de la Unión; **a-b)** *Cypridopsis vidua*, TO006-3B, valva derecha, vista externa (**a**) e interna (**b**); **c-f)** *Eucypris meadensis*, TO001-1C (valva derecha: **c** y **e**) y TO001-2A (valva izquierda: **d** y **f**), vista externa (**c**, **d**) e interna (**e**, **f**); **g-h)** *Candona crogmaniana*, TO009-2D, valva derecha, vista externa (**g**) e interna (**h**); **i-j)** *Candona patzcuaro*, TO015-3A, valva izquierda, vista externa (**i**) e interna (**j**); **k-l)** *Ilyocypris bradyi*, TO016-2F, valva izquierda, vista externa (**k**) e interna (**l**).

Filo Mollusca Linnaeus, 1758
Clase Gastropoda Cuvier, 1795
Subclase Caenogastropoda Cox, 1960
“Clado Rissoiforme”
Superfamilia Truncatelloidea Gray, 1840
Familia Cochliopidae Tryon, 1866
Subfamilia Cochliopinae Tryon, 1866
Género *Tepalcatia* Thompson y Hershler, 2002
Tepalcatia polia (Thompson y Hershler, 1991)
(Figura 9a, Tabla 8)

1991 *Aroapyrgus polius* Thompson y Hershler, pp. 669-671, Fig. 1.

Material referido. TG001 (76), TG002 (76), TG003 (76), TG004 (84), TG005 (80), TG006 (78), TG007 (84), TG008 (72), TG009 (120), TG010 (80), TG011 (80), TG012 (88), TG013 (84), TG014 (88), TG015 (84), TG016 (120), TG017(84), TG018(88), TG019(88), TG020 (115).

Sitios de muestreo. El Charco Salado-Nivel colmillo, Abajo puente Tejupam-Paredón diente de chivo, Atrás Charco Salado-Aldo. Cráneo de Mamut frente a Charco Salado, Delante de Charco Salado, Atrás Charco Salado.

Diagnosis. Concha de tamaño mediano para la subfamilia Cochliopine; concha de 2.9 a 3.7 mm de altura en adultos. Sin dimorfismo sexual obvio. Concha elongada-ovada con ápice obtuso. Índice ancho/altura de la concha de 52 a 63 %. Concha lisa, teleoconcha con líneas muy finas de crecimiento que siguen la forma del labio exterior. De 4.6 a 5.4 vueltas en los ejemplares adultos, vueltas infladas con sutura impresa profundamente. Vuelta apical poco saliente, de alrededor de 0.23 mm de diámetro. Ombligo perforado, ligeramente obstruido por el labio columelar. La altura de la abertura es del 37% al 41% de la altura total de la concha, ampliamente ovada. Índice ancho/alto de la abertura de 80 a 85%, con un ángulo obtuso en la esquina posterior. Abertura prosoclina, inclinada 21 a 26° con respecto al eje de enrollamiento. Peristoma completo a lo largo del margen parietal de la abertura, unido a la vuelta previa. Labio exterior simple y delgado, ni reflejado, ni engrosado internamente. Labio exterior recto en vista lateral (Thompson y Hershler 1991).

Descripción. Concha pequeña de 2.8 a 3.75 mm de altura, 1.81 a 2.28 mm de ancho. Concha elongada-ovada y con ápice obtuso. De 4 a 5 vueltas en los ejemplares más grandes, vueltas redondeadas con sutura bien marcada. Concha lisa con delgadas líneas de crecimiento. Vuelta apical poco saliente, 0.24 mm de diámetro. Ombligo estrecho, ligeramente obstruido por el labio columelar. Abertura del 37 – 45% del alto de la concha, ampliamente ovada con un ángulo obtuso en la esquina posterior; AW/AH de 75 a 92%. Abertura prosoclina. Labio exterior simple y delgado, no reflejado ni engrosado internamente, recto en vista lateral.

Tabla 8. Medidas de las conchas de *Tepalcatia polia*.

n = 48	SH	SW	AH	AW	WH	ApW	SW/SH	AH/SH	AW/AH
Promedio	3.21	2.07	1.29	1.1	4.59	0.24	0.65	0.40	0.85
Mínimo	2.8	1.81	1.16	0.89	4.0	0.18	0.60	0.37	0.75
Máximo	3.75	2.28	1.43	1.23	5.0	0.33	0.70	0.45	0.92

Distribución. Conocida sólo para la localidad tipo, ubicada 3.5 km al noreste de Tamazulapan del Progreso, Oaxaca, México (Thompson y Hershler 1991).

Hábitat. Manantial con un estanque pequeño, no mayor a dos metros de profundidad, con fondo limoso y cubierto por una capa gruesa de *Chara*. En agua clara y con un fuerte olor a azufre. Los caracoles están entre las carofitas (Thompson y Hershler 1991).

Edad. Solamente se conoce el registro original.

Comentarios. Otros géneros similares en morfología de la concha son *Tryonia*, *Cincinnatia* y *Maristonia* que tienen distribución en el norte de México, EE.UU. y Canadá. Sin embargo, se asigna a *Tepalcatia polia* por las similitudes en la morfología y medidas de los parámetros de la concha. *Tepalcatia polia* se distingue de sus congéneres (*T. tela* y *T. bakeri*) por tener una concha ovalada-cónica (Thompson y Hershler 2002).

Subclase Heterobranchia Burmeister, 1837

Infraclasse Euthyneura Spengel, 1881

Subcohorte Panpulmonata Jörger, Stöger, Kano, Fukunda, Knebelsberger y Schrödl, 2010

Superorden Hygrophila Férussac, 1822

Superfamilia Lymnaeoidea Rafinesque 1815

Familia Lymnaeidae Rafinesque, 1815

Género *Fossaria* Westerlund, 1885

Fossaria parva (Lea 1841)

Fossaria cf. *F. parva*

(Figura 9b, Tabla 9)

Material referido. TG046 (2) y TG048 (32).

Sitios de muestreo. Frente al charco salado, Tejupam, Oaxaca; El charco salado, Tejupam, Oaxaca.

Diagnosis. Concha pequeña, bastante sólida, en forma de torreta, superficie brillante, líneas de crecimiento muy juntas y bien marcadas, a veces elevadas en la última vuelta dando una apariencia áspera, líneas espirales muy finas o ausentes. De 5 a 5 ½ vueltas, muy convexas, incrementando regularmente en tamaño. Núcleo de 1 ¼ vuelta, lisa y con acabado satinado. Espira elevada, formando una pirámide aguda, generalmente más larga que la abertura, sutura profundamente impresa. Abertura redondeada y regularmente elíptica. Labio exterior delgado, labio interno marcado y ampliamente reflejado sobre el ombligo, formando una expansión amplia y uniforme. Callo parietal bien marcado y grueso, hendidura umbilical bien marcada. Eje recto, no torcido. Largo 4.5 – 9 mm, ancho 2.5 – 4.5 mm, altura de la abertura 1.5 – 3.8 mm, ancho de la abertura 0.5 – 2.0 mm (Barker 1911).

Descripción. Concha pequeña, más alta que ancha. Espira elevada, formando una pirámide aguda. De 4 a 4.75 vueltas, convexas, aumentando gradualmente de tamaño. Sutura bien impresa. Ápice o protoconcha lisa o con apariencia satinada, resto de la concha brillante, con líneas de crecimiento evidentes y juntas. Abertura ovalada a elíptica. Labio exterior simple, labio interior un poco reflejado.

Tabla 9. Medidas de las conchas de *Fossaria* cf. *F. parva*.

n = 4	SH	SW	AH	AW	WH
Promedio	6.33	3.64	3.49	2.24	4.19
Mínimo	5.31	3.23	3.02	1.88	4
Máximo	7.19	4.17	3.96	2.71	4.75

Distribución. En Estados Unidos, del oeste de Connecticut a Idaho, del sur de Montana a Maryland, en Kentucky, Oklahoma, sur de Nuevo México y Arizona. En Canadá, del este de James Bay a Alberta y al norte de la región del Grate Slave Lake (Burch 1980). Para *Lymnaea humilis*, considerada como su sinónimo, en las provincias del sur de Canadá, ampliamente distribuida en Estados Unidos y en México en los estados de Chihuahua, Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas (Rogers 2016).

Hábitat. Habita lugares húmedos y pantanosos, generalmente fuera del agua, sobre troncos caídos, rocas o zonas fangosas (Baker 1911).

Edad. Pleistoceno y Reciente (Barker 1911, Dillon *et al.* 2019).

Comentarios. *Fossaria parva* difiere de *F. obrussa* porque la primera tiene vueltas convexas y no redondeadas en forma de hombro. Para Hubendick (1951 in Dillon *et al.* 2019), ambas especies mencionadas son sinónimos de *Lymnaea humilis*. Se asigna como *Fossaria* cf. *F. parva* ya que la morfología de la concha coincide con las descripciones de la literatura. Sin embargo, en los limnéidos las características de la anatomía interna también son importantes para la identificación.

Fossaria obrussa (Say 1825)

Fossaria cf. *F. obrussa*

(Figura 9c, Tabla 10)

Material referido. TG045 (28), TG047 (2) y TG049 (65).

Sitios de muestreo. El charco salado, Tejupam, Oaxaca – Nivel colmillo; A un lado del mamut, Tejupam, Oaxaca.

Diagnosis. Concha subcónica, puntiaguda, oblonga, bastante delgada, frecuentemente algo inflada. Superficie brillante con numerosas líneas gruesas de crecimiento. 5 ½ vueltas, redondeadas, un poco en forma de hombro, el hombro cercano a la sutura. La última vuelta

es muy grande, de la mitad de la altura de la concha, generalmente comprimido. Espira aguda, muy cónica. Sutura profunda. Abertura elongada-ovada. Peristoma delgado y agudo. Labio interno reflejado sobre el resquicio umbilical. Largo 8 – 17.75 mm, ancho 4.5 – 7.75 mm, altura de la abertura 4 – 9 mm, ancho de la abertura 2 – 5 mm (Barker 1911).

Descripción. Concha pequeña, más alta que ancha. De forma cónica y delgada. Espira elevada y aguda. De hasta 4.5 vueltas, convexas, pero con la forma de un hombro, última vuelta comprimida, no inflada. Sutura bien marcada, un poco profunda. Concha con superficie brillante y líneas de crecimiento evidentes. Abertura elongada-ovada y con peristoma delgado. Labio interno ligeramente reflejado sobre el ombligo.

Tabla 10. Medidas de las conchas de *Fossaria* cf. *F. obrussa*.

n = 4	SH	SW	AH	AW	WH
Promedio	6.0	3.4	3.4	2.08	4.13
Mínimo	5.15	3.06	3.06	1.73	4
Máximo	6.77	3.65	3.75	2.40	4.5

Distribución. Ampliamente distribuida en Canadá y al sur de los Estados Unidos en Texas y Arizona, en México en el estado de Coahuila (Thompson 2011). Para *Lymnaea humilis* (su sinónimo), en las provincias del sur de Canadá, ampliamente distribuida en Estados Unidos y en México en los estados de Chihuahua, Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas (Rogers 2016).

Hábitat. En cuerpos de agua pequeños como arroyos y en lugares fangosos o pantanosos en las orillas de los ríos. Como en *Fossaria parva* también se puede encontrar sobre palos, piedras y zonas fangosas expuestas (Baker 1911).

Edad. Del Plioceno al Reciente (Baker 1911, Hibbard y Taylor 1960).

Comentarios. Para Hubendick (1951 in Dillon *et al.* 2019) *F. obrussa* es sinónimo de *Lymnaea humilis*. Difiere de *Fossaria parva* y de otras especies de *Fossaria*, por tener vueltas convexas, pero en forma de hombro, la última vuelta no tan convexa y la abertura más elongada (Burch 1982). A pesar de que la morfología de la concha coincide con las descripciones de la literatura, se asigna como *Fossaria* cf. *F. obrussa* ya que en los limnéidos las características de la anatomía interna también son importantes para la identificación.

Fossaria (Bakerililymnaea) cockerelli Pilsbry y Ferris 1906

Fossaria (Bakerililymnaea) cf. F. cockerelli

(Figura 9d)

Material referido. TG042 (2) y TG043 (2).

Sitios de muestreo. El charco salado, Tejupam Oaxaca – Nivel Colmillo.

Diagnosis. Concha subglobosa, bastante gruesa. Concha opaca a brillante. Líneas de crecimiento finas, más evidentes en la última vuelta. Con 4 ½ vueltas, muy convexas, aumentando rápidamente de tamaño. Espira muy corta y ancha. Última vuelta muy grande y globosa. Sutura impresa. Abertura ovada, ocupando de dos tercios a dos quintos del largo de la concha. Labio interno ampliamente expandido, arqueado sobre la hendidura umbilical, la cual es abierta. Largo 8.3 – 13.5 mm, ancho 6 – 9.5 mm, altura de la abertura 5.30 – 8.25 mm, ancho de la abertura 3 – 5 mm (Baker 1911).

Descripción. Concha pequeña y globosa con espira muy corta y ancha. Con cuatro vueltas convexas que aumentan rápidamente de tamaño, la última muy grande y globosa. Sutura bien marcada. Superficie de apariencia lisa con líneas de crecimiento muy finas. Abertura ovada. Labio interno un poco reflejado hacia el ombligo, labio externo simple. Medidas del ejemplar más grande: SH = 6.12 mm, SW = 4.34 mm, AH = 3.57, AW = 2.76 mm, WH = 4 mm.

Distribución. Tienen distribución discontinua desde Estados Unidos hasta Oaxaca, México (Hibbard y Taylor 1960, Burch 1982). Oeste de Estados Unidos (Arroyo-Cabrales *et al.* 2008).

Hábitat. Cuerpos de agua intermitentes y estacionales (Hibbard y Taylor 1960, Arroyo-Cabrales *et al.* 2008).

Edad. Pleistoceno al Reciente (Hibbard y Taylor 1960, Arroyo-Cabrales *et al.* 2008). En México se registra para el Pleistoceno Tardío en Valsequillo, Puebla (Arroyo-Cabrales *et al.* 2008, Stevens *et al.* 2012).

Comentarios. Los ejemplares aquí estudiados son más pequeños que los reportados en la diagnosis. Sin embargo, se asignan a esta especie porque la morfología de la concha coincide con su diagnosis. Considerando la importancia que tienen las características anatómicas

internas para la identificación en los limnéidos, se asigna tentativamente como *Fossaria* (*Bakerililymnaea*) cf. *F. cockerelli*.

Género *Stagnicola* Jeffreys, 1830

Stagnicola elodes (Say 1821)

Stagnicola cf. *S. elodes*

(Figura 9e, Tabla 11)

Material referido. TG058 (5+), TG059 (4+).

Sitios de muestreo. A un lado del cráneo de mamut, Frente a charco salado Tejupam, Oaxaca

Diagnosis. Concha oblonga-cónica, gradualmente acuminada, reticulada con líneas transversas y pliegues longitudinales, de poco más de seis vueltas. Espira con terminación aguda. Sutura moderadamente impresa. Apertura más corta que la espira, labio interno con depósito calcáreo evidente, no apreciado en la base, pero dejando una abertura umbilical lineal. Vuelta del cuerpo, en la espalda, más larga que la espira (Say 1821).

Descripción. Concha grande de forma elongada y estrecha. Espira aguda de más de la mitad del largo total de la concha. Con 6 a 7 vueltas, ligeramente convexas. Vuelta del cuerpo poco dilatada. Sutura bien impresa. Superficie de la concha con líneas de crecimiento marcadas y con líneas transversales poco evidentes. Abertura ovalada y estrecha. Labio externo simple, labio interno ligeramente reflejado.

Tabla 11. Medidas de las conchas de *Stagnicola* cf. *S. elodes*.

n = 5	SH	SW	AH	AW	WH
Promedio	18.8	7.28	8.4	4.75	6.2
Mínimo	15.4	6.2	7	4.3	6
Máximo	24.8	8.9	10	5.7	7

Distribución. Cuenca interior del sur de Canadá al sur de Nueva Inglaterra, California y Nuevo México, Estados Unidos; con poblaciones aisladas en el centro de México. En México se reporta en los estados de Coahuila, Hidalgo, Morelos y el Estado de México (Thompson 2011).

Hábitat. Generalmente están presentes en pantanos, marismas, estanques primaverales y hábitats acuáticos similares de naturaleza aislada o temporal (Dillon *et al.* 2019).

Edad. Del Pleistoceno al Reciente (Schultz y Cheatum 1970).

Comentarios. La taxonomía de las especies de *Stagnicola* en América del Norte aún siguen en discusión (Thompson 2011, Dillon *et al.* 2019). Burch (1982) y Dillon *et al.* (2019) mencionan que para América del Norte existen dos formas, de las cuales, *S. elodes* tiene una concha bastante estrecha y alargada, habitando aguas estancadas y tranquilas, mientras que *S. catascopium* es de concha más ancha y la vuelta del cuerpo es subglobosa y más amplia, habitando ríos y lagos. Los ejemplares estudiados se asignan como *Stagnicola* cf. *S. elodes* porque las descripciones hechas por Baker (1911) y Burch (1982) para esta especie coinciden con la morfología estrecha y alargada de los ejemplares. Su asignación a nivel de especie es tentativa ya que en los fósiles no se conservan los órganos internos, los cuales son importantes en la identificación de los limnéidos. Aunado a lo anterior, también se considera la discusión actual acerca de la diversidad de especies de este género en México.

Familia Physidae Fitzinger, 1833

Género *Physa* Draparnaud, 1801

Physa sp.

Material referido. TG041.

Sitios de muestreo. Cráneo de mamut frente a charco salado.

Diagnosis. Conchas de ovaladas a oblongas con aberturas lanceoladas (Draparnaud 1801). Rogers (2016) menciona que los miembros del género *Physa* tienen una concha sinistral, de tamaño variable, con espira aguda y dirigida de manera posterior. Con el largo de la apertura de más de la mitad del largo total de la concha (Rogers 2016).

Descripción. Conchas levógiras y pequeñas. Ápice agudo y espira corta. Vueltas muy poco convexas. Sutura impresa. Superficie lisa y brillante. Altura de la apertura de más de la mitad de la altura total de la concha, estrecha y de forma ovada. Labio simple.

Distribución. La familia Physidae tiene una distribución Holártica extendiéndose hacia Centro y Sudamérica (Wethington y Lydeard 2007). Actualmente se considera cosmopolita

por *Physa acuta*, una especie nativa de América del Norte que ha invadido todos los continentes, excepto la Antártida (Ebbs *et al.* 2018).

Hábitat. Los miembros de esta familia habitan diques, estanques, lagos, pequeños arroyos y ríos (Taylor 2003). *Physa acuta* habita típicamente ambientes lénticos, ricos y perturbados (Dillon 2018).

Edad. Del Pleistoceno al Reciente. Ha sido ampliamente reportado como fósil del Pleistoceno en América del Norte (Lydeard *et al.* 2016).

Comentarios. A pesar de que los ejemplares estudiados aquí corresponden con estadios juveniles, éstos cumplen con las características morfológicas del género. Se asignan solamente a nivel de género debido a que la identificación de las especies de la familia Physidae está basada en la anatomía de los aparatos reproductores (Taylor 2003, Wetington y Lydeard, 2007), los cuales son inexistentes en los fósiles.

Familia Planorbidae Rafinesque, 1815

Subfamilia Planorbinae Rafinesque, 1815

Género *Gyraulus* Charpentier, 1837

Gyraulus (Torquis) parvus (Say 1817)

(Figura 9f, Tabla 12)

1817 *Planorvis parvus* Say.

1899 *Planorvis (Gyraulus) parvus* Say, Von Martens.

1964 *Gyraulus parvus* (Say), Branson *et al.*

Material referido. TG025 (60), TG026 (60), TG027 (72), TG028 (17).

Sitios de muestreo. Cráneo de mamut frente a charco salado Tejupam, Oaxaca; El charco salado Tejupam, Oaxaca – Nivel colmillo; Abajo puente Tejupam, Oaxaca – Paredón diente de chivo.

Diagnosis. Concha pequeña con cuatro vueltas, sin estriación prominente. Deprimida pero no planoespiral. Cóncavo arriba y abajo exhibiendo las vueltas igualmente. Cuerpo con periferia redondeada o subcarinada. Labio redondeado, no abultado arriba ni engrosado (Say 1817, Clarke 1973).

Descripción. Concha pequeña y de apariencia planoespiral. De 3 a 3.5 vueltas. Superficie de la concha lisa, con líneas de crecimiento incospicuas. En vista lateral, la abertura está un poco desviada del plano del resto de la concha. Labio recto y no engrosado.

Tabla 12. Medidas de las conchas de las conchas de *Gyraulus parvus*.

n = 39	Wmax	Wmin	AH	AW	WH
Promedio	3.26	2.67	1.22	1.28	3.06
Mínimo	2.91	2.40	1.07	1.07	3
Máximo	4.23	1.48	1.48	1.79	3.5

Distribución. En América del Norte, desde Alaska y el norte de Canadá a las Grandes Antillas y parte de México, en Morelos y Sonora (Thompson 2011).

Hábitat. Aguas tranquilas y poco profundas. Generalmente asociada con una capa gruesa de vegetación acuática (Tuthill *et al.* 1964a, Schultz y Cheatum 1970, Clarke 1973).

Edad. Del Plioceno al Reciente (Schultz y Cheatum 1970). En México, se registra para el Pleistoceno Tardío en Valsequillo, Puebla; en Xochimilco, Ciudad de México (Arroyo-Cabral *et al.* 2008); y en Concepción Buenavista, Oaxaca (Guerrero-Arenas *et al.* 2013).

Comentarios. *Gyraulus parvus* es similar a *G. circumstriatus*. La diferencia entre estas dos especies radica en que en vista lateral *G. circumstriatus* presenta apariencia apical y umbilical similares ya que es planoespiral. En cambio, *G. parvus* no es completamente planoespiral y en vista lateral son diferenciables el lado apical y umbilical (Clarke 1973, Burch 1982). Además, las vueltas en *G. circumstriatus* incrementan en tamaño más lentamente que en *G. parvus* (Hibbard y Taylor 1960, Clarke 1973).

Subfamilia Ancyliinae Rafinesque, 1815

Género *Ferrissia* Walker, 1903

Ferrissia fragilis (Tryon, 1863)

(Figura 9g)

1863 *Ancylus fragilis* Tryon, pp. 149-150.

1863 *Gundlachia californica* Rowell, pp. 21-22, Fig. 5.

1900 *Ancylus sharpi* Sykes, p. 394, Pl. 12: Figs. 14-14a.

1907 *Ancylus walkeri* Pilsbry y Ferriss, pp. 564-569, Fig. 5.

1925 *Ferrissia mcneilli* Walker, pp. 3-4, Pl. 1: Figs. 5-6

Material referido. TG032-F1, TG032 (5).

Sitios de muestreo. Abajo puente Tejupam, Oaxaca - Paredón diente de chivo.

Diagnosis. Concha muy pequeña y frágil, lados casi paralelos o ligeramente curvados en medio, pero divergiendo anteriormente. Extremos redondeados. Ápice elevado, agudo, curvado hacia atrás. Con alrededor de dos tercios de la concha anterior al ápice. El largo es de 4 mm, el ancho es de 1.15 mm y el alto es de 1 mm (Tryon, 1863).

Descripción. Concha pequeña, no espiralada, similar a una lapa. De forma ovalada, delgada y frágil. La escultura consta de líneas de crecimiento concéntricas. Ápice poco levantado y excéntrico, ubicado en el cuadrante posterior derecho.

Distribución. Se distribuye por toda América del Norte desde el sur de Ontario, Canadá, hasta el sur de California, EE. UU. (Dillon *et al.* 2019).

Hábitat. Habitan arroyos, ríos, lagos y estanques. Sobre rocas, troncos, macrofitas y hojas muertas (Dillon *et al.* 2019).

Edad. Pleistoceno al Reciente. Existen dos registros en el Pleistoceno (Czaja, 2014b) y Holoceno (Czaja, 2014a) de México, en el estado de Coahuila.

Comentarios. Actualmente se reconocen dos especies de *Ferrissia* para América del Norte, *F. fragilis* y *F. rivularis* (Walther *et al.* 2010). Morfológicamente, las conchas difieren en que *F. fragilis* tiene una concha más frágil y el ápice está ubicado de manera posterior y a la derecha de la línea media, mientras que *F. rivularis* tiene un ápice más centrado y sobre o

muy cerca de la línea media (Walther *et al.* 2010). Los ejemplares aquí estudiados se asignan como *F. fragilis* basándose en la ubicación del ápice.

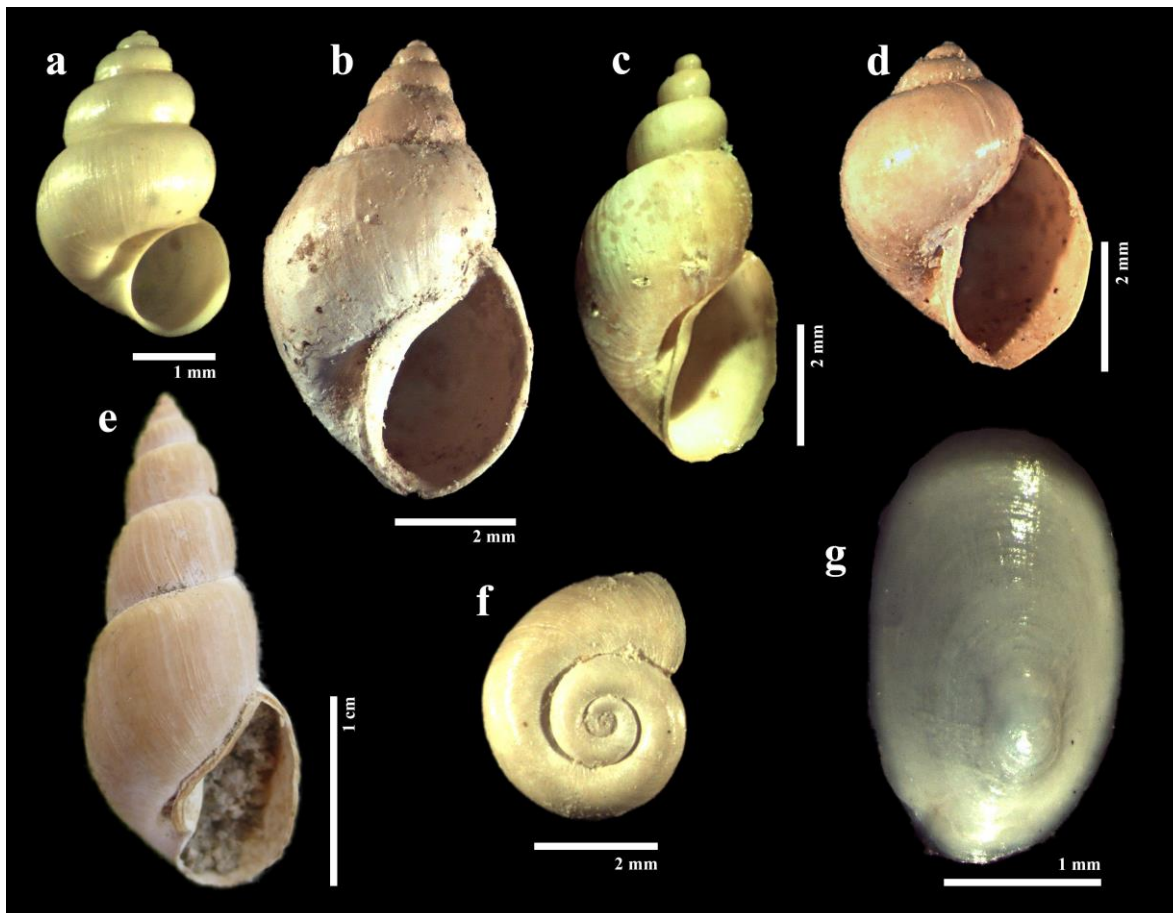


Figura 9. Gasterópodos dulceacuícolas del conjunto fosilífero ubicado en Villa Tejupam de la Unión. **a)** *Tepalcatia polia*, TG001-L3 **b-d)** Especies del género *Fossaria* **b)** *F. parva*, TG048-A1 **c)** *F. obrussa*, TG045-A1 **d)** *F. cockerelli*, TG043-A1 **e)** *Stagnicola elodes*, TG060-A **f)** *Gyraulus parvus*, TG041-A3 **g)** *Ferrissia fragilis*, TG032-F1.

Superorden Eupulmonata J. Morton, 1955
Clado Geophila Férussac, 1819
Orden Stylommatophora Schmidt, 1855
Suborden Helicina
Superfamilia Punctoidea Morse, 1864
Familia Punctidae Morse, 1864
Género *Punctum* Morse, 1864
Punctum (Totecia) vitreum H. B. Barker 1930
(Figura 10a, Tabla 13)

Material referido. TG039-K1, TG039.

Sitios de muestreo. Abajo Puente Tejupam, Oaxaca.

Diagnosis. Concha diminuta, turbinada deprimida. Hasta 4 $\frac{1}{4}$ vueltas, la última redondeada pero deprimida y ligeramente descendente. Sutura fuertemente impresa. Protoconcha de 1 $\frac{3}{4}$ vueltas, la primera irregularmente arrugada, pero casi lisa, los últimos $\frac{3}{4}$ con finas estrías espirales llegando a ser más y más distintivas. Última vuelta con crestas mayores de crecimiento altas y delgadas, débilmente arqueado justo por encima de la periferia; interespacios con 5-10 crestas menores de crecimiento, muy bajas pero filosas, cruzadas por finas líneas espirales, las cuales forman diminutos cuadrados. Ombligo abierto, que cubre alrededor de 3.3 veces el diámetro mayor de la concha. Abertura deprimida y ligeramente oblicua, de 0.44 mm de altura y 0.52 de ancho. Peristoma simple y agudo, débilmente arqueado sobre la periferia (Baker 1930). Altura de 0.8 a 0.91 mm, diámetros de 1.38 a 1.28 mm y de 1.26 a 1.20 mm (Pilsbry 1948).

Descripción. Concha diminuta y con espira deprimida. De hasta 4 vueltas. Sutura bien impresa. La protoconcha es de apariencia lisa, el resto de la concha tiene una escultura que consta de crestas mayores de crecimiento intercaladas por crestas menos altas y más delgadas que son cruzadas por finas líneas espirales, las cuales forman diminutos cuadrados. Esta escultura es más evidente en las últimas vueltas. Ombligo abierto, que ocupa alrededor de 3.3 veces el diámetro. Abertura deprimida y ligeramente oblicua. Peristoma simple y agudo.

Tabla 13. Medidas de la concha de *Punctum vitreum*.

	SH	SW	AH	AW	UM	WH
Mejor preservado	1.10	2.03	0.77	0.72	0.62	4

Distribución. En Estados Unidos está reportada para Texas, Tennessee, New Jersey y Philadelphia. En México está reportada para los estados de Nuevo León, Tamaulipas y Veracruz (Pilsbry 1948, Naranjo-García y Fahy 2010).

Hábitat. Se encuentra entre la hojarasca debajo de árboles y arbustos mesofíticos, en sustratos como dolomita y piedra caliza (Baker 1930, Pilsbry 1948).

Edad. Un registro en el Pleistoceno Tardío de México (Guerrero-Arenas *et al.* 2013), hasta el Reciente.

Comentarios. *Punctum vitreum* puede confundirse con *P. minutissimum*. Difieren en que las crestas o marcas de crecimiento son más espaciadas en *P. vitreum* que en *P. minutissimum* (Guerrero-Arenas *et al.* 2013).

Punctum minutissimum (Lea, 1841)
(Figura 10b, Tabla 14)

Material referido. TG038, TG039-J2, TG039, TG040.

Sitios de muestreo. Abajo puente Tejupam, Oaxaca – Paredón diente de chivo; Adelante del charco salado Tejupam, Oaxaca; Cráneo de mamut frente a charco salado Tejupam, Oaxaca.

Diagnosis. Concha subglobosa, obtuso-conoidea, estrías diminutas, umbilicada. Espira corta, sutura impresa, con cuatro vueltas redondas. Abertura subredonda, con el borde afilado (Lea 1841). Posteriormente, Pilsbry (1948) especifica que tiene una concha muy diminuta y que el ombligo cabe 3.7 veces en el diámetro. La vuelta y media inicial es lisa y el resto tiene estrías muy delgadas y cercanas en la dirección de las líneas de crecimiento. Presenta estrías en espiral muy finas que pueden ser vistas en la última vuelta, sobre todo en la base (Pilsbry 1948).

Descripción. Concha diminuta y con espira deprimida. De 3.5 a 4 vueltas redondeadas. Sutura impresa. La escultura de la concha consta de un patrón de costillas finas y delgadas distanciadas regularmente, excepto en la protoconcha que tiene una apariencia lisa. Ombligo abierto, que cabe 2.9 veces en el diámetro. Abertura estrecha y con forma de media luna. Labio simple y delgado.

Tabla 14. Medidas de las conchas de *Punctum minutissimum*. RIBS = costillas.

n = 4	SH	SW	AH	AW	UM	WH	RIBS/0.5 mm
Promedio	0.76	1.38	0.53	0.48	0.48	3.68	21
Mínimo	0.67	1.18	0.44	0.41	0.41	3.5	18
Máximo	0.92	1.56	0.56	0.56	0.51	4	24

Distribución. Ampliamente distribuida en las zonas templadas de América del Norte. En México se ha registrado en los estados de Nayarit, Puebla y San Luis Potosí (Thompson 2011).

Hábitat. Habita hojarasca húmeda, alrededor de troncos en descomposición o en corteza podrida (Pilsbry 1948).

Edad. Del Pleistoceno al Reciente (Hibbard y Taylor 1960, Thompson 2011).

Familia Helicodiscidae H. B. Baker, 1927

Género *Helicodiscus* Morse, 1864

Helicodiscus (Lucilla) singleyanus (Pilsbry 1889)

(Figura 10c, Tabla 15)

1889 *Zonitoides singleyana* Pilsbry.

1907 *Zonitoides singleyana* (Pilsbry), Hinkley.

1929 *Helicodiscus (Hebetodiscus) singleyanus* (Pilsbry) H. B. Barker.

2006 *Lucilla singleyana* (Pilsbry), Roth y Sadeguián.

2008 *Helicodiscus (Lucilla) singleyanus* (Pilsbry), Thompson.

Material referido. TG039 (36) y TG040 (5).

Sitios de muestreo. Abajo puente Tejupam, Oaxaca – Paredón diente de chivo; Adelante del charco salado Tejupam, Oaxaca.

Diagnosis. Concha diminuta, deprimida y delgada. Ampliamente umbilicada, el ombligo muy cerca de un tercio del diámetro. Espira baja pero convexa. Superficie brillante y lisa, poco marcada por las líneas de crecimiento y pocos surcos incóspicuos dispuestos de manera irregular. Sutura bien impresa. La apertura es en forma de media luna, amplia pero ligeramente más grande que el ombligo. Peristoma simple. Altura de 0.9 mm, diámetro de 2.4 mm, 3.75 a apenas 4 vueltas (Pilsbry 1948).

Descripción. Concha diminuta, más ancha que alta. Espira deprimida pero convexa. De 3 a 3.75 vueltas. Sutura bien impresa. Superficie brillante con líneas de crecimiento poco marcadas y algunos surcos incóspicuos distribuidos de manera irregular. Abertura en forma de luna, su ancho ligeramente más grande que el ombligo. Ombligo amplio, que cabe en promedio 3.4 veces en el diámetro de la concha. Peristoma simple.

Tabla 15. Medidas de las conchas de *Helicodiscus (Lucilla) singleyanus*.

n = 15	SH	SW	AH	AW	UM	WH
Promedio	1.01	2.28	0.82	0.85	0.69	3.27
Mínimo	0.90	1.98	0.73	0.77	0.57	2.75
Máximo	1.23	2.76	1.00	1.03	0.92	3.75

Distribución. Noreste, centro sur y suroeste de Estados Unidos, además de la región central de Florida (Pilsbry 1948, Olivera-Carrasco 2012). En México se reporta para los estados de Sonora, Tamaulipas y Oaxaca (Reddell 1981, Naranjo-García 1991).

Hábitat. Parece ser un caracol excavador (Pilsbry 1948). Es probable que habite entre las raíces de los pastos, siempre sobre laderas expuestas que durante el verano llegan a ser calientes y secas (Hibbard y Taylor 1960). Debajo de hojas en áreas boscosas protegidas (Allen y Cheatum 1961). Reddell (1981) menciona que es común y abundante en paredes y pisos en cuevas de Oaxaca y Tamaulipas.

Edad. Del Plioceno tardío al Reciente (Hibbard y Taylor 1960). Del Plioceno en Illinois, Missouri, Nebraska, Kansas, Oklahoma, Texas, Nuevo México y Arizona, Estados Unidos. Del Pleistoceno se conoce de Oklahoma, Kansas, Sureste de Arizona y Texas (Olivera-

Carrasco 2012). En México sólo se encuentra reportada para el Pleistoceno en la localidad Rancho La Amapola, Cedral, San Luis Potosí (Olivera-Carrasco 2012).

Comentarios. *Helicodiscus singleyanus* puede llegar a confundirse con *Hawaiiia minuscula*. Sin embargo, *H. singleyanus* tiene una espira más deprimida y estrías de crecimiento inconspicuas, dando una apariencia lisa a la concha (Pilsbry 1948).

Infraorden Succineoidei [=Elasmognatha]

Superfamilia Succineoidae Beck, 1837

Familia Succineidae Beck, 1837

Succineidae indet.

Diagnosis. De acuerdo con Burke (2013), la familia Succineidae tienen una forma de concha distintiva, teniendo una vuelta del cuerpo grande con una espira relativamente pequeña que a menudo parece sobresalir en un ángulo.

Morfotipo a
(Figura 10d, Tabla 16)

Material referido. TG036 (18).

Sitios de muestreo. Abajo puente Tejumam, Oaxaca – Paredón diente de chivo

Descripción. Concha succiniforme. Ápice obtuso, la espira corta, de menos de la mitad de la altura total de la concha. Con 2 vueltas convexas, que aumentan rápido de tamaño. Sutura impresa. Superficie de la concha con líneas de crecimiento marcadas. Abertura ovada y grande de alrededor de 3/4 de la altura total de la concha. Peristoma simple y delgado.

Tabla 16. Medidas de la concha de Succineidae Morfotipo a.

n = 1	SH	SW	AH	AW	WH
TG036 - H1	8.44	5.31	6.77	4.79	2

Morfotipo b
(Figura 10e, Tabla 17)

Material referido. TG035 (3).

Sitios de muestreo. Cráneo de mamut frente a charco salado.

Descripción. Concha succiniforme, longitud de la espira ligeramente menor que la altura de la abertura. Con 2.75 a 3 vueltas convexas. Sutura bien empresa. Superficie de la concha con líneas de crecimiento marcadas. Abertura ovada de poco más de la mitad de la altura total de la concha. Peristoma simple y delgado.

Tabla 17. Medidas de la concha de Succineidae Morfotipo b.

n = 3	SH	SW	AH	AW	WH
TG036-A1	7.81	5.21	5.0	3.23	3
TG036-B1	6.15	4.17	4.17	2.71	2.75
TG035-A1	-	4.17	4.17	3.13	2+

Distribución. La familia tiene una distribución mundial (Naranjo y Fahy 2010).

Hábitat. Sitios húmedos (Arroyo-Cabrales *et al.* 2008).

Edad. Del Plioceno al Reciente. Según Shultz y Cheatum (1970) es común en depósitos del Plioceno y Pleistoceno. En México hay registros en localidades del Pleistoceno de Coahuila y San Luis Potosí (Arroyo-Cabrales *et al.* 2008).

Comentarios. La determinación taxonómica a niveles de género y especie no es posible solo con la concha, por lo tanto, se determinó a nivel de familia. La anatomía interna es importante para distinguir entre especies (Burke 2013). La forma de concha distintiva mencionada por Burke (2013) fue observada en los ejemplares estudiados aquí (espira corta con abertura y vuelta de cuerpo grandes). Se distinguen dos morfotipos que difieren principalmente en el tamaño de la abertura y de la vuelta del cuerpo.

Infraorden Pupilloidei Schileyko, 1998 [=Orthurethra]

Superfamilia Pupilloidea Turton, 1831

Familia Pupillidae Turton, 1831

Género *Vertigo* O.F. Müller, 1773

Vertigo oralis Sterki, 1898

(Figura 10f)

1890 *Vertigo rugulosa* var. *ovulum* Sterki.

1900 *Vertigo rugosula oralis* Sterki, Pilsbry & Vanatta.

Material referido. TG037 – A1

Sitios de muestreo. Abajo Puente Tejupam – Paredón diente de chivo.

Diagnosis. Concha pequeña ovada y brillante con al menos seis lamelas prominentes. Estríación y callus marcados. Labio de la abertura ensanchado (Sterki 1890, Nekola *et al.* 2018).

Descripción. Concha diminuta, con forma de pupa. Dextrógira. Cuatro vueltas, siendo la vuelta del cuerpo aproximadamente la mitad de la altura de la concha. Concha más alta que ancha. Estrías transversas no conspicuas. Abertura de la concha con seis dientes: columelar, basal, palatal inferior, palatal superior, parietal y angular presentes, siendo este último el más pequeño de todos. Altura de 2.0 mm, ancho de 1.4 mm.

Distribución. Distribuida en el este de Estados Unidos (Nekola *et al.* 2018).

Hábitat. Residen en acumulaciones de hojarasca de latifoliadas y gramíneas, debajo de troncos, en bosques húmedos, incluyendo márgenes de estanques en bosques de roble-liquidámbar, pantanos de maple rojo, pantanos de cipreses y en arbustos riparios y pocosinos (Nekola y Coles, 2010).

Edad. Pleistoceno Tardío, Tejupam, Oaxaca. Reciente (Nekola *et al.* 2018).

Comentarios. *Vertigo oralis* se distingue de *V. rugulosa* porque esta última tiene una concha ovalada pero más estrecha y estrías más evidentes, además, su ápice es cónico (Nekola y Coles 2010).

Género *Gastrocopta* Wollaston 1878
Gastrocopta (Inmersidens) prototypus (Pilsbry, 1899)
(Figura 10g, Tabla 18)

1899 *Bifidaria prototypus* Pilsbry.

1916 *Gastrocopta (Inmersidens) prototypus* (Pilsbry).

1910 *Bifidaria cochisensis oligobasodon* Pilsbry y Ferriss.

1916 *Gastrocopta (Inmersidens) prototypus basidentata* Pilsbry.

Material referido. TG037 (3) y TG040 (3).

Sitios de muestreo. Abajo Puente Tejupam – Paredón diente de chivo.

Diagnosis. Concha con ombligo reducido a una estrecha abertura, subcilíndrica, ligeramente estrecha hacia el ápice, ligeramente estriada, pero con poco brillo. Compuesta de 5 1/3 vueltas fuertemente convexas, la última sin ningún rastro de ondulación o cresta detrás del labio o en el cuello. La abertura es cuadrado-ovalada, peristoma delgado y bien expandido, excepto cercano al extremo superior del labio exterior. Lamela angular y parietal casi rectas, divergiendo hacia enfrente de su unión, la cual está marcada por una muesca. El extremo interno de la lamela parietal se curva un poco hacia la periferia. Lamela columelar horizontal, el extremo interno teniendo un pequeño callo abajo, no visible desde el frente. Lamela palatal superior diminuta, tubercular. Lamela palatal inferior más grande que la superior y ubicada un poco más profundo. No hay diente basal. Altura de 2.2 a 2.55 mm, diámetro de 1.03 a 1.1 mm (Pilsbry 1916).

Descripción. Concha pequeña subcilíndrica, ligeramente estrecha hacia el ápice. De 4.5 a 5 vueltas marcadamente convexas. La última vuelta sin ningún rastro de ondulación o cresta detrás del labio. Sutura bien marcada. Superficie ligeramente estriada. Abertura cuadrada-ovalada. Láminas parietal y angular casi rectas, divergiendo hacia enfrente de su unión, marcada por una muesca. Final interno de la lamela parietal curvada un poco hacia la periferia. Lamela columelar horizontal. Diente palatal superior diminuto, el inferior es más grande y está ubicado un poco más al fondo. La presencia del diente basal es variable. Peristoma delgado, bien expandido, excepto cercano al final de la parte superior del labio exterior.

Tabla 18. Medidas de las conchas de *Gastrocopta (Inmersidens) prototypus*.

	SH (n = 4)	SW (n = 5)	AH (n = 4)	AW (n = 3)	WH (n = 4)
Promedio	2.31	1.16	0.86	0.76	4.88
Mínimo	2.00	1.10	0.70	0.69	4.50
Máximo	2.63	1.26	0.92	0.82	5.00

Distribución. Se reporta para Arizona en Estados Unidos y en Guatemala (*Gastrocopta prototypus basidentata*). En México está reportada para los estados de Michoacán y Jalisco (Pilsbry 1916, Thompson 2011).

Hábitat. La mayoría de registros son de conchas encontradas en hojarasca riparia (Bequaert y Miller 1973). Se le encuentra en la hojarasca (Olivera-Carrasco 2012).

Edad. Del Pleistoceno Tardío en Arizona y en México en la localidad Rancho La Amapola, Cedral, San Luis Potosí (Olivera-Carrasco 2012).

Comentarios. *Gastrocopta prototypus* es similar a *G. oligoblasodon*. Los ejemplares estudiados aquí se asignan a *G. prototypus* porque el diente columelar es horizontal y no descendiente hacia adentro como en *G. oligoblasodon* (Pilsbry 1916). Pilsbry (1948) menciona que el diente basal está raramente ausente en *G. oligoblasodon*. Sin embargo, aunque los ejemplares C1-TG037 y C1-TG040 tengan diente basal, su diente columelar es como en *G. prototypus*.

Infraorden Limacoidei

Superfamilia Limacoidea Batsch, 1789

Familia Agriolimacidae H. Wagner, 1935

Género *Deroceras* Refineque 1920

Deroceras laeve (Müller 1744)

(Figura 10h-i, Tabla 19)

1774 *Limax laevis* Müller.

1898 *Limax (Hyrolimax) laevis* Müller, Von Martens.

Material referido. TG032-E1 (1), TG031 (8), TG032 (15), TG033 (12), TG034 (10: C1 a G1). TG033-A1 (1). TG033-I3 (1), TG033 (2: I1 y I2).

Sitios de muestreo. El charco salado Tejupam, Oaxaca-Nivel colmillo; Cráneo de mamut frente a charco salado, Tejupam; Abajo puente Tejupam, Oaxaca - Paredón diente de chivo; Atrás charco salado, Tejupam.

Diagnosís. La concha es oblonga, el margen izquierdo más convexo que el derecho, el núcleo no del todo terminal en el lado izquierdo del extremo posterior. Longitud de aproximadamente 4 mm (Pilsbry 1948).

Descripción. Concha oblonga aplanada y asimétrica. Margen derecho ligeramente cóncavo. Margen izquierdo convexo. Márgenes anterior y posterior convexos. Núcleo situado en el extremo posterior hacia el lado izquierdo de la línea media. Protuberancia pequeña con forma de gancho en el margen posterior derecho, cerca del núcleo.

Tabla 19. Medidas de las conchas de *Deroceras laeve*.

n = 32	Largo	Ancho	Grosor
Promedio	3.13	1.85	0.61
Mínimo	2.4	1.38	0.34
Máximo	4.2	2.64	1.28

Distribución. Es de origen Paleártico (Wiktor 2000). Actualmente tiene una distribución cosmopolita (CABI 2021).

Hábitat. Habita sitios húmedos como pantanos, bosques, orillas de ríos, campos de cultivo y también en invernaderos. Se refugia en la hojarasca y en madera en descomposición (CABI 2021).

Edad. Plioceno al Reciente (Arroyo-Cabrales et al. 2008).

Comentarios. Algunas conchas no correspondieron totalmente con las características propuestas por Pilsbry (1948). Los ejemplares TG033 (A1, I1-I3) difieren principalmente en grosor, comparado con los demás ejemplares asignados como *D. laeve*. Se asignan como *D. laeve* considerando la variabilidad de este carácter en individuos de la misma especie (Wiktor 2000). *Deroceras laeve* es la única especie nativa del género reconocida para México (Araiza-Gómez et al. 2017).

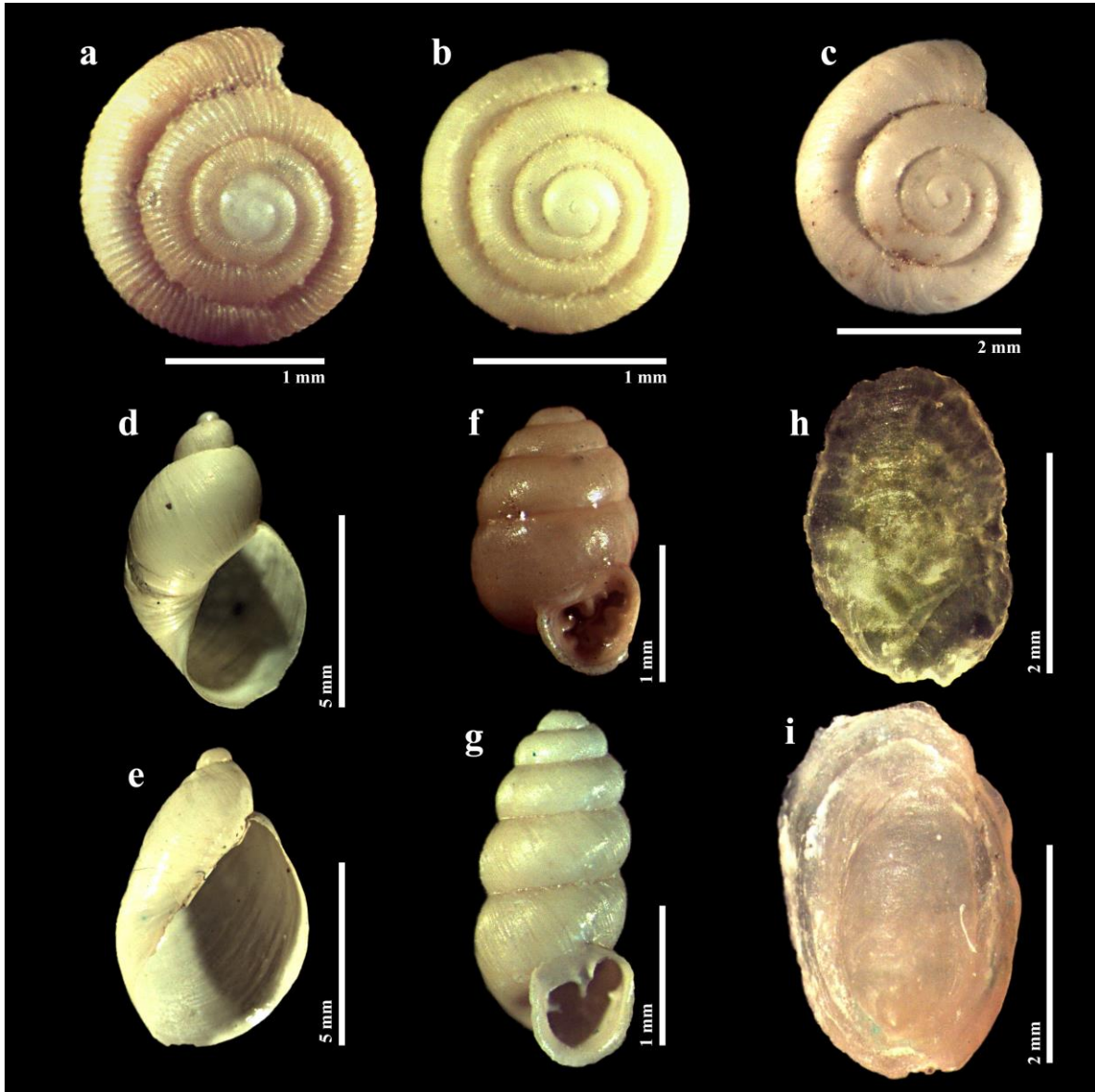


Figura 10. Gasterópodos terrestres del conjunto fosilífero ubicado en Villa Tejupam de la Unión. **a)** *Punctum vitreum*, TG039-K1 **b)** *Punctum minutissimum*, TG039-J2 **c)** *Helicodiscus singleyanus*, TG039-A1 **d)** Succineidae indet. (Morfotipo a), TG036-A1 **e)** Succineidae indet. (Morfotipo b), TG036-H1 **f)** *Vertigo oralis*, TG037-A1 **g)** *Gastrocopta prototypus*, TG040-C1 **h-i)** *Deroceras laeve*, TG032-E1 y TG033-I3.

Clase Bivalvia Linnaeus, 1758

Orden Venerida Gray, 1854

Superfamilia Sphaerioidea Deshayes, 1855 (1820)

Familia Sphaeriidae Deshayes, 1855 (1820)

Género *Pisidium* Pfeiffer, 1821

Pisidium casertanum (Poly, 1791)

(Figura 11, Tabla 20)

Material referido. El primer número entre paréntesis corresponde con las valvas izquierdas y el segundo con las valvas derechas: TB001 (28, 28), TB002 (6, 6), TB003 (32, 28), TB004 (24, 24), TB005 (14, 32), TB006 (50, 45), TB007 (14, 12), TB008 (55, 51), TB009 (28, 28), TB010 (22, 22), TB011 (28, 28), TB012 (2, 2), TB013 (28, 28), TB014 (45, 45), TB015 (28, 28), TB016 (50, 50), TB017 (24, 24), TB018 (24, 24), TB019 (24, 18), TB020 (32, 21), TB021 (20, 24), TB022 (51, 0), TB023 (18, 0), TB024 (20, 24).

Sitios de muestreo. Abajo puente Tejupam, Oaxaca-Paredón diente de chivo; El charco salado Tejupam, Oaxaca-Nivel colmillo; Cráneo de mamut frente a charco salado Tejupam; Atrás de charco salado, Tejupam.

Diagnosis. La concha promedio es bastante larga en su contorno. Concha de dureza moderada. La punta de la concha es subcentral a ligeramente posterior, no es alta. Estrías de crecimiento bastante finas. Margen dorsal y ventral paralelos y suavemente curvados, el margen dorsal generalmente une los extremos con ligeros ángulos. Extremo anterior moderadamente largo y redondeado, extremo posterior truncado. Bisagra moderadamente larga y ancha. Dientes laterales distintivos, pero no largos, y con cúspides bastante afiladas. Cúspide de AI en el lado distal del centro, cúspide de AII proximal o en el lado proximal del centro, cúspide de PII en el lado distal del centro, PI y PIII cortos y con cúspides distales. Dientes cardinales cercanos a las cúspides anteriores. C3 ligeramente curvado y de alguna manera engrosado en el extremo posterior, C2 usualmente con forma de “D” invertida, C4 delgado y más o menos curvado, dirigido hacia el interior de la valva (Herrington 1962).

Descripción. Concha pequeña y de dureza moderada. En vista externa la concha tiene una forma subtriangular, con finas y numerosas estrías de crecimiento. En vista interna el umbo está ubicado hacia el extremo posterior, sobresaliendo un poco del margen dorsal. Los

márgenes ventral y dorsal son paralelos y convexos. Extremo anterior redondeado y alargado, extremo posterior redondeado y menos convexo que el anterior. Dientes laterales conspicuos con cúspides afiladas. Cúspides de AI, PI, PII y PIII distales al centro de la bisagra, cúspide de AII proximal al centro. PI y PIII cortos. Dientes cardinales cercanos a las cúspides de los dientes anteriores. C3 ligeramente curvado y engrosado en su extremo posterior, C2 con forma de una “D” invertida, C4 curvado hacia el interior de la valva.

Tabla 20. Medidas de la concha de *Pisidium casertanum*.

n = 68	Largo	Ancho
Promedio	3.20	2.7
Mínimo	2.65	2.3
Máximo	3.88	3.37

Distribución. Cosmopolita, se ha encontrado en todos los continentes excepto en la Antártida (Moorkens y Killeen 2009).

Hábitat. Se encuentra en lagos, estanques, ríos, pequeños arroyos, diques, pantanos y en cuerpos de agua temporales (Clarke 1981).

Edad. Plioceno al Reciente (Hibbard y Taylor 1960, Herrington 1962).

Comentarios. La morfología de la concha presenta mucha variabilidad por lo que es posible que se confunda con otras especies. *Pisidium casertanum* se diferencia de otras especies incluidas en el género porque sus dientes anteriores tienen bordes laterales inclinados y no rectos (Herrington 1962, Clarke 1981).

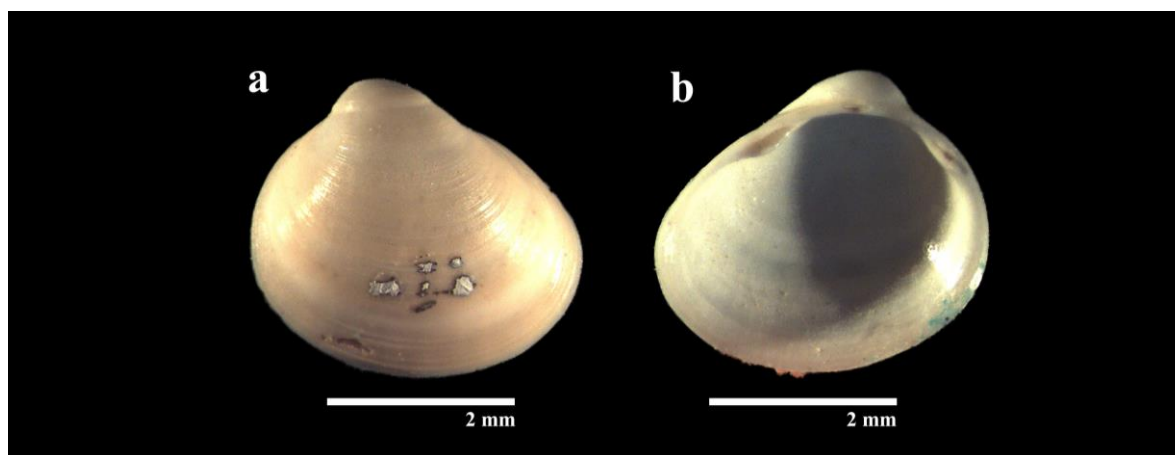


Figura 11. *Pisidium casertanum*, TB001-H3 a) vista externa y b) vista interna.

12.2 Distribución geográfica de las especies

La mayoría de especies del conjunto fosilífero tienen sus distribuciones recientes en el hemisferio norte del continente americano. Estas especies se han registrado en el Reciente en sitios de Canadá (*Eucypris meadensis*, *Fossaria parva*, *Fossaria obrussa*, *Stagnicola elodes*, *Gyraulus parvus*, *Ferrissia fragilis*, *Punctum minutissimum*), Estados Unidos (*Eucypris meadensis*, *Candona crogmaniana*, *Candona patzcuaro*, *Fossaria parva*, *Fossaria obrussa*, *Fossaria cockerelli*, *Stagnicola elodes*, *Gyraulus parvus*, *Ferrissia fragilis*, *Punctum vitreum*, *Punctum minutissimum*, *Helicodiscus singleyanus*, *Vertigo oralis*, *Gastrocopta prototypus*), norte de México (*Fossaria parva*, *Fossaria obrussa*, *Stagnicola elodes*, *Gyraulus parvus*, *Punctum vitreum*, *Punctum minutissimum*, *Helicodiscus singleyanus*), centro de México (*Eucypris meadensis*, *Candona patzcuaro*, *Fossaria cockerelli*, *Stagnicola elodes*, *Gyraulus parvus*, *Punctum minutissimum*), sur de México (*Tepalcatia polia*, *Fossaria cockerelli*, *Helicodiscus singleyanus*) y Guatemala (*Gastrocopta prototypus*). Los registros de Tejupam amplían la distribución de estas especies hacia el sur de México durante el Pleistoceno Tardío, excepto las de *Helicodiscus singleyanus* y *Gastrocopta prototypus*, ya que estas especies tienen su registro más austral en Oaxaca y Guatemala, respectivamente.

Las especies consideradas cosmopolitas son los ostrácodos *Cypridopsis vidua* e *Ilyocypris bradyi*, los gasterópodos Succineidae spp., *Physa* sp. y *Deroceras laeve*, así como el bivalvo *Pisidium casertanum*. Estas especies cuentan con registros en el Pleistoceno de México.

Las especies que no son cosmopolitas y que tienen registros en el Pleistoceno de México son *Eucypris meadensis*, *Candona patzcuaro*, *Fossaria cockerelli*, *Gyraulus parvus*, *Ferrissia fragilis*, *Punctum vitreum*, *Helicodiscus singleyanus* y *Gastrocopta prototypus*. Sus registros en Villa Tejupam de la Unión representan los más australes durante el Pleistoceno Tardío de México.

El registro de *Vertigo oralis* es nuevo para México, como especie y como fósil. Los nuevos registros para Oaxaca son los de *Eucypris meadensis*, *Candona patzcuaro*, *Candona crogmaniana*, *Stagnicola elodes*, *Fossaria parva*, *Fossaria obrussa*, *Ferrissia fragilis*, *Punctum minutissimum*, *Vertigo oralis* y *Gastrocopta prototypus*.

12.3 Condiciones paleoambientales representadas

Los taxones del conjunto fosilífero indican la presencia de hábitats dulceacuícolas y terrestres particulares. Del total de taxones, 14 tienen hábitos dulceacuícolas y ocho, hábitos terrestres. Los hábitats reportados para los taxones dulceacuícolas son manantiales, aguas poco profundas, estanques permanentes y temporales, lagos, corrientes de agua, zonas pantanosas y marismas. Por otro lado, los hábitats reportados para los taxones terrestres son zonas húmedas cercanas a cuerpos de agua, hojarasca riparia, hojarasca húmeda, hojarasca de árboles y arbustos mesofíticos, troncos en descomposición, hojarasca en áreas boscosas protegidas, sustratos como dolomita y piedra caliza, raíces de pastos sobre laderas expuestas y cuevas.

13 Discusión

13.1 Identificación taxonómica

En algunos casos como las familias Lymnaeidae, Physidae y Succineidae, la identificación taxonómica requirió de una revisión más exhaustiva. Esto debido principalmente a que las dos primeras familias siguen en revisión taxonómica (Dillon *et al.* 2019, Wethington y Lydeard 2019), generando que no exista un consenso en el uso de los nombres científicos propuestos por los distintos autores. En Succineidae, debido a la naturaleza anatómica de la familia, la concha es similar entre distintos géneros y especies (Burke 2013).

De acuerdo con Dillon *et al.* (2019), la taxonomía de la familia Lymnaeidae aún sigue en discusión; el número de especies varía según el autor que se consulte. Algunos autores consideran como válidos ciertos taxones mientras que otros no (Johnson *et al.* 2013). Considerando lo anterior, los nombres aquí utilizados fueron principalmente los propuestos por Burch (1980). Aunque Dillon *et al.* (2019) sigue la clasificación propuesta por Hubendick (1951 *in* Dillon *et al.* 2019), que incluye a *Fossaria parva* y a *Fossaria obrussa* como sinónimos de *Lymnaea humilis*, en este trabajo se mantienen como especies distintas debido a las diferencias morfológicas observadas, además de que otros autores como Johnson *et al.* (2013) las consideran válidas bajo el género *Galba*. Para el caso particular de *Fossaria (Bakerililymnaea) cockerelli* se adoptó una postura conservadora acerca de su validez

(Jonhson *et al.* 2013) y se consideró la sinonimia propuesta por Stephen (2017) para el análisis de su distribución, edad y hábitat.

Para la familia Physidae también existen desacuerdos acerca del número de especies válidas (Wethington y Lydeard 2007, Wethington y Lydeard 2019). De acuerdo con Dillon *et al.* (2011), el número de especies del género *Physa* es de aproximadamente 10 en América del Norte, pero para poder distinguir entre ellas es necesario contar con los órganos internos del animal, razón por la cual los ejemplares aquí descritos se determinaron sólo a nivel de género.

En el caso de la familia Succineidae, la identificación a los niveles más específicos no fue posible debido a la ausencia de órganos internos en el material fósil, ya que la concha por sí sola no aporta caracteres suficientes para asignarlos a niveles de género o especie (Burke 2013).

Otras especies que también se revisaron detalladamente son *Gastrocopta (Inmersidens) prototypus* y *Deroceras laeve*, debido a la discusión que existe por la validez de las mismas o por sus sinonimias.

Para *Gastrocopta (Inmersidens) prototypus*, Pilsbry (1948) menciona que varios ejemplares carecían de diente basal. Los ejemplares C1-TG037 y C1-TG040 sí presentan diente basal, por lo que se podrían asignar como la subespecie *Gastrocopta prototypus basidentata*, descrita para Guatemala (Pilsbry 1916). La imagen mostrada por Olivera-Carrasco (2012) para *G. prototypus* muestra, aunque no muy definido, un diente basal.

Para Bequaert y Miller (1973), *G. prototypus*, *G. oligoblasodon* y *G. prototypus basidentata* son parte de una sola especie sin subespecies reconocidas. En este trabajo se toma la postura de estos autores, ya que, de acuerdo a lo observado en los ejemplares, la presencia del diente basal es variable.

Por otro lado, algunos de los ejemplares de *Deroceras laeve* no correspondieron exactamente dentro de las características reportadas para la concha por Pilsbry (1948). En sedimentos pleistocénicos de Estados Unidos existe el registro de otra especie de concha más grande conocida como *Deroceras aenigma*. De acuerdo con Miller (1966), en algunos lotes es posible encontrar ejemplares más pequeños y delgados que los ejemplares típicos de *D.*

aenigma y estos podrían ser *D. laeve*. También menciona que no es posible separar a estas dos especies cuando ocurren juntas ya que las más pequeñas y delgadas podrían representar a *D. laeve* o a ejemplares inmaduros de *D. aenigma* (Miller 1966). En este estudio se considera la variabilidad de la concha interna mencionada por Reuse (1983 in Wiktor 2000), por lo que los ejemplares de Tejupam son asignados como *Deroceras laeve*, la única especie nativa reconocida para México.

Es posible que el encontrar un número mayor de ejemplares permita confirmar o descartar la presencia de otra especie de *Deroceras* en este conjunto, o confirmar la variabilidad de esta estructura en *D. laeve*. Es necesario realizar nuevas investigaciones que consideren estudiar de manera detallada las conchas internas de las babosas de la familia Agriolimacidae nativas de América del Norte.

13.2 Distribución geográfica

La distribución geográfica de las especies está determinada por diversos factores, entre los que se encuentran factores bióticos o abióticos. Los factores abióticos juegan un papel preponderante para algunas especies, dando como resultado que algunas de ellas tengan preferencia por habitar en condiciones ambientales muy particulares o en zonas específicas de la superficie terrestre. A lo largo del tiempo se ha propuesto la clasificación de la superficie terrestre en regiones biogeográficas, las cuales intentan delimitar condiciones particulares en ciertas regiones del planeta Tierra.

Las especies encontradas como fósiles en el conjunto de Tejupam de la Unión presentan afinidades neárticas (Tabla 21). La mayoría de especies (72.7%) tienen sus áreas de distribución en el hemisferio norte del continente americano o en zonas más al norte de Tejupam, el resto (27.3%) tienen distribuciones cosmopolitas.

Tepalcatia polia sólo ha sido reportada para un manantial ubicado en Tamazulapam. Es probable que durante el Pleistoceno su área de distribución haya sido más amplia abarcado hasta Tejupam (10.5 km al este de la localidad tipo). Una búsqueda más exhaustiva en la zona permitirá conocer el área de distribución real de la especie. El género *Tepalcatia* tiene una distribución discontinua en la cuenca del Río Balsas y el Río Tepaltepec, en los estados de Morelos, Michoacán y Oaxaca (Thompson y Hershler 2002).

Las especies de limnéidos (*Fossaria parva*, *Fossaria obrussa*, *Fossaria (Bakerililymnaea) cockerelli*) han sido reportadas en localidades pleistocénicas de Estados Unidos y México. Por lo que las distribuciones durante el Pleistoceno Tardío se amplían hacia el sur, desde el norte y centro de México hasta Tejupam, la localidad más austral de América del Norte con registros de estas especies. Para *F. cockerelli* existen registros recientes en Huajuapán de León, Oaxaca (Hibbard y Taylor 1960) y en el Pleistoceno Tardío para Valsequillo, Puebla (Stevens *et al.* 2012).

Los registros de *Gyraulus (Torquis) parvus* y *Ferrissia fragilis* también representan los más sureños durante el Pleistoceno Tardío. En el caso de *G. parvus* se extiende hacia el sur desde Concepción Buenavista (Guerrero-Arenas *et al.* 2013) hacia Tejupam. Para *F. fragilis*, la distribución se amplía desde el estado de Coahuila (Czaja, 2014b) hacia Tejupam.

Deroceras laeve, Succineidae y *Pisidium casertanum* han sido registradas para varias localidades del Pleistoceno de Estados Unidos y México. Los registros de Tejupam son los registros más australes que hay para el Pleistoceno Tardío. Para *Gastrocopta prototypus* el registro más austral que se tenía para el Pleistoceno era en Cedral, San Luis Potosí (Olivera-Carrasco 2012), aunque en el Reciente tiene registros en Michoacán, Jalisco y Guatemala (Pilsbry 1916, Thompson 2011).

De acuerdo con la literatura disponible, el registro de *Vertigo oralis* en Tejupam es el primero para el Pleistoceno Tardío a nivel mundial y el primero para México. Su distribución actual abarca desde Carolina del Norte y Florida hacia Arkansas y Texas en Estados Unidos (Nekola *et al.* 2018).

Respecto a los taxones con distribución cosmopolita, el género *Physa* sp. tiene una distribución amplia debido a la dispersión reciente de *Physa acuta*. Sin embargo, la mayoría de las especies de este género habita la región Holoártica y parte de Centroamérica (Wethington y Lydeard 2007). Como fósil, este género ha sido reportado en varias localidades del Pleistoceno en Europa y en América del Norte (Lydeard *et al.* 2016). En México hay registros para el Pleistoceno Tardío en Rancho La Amapola, San Luis Potosí y en Lago Tláhuac, Ciudad de México. El registro en Tejupam es el más sureño durante el Pleistoceno en México (Arroyo-Cabrales *et al.* 2008).

Para los gasterópodos (Succineidae spp. y *Deroceras laeve*) y el bivalvo (*Pisidium casertanum*), que también tienen distribución cosmopolita, es común encontrarlos como fósiles en depósitos del Plioceno y Pleistoceno (Hibbard y Taylor 1960, Schultz y Cheatum 1970, Arroyo-Cabrales *et al.* 2008). En México existen registros de estos taxones en San Luis Potosí (de Succineidae, *D. laeve* y *P. casertanum*), Coahuila (de Succineidae) y Oaxaca (de Succineidae y *P. casertanum*) (Arroyo-Cabrales *et al.* 2008, Guerrero-Arenas *et al.* 2013). Los registros en Tejupam son los más sureños y extienden hacia el sur de México su distribución durante el Pleistoceno.

Por otra parte, en los ostrácodos encontramos a tres especies con afinidades neárticas (*Eucypris meadensis*, *Candona crogmaniana* y *Candona patzcuaro*) y dos que son cosmopolitas (*Cypridopsis vidua* e *Ilyocypris bradyi*). *Eucypris meadensis*, *C. crogmaniana* y *C. patzcuaro* tienen registros para el Pleistoceno en Estados Unidos y en México; los registros en este estudio representan los más sureños en América del Norte. *Eucypris meadensis* y *Candona crogmaniana* se distribuyen actualmente en zonas de Estados Unidos (Smith y Horne 2016). Con este registro, la distribución durante el Pleistoceno de *E. meadensis* se recorre desde Térapa, Sonora (Bright *et al.* 2016) hacia Tejupam, Oaxaca. La distribución de *Candona crogmaniana* y *Candona patzcuaro* durante el Pleistoceno se amplía desde la cuenca de México (Palacios-Fest 2016) hacia Tejupam.

Para las especies cosmopolitas de ostrácodos, *Cypridopsis vidua* e *Ilyocypris bradyi*, existen registros para localidades del Pleistoceno de Estados Unidos (Swain 1999). En México, durante el Pleistoceno, *C. vidua* tiene registros en Chihuahua, Sonora y en la Cuenca de México (Bright *et al.* 2016, Palacios-Fest 2016) e *I. bradyi* solo ha sido registrada en Sonora (Palacios-Fest 2016). Los registros en Tejupam son los más sureños y extienden hacia el sur de México su distribución durante el Pleistoceno.

Aunque en nuestro conjunto algunas especies hayan extendido su rango de distribución hacia el sur (e. g. *Fossaria parva*, *F. obrussa*, *F. cockerelli*, *Gyraulus parvus*, *Ferrissia fragilis*, *Vertigo oralis*, *Eucypris meadensis*, *Candona crogmaniana* y *C. patzcuaro*), no es posible asegurar que se haya debido a las condiciones climáticas generadas por las glaciaciones. En la actualidad no existe un estudio exhaustivo que permita saber si estas especies aún habitan la zona de estudio. Para esto, es necesario conocer mucho más

acerca de las distribuciones actuales de los invertebrados continentales que habitan en el país, así como los que existen como fósiles.

Tabla 21. Distribución reportada para las especies registradas en el conjunto fosilífero de Tejupam, Oaxaca.

Especies	Neártica	Distribución Neotropical	Cosmopolita
Moluscos			
<i>Tepalcatia polia</i>	X		
<i>Fossaria parva</i>	X		
<i>Fossaria obrussa</i>	X		
<i>Fossaria cockerelli</i>	X		
<i>Stagnicola elodes</i>	X		
<i>Physa</i> sp.			X
<i>Gyraulus parvus</i>	X		
<i>Ferrissia fragilis</i>	X		
<i>Punctum vitreum</i>	X		
<i>Punctum minutissimum</i>	X		
<i>Helicodiscus singleyanus</i>	X		
Succineidae			X
<i>Vertigo oralis</i>	X		
<i>Gastrocopta prototypus</i>	X	X	
<i>Deroceras laeve</i>	X		X
<i>Pisidium casertanum</i>			X
Ostrácodos			
<i>Eucypris meadensis</i>	X		
<i>Cypridopsis vidua</i>			X
<i>Candona crogmaniana</i>	X		
<i>Candona patzcuaro</i>	X		
<i>Ilyocypris bradyi</i>			X

13.3 Consideraciones tafonómicas

A pesar de que el registro fósil es rico en información acerca de la diversidad y ecología de un sitio, éste puede ser sesgado o incompleto (Behrensmeyer *et al.* 2000). Los restos fósiles son sometidos a diversos procesos antes de que sean muestreados para ser estudiados (Behrensmeyer *et al.* 2000). Estos procesos pueden modificar la fidelidad o la resolución tanto temporal, espacial y ecológica del material fósil analizado (Anderson 2003, Flessa 2003). Es importante considerar el aspecto tafonómico de un sitio fosilífero, en especial cuando se pretende realizar interpretaciones paleoambientales (Kidwell 2003).

13.3.1 Daños tafonómicos

Los daños tafonómicos son todos aquellos procesos por los que los fósiles pasan de ser parte de la biosfera a ser parte de la litósfera (Gómez y Gío-Argáez 2009). Estos daños tafonómicos pueden provocar la pérdida de información en el registro fósil, dejándolo incompleto. Pero el hecho de que en el registro fósil haya pérdida de información, no implica que la información que se pueda obtener a partir de él no sea confiable (Gómez y Gío-Argáez 2009). Los daños tafonómicos también pueden aportar o complementar la información obtenida a partir de los fósiles (Martin 1999, Gordillo *et al.* 2014). Observando estos atributos en los ejemplares se puede obtener información valiosa para la interpretación paleoambiental. Dentro de los atributos tafonómicos analizados comúnmente se encuentran la fragmentación, la desarticulación, la abrasión y la corrosión (Gordillo *et al.* 2014). Por ejemplo, el grado de fragmentación de los ejemplares nos puede indicar la energía de los cuerpos de agua, como la presencia de corrientes suaves o fuertes.

En esta tesis se consideró el estado de preservación de los ejemplares fósiles. Para este conjunto, al tratarse organismos con partes duras se observó la fragmentación o fracturación de los ejemplares. En el caso de los organismos con partes articuladas como los ostrácodos y los bivalvos se consideró la articulación o desarticulación de las valvas. La abrasión fue tomada en cuenta, ya que algunas especies de moluscos y de ostrácodos presentan una ornamentación marcada (Meldahl 2003).

Fragmentación. De acuerdo con Meldahl (2003), en los moluscos la fragmentación puede resultar del impacto físico por partículas, pero es más común que sea debido a actividad biológica como depredación, carroñeo y bioturbación. En este estudio la fragmentación se observó en todos los grupos biológicos (moluscos y ostrácodos). Los ejemplares completos y casi completos se encontraron en lentes en el mismo nivel fosilífero.

En el caso de los gasterópodos, algunos ejemplares perdieron fragmentos o parte de la boca, espira o ápice. Las valvas de los bivalvos y de los ostrácodos en su mayoría estaban completas, con algunos ejemplares poco fragmentados en la zona ventral o con pequeñas fracturas. En el procesamiento de las muestras, durante la separación del material fosilífero y el sedimento, cuando éste se sumergió en agua y se recuperó el sobrenadante, este contenía

fragmentos de conchas. Es probable que en el lavado del sedimento (*screen washing*) pudo haber fracturado o fragmentado más a los ejemplares frágiles (e.g. *S. elodes*).

Desarticulación. La separación de dos valvas ocurre cuando los ligamentos y músculos conectivos se descomponen. En general, en el caso de los moluscos, la descomposición es lenta bajo condiciones anaeróbicas y a temperaturas bajas (Meldahl 2003). La bioturbación, carroñeo y la turbulencia física pueden acelerar la desarticulación. Los bivalvos y ostrácodos en su mayoría se encontraban desarticulados, sin embargo, aún después del lavado del sedimento, se recuperaron ejemplares articulados tanto de bivalvos como de ostrácodos. Al igual que con la fragmentación, el lavado del sedimento (*screen washing*) pudo haber desarticulado más ejemplares.

Abrasión. La abrasión resulta en la pérdida de masa de las conchas, reducción de la superficie de relieve, redondeo de las ornamentaciones o que tan pulidos se observen los ejemplares fósiles (Meldahl 2003). Ninguna de estas características tafonómicas se observó en ningún grupo. Los ejemplares no parecen pulidos o con alteraciones en su ornamentación superficial. Lo anterior permitió que la determinación taxonómica en algunas especies de ostrácodos y gasterópodos ocurriera sin dificultad.

Los daños observados en el conjunto fosilífero muestran que los ejemplares se encuentran en buen estado de preservación, existen ejemplares completos o casi completos con poca fracturación, ejemplares articulados y desarticulados, en ningún taxón se observaron signos de abrasión.

13.3.2 Ponderación temporal (*time-averaging*)

La ponderación temporal de los conjuntos fosilíferos ocurre cuando individuos de varias generaciones en una comunidad son depositados en un mismo sitio, dando como resultado una mezcla de individuos que no necesariamente vivieron juntos al mismo tiempo (Flessa 2003). Esto implica que los ejemplares de Villa Tejupam de la Unión no corresponden a una sola generación y que los hábitats representados no necesariamente existieron al mismo tiempo. Además, que las especies registradas pueden no tener afinidad ecológica.

Esta ponderación temporal se puede dar a varias escalas de tiempo. Para un sistema fluvial, como es el área de estudio de esta tesis, la ponderación temporal propuesta por

Kidwell (2003) es de 10^2 a 10^3 años. En este sentido nuestro sitio de estudio tendría una ponderación temporal de decenas a miles de años.

De acuerdo con Anderson (2003) y Flessa (2003), el conjunto estudiado aquí corresponde con un conjunto fosilífero con ponderación temporal, con una resolución espacial local. Algunas especies fósiles de moluscos, principalmente los acuáticos, como *Stagnicola* cf. *S. elodes*, *Tepalcatia polia*, *Fossaria* spp., *Pisidium casertanum* y *Gyraulus parvus* no tienen equivalencia hidráulica, ya que el tamaño de grano del sedimento es de menor tamaño que los ejemplares. Las especies que sí tuvieron equivalencia hidráulica son las especies de ostrácodos (*Eucypris meadensis*, *Candona crogmaniana* y *Candona patzcuaro*, *Cypridopsis vidua* e *Ilyocypris bradyi*), y en menor medida los caracoles terrestres *Punctum vitreum* y *Punctum minutissimum*. La equivalencia hidráulica nos indicaría que las especies fueron transportadas y que probablemente no son autóctonas. La ausencia de equivalencia hidráulica entre los ejemplares fósiles y la matriz asociada sugiere que los ejemplares no fueron transportados o que fueron poco transportados, por lo que se trata de material autóctono (Anderson 2003).

13.3.3 Conjunto parautóctono

El uso de términos para indicar la fidelidad espacial de los conjuntos fosilíferos han sido distintos a lo largo del tiempo (Kidwell *et al.* 1986). Sin embargo, de acuerdo con Gordillo *et al.* (2014) los términos autóctonos, parautóctono y alóctono, propuestos por Kidwell *et al.* (1986), son usados a menudo por muchos autores para describir la naturaleza de la preservación de los conjuntos fosilíferos.

Para Kidwell *et al.* (1986) un conjunto autóctono está compuesto por ejemplares de una comunidad local y preservados como estuvieron en vida. Muchos conjuntos autóctonos son ecológicamente homogéneos, aunque también pueden ser ecológicamente heterogéneos debido a la ponderación temporal, a la condensación faunística o a la sucesión ecológica. Por otro lado, un conjunto parautóctono lo define como conjunto de ejemplares autóctonos que han sido retrabajados en algún grado pero que no han sido transportados fuera del hábitat en el que originalmente estuvieron cuando estaban vivos. En esta categoría, los ejemplares pueden haber sido reorientados, desarticulados y concentrados por agentes biológicos o por procesos físicos (Kidwell *et al.* 1986). Finalmente, un conjunto alóctono es aquel en el que

sus ejemplares han sido transportados fuera de sus hábitats en donde estuvieron en vida, encontrándose en un sustrato ajeno (Kidwell *et al.* 1986).

Los ejemplares de Tejupam se encuentran en buen estado de preservación, ya que existen ejemplares completos y articulados, así como ejemplares desarticulados. Estas características pudieron haberse originado por la presencia de cuerpos de agua transportando a los ejemplares de un sitio a otro. El sitio de estudio se encuentra en el valle de una cuenca, por lo que las especies de caracoles terrestres seguramente corresponden a hábitats que se encontraban en las partes altas o a sitios circundantes al lugar de deposición.

Un indicador usado para reconocer un conjunto autóctono es la presencia de juveniles y de adultos mezclados (Anderson 2003), condición que se cumple para *Stagnicola elodes*, *Tepalcatia polia*, *Fossaria* spp., *Gyraulus parvus* y *Pisidium casertanum*. Por otra parte, algunas especies tienen preferencias ambientales distintas (e.g. *Tepalcatia polia*, *Helicodiscus singleyanus*, *Punctum* spp.) lo que sugiere heterogeneidad en el hábitat o sucesión de los ecosistemas. Esta condición también es indicativa de un conjunto con ponderación temporal (Flessa 2003).

Con base en la clasificación propuesta por Kidwell (1986) y con los daños tafonómicos observados en este conjunto, podríamos afirmar que se trata de un conjunto paraúctono. A pesar de que en el conjunto tenga elementos para decir que se trata de un conjunto autóctono como es la presencia de juveniles y adultos mezclado o la ausencia de equivalencia hidráulica (Anderson 2003), la presencia de elementos con cierto grado de re TRABAJADO en todos los proxies biológicos analizados indican que se trata de un conjunto paraúctono.

El conjunto de Tejupam presenta elementos autóctonos y paraúctonos. Callender *et al.* (1992) menciona que en algunas ocasiones resulta difícil distinguir entre ambos. De acuerdo con algunos autores (e. g. Pana *et al.* 2001, Gómez *et al.* 2009) dentro de los conjuntos fosilíferos es posible encontrar ejemplares con ambas categorías, denominándolos como conjuntos autóctonos-paraúctonos. La mezcla de taxones terrestres y dulceacuícolas indican una naturaleza paraúctona. En este sentido, el conjunto de Tejupam podría tratarse como un conjunto autóctono-paraúctono resultado de conjuntos que fueron depositados *in*

situ, así como de ejemplares que fueron re TRABAJADOS en cierto grado, pero que representan elementos de la misma zona, teniendo un significado paleoecológico.

Por lo anterior, el conjunto fosilífero de Tejupam permitió realizar una interpretación paleoambiental con un grado confiable, ya que se trata de un conjunto que no muestran indicios de gran transporte y se encuentra bien preservado. Al ser un conjunto autóctono-parautóctono, las especies indican los hábitats que existieron en el sitio de depósito o en sus alrededores. Este conjunto representa una metacomunidad, un conjunto de comunidades locales que comparten un tiempo y un espacio geográfico determinado.

13.4 Condiciones ambientales representadas

En el conjunto fosilífero de Tejupam encontramos representados ambientes dulceacuícolas y ambientes terrestres. Las condiciones que pueden determinarse son los tipos de cuerpo de agua, sus condiciones fisicoquímicas y el tipo de sustrato, con base en algunas especies. En el caso de los hábitats terrestres es posible determinar la presencia de vegetación en las cercanías de los cuerpos de agua y el sustrato preferido para algunas especies. En su mayoría (67%), las especies corresponden con ambientes dulceacuícolas como los son las especies de gasterópodos (8), bivalvos (1) y ostrácodos (5). En menor proporción (33%), los ambientes terrestres están representados por algunos caracoles terrestres.

13.4.1 Ambientes dulceacuícolas

Dentro de los ambientes dulceacuícolas, encontramos a especies que nos sugieren la presencia de diferentes hábitats dulceacuícolas, como manantiales (*Tepalcatia polia*, *Eucypris meadensis*, *Candona crogmaniana* e *Ilyocypris bradyi*), arroyos de corriente suave (*Gyraulus parvus*), estanques (*Tepalcatia polia*, *Fossaria cockerelli*, *Stagnicola elodes*, *Ferrissia fragilis*, *Pisidium casertanum* y los ostrácodos *Cypridopsis vidua*, *Candona crogmaniana*, *Candona patzcuaro* e *Ilyocypris bradyi*), lagos (*Ferrissia fragilis*, *Pisidium casertanum*, *Cypridopsis vidua*, *Candona crogmaniana*, *Candona patzcuaro* e *Ilyocypris bradyi*) y corrientes de agua (*Physa* sp., *Ferrissia fragilis*, *Pisidium casertanum*, *Cypridopsis vidua*, *Candona crogmaniana* y *Candona patzcuaro*). Es importante tener en cuenta que a pesar de que el material fósil indique la presencia de estos hábitats, esto no quiere decir que todos ellos hayan coexistido en el tiempo o en el mismo espacio en la localidad de Tejupam.

De acuerdo con Kidwell (1986), la heterogeneidad ecológica en los conjuntos parautóctonos puede deberse al retrabajo o a la sucesión ecológica a lo largo del tiempo.

Tabla 22. Especies dulceacuícolas y sus hábitats reportados.

Especies	Hábitats									
	Manantiales	Aguas tranquilas y poco profundas	Estanques	Estanques poco profundos	Estanques temporales	Estanques permanentes alimentados por manantiales	Lagos	Corrientes	Zonas pantanosas a orillas de ríos	Marismas
Moluscos										
<i>Tepalcatia polia</i>	X					X				
<i>Fossaria parva</i>									X	
<i>Fossaria obrussa</i>									X	
<i>Fossaria cockerelli</i>					X					
<i>Stagnicola elodes</i>					X				X	X
<i>Physa</i> sp.			X				X	X		
<i>Gyraulus parvus</i>		X								
<i>Ferrissia fragilis</i>			X				X	X		
<i>Pisidium casertanum</i>			X				X	X		
Ostrácodos										
<i>Eucypris meadensis</i>	X							X		
<i>Cypridopsis vidua</i>			X				X	X		
<i>Candona crogmaniana</i>	X				X	X	X			
<i>Candona patzcuaro</i>					X		X			X
<i>Ilyocypris bradyi</i>	X			X			X	X		

Algunas especies como *Tepalcatia polia* han sido reportadas una sola vez en un estanque alimentado por un manantial. Además de esta especie, otras especies con afinidad a los manantiales son ostrácodos como *Candona crogmaniana* o *Eucypris meadensis*, por lo que su presencia sugiere la existencia de algún manantial cercano al área de depósito.

Por otra parte, como se observa en la Tabla 22, siete de las 14 especies dulceacuícolas registradas en este estudio han sido reportadas en lagos, aunque también es posible encontrarlas en otro tipo de hábitats. La evidencia sedimentológica reportada por Jiménez-Hidalgo *et al.* (2019) nos indica que la localidad fosilífera de Tejupam corresponde a un río perenne de corriente de baja energía. Es probable que aquellas especies que han sido registradas en lagos, habitaran el mismo río o los estanques permanentes o temporales en los alrededores (Tabla 22). Otra posible explicación de la posible presencia de un lago es que éste se pudo haber encontrado en otro punto superior de la cuenca. Para esto, los ejemplares fósiles de las especies indicadoras de lagos tuvieron que haber sufrido más transporte y por lo tanto mayor fracturación, desarticulación o abrasión. Esto no se ve reflejado en el material fósil, ya que se recuperaron algunos ejemplares que aún se encontraban articulados, sin fracturas o signos de abrasión.

En el análisis sedimentológico hecho por Jiménez-Hidalgo *et al.* (2019) se menciona que la presencia de caliche sugiere baja humedad o precipitación en algunos periodos. *Ferrissia fragilis*, *Gyraulus parvus*, *Fossaria cockerelli* y *Pisidium casertanum* son capaces de tolerar intervalos de sequía. En el caso particular de *F. cockerelli*, esta especie tiene preferencia por habitar estanques temporales (Hibbard y Taylor 1960). Otro aspecto del sedimento que mencionan Jiménez-Hidalgo *et al.* (2019), es la presencia de limos arcillosos que indicarían la presencia de cuerpos de agua como marismas, durante algunos periodos. En nuestro conjunto, las especies que han sido reportadas en marismas son *Stagnicola elodes* y *Candona patzcuaro*.

La presencia de una corriente de baja energía, con algún manantial cercano o estanques temporales o permanentes, que permitieran el establecimiento de todas las especies dulceacuícolas encontradas, eran elementos que pudieron haber existido en el sitio de depósito o en los alrededores.

13.4.2 Ambientes terrestres

Respecto a los ambientes terrestres encontramos de manera general cuatro tipos de hábitats: zonas húmedas, zonas con hojarasca en áreas boscosas, zonas con dolomita y piedra caliza y laderas expuestas (Tabla 23). Las especies de la familia Succineidae y *Deroceras laeve* habitan zonas húmedas cercanas a cuerpos de agua. Otras especies nos indican la presencia

de acumulaciones de hojas. Dentro de este grupo tenemos especies que habitan hojarasca riparia (*Vertigo oralis* y *Gastrocopta (Inmersidens) prototypus*), las que habitan sitios con hojarasca húmeda o alrededor de troncos en descomposición (*Punctum minutissimum*), hojarasca debajo de árboles y arbustos mesofíticos (*Punctum vitreum* y *Vertigo oralis*) y por último hojarasca en áreas boscosas protegidas (*Helicodiscus singleyanus*). Otras preferencias ecológicas para *Punctum vitreum* incluyen sustratos como dolomía y piedra caliza; este tipo de sustrato se encuentra en los alrededores de la zona de estudio como rocas identificadas como la Formación Teposcolula. A *Helicodiscus singleyanus* se le ha registrado en cuevas; además, en la literatura se menciona que es de hábitos fosoriales habitando entre las raíces de los pastos, siempre sobre laderas expuestas (Hibbard y Taylor 1960).

De la misma forma que con los hábitats dulceacuícolas la heterogeneidad de los hábitats no indica que hayan sido contemporáneos. Sin embargo, podemos decir que para las especies que habitan la hojarasca, observamos a cinco especies que tienen afinidad por este tipo de hábitat, por lo que es probable que hubiera zonas boscosas o protegidas que permitieran el establecimiento de estas especies, ya sea en la vegetación riparia o en zonas aledañas al río que garantizaran la humedad requerida para *Vertigo oralis*, *Helicodiscus singleyanus*, *Punctum vitreum* o *Punctum minutissimum*.

De acuerdo con Moss (2010), la formación de pantanos, marismas, pastizales inundables y bosques en las cercanías de los ríos depende de las variaciones en los niveles de su cauce y es posible encontrar estos hábitats representados en un mismo sitio. En climas fríos los pantanos solo soportarán ciperáceas y pastos. Los pantanos se forman en las cercanías del canal principal del río mientras que las marismas se forman a una distancia mayor sobre suelos que son inundables en alguna parte del año. Moss (2010) también menciona que los pantanos y marismas ocupan un área importante en los valles con ríos no perturbados. Lo anterior explicaría el mayor número de especies dulceacuícolas sobre las terrestres.

De manera general, podemos decir que el conjunto fosilífero encontrado en Tejupam indica la presencia de una corriente de baja energía, con marismas y zonas pantanosas en sus orillas. Estanques permanentes alimentados por manantiales, estanques temporales que se secaban durante los periodos de menor humedad y que probablemente eran alimentados por

el río cuando su nivel era mayor durante los tiempos de más humedad y precipitación. En los alrededores predominaban zonas con bosques y áreas abiertas. Las zonas boscosas presentan cierta afinidad por las zonas húmedas por lo que es probable la presencia de zonas boscosas en la cercanía del río.

Con base en los resultados encontrados, se apoya la hipótesis de trabajo. Las comunidades fosilíferas de Tejupam presentaron afinidad neártica, ya que, en su mayoría, las especies tienen una distribución actual en sitios más al norte de la zona de estudio. La edad estimada para la localidad corresponde con el límite de un periodo glacial por lo que las condiciones del clima debieron ser más frías que las actuales. El conjunto fosilífero nos indica un paisaje heterogéneo con zonas abiertas y zonas boscosas además de la presencia de cuerpos de agua permanentes y temporales.

Tabla 23. Especies terrestres y sus hábitats reportados.

Especies	Hábitats							
	Zonas húmedas cercanas a cuerpos de agua	Hojarasca riparia	Hojarasca húmeda, alrededor de troncos en descomposición	Hojarasca debajo de árboles y arbustos mesofíticos	Hojarasca en áreas boscosas protegidas	En sustratos como dolomita y piedra caliza	Fosorial, entre raíces de pastos, siempre sobre laderas expuestas	Cuevas
<i>Punctum vitreum</i>				X		X		
<i>Punctum minutissimum</i>			X					
<i>Helicodiscus singleyanus</i>					X		X	X
Succineidae	X							
<i>Vertigo oralis</i>		X	X	X				
<i>Gastrocopta prototypus</i>		X						
<i>Deroceras laeve</i>	X							

14 Conclusiones

La reconstrucción paleoambiental de la localidad fosilífera Río Tejupam, usando a los ostrácodos y moluscos como proxies biológicos, fue confiable y aportó información precisa de las condiciones ambientales para la zona en el Pleistoceno Tardío.

Se identificaron 17 especies de moluscos (nueve dulceacuícolas y ocho terrestres) que corresponden a 10 familias (cinco dulceacuícolas y cinco terrestres) y cinco especies de ostrácodos que representan a tres familias. La identificación de algunas especies presentó dificultades debido a la ausencia de órganos internos en los fósiles estudiados o a la discusión acerca de su taxonomía.

La mayoría de las especies (16 de 22; 72 %) presenta afinidades neárticas. La distribución actual reportada para algunas especies se encuentra en Canadá, Estados Unidos y la zona norte de México. Para *Eucypris meadensis*, *Candona crogmaniana*, *Candona patzcuaro*, *Tepalcatia polia*, *Fossaria parva*, *Fossaria obrussa*, *Fossaria cockerelli*, *Stagnicola elodes*, *Gyraulus parvus*, *Ferrissia fragilis*, *Punctum vitreum*, *Punctum minutissimum*, *Helicodiscus singleyanus* y *Gastrocopta prototypus*, los registros de esta tesis representan los registros más australes en sus distribuciones durante el Pleistoceno. Para *Candona crogmaniana*, *Tepalcatia polia*, *Fossaria parva*, *Fossaria obrussa*, *Stagnicola elodes*, *Punctum minutissimum* y *Vertigo oralis*, este es el primer registro que se tiene para el Pleistoceno de México.

Los daños tafonómicos observados en el material fósil indican un conjunto fosilífero parautóctono, con ponderación temporal de cientos a miles de años. Los ejemplares se encontraron bien preservados por lo que reflejan una fidelidad temporal, espacial y ecológica confiable.

Las comunidades de organismos del Pleistoceno Tardío, en Tejupam, noroeste de Oaxaca, presentan afinidades neárticas. Es probable que el ambiente imperante en la zona de estudio corresponda con un periodo glacial, caracterizado por la presencia de un río perenne de corriente suave, con marismas y zonas pantanosas en sus orillas, además de la presencia de estanques temporales o estanques permanentes alimentados por manantiales. Un componente importante fueron las zonas boscosas en áreas cercanas al río, así como también

la presencia de zonas expuestas. Este mosaico de hábitats es similar a los reportados en otros sitios del Pleistoceno de México.

15 Referencias

- Allen, D. C. y E. P. Cheatum. 1961. Ecological Implications of Fresh-Water and Land Gastropods in Texas Archeological Studies. *Bulletin of the Texas Archeological Society* 31: 291-316.
- Anderson, L. C. 2003. Transport and Spatial Fidelity. Pp. 289-292 In: Briggs, D. E. G. y P. R. Crowther (eds.), *Palaeobiology II*, Blackwell Science, United Kingdom.
- Andrews, J. y A. Dyke. 2014. Late Quaternary Glaciation in North America. Pp: 245-249. In: Elias, A. y C. Mock (eds), *Encyclopedia of Quaternary Science*, Second Edition, Elsevier, Poland.
- Araiza-Gómez, V., E. Naranjo-García y G. Zúñiga. 2017. The exotic slugs of the genus *Deroceras* (Agriolimacidae) in Mexico. Morphological and molecular characterization, and new data on their distribution. *American Malacological Bulletin* 35 (2): 126-133.
- Arroyo-Cabrales, J., A. Carreño, S. Lozano-García y M. Montellano-Ballesteros. 2008. La diversidad en el pasado. Pp.227-262. In: CONABIO (ed.), *Capital natural de México*, Vol. 1: Conocimiento actual de la biodiversidad, CONABIO, México.
- Arroyo-Cabrales, J., O.J. Polaco y E. Johnson. 2002. La mastofauna del Cuaternario tardío en México. Pp. 103-123 In: Montellano-Ballesteros, M. y J. Arroyo-Cabrales (Coords.), *Avances en los estudios paleomastozoológicos*, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
- Baker, F.C. 1911. The Lymnaeidae of North and Middle America, Recent and fossil. *Chicago Academy of Sciences Special Publication* 3: 1-539.
- Baker, H. B. 1930. Mexican mollusks collected for Dr. Bryant Walker in 1926, Part II. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 220:1-45.

- Behrensmeyer, A. K., S. M. Kidwell y R. A. Gastaldo. 2000. Taphonomy and paleobiology. *Paleobiology* 26 (S4): 103-147.
- Bequaert, J. C. y W. B. Miller. 1973. *The Mollusks of the Arid Southwest, with an Arizona Check List*. University of Arizona Press, Tucson, 271 pp.
- Bouchet, P., J. Rocroi, B. Hausdorf, A. Kaim, Y. Kano, A. Nützel, P. Parkhaev, M. Schrödl, y E. E. Strong. 2017. Revised Classification, Nomenclator and Typification of Gastropod and Monoplacophoran Families. *Malacologia* 61 (1-2): 1-526.
- Bouchet, P., J. Rocroi, R. Bieler, J. G. Carter y E. V. Coan. 2010. Nomenclator of bivalve families with a classification of bivalve families. *Malacologia* 52 (2): 1-184.
- Bradbury, J. P. 2000. Limnologic history of Lago de Pátzcuaro, Michoacán, Mexico for the past 48,000 years: impacts of climate and man. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 163 (2000): 69–95
- Bradley, R. 2015. *Paleoclimatology: reconstructing climates of Quaternary*. Third Edition, Elsevier, China.
- Bravo-Cuevas, V. M., F. Rivals y J. Priego-Vargas. 2017a. Paleoecology ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ stable isotopes analysis) of a mammalian assemblage from the late Pleistocene of Hidalgo, central Mexico and implications for a better understanding of environmental conditions in temperate North America (18° – 36°N Lat.). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 485: 632-643.
- Bravo-Cuevas, V. M., N. M. Morales-García, C. R. Barrón-Ortiz, J. M. Theodor y M. A. Cabral-Perdomo. 2017b. Canid Coprolites from the Late Pleistocene of Hidalgo, Central Mexico: Importance for the Carnivore Record of North America. *Ichnos* 24 (4): 239-249.
- Bravo-Cuevas, V. M. y E. Jiménez-Hidalgo. 2018. Advances on the Paleobiology of Late Pleistocene Mammals from Central and Southern Mexico. Pp. 277-309 *In*: Huard, G. y J. Gareau (Eds.), *The Pleistocene: Geography, Geology, and Fauna*, Nova Science Publishers, New York.
- Bright, J., C.A. Orem, J.I. Mead y A. Baez. 2016. Late Pleistocene (OIS 3) paleoenvironmental reconstruction for the Térapa vertebrate site, northcentral Sonora,

- Mexico, based on stable isotopes and autecology of ostracodes. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 33 (2): 239-253.
- Burch, J. B. 1980. North American Freshwater Snails. *Walkerana* 1 (3): 81-215.
- Burch, J. B. 1982. North American Freshwater Snails. *Walkerana* 1 (4): 217-365.
- Burke, T. E. 2013. *Land Snails and Slugs of the Pacific Northwest*. Oregon State University Press, USA, 344 pp.
- Caballero, M., S. Lozano-García, B. Ortega-Guerrero y A. Correa-Metrio. 2019. Quantitative estimates of orbital and millennial scale climatic variability in central Mexico during the last ~40 000 years. *Quaternary Science Reviews* 205: 62-75.
- Caballero-Rodríguez, D., S. Lozano-García y A. Correa-Metrio. 2017. Vegetation assemblages of central Mexico through the late Quaternary: modern analogs and compositional turnover. *Journal of Vegetation Science* 28: 504-514.
- CABI. 2021. *Deroceras laeve*. In: *Invasive Species Compendium*. CAB International, Wallingford, UK. Disponible en línea en: www.cabi.org/isc.
- Callender, W. R., E. N. Powell, G. M. Staff y D. J. Davies. 1992. Distinguishing Autochthony, Parautochthony and Allochthony Using Taphofacies Analysis: Can Cold Seep Assemblages Be Discriminated from Assemblages of the Nearshore and Continental Shelf? *Palaios* 7 (4): 409-421.
- Canudo, J. I. 2002. Capítulo 21: Ostrácodos. Pp: 399-418 In: Molina, E. (ed.), *Micropaleontología*. Prensas Universitarias de Zaragoza, España.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales y E. Ponce. 2010. Effects of Pleistocene environmental changes on the distribution and community structure of the mammalian fauna of Mexico. *Quaternary Research* 73: 464-473.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S., C. Ríos-Santos y S. Lozano-García. 2019. *Abies cuitlahuiacii* sp. nov., a mummified late Quaternary fossil wood from Chalco, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 71 (1): 193-206.

- Chávez-Lara, C. M., P. D. Roy, L. Pérez, G. M. Sankar, y L. Neri. 2015. Ostracode and C/N based paleoecological record from Santiaguillo basin of subtropical Mexico over last 27 cal kyr BP. *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 32(1), 1-10.
- Chavez-Lara, C. M., P. Y. Roy, M. M. Caballero, A. L. Carreño y C. Lakshumanan. 2012. Lacustrine ostracodes from the Chihuahuan Desert of Mexico and inferred Late Quaternary paleoecological conditions. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 29 (2): 422-431.
- Clarke, A. H. 1973. The Freshwater Molluscs of the Canadian Interior Basin. *Malacologia* 13 (1-2): 1-509.
- Clarke, A. H. 1981. The freshwater molluscs of Canada. National Museum of Natural Sciences, National Museums of Canada, Canada, 446 pp.
- Cohuo, S., M. C. Hernández, L. Pérez y J. Alcocer. 2017. *Candona alchichica* (Podocopida: Candonidae), a new ostracod species from saline, tropical Lake Alchichica, Mexico. *Journal of Limnology* 76 (1): 68-84.
- Correa-Sandoval, A., B. E. Buitrón-Sánchez y M. Reguero-Reza. 2017. Gasterópodos terrestres del noreste de México: consideraciones paleogeográficas. *Paleontología Mexicana* 6 (2): 91-96.
- Cruz, J. A., I. Alarcón-D, D. M. Figueroa-Castro y C. Castañeda-Posadas. 2021. Fossil pigmy rattlesnake inside the mandible of an American mastodon and use of fossil reptiles for the paleoclimatic reconstruction of a Pleistocene locality in Puebla, Mexico. *Quaternary International* 574: 116-126.
- Czaja, A., A. P. Covich, J. L. Estrada-Rodríguez, U. Romero-Méndez, J. Saenz-Mata, I. G. Meza-Sánchez, V. Ávila-Rodríguez, J. L. Becerra-López, D. R. Aguillón-Gutiérrez y J. G. Castañeda-Gaytán. 2019. Fossil freshwater gastropods from northern Mexico – A case of a “silent” local extirpation, with the description of a new species. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 71 (3): 609-629.
- Czaja, A., J. Estrada-Rodríguez y U. Romero. 2014a. Freshwater mollusks of the Valley of Sobaco, Coahuila, Northeastern Mexico – a subfossil ecosystem similar to Cuatrociénegas. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 66(3): 459-469.

- Czaja, A., J. Estrada-Rodríguez, U. Romero-Méndez, J. R. Estrada-Arellano y A. González-Zamora. 2017. Primer registro fósil del gasterópodo *Cincinnatia* (Hidrobiidae: Nymphophilinae) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88: 912-917.
- Czaja, A., M. Palacios-Fest, J. Estrada-Rodríguez, U. Romero y J. Alba. 2014b. Inland dunes fauna and flora of Paleolake Irritila in the Comarca Lagunera, Coahuila, northern Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 66(3): 541-551.
- Deckker, P., L. Arnold, S. Kaars, G. Bayon, J. Stuut, K. Perner, R. Lopes, R. Uemura y M. Demuro. 2019. Marine Isotope Stage 4 in Australasia: A full glacial culminating 65, 0000 years ago – Global connections and implications for human dispersal. *Quaternary Science Reviews* 204: 187-207.
- Delorme, L. D. 1970a. Freshwater ostracodes of Canada. Part II. Subfamily Cypridopsinae. *Canadian Journal of Zoology* 48 (2): 253-266.
- Delorme, L. D. 1970b. Freshwater ostracodes of Canada. Part III. Family Candonidae. *Canadian Journal of Zoology* 48 (5): 1099-1127.
- Delorme, L. D. 1970c. Freshwater ostracodes of Canada. Part IV. Families Ilyocyprididae, Notodromadidae, Darwinulidae, Cytherideidae, Entocytheridae. *Canadian Journal of Zoology* 48 (6): 1257-1259.
- Díaz-Sibaja, R., E. Jiménez-Hidalgo y M. L. García-Zepeda. 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.
- Dillon, R. T. 2018. Volatility in the effective size of a freshwater gastropod population. *Ecology and Evolution* 8: 2746-2751.
- Dillon, R. T., A. R. Wethington y C. Lydeard. 2011. The evolution of reproductive isolation in a simultaneous hermaphrodite, the freshwater snail *Physa*. *BMC Evolutionary Biology* 11 (144): 11-144.

- Dillon, R. T., M. Ashton, M. Kohl, W. Reeves, T. Smith, T. Stewart y B. Watson. 2019. The Freshwater Gastropods of North America. Disponible en línea en: <http://www.fwgna.org>.
- Draparnaud, J. 1801. Tableau des mollusques terrestres et fluviatiles de la France. Montpellier, Paris. 116 pp.
- Ebbs, E. T., E. S. Loker y S. V. Brant. 2018. Phylogeography and genetics of the globally invasive snail *Physa acuta* Draparnaud 1805, and its potential to serve as an intermediate host to larval digenetic trematodes. *BMC Evolutionary Biology* 18 (103): 1-17.
- Ehlers, J., P. L. Gibbard y P. D. Hughes. 2018. Quaternary glaciations and chronology. In: Menzies, J. y J. van der Meer (eds.), *Past Glacial Environments*, Elsevier, Amsterdam.
- Flessa, K. W. 2003. Time-averaging. Pp. 292-293 In: Briggs, D. E. G. y P. R. Crowther (eds.), *Palaeobiology II*, Blackwell Science, United Kingdom.
- Francesco, C. G. 2013. Freshwater Mollusk. Pp: 281-291. In: Elias, A. y C. Mock (eds), *Encyclopedia of Quaternary Science*, Second Edition, Elsevier, Poland.
- Francesco, C. y G. Hassan. 2009. The significance of molluscs as paleoecological indicators of freshwater systems in central western Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 274(1-29): 105-113.
- Fürshic, F. T. 1995. Approaches to Palaeoenvironmental Reconstructions. *GEOBIOS M. S.* 18:183-195.
- Giribet, G. y G.D. Edgecombe. 2020. *The Invertebrate Tree of Life*. Princeton University Press, USA, 589 pp.
- Gómez, C., S. B. Buitrón y D. Vachard. 2009. Tafonomía del gasterópodo cf. *Donaldina robusta* (Heterobranchia: Streptacidae) del Pensilvánico Medio, Formación La Joya, Sonora, México. *Revista de Biología Tropical* 58 (1): 183-194.
- Gómez, E. C. y F. R. Gío-Argáez. 2009. La tafonomía, una ciencia nueva que estudia el pasado geológico. *Ciencias* 96: 16-23.

Gordillo, S., Bayer, M., Boretto, G. y M. Charó. 2014. Mollusk Shells as bio-geo-archives: Evaluating Environmental Changes During the Quaternary. Springer, Germany.

Guerrero-Arenas, R. y E. Jiménez-Hidalgo. 2015. Las comunidades del Pleistoceno tardío de la Mixteca Alta Oaxaqueña: cómo el pasado nos permite conservar el presente. In: Ortíz, E. R. (ed.), El pasado lejano de la Mixteca, Universidad Tecnológica de la Mixteca, México.

Guerrero-Arenas, R., E. Jiménez-Hidalgo y P. García-Barrera. 2013. New records of temperate mollusks in two Late Pleistocene terrestrial localities from northeastern Oaxaca, Southern Mexico. *Journal of South American Earth Sciences* 47: 213-219.

Gutentag, E.D. y R.H. Benson. 1962. Neogene (Plio-Pleistocene) fresh-water ostracodes from the Central High Plains. *Kansas Geological Survey Bulletin* 154 (4): 1-60.

Head, M. 2019. Formal subdivision of the Quaternary System/Period: Present status and future directions. *Quaternary International* 500: 35-51.

Herrington, H. B. 1962. A Revision of the Sphaeriidae of North America (Mollusca: Pelecypoda). *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan* 118: 1-74.

Hibbard, C. W. y D. W. Taylor. 1960. Two Late Pleistocene Faunas from Southwestern Kansas. *The University of Michigan, Contributions from the Museum of Paleontology* 16 (1): 1-223.

Hoogakker, B. A. A., R. S. Smith, J. S. Singarayer, R. Marchant, I. C. Prentice, J. R. M. Allen, R. S. Anderson, S. A. Bhagwat, H. Behling, O. Borisova, M. Bush, A. Correa-Metrio, A. de Vernal, J. M. Finch, B. Fréchette, S. Lozano-Garcia, W. D. Gosling, W. Granoszewski, E. C. Grimm, E. Gröger, J. Hanselman, S. P. Harrison, T. R. Hill, B. Huntley, G. Jiménez-Moreno, P. Kershaw, M. P. Ledru, D. Magri, M. McKenzie, U. Müller, T. Nakagawa, E. Novenko, D. Penny, L. Sadori, L. Scott, J. Stevenson, P. J. Valdes, M. Vandergoes, A. Velichko, C. Whitlock y C. Tzedakis. 2016. Terrestrial biosphere changes over the last 120 kyr. *Climate of the Past* 12: 51–73.

- Horne, D. y D. Siveter. 2016. Collecting and processing fossil ostracods. *Journal of Crustacean Biology* 36(6): 841-848.
- Horne, D., J. A. Holmes, J. Rodriguez-Lazaro y F. A. Viehberg. 2012. *Ostracoda as Proxies for Quaternary Climate Change*. Elsevier, UK, 376 pp.
- Hughes, P., P. Gibbard y J. Ehlers. 2013. Timing of glaciation during the last glacial cycle: evaluating the concept of a global 'Last Glacial Maximum' (LGM). *Earth-Science Reviews* 125: 171–198.
- Hulbert, R. 2015. *Rancholabrean North American Land Mammal Age*. Florida Museum, University of Florida. Consultado el 22 de mayo de 2019: www.floridamuseum.ufl.edu/florida-vertebrate-fossils/land-mammal-ages/rancholabrean/
- INAFED. 2010. *Enciclopedia de los Municipios de México*. Consultado el 26 de mayo de 2019: www.inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM20oaxaca/municipios/20486a.html
- INEGI. 2008. *Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos: Villa Tejupam de la Unión, Oaxaca*. Consultado el 27 de mayo de 2019: http://www3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/20/20486.pdf
- Jass, C. N., J. I. Mead, A. D. Morrison y L. D. Agenbroad. 2002. Late Pleistocene mollusks from the southern Black Hills, South Dakota. *Western North American Naturalist* 62 (2): 129-140.
- Jiménez-Hidalgo, E. y R. Guerrero-Arenas. 2012. Las comunidades del Pleistoceno tardío de la Mixteca Alta Oaxaqueña. Pp. 15-28 In: Ortíz, E. R. (ed.), *Las Rutas de la Tierra del Sol*, Universidad Tecnológica de la Mixteca, México.
- Jiménez-Hidalgo, E. y V. M. Bravo-Cuevas. 2021. Los mamíferos del Cenozoico oaxaqueño y su importancia paleobiológica. Pp. 139-159 In: Guerrero-Arenas, R., E. Jiménez-Hidalgo y K. A. González-Rodríguez (Eds.), *El patrimonio paleontológico y geológico de Oaxaca*, Universidad del Mar, Puerto Escondido, Oaxaca.
- Jiménez-Hidalgo, E., G. Carbot-Chanona, R. Guerrero-Arenas, V. M. Bravo-Cuevas, G.S. Holdridge y I. Israde-Alcántara. 2019. Species Diversity and Palaeoecology of Late

Pleistocene Horses From Suthern Mexico. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7 (394): 1-18.

Jiménez-Hidalgo, E., R. Guerrero-Arenas y L. Cabrera-Pérez. 2011. The Late Pleistocene (Rancholabrean) Viko vijin local fauna from La Mixteca Alta, northwestern Oaxaca, southern Mexico. *Revista Brasileira de Paleotologia* 14(1): 15-28.

Johnson, P. D., A. E. Bogan, K. M. Brown, N. M. Burkhead, J. R. Cordeiro, J. T. Garner, P. D. Hartfield, A. W. Lepitzki, G. L. Mackie, E. Pip, T. A. Tarpley, J. S. Tiemann, N. V. Whelan y E. E. Strong. 2013. Conservation Status of Freshwater Gastropods of Canada and the United States. *Fisheries* 38(6): 247-282.

Karanovic, I. 2006. Recent Candoninae (Crustacea, Ostracoda) of North America. *Records of the Western Australian Museum* 71: 1-75.

Kidwell, S. M. 2003. Major Biases in the Fossil Record. Pp. 297-303 In: Briggs, D. E. G. y P. R. Crowther (eds.), *Palaeobiology II*, Blackwell Science, United Kingdom.

Kidwell, S. M., F. T. Fursich y T. Aigner. 1986. Conceptual Framework for the Analysis and Classification of Fossil Concentrations. *Palaios* 1:228–238.

Lea, I. (1841). On fresh water and land shells (continuation) [twenty-two new species of fresh water and land shells of the United States, chiefly from Alabama and Tennessee]. *Proceedings of the American Philosophical Society* 2(19): 81-83.

Leonard A. B. 1950. A Yarmouthian molluscan fauna in the midcontinent region of the United States. *Kansas University Paleontological Contributions Art. 3*: 1-48, 6 pl.

Lowe, J. y M. Walker. 2015. *Reconstructing Quaternary Environments*. Third Edition, Routledge, India, 538 pp.

Lundquist, S., T. Worthington y D. Aldridge. 2019. Freshwater mussels as a tool for reconstructing climate history. *Ecological Indicators* 101: 11-21.

Lydeard, C. D. Campbell y M. Golz. 2016. *Physa acuta* Draparnaud, 1805 Should be Treated as a Native of North America, Not Europe. *Malacologia* 59 (2): 347-350.

- Martens, K., I. Schön, C. Meisch y D.J. Horne. 2008. Global diversity of ostracods (Ostracoda, Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 185-193.
- Martin, R. E. 1999. *Taphonomy: A Process Approach*. Cambridge University Press, United Kingdom, 508 pp.
- Mastretta-Yanes, A., A. Moreno-Letelier, D. Pinero, T. H. Jorgensen y B. C. Emerson. 2015. Biodiversity in the Mexican highlands and the interaction of geology, geography and climate within the TransMexican Volcanic Belt. *Journal of Biogeography* 42: 1586-1600.
- Mead, J.I., A. Baez, S. Swift, M. Carpenter, M. Hollenshead, N. J. Czaplewski, D.W. Steadman, J. Bright y J. Arroyo-Cabrales. 2006. Tropical marsh and savannah of the late Pleistocene in northeastern Sonora, Mexico. *The Southwestern Naturalist* (51): 226-239.
- Meisch, C., Smith, R.J. y K. Martens. 2019. A subjective global checklist of the extant non-marine Ostracoda (Crustacea). *European Journal of Taxonomy* 492: 1-135.
- Meldahl, K. H. 2003. Shells. Pp. 262-264 In: Briggs, D. E. G. y P. R. Crowther (eds.), *Palaeobiology II*, Blackwell Science, United Kingdom.
- Metcalfe, S. E., S. L. O'Hara, M. Caballero y S. J. Davies. 2000. Records of Late Pleistocene–Holocene climatic change in Mexico – a review. *Quaternary Science Reviews* 19: 699–721.
- Metcalfe, S., A. Say, S. Black, R. McCulloch y S. O'Hara. 2002. Wet Conditions during the Last Glaciation in the Chihuahuan Desert, Alta Babicora Basin, Mexico. *Quaternary Research* 57: 91-101.
- Metcalfe, S.E. 2006. Late Quaternary environments of the northern deserts and central Transvolcanic Belt of Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93: 258–273.
- Miller, B. B. 1966. Five Illinoian molluscan faunas from the southern Great Plains. *Malacologia* 4 (1): 173-260.
- Montellano-Ballesteros, M. y E. Jiménez-Hidalgo. 2006. Mexican Fossil Mammals, Who, Where and When? Pp. 249-273 In: Vega, F. J., T. G. Nyborg, M. C. Perrilliat, M.

- Montellano, S. Cevallos y S. Quiroz (eds.), *Studies on Mexican Paleontology*. Springer, The Netherlands.
- Moore, R. C. 1961. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part Q: Artropoda 3, Crustacea, Ostracoda*. Geological Society of America – University of Kansas Press, 465 pp.
- Moorkens, E. A. y I. J. Killeen. 2009. Database of association with habitat and environmental variables for non-shelled slugs and bivalves of Britain and Ireland. *Irish Wildlife Manuals* 41: 1-190.
- Moss, B. 2010. *Ecology of freshwater: a view for the twenty-first century*. Wiley-Blackwell, UK, 482 pp.
- Naranjo-García, E. 1991. Present status of the micromollusks of northern Sonora, Mexico. *American Malacological Bulletin* 8 (2): 165-171.
- Naranjo-García, E. y N.E Fahy. 2010. The lesser families of Mexican terrestrial mollusks. *American Malacological Bulletin* 28 (2): 59-80.
- Nekola, J. C., S. Chiba, B. F. Coles, C. A. Drost, T. Proschwitz y M. Horsák. 2018. A Phylogenetic Overview of the Genus *Vertigo* O. F. Müller, 1773 (Gastropoda: Pulmonata: Pupillidae: Vertigininae). *Malacologia*, 62 (1): 21-161.
- Nekola, J. y B. Coles. 2010. Pupillid land snails of Eastern North America. *American Malacological Bulletin*. 28 (2): 29-57.
- Olivera-Carrasco, M. 2012. Moluscos continentales de Cedral. In: Mirambell, L. (ed.), *Rancho “La Amapola”, Cedral: Un sitio arqueológico-paleontológico con restos de actividad humana*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
- Ordoñez-Regil, E., M. G. Almazán-Torres, E. Jiménez-Hidalgo y D. Tenorio. 2016. Radiometric dating of Late Pleistocene mammal bones from La Mixteca Alta Oaxaqueña. *Journal of Archaeological Science: Reports* 9: 160-167.
- Palacios-Fest, M. R. 2010. Late Holocene Paleoenvironmental History of the Upper West Amarillo Creek Valley at Archaeological Site 41PT185/C, Texas, USA. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 62 (3): 399-436.

Palacios-Fest, M. R. 2016. Ostrácodos (Crustacea) de la cuenca de México: implicaciones paleontológicas y geoarqueológicas. Pp. 303-310 In: La biodiversidad en la Ciudad de México – Volumen 1. CONABIO/SEDEMA, México.

Palacios-Fest, M. R., A. L. Carreño, J. R. Ortega-Ramírez y G. Alvarado-Valdéz. 2002. A paleoenvironmental reconstruction of Laguna Babícora, Chihuahua, Mexico based on ostracode paleoecology and trace element shell chemistry. *Journal of Paleolimnology* 27: 185–206.

Palacios-Fest, M.R. y V.T. Holliday. 2018. Paleocology of cienega at the Mockingbird Gap Site, Chupadera Draw, New Mexico. *Quaternary Research* 89 (1): 318-332.

Pana, I., D. Grigorescu, Z. Csiki y C. Costea. 2001. Paleo-ecological significance of the continental gastropod assemblages from the Maastrichtian beds of Hateg Basin. *Acta Paleontologica Romaniaae* 3: 337-343.

Pérez, L., C. Laprida y G. Cusminsky. 2017. Capítulo 8: Crustacea: Ostracoda. In: Pérez, L., Massaferró, J. y A. Correa-Metrio (eds.), *Paleobioindicadores lacustres neotropicales*, UNAM, México.

Pigati, J., J. Rech y J. Nekola. 2010. Radiocarbon dating of small terrestrial gastropod shell in North America. *Quaternary Geochronology* 5: 519-532.

Pigati, J., J. Rech, J. Quade y J. Bright. 2014. Desert wetlands in the geologic record. *Earth-Sciences Reviews* 132: 67-81.

Pilsbry, H. A. 1916-1918. *Manual of Conchology: Pupillidae: Gastrocoptinae*. Ser. 2. Vol.24. Academy of Natural Science, Philadelphia.

Pilsbry, H. A. 1948. *Land Mollusca of North America (north of Mexico)*. Vol. II, Pt. 2. *Monographs of the Academy of Natural Science of Philadelphia* 3:521–1113.

Reddell, J. R. 1981. *A Review of the Cavernicole Fauna of Mexico, Guatemala, and Belize*. Texas Memorial Museum, The University of Texas, Austin, 327 pp.

Rodríguez-Lazaro, J. y F. Ruíz-Muños. 2012. A General Introduction to Ostracods: Morphology, Distribution, Fossil Record and Applications. In: Horne, J., Holmes, J,

- Rodríguez-Lazaro, J. y F. Viehberg (eds.), *Ostracoda as Proxies for Quaternary Climate Change*, Elsevier, UK.
- Rogers, D. C. 2016. Class Gastropoda. Pp. 190-209 In: Thorp, J. H. y D. C. Rogers (eds.), *Keys to Nearctic Fauna: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates – Volume II*. 4th ed, Elsevier, London.
- Sánchez-Salinas, M., E. Jiménez-Hidalgo, C. Castañeda-Posadas. 2016. Mamíferos fósiles del Pleistoceno tardío (Rancholabreano) de San Mateo Huexoyucán, Tlaxcala, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 68 (3): 479-514.
- Say, T. 1817. *Conchology*. American Edition of the British Encyclopedia, Philadelphia.
- Say, T. 1821. Description of univalve shells of the United States. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 2(1): 149-179.
- Schultz, G. E. y E. P. Cheatum. 1970. *Bison occidentalis* and Associated Invertebrates from the Late Wisconsin of Randall County, Texas. *Journal of Paleontology* 44(5): 836-850.
- Shimek, B. 1913. The Significance of Pleistocene Mollusks. *Science, New Series* 37 (953): 501-509.
- Short, R. A., L. G. Emmert, N. A. Famoso, J. M. Martin, J. I. Mead, S. L. Swift y A. Baez. 2021. Paleobiology of large mammal community from the late Pleistocene of Sonora, Mexico. *Quaternary Research* 102: 247-259.
- Smith, A. J. y D. J. Horne. 2016. Class Ostracoda. Pp. 477-513 In: Thorp, J. H. y D. C. Rogers (eds.), *Keys to Nearctic Fauna: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates – Volume II*. 4th ed, Elsevier, London.
- Stephen, B. J. 2017. Distribution and Conservation Status of freshwater gastropods of Nebraska. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences* 37: 32-39.
- Sterki, V. 1980. On new forms of *Vertigo*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 42: 31-35.
- Stevens, R., S. Metcalfe, M. Leng, A. Lamb, H. Sloanae, E. Naranjo y S. González. 2012. Reconstruction of late Pleistocene climate in the Valsequillo Basin (Central Mexico)

- through isotopic analysis of terrestrial and freshwater snails. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 319-320: 16-27.
- Swain, F. M. 1999. *Fossil Nonmarine Ostracoda of the United States*. Elsevier, Amsterdam, 401 pp.
- Taylor, D. W. 1954. A new Pleistocene fauna and new species of fossil snail from the High Plains. *Occasional Papers of the Museum of Zoology University of Michigan* 557: 1-16.
- Taylor, D. W. 1967. Late Pleistocene nonmarine mollusks from the state of Puebla, Mexico. *American Malacological Union Annual Report 1967*: 76-78.
- Taylor, D. W. 2003. Introduction to Physidae (Gastropoda: Hygrophila) biogeography, classification, morphology. *Revista de Biología Tropical* 51 (1): 1-287.
- Thompson, F. G. y R. Hershler. 1991. New hydrobiid snails (Mollusca: Gastropoda: Prosobranchia: Truncatelloidea) from North America. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 104: 669-683.
- Thompson, F. G. y R. Hershler. 2002. *Tepalcatia*, a new genus of hydrobiid snails (Prosobranchia: Rissoidae) from the Rio Balsas basin, central Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 115 (1): 189-204.
- Thompson, F.G. 2011. An annotated checklist and bibliography of the land and freshwater snails of Mexico and Central America. *Bulletin of the Florida State Museum* 50 (1): 1-299.
- Tressler, W. 1954. Fresh-water Ostracoda from Texas and Mexico. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 44 (5):138-149.
- Tryon, G. W. 1863. Descriptions of new species of fresh water Mollusca, belonging to the families Amnicolidæ, Valvatidæ and Limnæidæ; inhabiting California. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 15: 147-150.
- Turner, C. H. 1894. Notes on American Ostracoda, with descriptions of new species. *Bulletin of the Scientific Laboratories of Denison University* 8: 13-26.

- Tuthill, S. J., L. Clayton y W. M. Laird. 1964a. A Comparison of a Fossil Pleistocene Molluscan Fauna from North Dakota with a Recent Molluscan Fauna from Minnesota. *The American Midland Naturalist* 71 (2): 344-362.
- Tuthill, S. J., W. M. Laird y C. I. Frye. 1964b. Fossil molluscan fauna from the upper terrace of the Cannonball River, Grant County, North Dakota. *Proceedings of the Academy of Science North Dakota* 18: 140-156
- Walther, A. C., J. B. Burch y D. Ó Foighil. 2010. Molecular Phylogenetic Revision of the Freshwater Limpet Genus *Ferrissia* (Planorbidae: Ancylinae) in North America Yields Two Species: *Ferrissia (Ferrissia) rivularis* and *Ferrissia (Kincaidilla) fragilis*. *Malacologia* 53 (1): 25-45.
- Wethington, A. R. y C. Lydeard. 2007. A molecular Phylogeny of Physidae (Gastropoda: Basommatophora) based on mitochondrial DNA sequences. *Journal of Molluscan Studies* 73: 241-257.
- Wethington, A. R. y C. Lydeard. 2019. Cap 33: Physidae Fitzinger, 1833. Pp. 5664-5852 In: Lydeard, C. y K. S. Cummings (ed.), *Freshwater Mollusks of the World*. Johns Hopkins University Press, Canada.
- Wiktor, A. 2000. Agriolimacidae (Gastropoda: Pulmonata) - a systematic monograph. *Annales Zoologici*, 49 (4): 347-590.