

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**DINÁMICA DE LAS ASOCIACIONES DE AMEBAS  
TESTADAS DURANTE EL HOLOCENO EN UN AMBIENTE  
TIPO TURBERA EN EL COFRE DE PEROTE, VERACRUZ,  
MÉXICO**

**TESIS PARA OBTENER EL TÍTULO DE**

**BIOLOGO**

**PRESENTA:**

**MARCO ANTONIO GUERRA RAMÍREZ**

**DIRECTORA DE TESIS:**

**DRA. SOCORRO LOZANO GARCÍA  
CIUDAD UNIVERSITARIA, CD.MX.  
2019**





Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

<b>Datos del Alumno</b> Apellido Paterno Apellido Materno Nombres Institución Facultad Carrera Número de cuenta	Guerra Ramírez Marco Antonio Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 311287604
<b>Datos del Tutor</b> Grado Nombres Apellido Paterno Apellido Materno Institución	Dra. María del Socorro Lozano García Instituto de Geología, UNAM
<b>Datos del Sinodal (Presidente)</b> Grado Nombre Apellido Paterno Apellido Materno Institución	Dra. Itzel Sigala Regalado Facultad de Ciencias, UNAM
<b>Datos del Sinodal (Vocal)</b> Grado Nombres Apellido Paterno Apellido Materno Institución	Dra. Margarita Erna Caballero Miranda Instituto de Geología, UNAM
<b>Datos del Sinodal (Suplente 1)</b> Grado Nombre Apellido Paterno Apellido Materno Institución	Dr. Lorenzo Vázquez Selem Instituto de Geografía, UNAM
<b>Datos del Sinodal (Suplente 2)</b> Grado Nombre Apellido Paterno Apellido Materno Institución	Biól. Margarita Reyes Santos Facultad de Ciencias, UNAM

**A mi familia y amigos**

*Cada uno de nosotros existimos por un corto espacio de tiempo, y en ese tiempo podemos explorar sólo una pequeña parte de todo el universo*

**Stephen William Hawking**

*Si no te dio miedo empezar, que no te de miedo terminar*

**Anónimo**

## **AGRADECIMIENTOS ACADEMICOS**

Esta investigación fue posible gracias a recursos proporcionados por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM, proyectos IN105213 (Evolución de los ambientes de montaña del centro de México durante el Holoceno con base en registros geomorfológicos, dendrocronológicos y paleoecológicos) y IN109216 (Glaciaciones y paleoclimas del centro de México durante los últimos 13 mil años).

Agradezco a la Dra. María del Socorro Lozano García, por la paciencia y la asesoría para la elaboración de este proyecto, así como la ayuda en las dudas que se presentaron durante en la interpretación de los resultados.

A la Dra. Itzel Sígala Regalado, por darme la oportunidad de colaborar en el laboratorio y por las opiniones y asesoría que me brindo durante la realización de este trabajo, así como su gran ayuda para la identificación de las especies, además de brindarme su amistad y su confianza.

Un especial agradecimiento a la Dra. Susana Sosa Nájera por el apoyo y la atención que me brindo en el trabajo de laboratorio, así como su apoyo moral en las largas horas de trabajo en el microscopio, por brindarme su ayuda y por siempre estar al pendiente de las situaciones que surgían dentro del laboratorio. Además, por la ayuda en la toma de fotografías al microscopio de barrido y la elaboración de las gráficas, además de ser una amiga y por brindarme su confianza.

A la Dra. Liseth Pérez y a la Dra. Margarita Caballero Miranda, por los comentarios durante todo el tiempo que estuve trabajando en este proyecto, así mismo por las clases y atenciones que me brindaron en el taller de sistemas acuáticos y cambio climático.

Al Dr. Lorenzo Vázquez quien fue partícipe de la extracción de la secuencia sedimentaria, así mismo a la Bióloga Karla Aguirre Navarro porque me proporcionó los análisis litoestratigráficos de la secuencia sedimentaria, así como el fechamiento.

A la Dra. Anush Kosakyan del Institute of Biosciences, Department of Zoology, University of Sao Paulo, Rua do Matão, Travessa 14, Cidade Universitária, Sao Paulo, SP, Brazil, por la ayuda en la identificación de especies, así como el material bibliográfico que me proporcionó.

Al Dr. Edward A. D. Mitchell de Université de Neuchâtel Institut de biologie (IBIOL) Neuchâtel, NE, Switzerland, por la ayuda en la corroboración de las especies.

Al Dr. Milcho Todorov de Bulgarian Academy of Sciences, Institute of Biodiversity and Ecosystem Research Sofia, Bulgaria, por la ayuda en la identificación de especies, así como el material bibliográfico que proporcionó.

Al Dr. Graeme Swindles de School of Geography University of Leeds, UK, por la ayuda en la corroboración de las especies.

Además, quiero agradecer a mis compañeros de laboratorio, Carmen, Rodrigo, Vian, Fernanda, Mauricio y Gerónimo por algunas opiniones y comentarios que favorecieron la realización de este trabajo. Además, por ser compañeros de risas y de locura, porque compartimos los mismos justos y las mismas ideas.

## **AGRADECIMIENTO PERSONALES**

Agradezco a mis padres que siempre han sido mi principal motor y apoyo durante todo mi trascurso de mi vida, pese a los problemas y dificultades siempre han estado apoyándome y nunca me han dejado. Además, agradezco a mis hermanos, Tania, Josué y Uriel por ser mis compañeros de juegos, risas y peleas, porque siempre son y serán mis personas favoritas, además a mi Camilo porque siempre ha compartido mis jornadas de trabajo durante la noche y por no despegarse de mí hasta terminar.

Agradezco a mi familia, en especial a mis abuelos maternos, que siempre han estado al pendiente y nunca me han dejado, en particular a mi mamá de la tienda, porque ha sido una segunda madre, nunca ha dejado de darme su cariño. A mis tías y a mis primos por ser parte de este gran camino.

Agradezco a los Ap. Honorio y Ap. Abigail, porque han sido mis guías y mis mentores durante mi infancia y siempre prestar su tiempo para atender alguna necesidad mía o de mi familia.

Agradezco a mis amigos, a los que siguen a mi lado pese al tiempo, en especial a Ximena y Jacqueline, las cuales han sido mis compañeras de materias, campo, risas y locuras. A Laura, Xilonen, Daniela, Juan y Gabi, los cuales han sido parte de mi vida académica y pese a los años seguimos conservando esta valiosa amistad.

Un especial agradecimiento a mi gran amigo y hermano Jorge Pantoja, por compartir momento de felicidad y tristeza, por escuchar mis locuras y siempre dar un buen consejo.

Agradezco A la Universidad Nacional Autónoma de México, por formarme académicamente, por brindarme los mejores profesores quienes han sido parte fundamental en mi formación académica y persona. Además, por ofrecerme los mejores amigos y compañeros, a los cuales agradezco por cada momento que pase junto a ellos.

Agradezco al grupo de Amebas testadas, en especial a la Dra. Itzel Sigala por darme la oportunidad de ser parte de este grupo de trabajo, por los consejos personales que han fortalecido mi crecimiento académico. A mis amigos Jacqueline, Mariela, Manuel, Wendy, Pamela y Alex, por ser parte de este maravilloso equipo.

## CONTENIDO

<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	2
<b>MARCO TEÓRICO</b> .....	4
Características de las amebas testadas .....	4
Biología y ecología de las amebas testadas .....	4
Características de las turberas.....	6
Variabilidad climática durante del <i>Younger Dryas</i> y el Holoceno .....	8
Historia glacial para Cofre de Perote.....	11
<b>ANTECEDENTES</b> .....	12
Estudios con amebas testadas.....	12
Historia climática del Cofre de Perote.....	14
<b>JUSTIFICACIÓN</b> .....	16
<b>OBJETIVOS</b> .....	17
Objetivo general .....	17
Objetivos particulares .....	17
<b>HIPÓTESIS</b> .....	17
<b>ÁREA DE ESTUDIO</b> .....	18
Características generales del sitio .....	18
Valle la Teta .....	19
<b>MATERIALES Y MÉTODO</b> .....	21
Extracción de la secuencia sedimentaria .....	21
Características de la secuencia sedimentaria .....	21

Datación del núcleo con radiocarbono de espectrometría de aceleración de masas .....	21
Trabajo de laboratorio para la extracción de amebas testadas .....	22
Identificación de especies .....	22
Análisis de resultados .....	23
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>24</b>
Modelo de edad y litoestratigrafía .....	24
Taxonomía de las amebas testadas de la turbera del Valle la Teta .....	27
Comunidades de amebas testadas en la turbera del Valle la Teta .....	47
Agrupaciones ecológicas a partir del análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) .....	49
Amebas testadas en la secuencia sedimentaria de la turbera el Valle la Teta .....	51
<b>DISCUSIÓN</b> .....	<b>54</b>
Comunidades de amebas testadas en la turbera del Valle la Teta .....	54
Agrupaciones ecológicas a partir del análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) .....	59
Historia paleoambiental de la turbera del Valle la Teta, con base en el registro de amebas testadas, polen, susceptibilidad magnética y titanio .....	61
Finales del Pleistoceno (12,900 a 9,600 años cal. AP.) zona 1 .....	61
Holoceno Temprano (10,000 a 7,500 años cal. AP.) zona 2 .....	62
Holoceno Medio (7,500 a 3,500 años cal. AP.) zona 3 .....	63
Holoceno Tardío (3,500 a 1,500 años cal. AP.) zona 4 .....	64
Holoceno Tardío (1,500 años cal. AP. al presente) zona 5 .....	65
<b>CONCLUSIONES</b> .....	<b>66</b>

**REFERENCIAS ..... 68**

## INDICE DE FIGURAS Y TABLAS

### Figuras

Fig. 1. Estructura de una ameba testada .....	4
Fig. 2. Proceso de formación de una turbera .....	6
Fig. 3. Estructura de una turbera .....	7
Fig. 4. Volcán del Cofre de Perote .....	19
Fig. 5. Mapa del sitio de Estudio .....	20
Fig. 6. Valle la Teta .....	21
Fig. 7. Nucleador Eijkelkamp .....	22
Fig. 8. Se muestran los tramos obtenidos del Valle la Teta .....	25
Fig. 9. Litoestratigrafía y modelo de edad .....	26
Fig. 10. <i>Arcella arenaria</i> .....	30
Fig. 11. <i>Argygnia dentistoma</i> .....	31
Fig. 12. <i>Argygnia retorta</i> .....	32
Fig. 13. <i>Apodera vas</i> .....	33
Fig. 14. <i>Bullinularia indica</i> .....	34
Fig. 15. <i>Centropyxis aculeata</i> var. “discoides” .....	35
Fig. 16. <i>Centropyxis constricta</i> var. “aerophila” .....	36
Fig. 17. <i>Centropyxis constricta</i> var. “spinosa” .....	37
Fig. 18. <i>Cyclopyxis kahli</i> .....	38

Fig. 19. <i>Diffflugia oblonga</i> var. “linearis” .....	39
Fig. 20. <i>Diffflugia urceolata</i> var. “elongata” .....	40
Fig. 21. <i>Lesquereusia modesta</i> .....	41
Fig. 22. <i>Longinebela tubulosa</i> .....	42
Fig. 23. <i>Nebela collaris</i> .....	43
Fig. 24. <i>Quadrulella symmetrica</i> .....	44
Fig. 25. <i>Trinema penardi</i> .....	45
Fig. 26. Morfo 1 .....	46
Fig. 27. Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) .....	50
Fig. 28. Conjunto de amebas testadas a lo largo de la secuencia sedimentaria .....	53
Fig. 29. Valores de susceptibilidad magnética en el núcleo .....	58

## **Tablas**

Tabla. 1. Condiciones climáticas inferidas para los últimos 13,700 años cal. AP. ....	4
Tabla. 2. Fechamiento por radiocarbono por AMS .....	24
Tabla. 3. Abundancia de amebas testadas .....	48

## RESUMEN

Las amebas testadas son organismos eucariontes que poseen una testa, la cual se puede preservar en los sedimentos. Las testas de estos organismos han sido utilizadas como un indicador para estudios paleoecológicos y paleoambientales; debido a que los cambios en la composición de la comunidad de las amebas testada en los sedimentos, es el reflejo de variaciones ambientales. Los estudios con amebas testadas en turberas son muy abundantes en el Hemisferio Norte, estos ecosistemas reflejan la evolución ambiental de estos sitios a través de cambios hidrológicos, sin embargo, para México no se cuenta con ningún estudio de amebas testadas en turberas. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo es reconstruir los cambios hidrológicos a partir del análisis en las variaciones de las comunidades de amebas testadas en una secuencia de depósito tipo turbera del valle de la Teta a 3717 msnm, en el Cofre de Perote, Veracruz, durante los últimos 12,900 años, así mismo incorporar los datos obtenidos del estudio previo con polen, susceptibilidad magnética y titanio. Para esto se analizaron muestras de sedimentos por cada 20 cm de una secuencia sedimentaria de turba, se identificaron las especies de amebas testadas y se realizó la interpretación ecológica para las especies registradas. Se logró observar cambios en las comunidades de amebas a lo largo de la secuencia sedimentaria, infiriendo cambios en la humedad y los niveles de nutrientes. Los resultados muestran un potencial de las amebas testadas como indicadores de cambios en la humedad y los nutrientes para la turbera del Cofre de Perote, Veracruz, México.

## INTRODUCCIÓN

Las amebas testadas son organismos eucariontes, unicelulares que poseen una testa formada por material del medio o que los mismos organismos secretan, haciendo que la testa sea resistente favoreciendo la preservación de la testa en los ambientes sedimentarios tales como lagos, estanques, lagunas, pantanos y en turberas. Estos organismos habitan en sitios húmedos y además la capacidad de ser sensibles ante los cambios ambientales.

Las turberas son ecosistemas de altura que se caracterizan por captar y almacenar carbono, están asociadas a sitios donde se tiene humedad constante proveniente ya sea de la precipitación o por escorrentías y a zonas de temperaturas bajas. Estos ecosistemas son sensibles a las alteraciones climáticas debido a que la entrada de agua y de nutrientes depende directamente de la precipitación y del aporte terrígeno. Se caracterizan por contener información paleoclimática en los sedimentos de turba, las cuales contienen alta concentración de materia orgánica y la interpretación de los estudios en estos sedimentos pueden reflejar las variaciones climáticas locales (Jassey *et al.*, 2016; Swindles *et al.*, 2016).

Durante las últimas décadas se han multiplicado los estudios paleoecológicos en turberas utilizando diferentes indicadores con el fin de reconstruir la variabilidad climática durante el Holoceno y estudiar cual podría ser su tendencia en el futuro. Estas investigaciones se han realizado principalmente en latitudes medias y altas, por lo que se cuenta con pocos estudios en turberas tropicales, además no se conoce aún su importancia en el ciclo del carbono para estas regiones (Swindles *et al.*, 2015b).

Uno de los indicadores más utilizados para las reconstrucciones paleoambientales en turberas son las amebas testadas. El potencial de las amebas testadas como bioindicadores para estos estudios, radica en que estos organismos son sensibles ante los cambios en las variaciones ambientales, por tener un tiempo de respuesta corto, además de preservarse en los sedimentos, permitiendo una buena identificación taxonómica hasta llegar a nivel de variedades, y especialmente son organismos sensibles a la humedad, siendo útiles para la reconstrucción de los cambios hidrológicos durante el Holoceno (Charman, 2001; Swindles *et al.*, 2015b).

Los estudios con amebas testadas en México son escasos y solo se han realizado en ambientes modernos como lagos, cenotes y suelos. A pesar de que se conoce que son abundantes y que aportan información ecológica en turberas en zonas templadas, no se ha realizado ningún estudio en México de tipo paleoecológico con ellas.

En el 2013 se realizó un estudio del registro polínico de una turbera ubicada en la ladera Noreste del Valle la Teta, del Cofre de Perote, Veracruz, a 3717 msnm, y los resultados indican que la secuencia perforada en dicha turbera contiene los sedimentos de los últimos 12, 900 años. Este periodo incluye la oscilación climática denominada *Younger Dryas* y la totalidad del Holoceno. En dicho estudio se reconstruyen los cambios ambientales y la historia de la vegetación (Navarro, 2013).

## MARCO TEORICO

### *Características de las amebas testadas*

Las amebas testadas son organismos protistas, eucariontes, que se caracterizan por presentar un citoplasma cubierto por una testa formada por diferentes materiales. Estos organismos pertenecen a dos súper grupos de acuerdo a la clasificación de Adl *et al.*, (2012). Dentro del súper grupo Amoebozoa las amebas testadas se encuentran en Arcellina por presentar lobópodos, y del súper grupo SAR se encuentran en Euglyphida por presentar filópodos.

La testa está formada por un material resistente que permite su preservación de la testa en los sedimentos durante miles o incluso millones de años (Charman, 2001). La testa puede estar constituida por material de origen proteico, calcáreo o silicio, que los propios organismos secretan (autogénicas), o por materiales del sustrato donde se encuentran (xenogénicas) tales como algunos restos de diatomeas, minerales o incluso algunas placas de otras amebas testadas (Fig. 1). Poseen un pseudostoma o apertura por el cual salen los pseudópodos (filópodos o lobópodos) que sirven para la locomoción y alimentación. Algunas especies pueden presentar espinas en la testa (Medioli y Scott, 1988).

### *Biología y ecología de las amebas testadas*

Las amebas testadas se reproducen por fisión binaria y hay algunos reportes de que presentan reproducción sexual. Se alimentan de bacterias, microalgas, protozoos, de otras amebas testadas, rotíferos e incluso nematodos. Habitan en ambientes con presencia de agua, ya sea la interfase agua-guano, agua-suelo y agua-musgo. Se han reportado en lagos, fuentes, pantanos, manglares, musgo, estanques y en turberas (Medioli y Scott, 1988). Desempeñan un papel

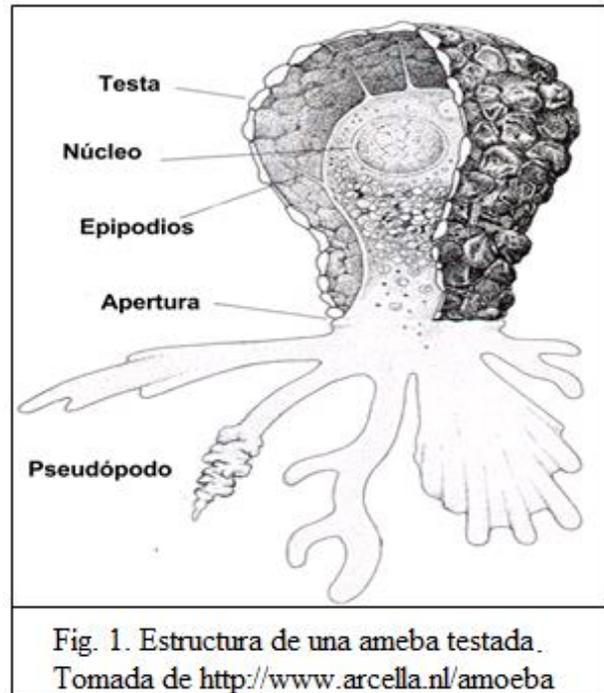


Fig. 1. Estructura de una ameba testada.  
Tomada de <http://www.arcella.nl/amoeba>

importante en el ciclo de nutrientes y en las turberas contribuyen a la fijación neta de carbono en las turberas (Jassey *et al.*, 2016).

La composición y abundancia de las comunidades de amebas testadas están influenciadas por los cambios estacionales como la humedad, tienen también una relación significativa con el pH (Medioli y Scott, 1988), y con la química del agua (Swindles *et al.*, 2015b), además, juegan un papel importante en la circulación de los nutrientes en los ecosistemas terrestres. La relación entre las amebas testadas y el clima, depende directamente de las condiciones microambientales que están influenciadas directamente por el clima. Esta relación que existe entre las amebas testadas y las condiciones locales, permite realizar reconstrucciones ecológicas de forma detallada (De Jong *et al.*, 2010).

La humedad es el factor más importante que controla la composición de las comunidades de amebas testadas en turberas (Mitchell *et al.*, 2000). El estado trófico es una variable secundaria que determina a las comunidades, e incluso la temperatura puede establecer patrones de distribución de las amebas testadas (Mieczan, 2009). Otros factores como la disponibilidad de luz, oxígeno y alimento son también indispensables para la presencia de estos organismos en turberas (Charman, 2001).

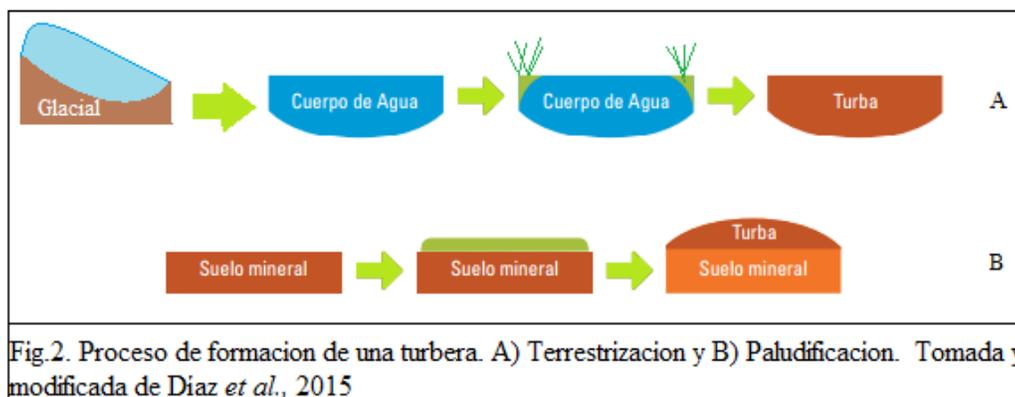
En algunos estudios en turberas se ha observado que una mayor humedad puede permitir que algunas especies como: *Assulina seminum*, *A. muscorum* y *Nebela tinctoria*, crezcan y se reproduzcan a mayor velocidad, mientras que otras especies toleran condiciones más secas como: *Arcella arenaria*, *A. gibbosa* y *Bullinularia indica*, siendo estas especies las más representativas en los estudios realizados en turberas (Mitchell *et al.*, 2008).

También se tiene reportado que algunas especies presentan espinas en la testa, como un mecanismo de adaptación para limitar el movimiento en condiciones muy húmedas como *Euglypha ciliata*, *E. ciliata* var. “glabra”, *Placocista spinosa* y *P. spinosa* var. “hialina”. Por otro lado, la presencia de especies como *Centropyxis aculeata*, *Hyalosphenia papilo*, *H. elegans*, *H. subflava*, *Cyclopyxis arcelloides* y *Nebela tinctoria* está relacionado con una mayor profundidad del manto freático (Mitchell *et al.*, 2008).

Para ecosistemas lacustres las amebas testadas están influenciadas por múltiples factores ambientales, como el pH, la salinidad, la conductividad, el estado trófico, el contenido de nutrientes, la presencia de metales pesados, la temperatura y la precipitación (Sigala *et al.*, 2016). Más recientemente han aumentado los estudios de amebas testadas en diferentes ecosistemas, aumentando el conocimiento ecológico de estos organismos y su importancia en las cadenas tróficas. Sin embargo, aún hay muchas preguntas sobre la ecología de estos organismos, que no han sido contestadas por falta de estudios ecológicos en diferentes lugares del mundo, como en los trópicos.

### ***Características de las turberas***

Las turberas son humedales que se encuentran en climas árticos, boreales, templados o tropicales de altura y representan el 50 % de todos los humedales del planeta (Díaz *et al.*, 2005; Fernández y Zapata, 2011). Las turberas se caracterizan por estar en regiones donde la precipitación es alta, la evaporación es baja y existen condiciones frías. Presentan un nivel freático muy cercano a la superficie del suelo, con leves fluctuaciones estacionales. Cuentan con una acumulación de materia orgánica en diferentes estados de degradación anaeróbica (la tasa de descomposición de la materia orgánica es lenta formando los depósitos de turba) y tienen una influencia importante en el almacenamiento y captación del carbono (Díaz *et al.*, 2015; Zegers *et al.*, 2006) siendo estos ecosistemas reservorios de carbono (Koenig *et al.*, 2015).



Existen dos procesos de formación de turberas (Fig. 2), el primero y el más común es por la glaciación, en el cual los glaciares forman depresiones que son rellenas por el hielo y por material sedimentario. Cuando la actividad glacial disminuye, debido al aumento de la

temperatura, dejan grandes masas de agua, lo que permite la formación de humedales y lagunas someras; y con el paso del tiempo estos ecosistemas se colonizan por las comunidades vegetales formando las turberas, a este proceso se le conoce como terrestización. En el segundo proceso, la paludificación, la turba se acumula en una superficie mineral plana y al ser un suelo que impide la degradación de la materia orgánica y filtración del agua, da como resultado la formación de la turbera (Díaz *et al.*, 2015; Zegers *et al.*, 2006).

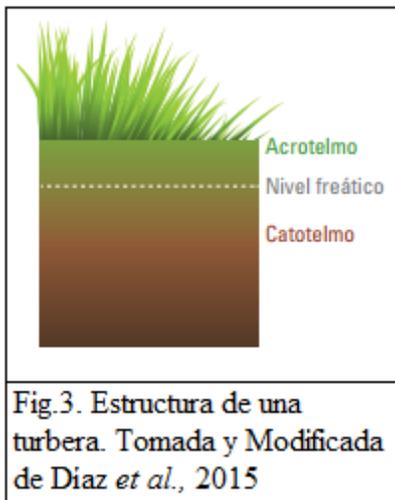


Fig.3. Estructura de una turbera. Tomada y Modificada de Díaz *et al.*, 2015

Las turberas se caracterizan por tener dos capas funcionales con propiedades diferentes que están bien definidas (Fig. 3). El acrotelmo es una capa superficial biológicamente activa, que abarca desde la superficie hasta una profundidad delimitada por el nivel freático; en esta zona se lleva a cabo la fijación de carbono y la descomposición de la materia orgánica. El catotelmo corresponde a la sección de materia orgánica ubicada inmediatamente bajo el acrotelmo; en esta zona la materia orgánica se descompone por medio de los microorganismos por lo que el proceso es más lento (Díaz *et al.*, 2015).

Las turberas se clasifican de acuerdo al pH, la entrada de nutrientes, la fuente agua de la cual se abastece y por las comunidades vegetales que están formadas. De acuerdo a la concentración de nutrientes las turberas se dividen en tres tipos: eutróficas, las cuales poseen altos niveles de nutrientes con un pH entre 6 y 7; las turberas oligotróficas, estas presentan baja disponibilidad de nutrientes con un pH que fluctúa entre 3 y 4; y por último las turberas mesotróficas que presentan condiciones intermedias de las turberas eutrógenas y mesotróficas (Díaz *et al.*, 2015; Fernández y Zapata, 2011; Zegers *et al.*, 2006).

De acuerdo al origen del agua que abastece a las turberas, se clasifican en tres tipos. Las turberas ombrotróficas u ombrógenas, las cuales presentan un abastecimiento de agua por medio de la precipitación y presentan una baja concentración de nutrientes y minerales; las turberas minerotróficas o geógenas donde el aporte del agua es por medio de aguas superficiales o subterráneas y presentan mayor concentración de nutrientes, además suelen ser eutróficas o

mesotróficas; y las turberas de transición que presentan características intermedias (Díaz *et al.*, 2015; Fernández y Zapata, 2011).

Las turberas también se clasifican de acuerdo a las comunidades vegetales que son dominantes, en general se han separado en tres: las turberas esfagnosas que están dominadas por cojines laxos de *Sphagnum*; las turberas Graminoides que presentan especies semejantes de gramíneas, así como algunas Ciperáceas y Juncáceas; y las turberas pulvinadas que son aquellas que se encuentran dominadas por plantas que crecen en forma de cojines compactos y duros (Díaz *et al.*, 2015).

### ***Variabilidad climática durante el Younger Dryas y el Holoceno***

El Pleistoceno y el Holoceno forman parte del Cuaternario el cual inició hace 2.6 millones de años. Este periodo se caracteriza por tener ciclos muy marcados con duraciones aproximadas de 100,000 años, con alternancia de etapas más frías comparados con el clima actual, conocidas como periodos glaciales y caracterizados por la expansión de los grandes casquetes de hielo hacia posiciones ecuatoriales; y etapas con un clima similar al actual o un poco más cálido, conocidos como periodos interglaciales (Caballero *et al.*, 2010).

En el último ciclo glacial se encuentra el Último Máximo Glacial, fechado entre 26,500 y 19,000 años cal. AP (Clark *et al.*, 2009). Durante este evento se estima para el centro de México una disminución en la temperatura de 6 a 8° C, con la línea de las nieves descendiendo hasta 3940 m en el volcán Iztaccíhuatl, a 3400 m en el Tancítaro y a 3650 m en el Cofre de Perote, reflejando periodos glaciales (Vázquez-Selem y Heine, 2004). Con base en los conjuntos polínicos se propone un desplazamiento del límite bosque de Pino-zacatonal alpino durante el UMG de aproximadamente 1000 m asociado a cambios en la distribución y en la composición de la vegetación (Caballero *et al.*, 2010).

Cuando inicia el Glacial Terminal (15,000 a 12,000) los glaciares comenzaron a retroceder lentamente, y después de 14,000 cal AP. la deglaciación fue más pronunciada (Caballero *et al.*, 2010). Esto da paso al inicio del Interglacial; para este periodo la insolación de verano se encontraba en su máximo, siendo el principal forzamiento para la deglaciación. Sin

embargo, al finalizar el Pleistoceno tardío sucedió un evento climático importante denominado el *Younger Dryas* (Carlson, 2013).

El *Younger Dryas* es considerado como un evento climático abrupto, caracterizado por una breve fase de enfriamiento fechado entre los 13,000 y 11,500 años cal. AP. y marcó el fin del último periodo Glacial (Rasmussen *et al.*, 2006). Se registra en Europa, en el Atlántico del Norte, al Norte del Océano Pacífico a través de los registros en Asia y América del Norte y los trópicos. Se sugiere que la principal causa de este evento fue la disminución de la Circulación Meridional de Retorno (AMOC) (Carlson, 2013).

Los núcleos de hielo de Groenlandia proporcionan un mejor registro de este evento climático, indicando que la temperatura disminuyó hasta 9 °C y 11 °C con respecto a la temperatura actual y a finales del evento se registra un aumento de la temperatura de  $10 \pm 4$  °C. En Europa se registra un enfriamiento de 3 °C a 4 °C, reflejado en los avances glaciales de los Alpes Suizos. En el Atlántico del Norte Oriental la temperatura de la superficie del mar muestra un enfriamiento de 1°C a 3 °C, pero en el sudoeste de Estado Unidos la temperatura de la superficie del mar aumentó 1.5 °C, esto relacionado con la desaceleración del AMOC y la disminución del transporte de calor hacia el Norte. Para el Golfo de México la temperatura de la superficie del mar descendió a finales del *Younger Dryas* (Carlson, 2013).

Para los trópicos, la temperatura estimada durante el *Younger Dryas* es compleja, debido a que la respuesta ante estos cambios no es uniforme en los trópicos. La temperatura de la superficie del mar muestra un calentamiento de 0.25 a 1.2 °C en el Mar Caribe y al noreste de Brasil. Posiblemente éste cambio de la temperatura fue causado por un desplazamiento hacia el sur de la Zona Intertropical de Convergencia, provocando aumentos en la fuerza de los vientos alisios. Además, se sugiere una disminución de la precipitación al Norte del Ecuador y un aumento al Sur del Ecuador (Carlson, 2013).

Para México los estudios geomorfológicos en algunos volcanes como La Malinche, Nevado de Toluca e Iztaccíhuatl, no muestran evidencias claras de avances glaciales para el *Younger Dryas* (Vázquez-Selem y Heine, 2004), mostrando un patrón regional diferente al de las montañas de los Andes sudamericanos (Heine, 1994), Para las montañas de México se muestra

un retroceso de los glaciares, reconstruyendo un aumento de la temperatura de 2°C (Caballero *et al.*, 2010).

El presente interglaciar denominado Holoceno inicia a los 11,500 años cal AP y se divide en tres periodos: Holoceno Temprano, Holoceno Medio y Holoceno Tardío.

El Holoceno Temprano abarca de 11,500 a 8,000 años cal AP. Durante este periodo se indica a nivel global que las regiones de latitudes altas se encontraban más cálidas en comparación con el Pleistoceno, además se sabe que el nivel del mar aumentó (Grove, 2008; Mayewski *et al.*, 2004). En este periodo ocurre una oscilación climática a los 8,200 años, el cual consiste en un enfriamiento con una disminución de la precipitación registrando en Groenlandia y Europa. Así mismo en China y África se reportan episodios secos y con fuertes vientos. Después de este evento las condiciones ambientales fluctuaron con formaciones de glaciares que avanzaron y retrocedieron dejando a su paso la formación de morrenas; durante los retrocesos se tiene registrado que la temperatura de verano fue aproximadamente entre 0.7 °C y 0.9 °C arriba de la actual y condiciones predominantemente secas (Mayewski *et al.*, 2004).

El Holoceno Medio se registra de los 8,000 a 4,000 años cal AP. Durante este periodo se conoce un evento climático llamado el Máximo del Holoceno o el Óptimo Climático del Holoceno con su máximo a los 6,000 años cal AP. En este evento la temperatura aumentó alrededor de 3°C, se tienen mayores evidencias en latitudes medias del Hemisferio Norte y en los trópicos (Mayewski *et al.*, 2004).

El Holoceno Tardío se ubica a partir de los 4,000 años cal AP hasta la actualidad. En este periodo se conocen dos eventos climáticos importantes: La Anomalía Cálida Medieval (ACM) y La Pequeña Edad de Hielo (PEH). La ACM abarcó desde los 950 a los 1,250 años dC. y se caracterizó por temperaturas cálidas con bajas precipitaciones, lo cual fue provocado por el aumento de la insolación de verano y cambios en la circulación oceánica, provocando aridez en latitudes bajas. Por otro lado, la PEH abarca de 1,400 a 1,850 años dC., en el Atlántico del Norte se registra una disminución en la actividad solar lo cual provocó una desaceleración de la circulación termohalina. Además, se registra una intensa actividad volcánica en varias regiones del planeta provocando alternancia de periodos cálidos y fríos (Grove, 2008; Mayewski *et al.*,

2004). Todos estos eventos pueden ser explicados por cambios graduales en la órbita terrestre y cambios en la inclinación del eje terrestre (Mayewski *et al.*, 2004; Vázquez y Heine, 2004).

### ***Historia glacial para Cofre de Perote***

En el volcán Cofre de Perote existe evidencia de glaciación, esta coincide con el Último Máximo Glacial con una edad de 22,000 a 18,000 años cal AP. El desarrollo de las morrenas ocurrió hace 20,000 años cal AP hasta los 14,000 años cal AP indicando que los glaciares descendieron alrededor de 3,390 msnm, así mismo la línea de equilibrio de las nieves se ubicaban hasta los 3,940 msnm (Caballero *et al.*, 2010; Vázquez-Selem y Heine, 2004).

A finales del Pleistoceno se tiene el Glacial Terminal fechado a una edad aproximada de 15,000-12,000 años cal AP. El glacial comenzó a retroceder formando morrenas recesionales; se sabe que después de los 14,000 años cal AP el glacial retrocedió a una mayor rapidez y hasta los 12,000 años cal AP ya no se tiene evidencia de glaciales en el Cofre de Perote. Esto acompañado de evidencia de pequeñas morrenas a 3,650 msnm que probablemente se formaron a finales del Pleistoceno (Caballero *et al.*, 2010; Vázquez-Selem y Heine, 2004).

## ANTECEDENTES

### *Estudios con amebas testadas*

Los estudios ecológicos con amebas testadas en turberas muestran una fuerte correlación entre la estructura de la comunidad de las amebas testadas y la humedad de la superficie de las turberas (De Jong *et al.*, 2010). La presencia de estos organismos en estos ecosistemas está influenciada por la humedad, el pH y la disponibilidad de nutrientes, además de la temperatura, el oxígeno, la luz y la composición misma de las turberas (Charman, 2001; Fernández y Zapata, 2011). Las investigaciones previas revelan que el uso de las amebas testadas permite conocer y entender la variabilidad climática. La respuesta a las variaciones ambientales de las comunidades de amebas testadas en turberas hace que estos organismos sean utilizados como bioindicadores para el estudio paleoclimático.

Las primeras investigaciones se realizaron en Canadá para llevar a cabo reconstrucciones paleoambientales en turberas, donde se comparó la presencia de las amebas testadas en los sedimentos con su preferencia ecológica para determinar las variables ambientales que influían en su presencia y abundancia (Charman y Warner, 1997).

La mayor parte de las investigaciones están centradas en sitios de latitudes altas, logrando reconstruir la hidrología. Swindles *et al.*, (2015b) realizaron un primer estudio paleoecológico para una turbera tropical, donde se analizó una secuencia de 400 cm de la Amazonia Occidental (Perú), reportando bajas abundancias con valores menores a 50 individuos por cm<sup>3</sup>. Los taxones más abundantes fueron *Centropyxis aculeata*, *Hyalosphenia subflava*, *Phryganella acropodia* y *Trigonopyxis arcula*. A pesar de la baja abundancia de amebas testadas en el registro, logran reconstruir los cambios hidrológicos para los últimos 8,000 años.

Para México, existen pocos trabajos ecológicos previos con amebas testadas. En el primero de ellos se analizó la composición de amebas en tres cenotes de Quintana Roo para establecer cambios de salinidad con base a las comunidades de amebas testadas y foraminíferos y documentaron que las especies de *Centropyxis* soportan mayores salinidad que otras amebas testadas, siendo *Centropyxis constricta* var. “aerophila” la especie más tolerante (Van Hengstum

*et al.*, 2008). En otra investigación en un cenote de la Península de Yucatán Van Hengstum y cols. (2010) realizaron un estudio paleoambiental abarcando los últimos 4,200 años a través de microfósiles bentónicos como las amebas testadas y los foraminíferos, además de geoquímica, logrando reconstruir cambios de salinidad, en la productividad primaria y patrones de precipitación regional (Van Hengstum *et al.*, 2010).

En suelos de bosques de pino de México del estado de Michoacan, se estudió la población de amebas testadas, encontrando un total de 68 especies y variedades correspondientes a 17 géneros, siendo *Centropyxis* y *Euglypha* los géneros más diversos. Los resultados obtenidos mostraron una complicación para encontrar una distribución biogeográfica de las amebas testadas para los bosques de pino, ya que no se conoce con certeza las relaciones bióticas y los patrones de distribución para estos sitios (Bobrov y Krasilnikov, 2011).

Otro estudio se realizó en los suelos de bosque de coníferas y caducifolios, en donde se encontraron 205 taxones los cuales fueron identificados hasta intraespecie, en los bosques caducifolios se encontró 126 intraespecies y en los bosques de coníferas 144 intraespecies. Los géneros reportados fueron: *Centropyxis*, *Cornuapyxis*, *Ellipsopyxis*, *Hoognraadia*, *Planhoogenraadia*, *Apolimia*, *Certesella*, *Apodra* y *Alocodera*, mostrando que las especies de amebas testadas en suelos de bosques presentan un alto polimorfismo y variabilidad, además algunas de las especies que se reportaron, mostraron tener adaptaciones para estar en hábitats con condiciones extremas. Sin embargo, al no tener suficientes datos ambientales no lograron hacer alguna interpretación ecológica, por lo tanto, se resalta la necesidad de realizar más estudios en estos ecosistemas, incluyendo parámetros ambientales y análisis moleculares (Bobrov *et al.*, 2013).

Por otra parte, en el estudio de Sigala *et al.*, (2016) realizado en 29 lagos de la Franja Volcánica Transmexicana, donde reportan un total de 41 taxones de amebas testadas, con 12 especies no reportadas para el país y 13 variedades, los géneros reportados fueron *Arcella*, *Argynnia*, *Centropyxis*, *Cucurbitella*, *Cyclopyxis*, *Chypoderia*, *Diffugia*, *Euglypha*, *Lesquereusia*, *Pentagonia*, *Pseudodiffligua* y *Scutiglypha*, resaltando la necesidad de nuevos estudios para conocer los patrones de distribución y la ecología de las amebas testadas para esta región, ya que

las especies reportadas mostraron tener variaciones morfológicas, mostrando una relación con las condiciones ambientales para cada sitio.

### ***Historia Climática del Cofre de Perote.***

Las reconstrucciones paleoambientales en turberas en México se restringen al trabajo por Navarro (2013) en la turbera del Valle la Teta del Cofre de Perote, Veracruz. El objetivo del trabajo fue documentar los cambios paleoambientales (cambios en la vegetación, humedad, temperatura), con base en el registro polínico, micropartículas de carbón y concentración de Titanio, abarcando un poco antes del *Younger Dryas* (Pleistoceno Tardío) al Holoceno (12,900 cal. AP. años al presente).

Los resultados obtenidos muestran los cambios en las comunidades vegetales y el ambiente durante los últimos 12,9000 cal. AP (Tabla. 1) en respuesta a los cambios climáticos.

Tabla. 1. Condiciones climáticas inferidas para los últimos 12,900 años cal AP en la turbera del Valle la Teta del Cofre de Perote, a través del registro palinológico y geoquímica (Navarro, 2013)

Periodo	Edad	Observaciones y condiciones climáticas inferidas
<b>Pleistoceno Tardío</b> <i>(Younger dryas)</i>	12,900 cal. AP - 11,450	Los resultados indican una alta erosión, así como la formación de un cuerpo de agua acompañado de la presencia de Cyperáceas, hay poca acumulación polínica. Además, se presenta oozes de diatomeas características de cuerpos de agua. Esto refleja condiciones húmedas y menos cálidas que el presente, así como condiciones poco estables para el desarrollo de la vegetación.
<b>Holoceno Temprano</b>	11,450 a 8,000 años cal AP	Se reconstruyen condiciones frías y secas con presencia de zacatonal alpino en los alrededores y hacia los 9,700 años cal AP hay condiciones más húmedas, posteriormente un descenso en la acumulación polínica en los 8200 años cal AP indica condiciones frías y secas.

<b>Holoceno Medio</b>	8,000 a 4,000 años cal AP	Hay aumento de polen de <i>Abies</i> y <i>Quercus</i> , con una disminución de Cyperáceas, reflejando condiciones fluctuantes con momentos secos y eventos de mayor humedad. En este periodo se observa una estabilidad en la temperatura reflejado en las acumulaciones polínicas.
<b>Holoceno Tardío</b>	4,000 años cal AP al presente	Para los primeros 2000 años los datos polínicos indican condiciones climáticas cálidas con una disminución en la humedad y con una erosión baja. A partir de los 2,317 años cal AP la erosión aumenta y las condiciones ambientales permiten el desarrollo de pastizal alpino, así como de bosques. Por último se observa un aumento en la erosión a partir de los 850 años cal AP que se especula es el resultado del impacto humano.

## JUSTIFICACIÓN

Las amebas testadas han sido utilizadas como bioindicadores para conocer los cambios ambientales en el pasado, además de ser utilizadas para conocer las alteraciones de los ecosistemas lacustres y de turberas, a causa del cambio climático y actividades antropogénicas (Bobrov *et al.*, 2002). Por otra parte, las turberas ofrecen información valiosa para los estudios paleoambientales, debido a que acumulan gran cantidad de materia orgánica, permitiendo preservar algunos microfósiles como el polen y amebas testadas, entre otros. Así mismo los cambios en la humedad de la superficie de las turberas reflejan el balance de precipitación y evapotranspiración, permitiendo conocer las variaciones hidrológicas y la evolución ambiental en zonas de altura (Charman, 2001; Swindles *et al.*, 2015a; Novenko *et al.*, 2015).

Además, se sabe que las amebas testadas juegan un papel importante en la captación y asimilación de carbono, son parte de la descomposición de la materia orgánica formando un enlace entre trófico entre bacterias, plantas y la fauna del lugar. También forman parte del control de las comunidades de bacterias y de hongos microscópicos (Jassey *et al.*, 2016). Investigaciones recientes realizadas en turberas demuestran que los cambios en la humedad de la superficie y la precipitación permiten conocer los cambios en la hidrología de las turberas durante el Holoceno y la respuesta que podrían tener ante las variaciones climáticas en el futuro (Swindles *et al.*, 2015a; Novenko *et al.*, 2015).

Sin embargo, para las zonas tropicales estas investigaciones son muy escasas, en México no se cuenta con ningún estudio de amebas testadas en turberas, por lo que este trabajo contribuirá a conocer las comunidades de estos organismos durante los últimos 13,700 años y su importancia ecológica, reconstruyendo además las variaciones hidrológicas y el estado trófico en una turbera del Cofre de Perote, siendo así el primer estudio realizado con amebas testadas en este tipo de ambiente para México.

## **OBJETIVOS**

### ***Objetivo general***

Reconstruir los cambios hidrológicos a partir del análisis de las variaciones en las comunidades de amebas testadas en una secuencia de depósito tipo turbera del valle de la Teta en el Cofre de Perote, Veracruz, durante los últimos 12,900 años.

### ***Objetivos particulares***

- Determinar la composición taxonómica de amebas testadas presentes a lo largo de la secuencia de la turbera del Cofre de Perote
- Reconstruir las variaciones ambientales por medio del ensamble de las amebas testadas de los últimos 12,900 años
- Integrar la información paleoambiental disponible para la secuencia (polen, susceptibilidad magnética) con las evidencias obtenidas con base a las amebas testadas para reconstruir la historia ambiental desde los últimos 12,900 años cal. AP.

## **HIPÓTESIS**

Los cambios ambientales como el calentamiento y la variabilidad climática del final del Plesistoceno y todo el Holoceno se verán reflejados en cambios en la composición de la comunidad de amebas testadas en los sedimentos de turba, permitiendo inferir cambios hidrológicos durante los últimos 12,600 años en la turbera del Cofre de Perote, Veracruz.

## ÁREA DE ESTUDIO

### *Características generales del sitio*

El Cofre de Perote (CP) se encuentra ubicado en la Faja Volcánica Transmexicana, al norte de la cordillera Citlaltépetl-Cofre de Perote (Fig. 4.). Es una montaña en forma de caja, su formación comenzó hace 1.3- 0.5 Ma., y terminó de formarse durante la transición del Pleistoceno al Holoceno, presenta una extensión de 40 km con dirección norte-sur y 30 km con dirección este-oeste, con una altitud que va desde los 1,200 a los 4,240 msnm (Carrasco *et al.*, 2010).

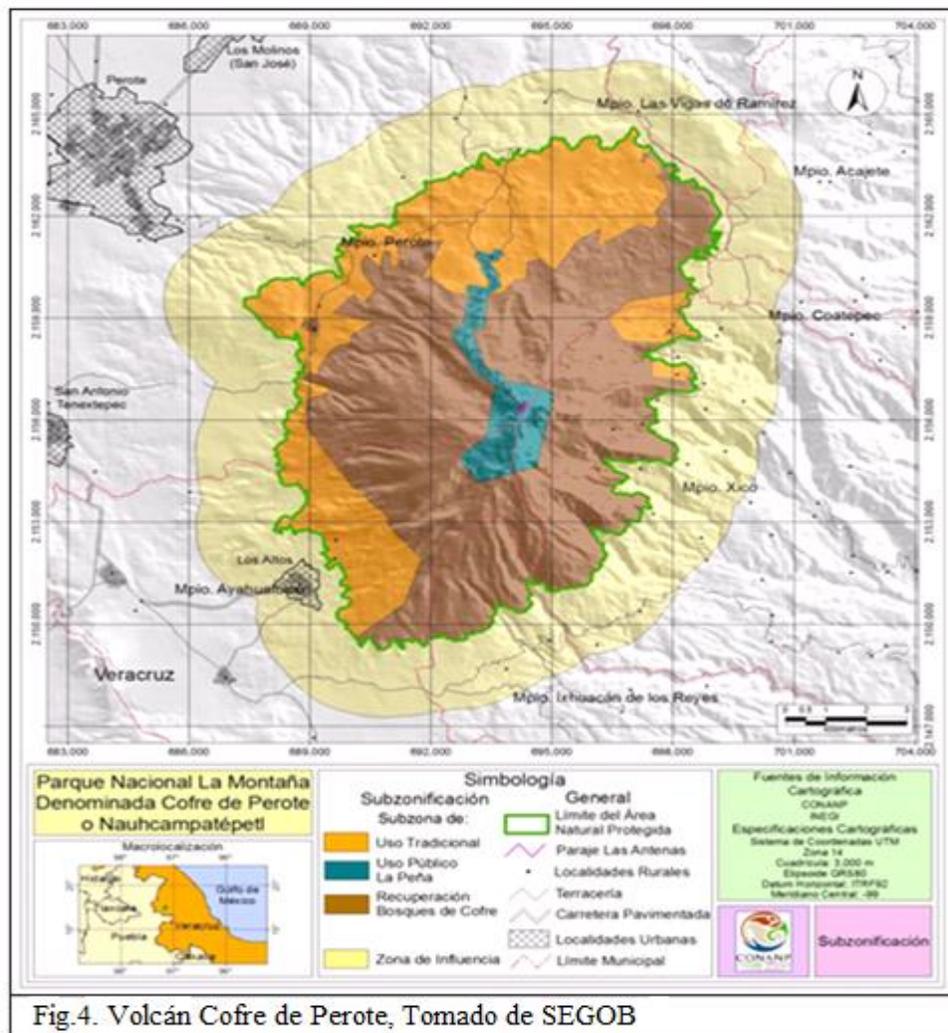


Fig.4. Volcán Cofre de Perote, Tomado de SEGOB

La formación del volcán consta de 5 etapas, las primeras tres etapas corresponden a la construcción principal del edificio, después sucedió un importante colapso post-eruptivo y con las erupciones provenientes de pequeños volcanes en la periferia del sitio durante el Holoceno, dieron forma a la parte Norte del volcán. Las cinco etapas se lograron definir por medio de edades radiométricas las cuales dan a detalle la evolución del volcán Cofre de Perote (Carrasco *et al.*, 2010).

Las etapas son las siguientes: 1) El emplazamiento de un complejo de domos con múltiples conductos que forman la estructura basal del CP, con una edad de aproximada de 1.3-0.51 Ma. 2) La construcción de la estructura inferior del CP con una edad de formación aproximada de 0.42-0.31 Ma. 3) Erupción de lavas en forma de domos que forman la parte superior del edificio sucedido hace unos 0.25-0.2 Ma. 4) Al menos dos eventos de colapsos que han ocurrido después del cese de la actividad magmática del CP con edad aproximada de 40,000 y 10,000 años. En esta etapa se presentaron avalanchas de escombros de gran volumen y depósitos de detritos 5) Erupción de un gran número de conos monogenéticos en los flancos del CP, con una edad ubicada en el Pleistoceno y Holoceno, probablemente relacionados al vulcanismo regional, la composición de las rocas es de basáltica con rocas de calcialcalinas y alcalinas. (Carrasco *et al.*, 2010; Vargas, 2010)

### ***Valle la Teta***

El valle la Teta se caracteriza por ser un antiguo valle glacial (Fig. 5), con un área de la zona de perforación de 4,280 m<sup>2</sup>. En la actualidad hay una turbera donde se desarrollan gramíneas amacolladas, el suelo se caracteriza por un alto contenido de humedad lo cual impide el desarrollo de los bosques. De acuerdo a la clasificación de turberas este sitio es una turbera mesotrófica o de transición, ya que la humedad proviene de la precipitación y por escorrentía favoreciendo el aporte de nutrientes.

El sitio se ubica dentro del Parque Nacional Cofre de Perote, se caracteriza por un clima templado, sub-húmedo y frío con un verano fresco y largo, la temperatura media anual oscila

entre 5°C y 12°C; sin embargo, en los meses más fríos que van de diciembre a febrero se llegan a registrar temperaturas hasta -3°C, y en los meses más calurosos (abril a junio) se han llegado a registrar hasta 27°C. (Narave, 1985). La precipitación oscila entre los 1,500 y 2,250 mm anuales. La vegetación del lugar corresponde a zonas frías y templado-frías. Los tipos de vegetación primaria que existen son: pinares mixtos, bosque de *Abies religiosa*, bosque de *Pinus hartwegii*, zacatonal alpino, bosque de pino-encino, bosque caducifolio y turbera (Vázquez, 2014). El sitio de perforación se encuentra dentro de la franja de *Pinus hartwegii* y *Abies religiosa*.

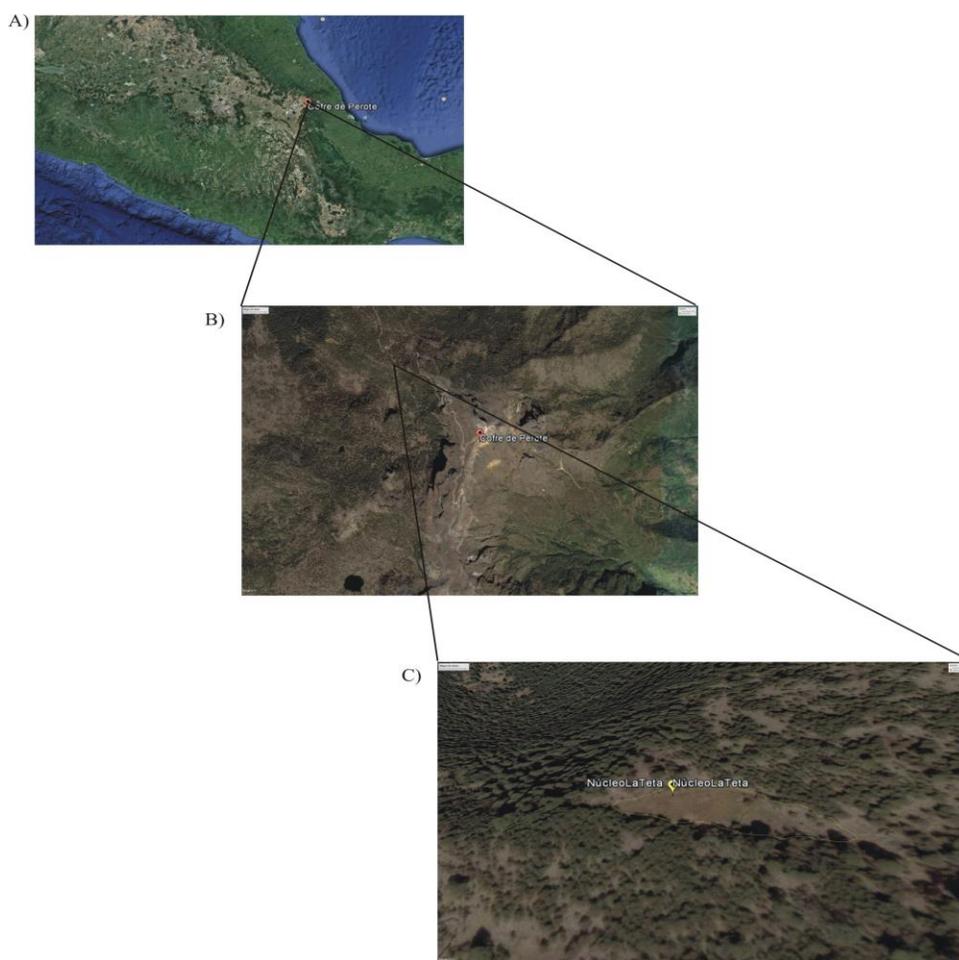


Fig. 5. Mapa del sitio de estudio. A) Centro de México, B) Volcán Cofre de Perote y C) Turbera del Valle la Teta. Tomado y modificado de Google Earth.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Extracción de la secuencia sedimentaria*



Fig.6. Valle la Teta, fotografía proporcionada por el grupo de cambio climático 2010-2.

Se realizó una perforación en marzo del 2010, en el Cofre de Perote Veracruz, al fondo de la cañada la Teta (Fig. 5 y 6), que corresponde a un antiguo valle glaciar, en la cara noroeste del volcán, a una altura de 3,717 msnm a  $19^{\circ}30'12.1''N$  y  $-97^{\circ}09'52.4''W$ . Con la ayuda de un nucleador tipo Eijkelkamp (Fig. 7.), se recuperaron 6 tramos de un metro de sedimento en tubos de PVC transparente que fueron conservados a  $4^{\circ}C$  en el laboratorio. La secuencia sedimentaria recuperada cuenta con una longitud de 444 cm, abarcando los últimos 12,900 años (Navarro,

2013).

### *Características de la secuencia sedimentaria*

La descripción de la secuencia sedimentaria fue realiza por Navarro (2013) y a continuación se presenta un resumen. La secuencia sedimentaria está constituida de turba y arcilla con altas concentraciones de materia orgánica y cenizas. Se describen cinco unidades bien definidas las cuales fueron representadas en la litoestratigrafía.

- Unidad 5, abarca a partir de los 444 cm hasta los 424 cm, con sedimentos limosos amarillo con oozes de diatomeas y una capa de cenizas.
- Unidad 4, abarca a partir de los 423 cm hasta los 310 cm, con sedimentos tipo turba y una alta concentración de materia orgánica de color café. De 353 cm a 348 cm hay una capa de restos de madera.
- Unidad 3, abarca a partir de los 309 cm a los 140 cm, con sedimentos de arcillas intercaladas con turba ricos en materia orgánica.

- Unidad 2, abarca a partir de los 140 cm hasta los 90 cm, con sedimentos de turba con alta materia orgánica, además de arena mezclada con ceniza de color gris.
- Unidad 1, abarca los primeros 90 cm, con sedimentos de arcilla y alto contenido de materia orgánica.

### ***Datación del núcleo con radiocarbono***

El fechamiento fue realizado por Navarro (2013) se tomaron tres muestras para fechar por el método de radiocarbono AMS, las muestras fueron tomadas a los 90, 166 y 362 cm de profundidad de la secuencia obtenida. La primera presentaba un alto contenido de materia orgánica, y las dos últimas corresponden a pequeños trozos de madera que se encontraba presente en el sedimento (Tabla 3). Las muestras fueron analizadas la Universidad de Arizona (Navarro, 2013).

Se elaboró el modelo de edad con los datos con ayuda de Clam 2.2 y del paquete estadístico R, y se realizó una extrapolación a la parte superior e inferior del núcleo, además se calculó la tasa de sedimentación.



Fig.7. Nucleador Eijkelkamp, fotografía proporcionado por el grupo de cambio climático 2010-2

### ***Trabajo de laboratorio para la extracción de las amebas testadas***

Se muestreó cada 20 cm para cada tramo de la secuencia, obteniendo un total de 23 muestras. Para cada profundidad se tomaron 2 cm<sup>3</sup> y se tamizaron con una malla de 53 micrómetros, recuperando la fracción mayor para su posterior observación al microscopio estereoscópico. Se contaron todas las testas encontradas en los 2 cm<sup>3</sup>.

La extracción de las testas se llevó a cabo con la ayuda de un pincel de cerdas delgadas. Los individuos fueron colocados, separando y contabilizando a las diferentes especies en un

portaobjetos con una gota de glicerina para la conservación de las testas. Después fueron colocados en portaobjetos excavados para la observación al microscopio óptico y su registro fotográfico.

### ***Identificación de las especies***

Para la identificación de las especies se realizó la toma de fotografías en un microscopio óptico modelo Zeiss Axio con una cámara Axio Cam ERcSs, y la observación al microscopio estereoscópico modelo Zeiss stemi 2000-C, así como fotografías al microscopio electrónico de barrido de escritorio modelo JEOL, JEM-6000-PLUS, para la observación de los detalles y ornamentaciones de las testas. Así mismo se tomaron datos morfométricos de la testa y se identificó siguiendo las guías de Da Silva *et al.*, 2016; Chardez, 1958; Deflandre, 1936; Foissner y Korganova, 1995; Kumar y Dalby, 1998; Luketa, 2015; Luketa, 2016; Mazei y Tsyganov, 2006; Meisterfeld, 2008; Ogden y Hedley, 1980; Todorov *et al.*, 2009; Todorov, 2010.

### ***Análisis de resultados***

Para elaborar la gráfica de abundancia y establecer los conjuntos de amebas fue utilizado el programa Tilia 2.1 el cual permite utilizar todos los conteos de amebas testadas y representarlos gráficamente. Se usó (CONISS) que hace análisis de agrupamiento con limitación estratigráfica, lo que permite dividir el perfil en zonas (Grimm, 1987). Se realizó un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA por sus siglas en inglés) con ayuda del software R 2.11.1 Esta técnica multivariada simplifica la información y permite visualizar la relación de las especies con las variables ambientales mediante un diagrama (Correa *et al.*, 2014).

## RESULTADOS

### *Modelo de edad y litoestratigrafía*

Se construyó el modelo de edad con base a las fechas obtenidas por Navarro (2013), las cuales se muestran en la tabla 2. La tasa de sedimentación de los 2,200 años cal. AP al presente es de 0.25 mm/año; después disminuye a 0.20 mm/año hasta los 3,750 años cal. AP y en lo más profundo de la secuencia la tasa de sedimentación aumenta a 0.31 mm/año. La extrapolación realizada muestra un rango de edad de los últimos 12,900 años cal. AP, abarcando desde el *Younger Dryas* y todo el Holoceno (Fig. 9).

Tabla 2. Fechamientos por radiocarbono por AMS. Tomada y modificada de Navarro (2013).

Código de laboratorio	Profundidad (cm)	Tipo de muestra	Edad 14 C- AMS (años AP)	Años cal AP 2 $\sigma$
AA94608	90	Materia orgánica	2,219 $\pm$ 51	2,132-2,340
AA92131	166	Madera	3,500 $\pm$ 44	3,683-3,887
AA92132	362	Madera	8,873 $\pm$ 62	9,738-10,187

Se puede observar el cambio en la coloración de la secuencia sedimentaria, además presenta alto contenido de turba, cenizas y arcillas (Fig. 8). La litoestratigrafía realizada muestra las cinco unidades identificadas en el núcleo, así como las profundidades donde se obtuvieron las muestras para la datación del núcleo. Así mismo se representa el modelo de edad estimado para la secuencia (Fig. 9).

A continuación, se muestra una fotografía de la secuencia sedimentaria obtenida en el Valle la Teta en el 2010 (Fig. 8)

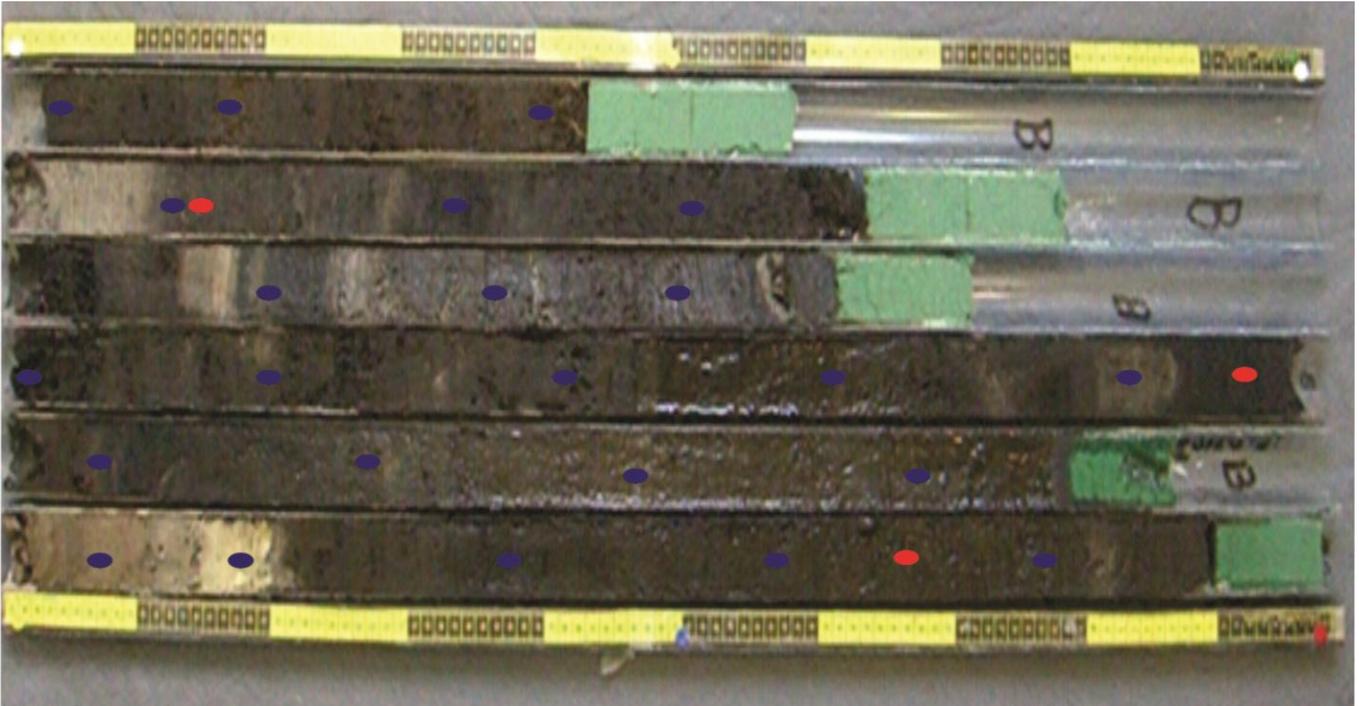


Fig. 8. Se muestran los tramos obtenidos del Valle la Teta, los puntos azules corresponden a las muestras obtenidas para la extracción de amebas testadas y los puntos rojos corresponden a las muestras para el fechamiento por el método por radiocarbono.

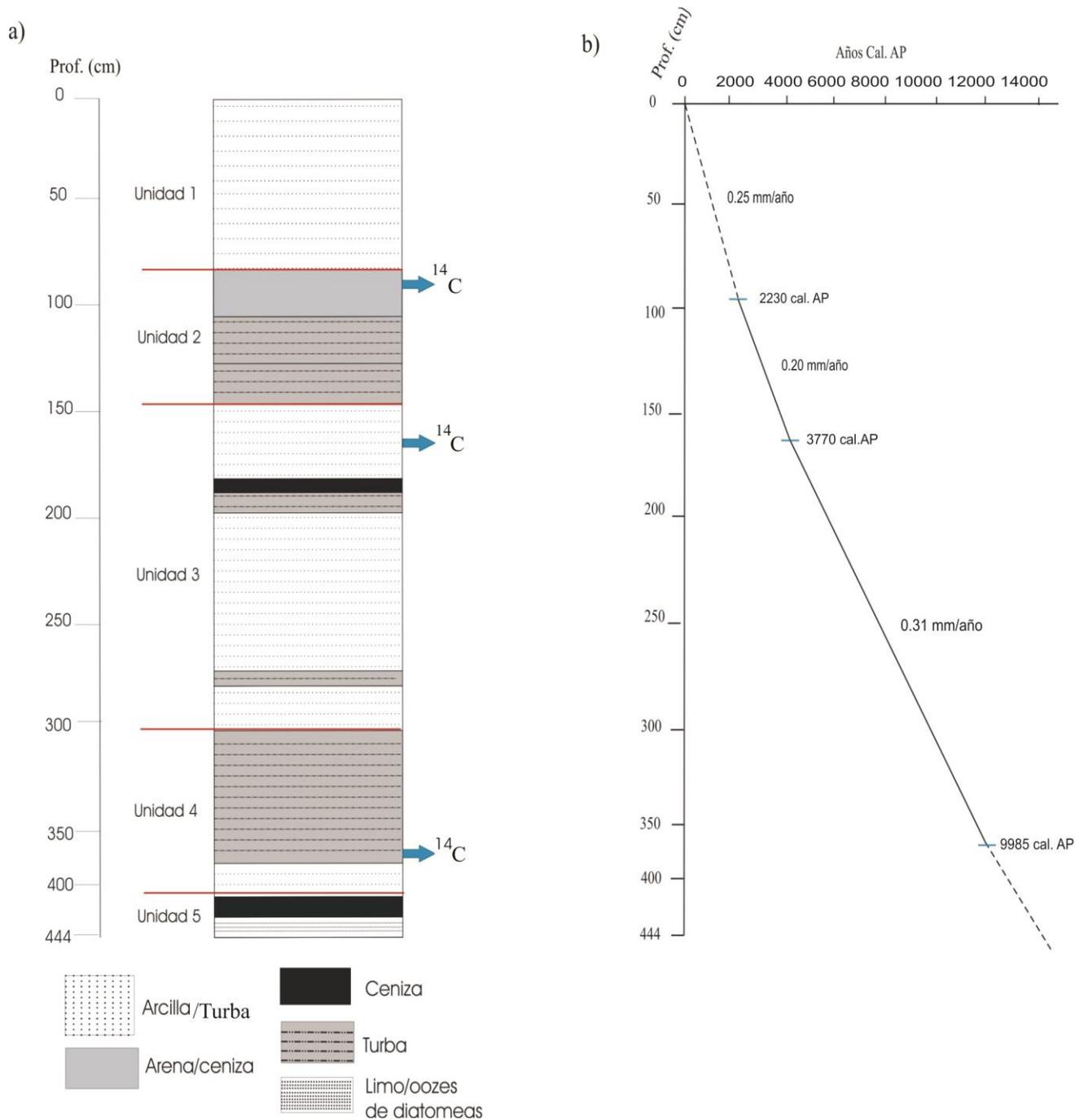


Fig. 9. a) Litoestratigrafía del núcleo sedimentario, se muestran las cinco unidades definidas, así como las profundidades de las muestras para la datación por  $^{14}\text{C}$ . b) Modelo de edad estimado por Clam 2.2 (Grimm, 1987), las marcas azules representan las edades calibradas y se señalan las tasas de sedimentación.

## *Taxonomía de las amebas testadas de la Turbera del Valle la Teta*

La identificación de las amebas testadas se realizó con base en la morfología de las testas. A continuación, se muestran las descripciones de cada especie y un morfo, y se describen los detalles morfológicos para cada especie con fotografías en microscopio a campo claro y en el microscopio electrónico de barrido. Así mismo se presentan los datos morfológicos y morfométricos tomados para cada especie.

La clasificación fue tomada de acuerdo a Adl y cols. (2012), la cual agrupa a los protistas con base a análisis filogenéticos basados en filogenias realizadas con rRNA, además de incorporar la taxonomía tradicional basada en la morfología de los organismos. En esta clasificación se muestran las categorías marcadas con puntos, en donde indican los grupos taxonómicos que pertenece cada una de las especies y se elimina la calcificación tradicional. Para este trabajo fue necesario llegar hasta variedad, a pesar que esta categoría no es reconocida en el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Sin embargo, la plasticidad fenotípica de las amebas testadas permite reconocer ecofenotipos, permitiendo así una mejor asociación de este grupo con alguna variable ambiental (Nasser *et al.*, 2016).

### Super Grupo Amebozoa

- Tubulinea Smirnov *et al.* 2005

- Arcellinida Kent 1888

- Arcelina Hacckel 1894

- Género *Arcella* Ehrenberg 1832

- Arcella arenaria* Greeff 1866

- Diffflugina Meisterfeld 2002

- Género *Argygnia* Vucetich 1974

- Argygnia dentistoma* (Penard 1890)

*Argynnia retorta* (Leidy 1879)

Género *Apodera* Loeblich & Tappan 1961

*Apodera vas* Loeblich & Tappan 1961

Género *Bullinularia* Deflandre 1953

*Bullinularia indica* Penard 1907

Género *Centropyxis* Stein 1857

*Centropyxis aculeata* Ehernberg 1832

*Centropyxis aculeata* Ehernberg 1832 var. “discoïdes”

*Centropyxis constricta* (Ehernberg 1843)

*Centropyxis constricta* Ehernberg 1843 var. “aerophila”

*Centropyxis constricta* Ehernberg 1843 var. “spinosa”

Género *Cyclopyxis* Deflandre 1929

*Cyclopyxis kahli* Deflandre 1929

Género *Difflugia* Leclerc 1815

*Difflugia oblonga* Ehernberg 1832

*Difflugia oblonga* Ehernberg 1832 var. “linearis”

*Difflugia urceolata* Carter 1864

*Difflugia urceolata* Carter 1864 var. “elongata”

Género *Lesquereusia* Schlumberger 1845

*Lesquereusia modesta* Rhumbler 1895

Género *Longinebela* Kosakyan 2016

*Longinebela tubulosa* (Penard 1890)

Género *Nebela* Leidy 1874

*Nebela collaris* Ehrenberg 1848

Género *Quadrudella* Cockerell 1909

*Quadrudella symmetrica* Wallich 1863

Super grupo SAR

- Rhizaria Cavalier-Smith 2002

- Cercozoa Cavalier-Smith 1998, emend. Adl et al. 2005

- Imbricatea Cavalier-Smith 2011

- Silicofilosea Adl et al. 2005, emend. Adl et al. 2012

- Euglyphida Copeland 1956, emend. Cavalier-Smith 1997

- Euglyphidae Wallich 1864, emend Lara et al. 2007

Género *Trinema* Dujrdn 1841

*Trinema penardi* Thomas y Chardez 1958

*Arcella arenaria*

Testa autogénica con forma de “boina”, la testa presenta placas circulares, la apertura es circular y se encuentra en posición central. De vista lateral se observa una invaginación en la apertura, presenta bordes en la orilla de la testa y tiene un color amarillento a campo claro (Fig. 10). El diámetro de la testa es de 67  $\mu\text{m}$  a 85  $\mu\text{m}$  y la apertura de la testa es de 18  $\mu\text{m}$  a 22  $\mu\text{m}$ .

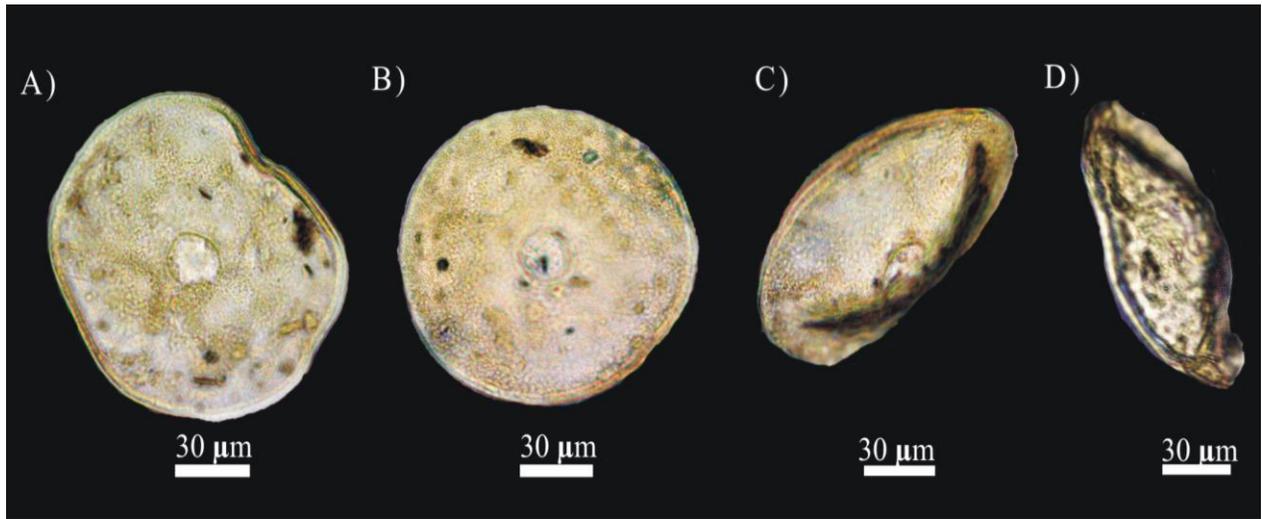


Fig. 10. *Arcella arenaria*. A) y B) vista ventral, C) y D) vista lateral. Fotografías en microscopio óptico con campo claro 400 x

*Argynnia dentistoma*

Testa autogénica en forma de “saco”, presenta placas circulares y algunas alargadas, algunas testas pueden presentar frústulas de diatomeas y algunos minerales adheridos. La apertura es circular formada por placas circulares y se encuentra en posición terminal. En campo claro es de color amarillento, hialino y la apertura forma un patrón de dientes por las placas (Fig. 11). El largo de la testa es de 119  $\mu\text{m}$  a 123  $\mu\text{m}$ ; el ancho de la testa es de 77  $\mu\text{m}$  a 84  $\mu\text{m}$  y la apertura de 27  $\mu\text{m}$  a 34  $\mu\text{m}$ .

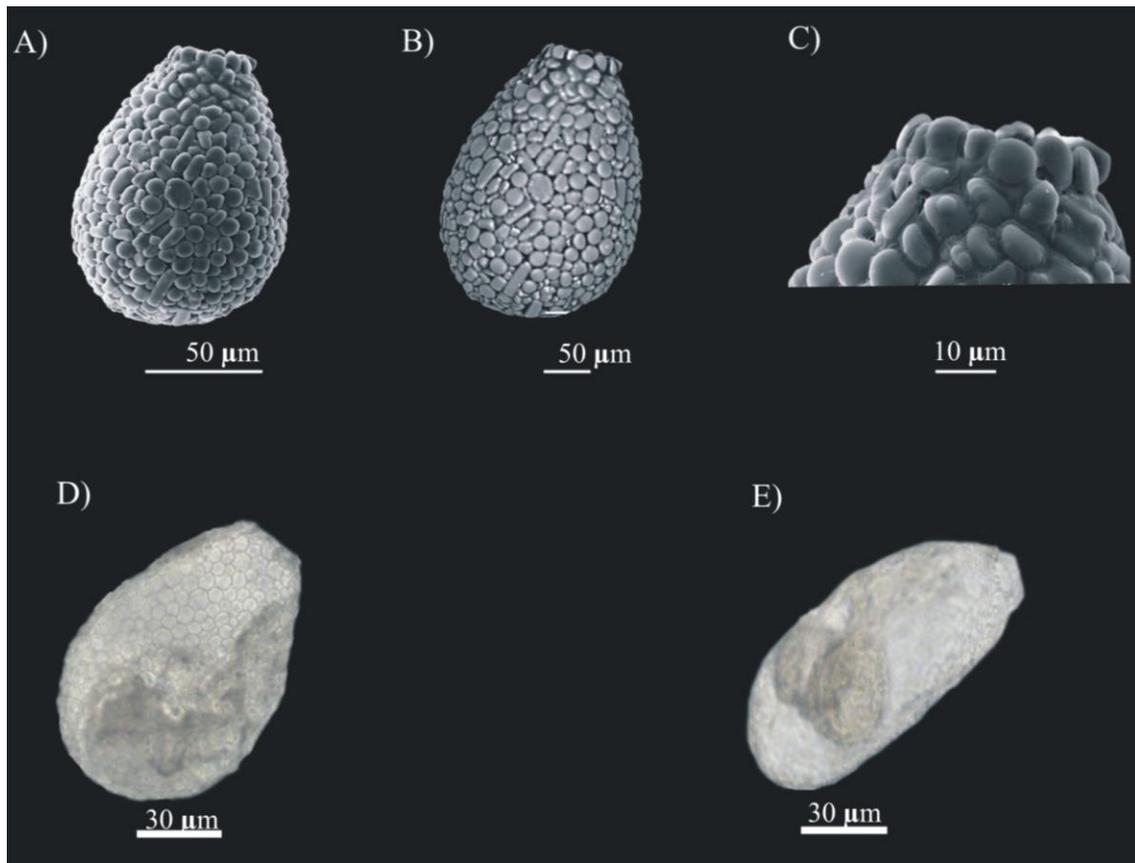


Fig. 11. *Argynnia dentistoma*. A) y B) vista ventral, C) acercamiento a la apertura, fotografías de microscopía electrónica de barrido. D) vista ventral y E) vista lateral fotografías en microscopio óptico en campo claro 400 x

*Argynnia retorta*

Testa autogénica en forma de “saco”, compuesta por placas circulares pequeñas y grandes, además se observan algunas frústulas de diatomeas en la testa, de vista lateral se observa una curvatura del cuello. La apertura es circular y está posicionado en la zona terminal de la testa, formada por placas circulares, a campo claro se observa de color amarillenta hialino (Fig. 12). El largo de la testa es de 109  $\mu\text{m}$  a 142  $\mu\text{m}$ ; el ancho de 47  $\mu\text{m}$  a 73  $\mu\text{m}$ ; el cuello de 29  $\mu\text{m}$  a 37  $\mu\text{m}$  y la apertura de 20  $\mu\text{m}$  a 27  $\mu\text{m}$ .

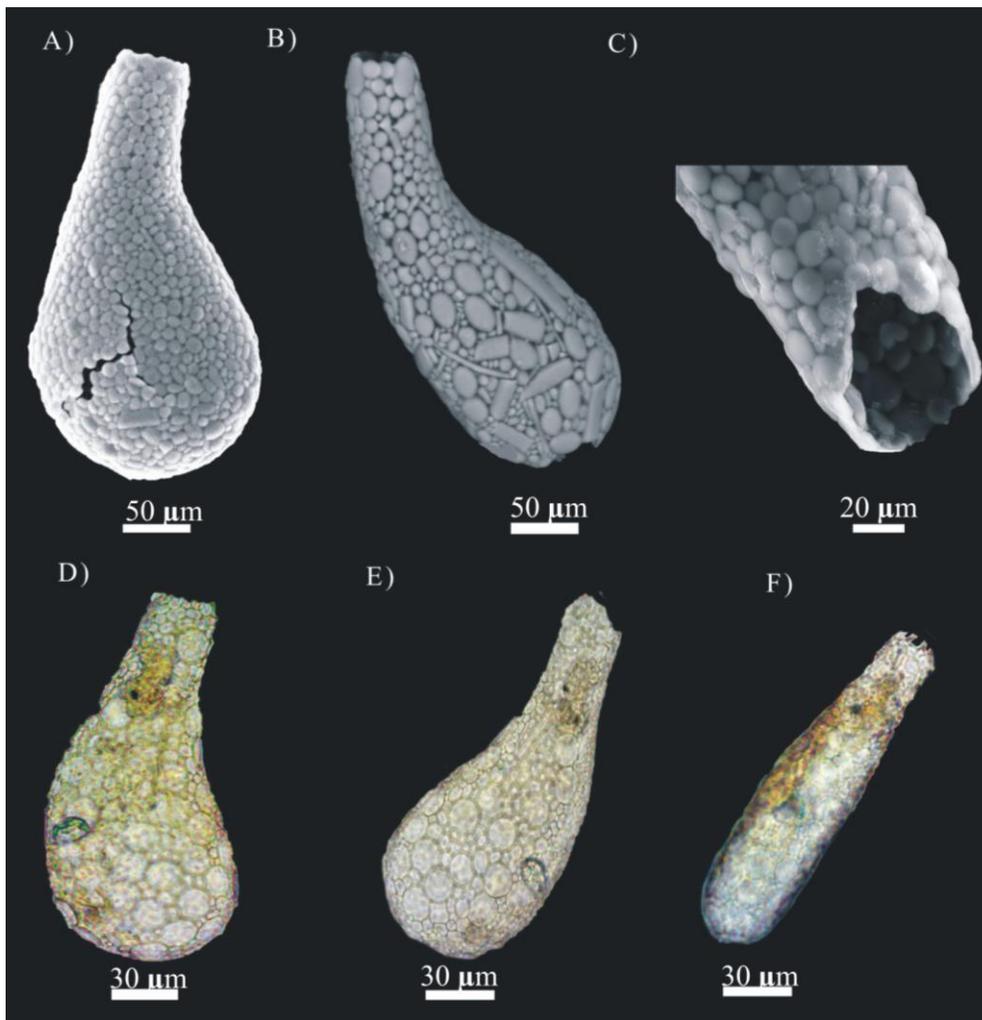


Fig. 12. *Argynnia retorta*. A) Vista ventral, B) vista lateral, C) acercamiento a la apertura, fotografías de microscopía electrónica de barrido, D) vista ventral, E) vista semi-lateral F) vista lateral fotografías con microscopio óptico con campo claro 400 x

### *Apodera vas*

Testa xenogénica en forma de “saco”, compuesta por algunas frústulas de diatomeas, algunos minerales y se observan algunas placas adheridas a la testa. Es una testa que presenta una constricción formando, lo que se observa como una aparente segunda cámara, presenta una coloración marrón a campo claro (Fig. 13). El largo de la testa es de 150  $\mu\text{m}$  a 163  $\mu\text{m}$ ; el ancho de 78  $\mu\text{m}$  a 83  $\mu\text{m}$  y la apertura: de 28  $\mu\text{m}$  a 35  $\mu\text{m}$ .

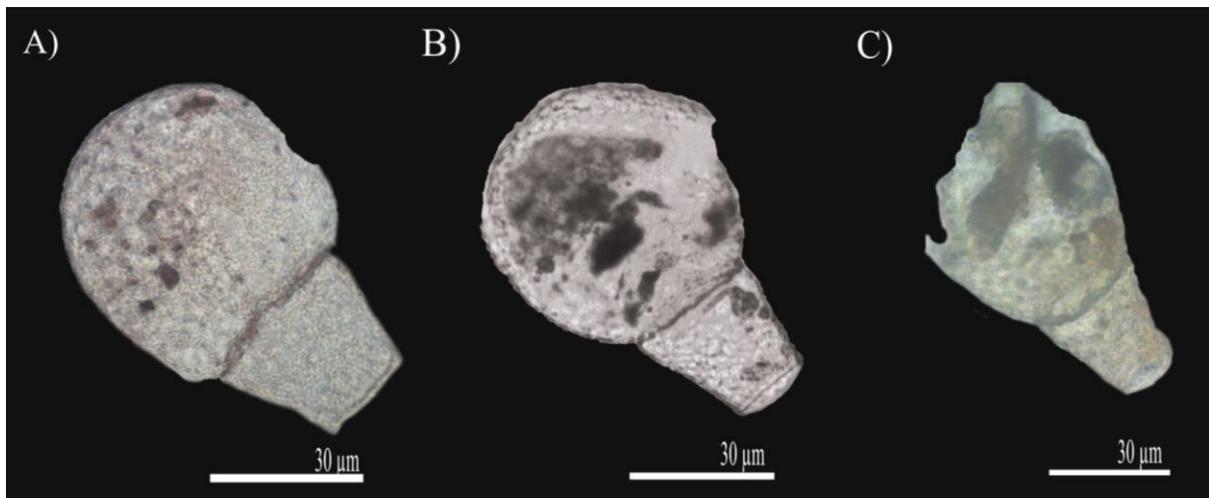


Fig. 13. *Apodera vas*. A) y B) vista lateral y C) vista semi-lateral fotografías en microscopio óptico con campo claro 400 x

***Bullinularia indica***

Testa xenogénica compuesta por minerales, en forma de ovoide con un ligero adelgazamiento en la apertura, el cual se encuentra hundido y se presenta de forma de semicírculo y alargado, posicionado en la zona terminal de la testa. De vista lateral se observa que en la parte de la apertura se forma una constricción. A campo claro presenta una coloración amarillento hialino (Fig. 14). El largo de la testa es de 51  $\mu\text{m}$  a 60  $\mu\text{m}$ ; el ancho de 45  $\mu\text{m}$  a 50  $\mu\text{m}$  y apertura de la testa es de 25  $\mu\text{m}$  a 30  $\mu\text{m}$ .

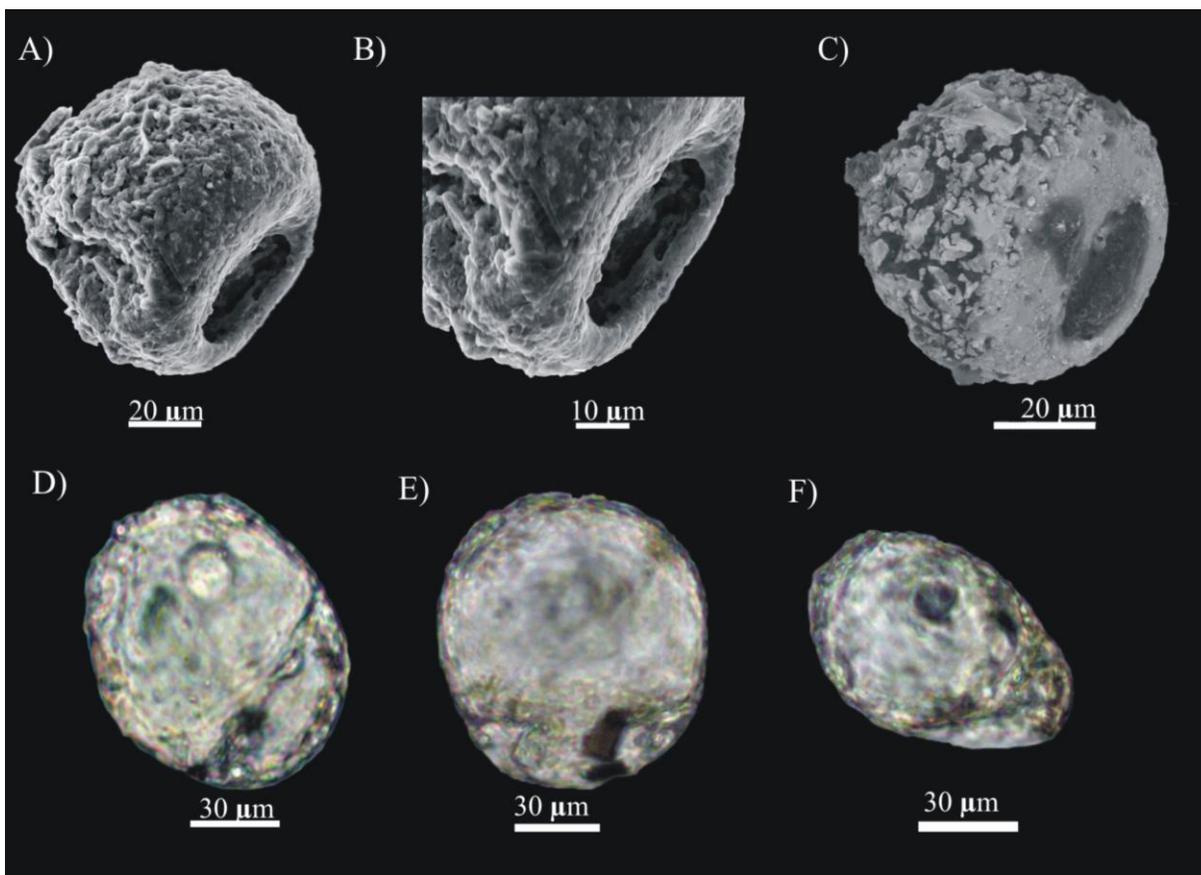


Fig. 14. *Bullinularia indica*. A), Vista ventral, B) acercamiento a la apertura y C) vista ventral fotografías de microscopia electrónica de barrido, D) vista ventral, E) vista dorsal y F) vista lateral, fotografías en microscopio óptico con campo claro 400 x

***Centropyxis aculeata* var. “discoides”**

Testa xenogénica en forma ovoide, formada por minerales. La apertura es circular posicionada hacia una orilla de la testa y forma una pequeña invaginación, presenta una coloración marrón a campo claro (Fig. 15). El largo de la testa es de 200  $\mu\text{m}$  a 225  $\mu\text{m}$  y el ancho de la testa es de 185  $\mu\text{m}$  a 195  $\mu\text{m}$ ; La apertura presenta un largo de 73  $\mu\text{m}$  a 87  $\mu\text{m}$  y un ancho de 60  $\mu\text{m}$  a 80  $\mu\text{m}$ .

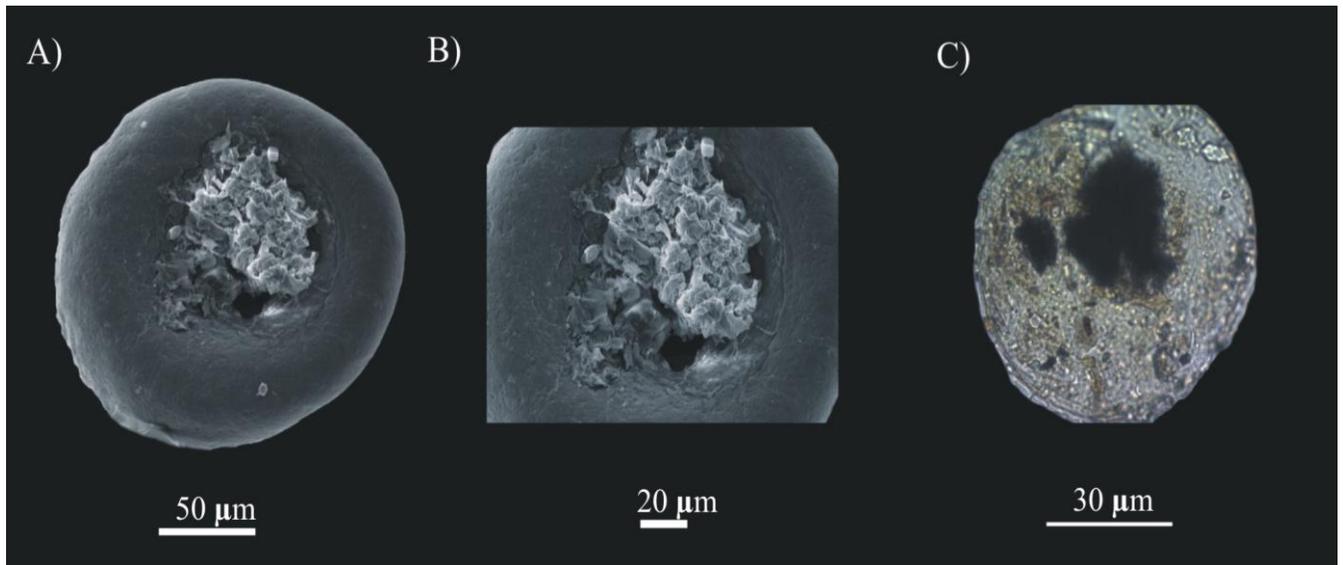


Fig. 15. *Centropyxis aculeata* var. “discoides”. A) vista ventral, B) acercamiento a la apertura, fotografías de microscopía electrónica de barrido, C) vista ventral, fotografía en microscopio óptico con campo claro 400 x.

***Centropyxis constricta* var. “aerophila”**

Testa xenogénica en forma de “boina” compuesta por minerales. La apertura se encuentra en posición sub-terminal, es circular con un ligero borde en la orilla. De vista lateral se observa que en la parte de la apertura se forma una constricción, presenta una coloración marrón a campo claro (Fig. 16). El largo de la testa es de 84  $\mu\text{m}$  a 93  $\mu\text{m}$  y el ancho es de 63  $\mu\text{m}$  a 72  $\mu\text{m}$ ; La apertura presenta un largo es de 27  $\mu\text{m}$  a 38  $\mu\text{m}$  y el ancho de 29  $\mu\text{m}$  a 40  $\mu\text{m}$ .

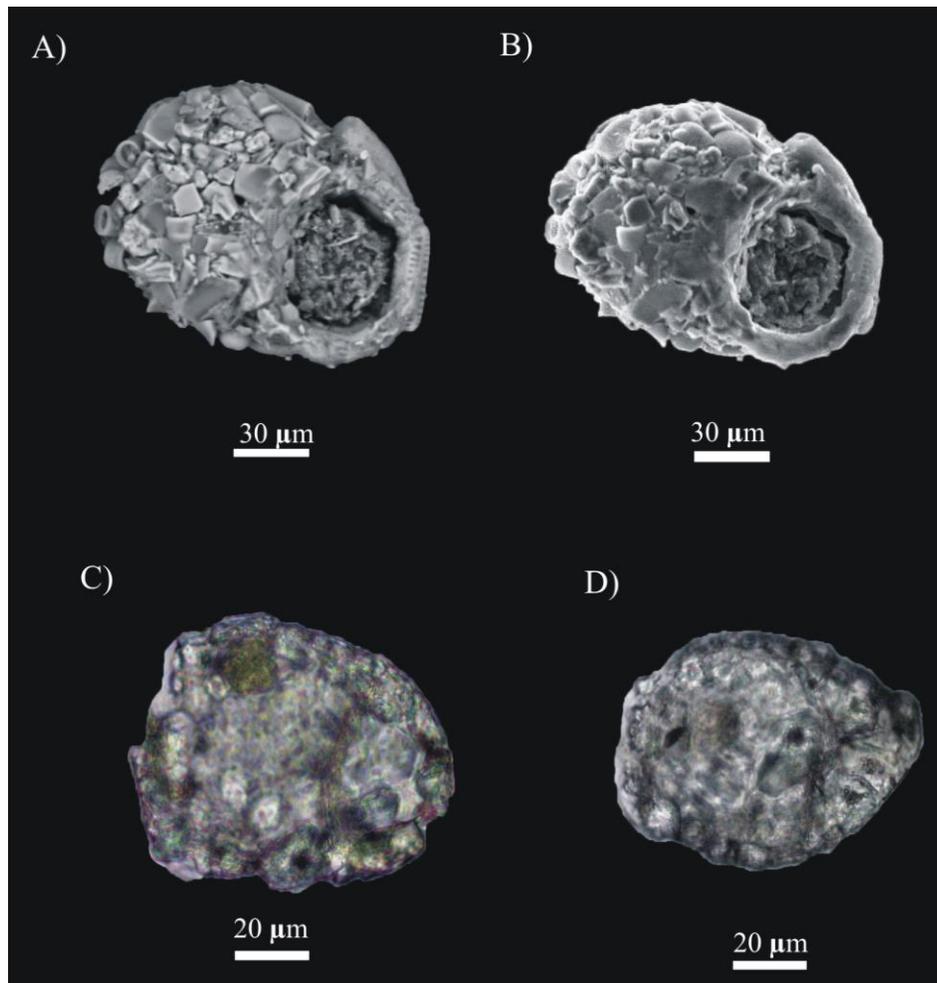


Fig. 16. *Centropyxis constricta* var. “aerophila. A) y B) vista ventral, fotografía de microscopía electrónica de barrido. C) vista lateral y D) vista ventral, fotografías en microscopio óptico con campo claro 400 x.

*Centropyxis constricta* var. “spinosa”

Testa xenogénica en forma de “boina” compuesta por minerales, de vista lateral presenta un adelgazamiento en la apertura. La apertura es circular con un ligero engrosamiento y posicionado en la parte sub-terminal de la testa, se observan unas pequeñas espinas en la orilla de la testa y presenta una colocación marrón a campo claro (Fig. 17). El largo de la testa es de 192  $\mu\text{m}$  a 218  $\mu\text{m}$  y el ancho de 196  $\mu\text{m}$  a 216  $\mu\text{m}$ ; la apertura presenta un Largo de 59  $\mu\text{m}$  a 96  $\mu\text{m}$  y el ancho de 50 a 94  $\mu\text{m}$ .

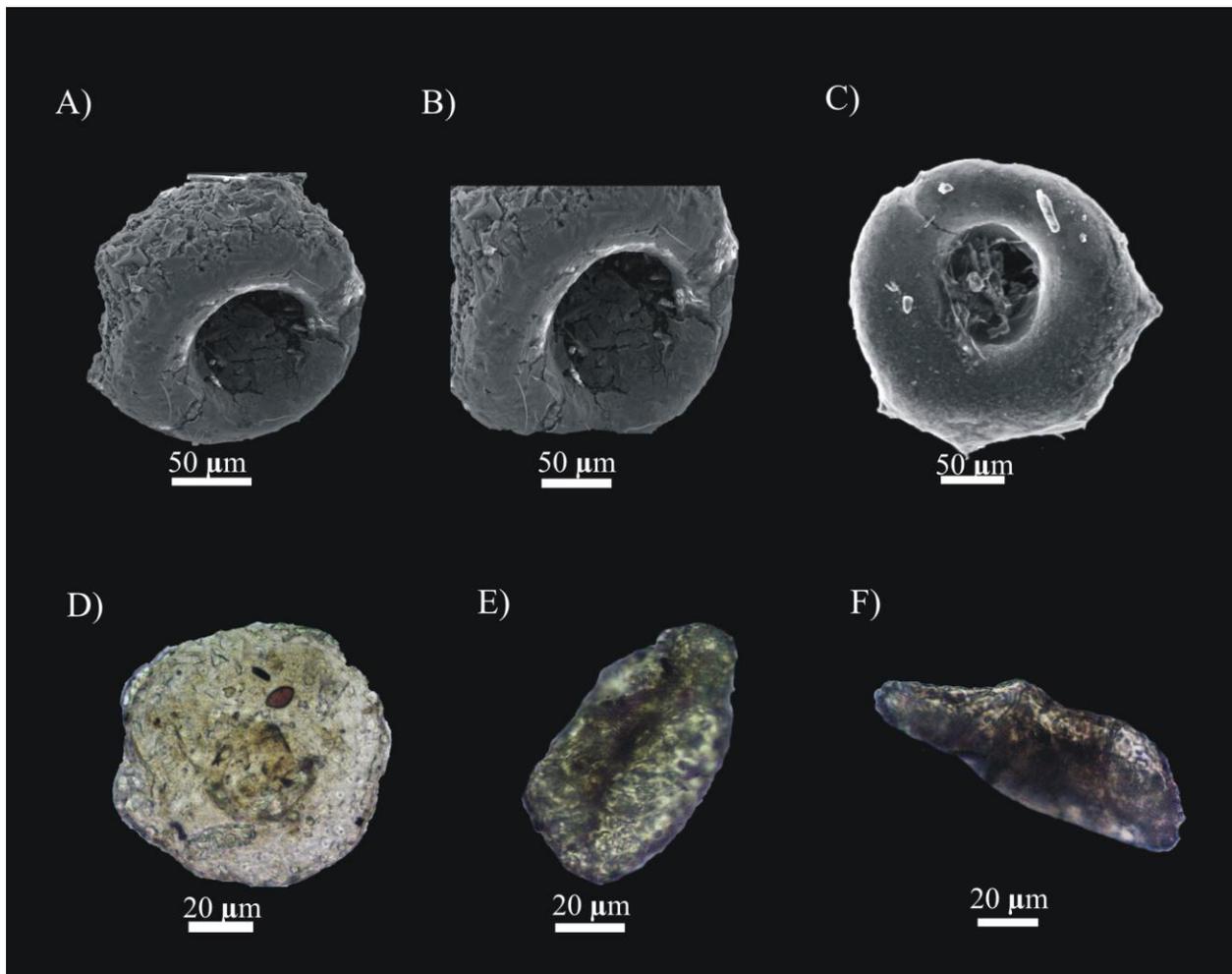


Fig. 17. *Centropyxis constricta* var. “spinosa”. A) vista ventral, B) acercamiento a la apertura y C) vista ventral, fotografías de microscopía electrónica de barrido. D) vista ventral, E) vista semi-lateral y F) vista lateral, fotografías en microscopio óptico con campo claro 400 x.

### *Cyclopyxis Kahli*

Testa xenogénica en forma de ovoide compuesta por minerales, de vista lateral se observa de forma circular. La apertura es pequeña y circular, posicionado al centro de la testa y forma una invaginación que se logra apreciar de vista lateral. Presenta una coloración marrón a campo claro (Fig. 18). El largo de la testas es de 73  $\mu\text{m}$  a 95  $\mu\text{m}$ ; el ancho de 72  $\mu\text{m}$  a 96  $\mu\text{m}$  y la apertura de 23  $\mu\text{m}$  a 43  $\mu\text{m}$ .

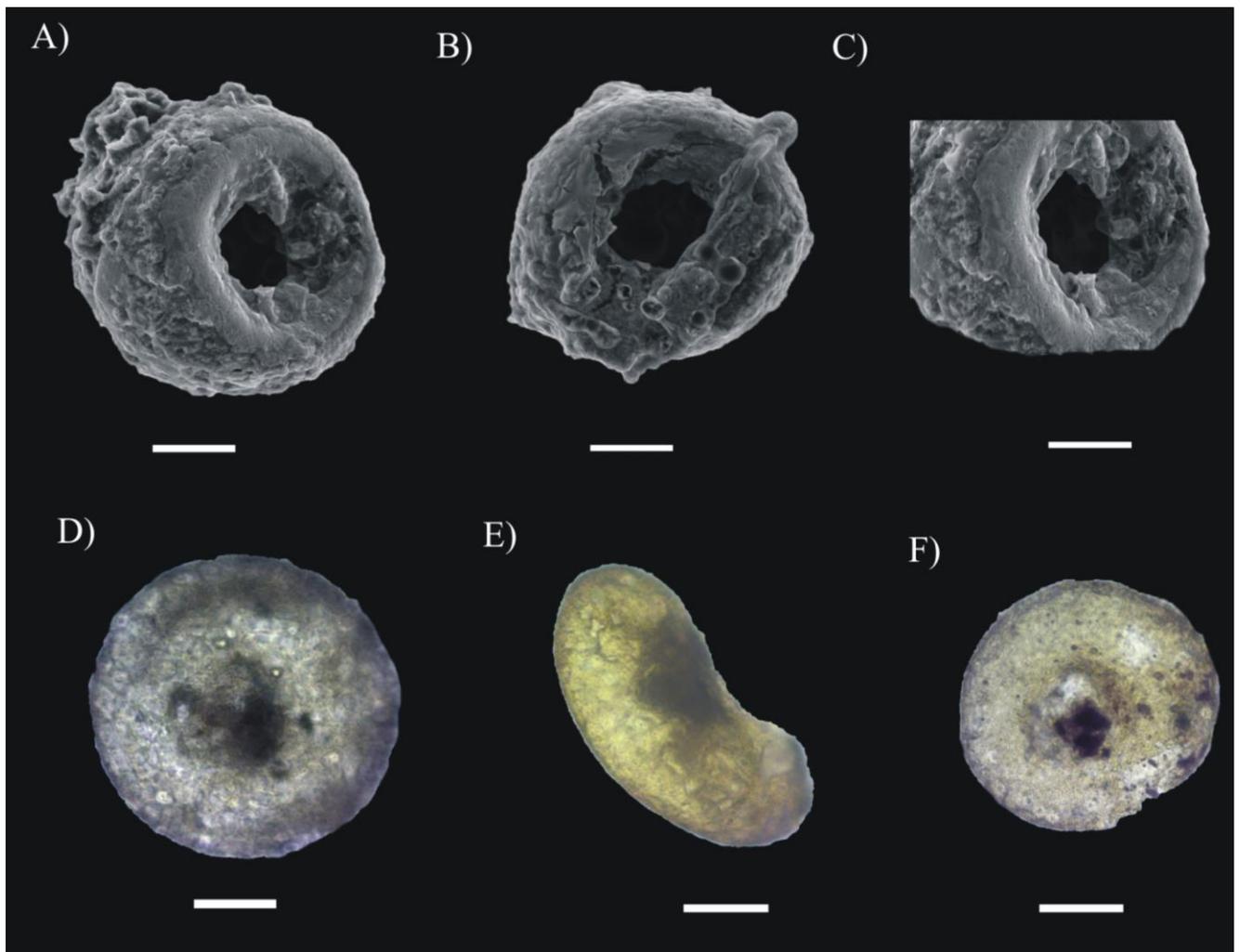


Fig. 18. *Cyclopyxis Kahli*. A) vista lateral, B) vista ventral y C) acercamiento a la apertura, fotografías de microscopía electrónica de barrido. D) vista dorsal, E) vista lateral y F) vista ventral, fotografías en microscopio óptico con campo claro 400 x.

***Diffflugia oblonga* var. “linearis”**

Testa xenogénica en forma de “saco” compuesta por minerales. La apertura es circular y de tamaño pequeño, se encuentra ubicado en la parte terminal de la testa. Presenta una coloración grisácea a campo claro. (Fig. 19). El largo de la testa es de 150  $\mu\text{m}$  a 190  $\mu\text{m}$ ; el ancho de 78  $\mu\text{m}$  a 90  $\mu\text{m}$  y la apertura de 24  $\mu\text{m}$  a 42  $\mu\text{m}$ .

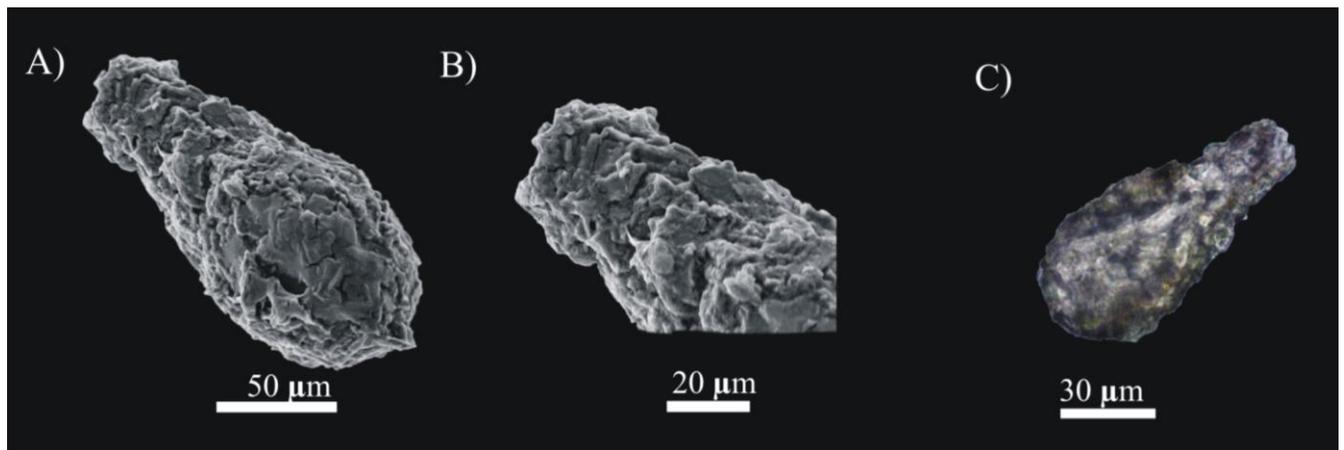


Fig. 19. *Diffflugia oblonga* var. “linearis”. A) vista lateral y B) acercamiento a la apertura, fotografías de microscopía electrónica de barrido. C) vista lateral, fotografía en microscopio óptico con campo claro 400 x.

***Diffugia urceolata* var. “elongata”**

Testa xenogénica en forma de “saco” compuesta por minerales. Presenta una apertura circular y grande, se encuentra ubicado en la zona terminal de la testa. Presenta una coloración marrón a campo claro (Fig. 20). El largo de la testa es de 143  $\mu\text{m}$  a 122  $\mu\text{m}$ ; el ancho de 65  $\mu\text{m}$  a 120  $\mu\text{m}$  y la apertura de 34  $\mu\text{m}$  a 50  $\mu\text{m}$ .

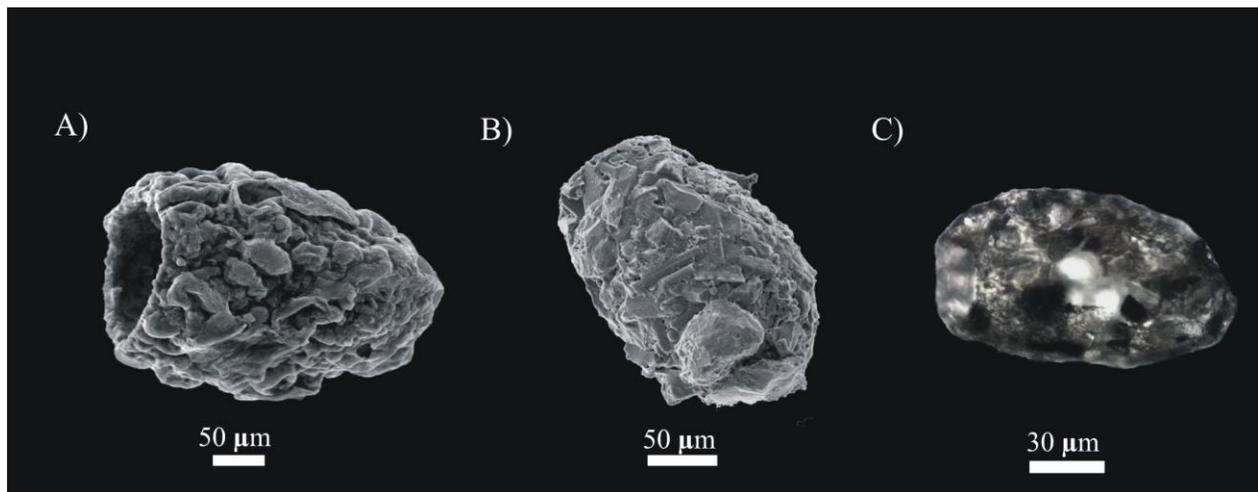


Fig. 20. *Diffugia urceolata* var. “elongata”. A)) vista a la apertura, B) vista lateral, fotografías de microscopía electrónica de barrido. c) vista lateral fotografía en microscopio óptico con campo claro 400 x.

*Lesquereusia modesta*

Testa autogénica en forma de “saco” compuesta por pequeños granos de minerales, es esférica en vista lateral, con un cuello asimétrico. La apertura se ubica en la zona terminal de la testa y es circular, presenta una constricción en la zona del cuello asemejando una segunda cámara. Presenta una coloración marón a campo claro (Fig. 21). El largo de la testa es de 110  $\mu\text{m}$  a 122  $\mu\text{m}$ ; el ancho de 78  $\mu\text{m}$  a 89  $\mu\text{m}$  y la apertura de 22  $\mu\text{m}$  a 30  $\mu\text{m}$ .

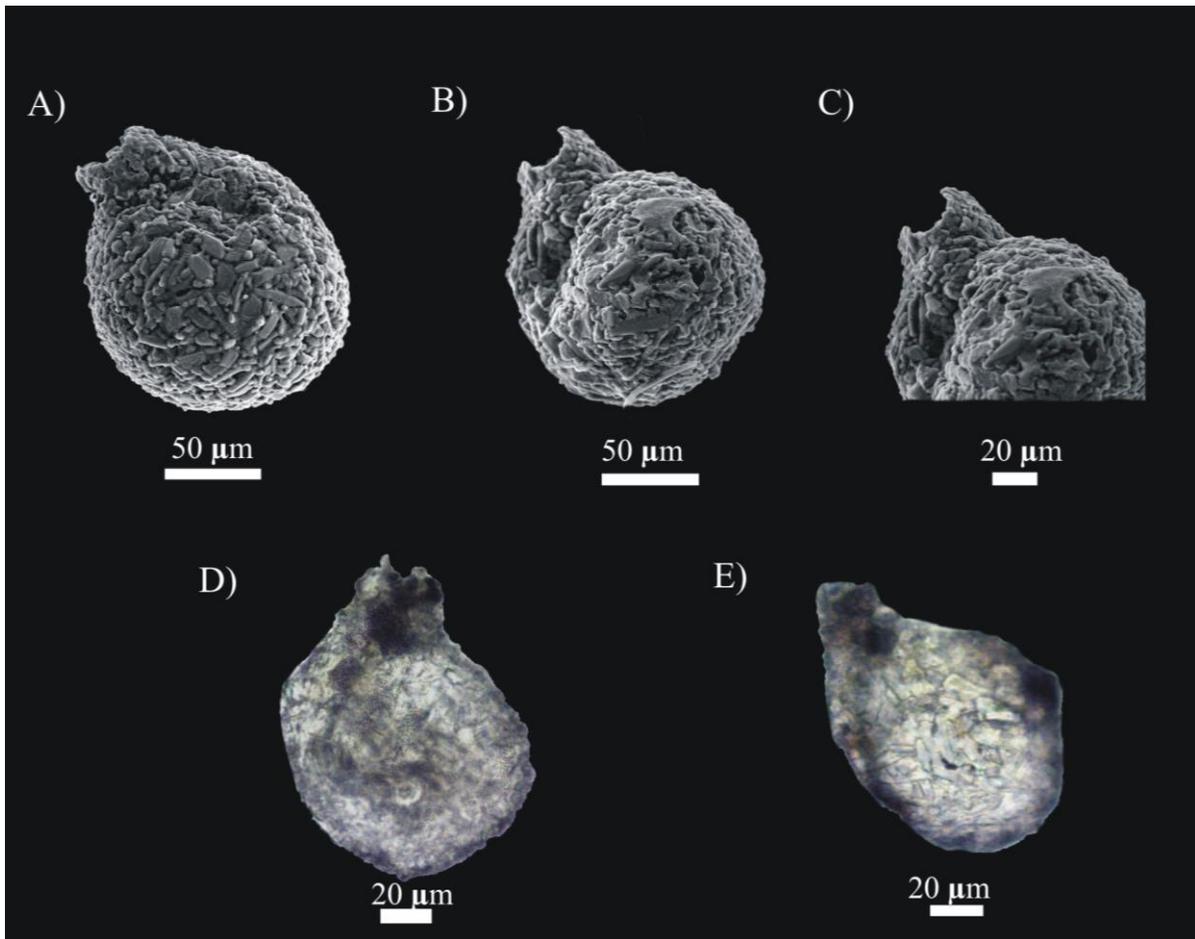


Fig. 21. *Lesquereusia modesta*. A) vista lateral, B) vista ventral, C) acercamiento a la apertura, fotografías de microscopia electrónica de barrido. D) vista ventral y E) vista lateral en campo claro, fotografías en microscopio óptico con campo claro 400 x.

***Longinebela tubulosa***

Testa autogénica en forma de “saco” compuesta por placas circulares, de vista lateral se encuentra comprimida y presenta un adelgazamiento en el cuello. La apertura es ovalada posicionado en la zona terminal de la testa, presenta un ligero borde, es de color amarillenta a campo claro. Esta especie muestra un tamaño mayor y pequeñas diferencias morfológicas en comparación con lo reportado, sin embargo, la descripción muestra ser la más cercana para esta especie (Fig. 22). El largo de la testa es de 197  $\mu\text{m}$  a 233  $\mu\text{m}$ ; el ancho de 11  $\mu\text{m}$  a 139  $\mu\text{m}$  y la apertura de 49  $\mu\text{m}$  a 72  $\mu\text{m}$ .

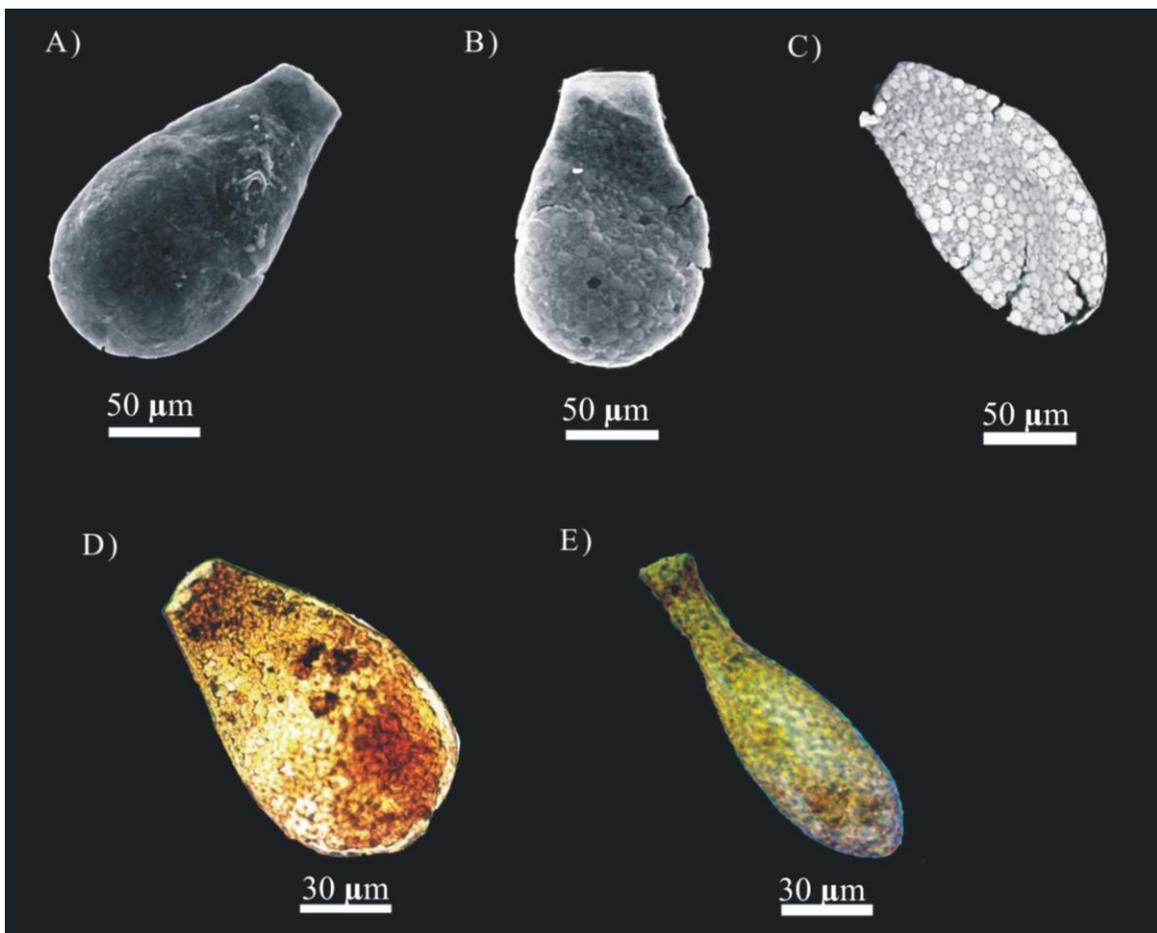


Fig. 22. *Longinebela tubulosa*. A) Vista semi-lateral, B) vista ventral y C) vista lateral, fotografía de microscopía electrónica de barrido. D) vista ventral y E) vista latera, fotografías en microscopio óptico con campo claro 400 x.

*Nebela collaris*

Testa autogénica en forma de “saco” compuesta por placas circulares y algunas placas pequeñas, además presenta algunas frústulas de diatomeas. Presenta un ligero borde en la apertura, el cual se encuentra en la zona terminal de la testa. Presenta un color amarillento hialino a acampo claro (Fig. 23). El largo de la testa es de 115  $\mu\text{m}$  a 126  $\mu\text{m}$ ; el ancho de 70  $\mu\text{m}$  a 81  $\mu\text{m}$  y la apertura de 30  $\mu\text{m}$  a 41  $\mu\text{m}$ .

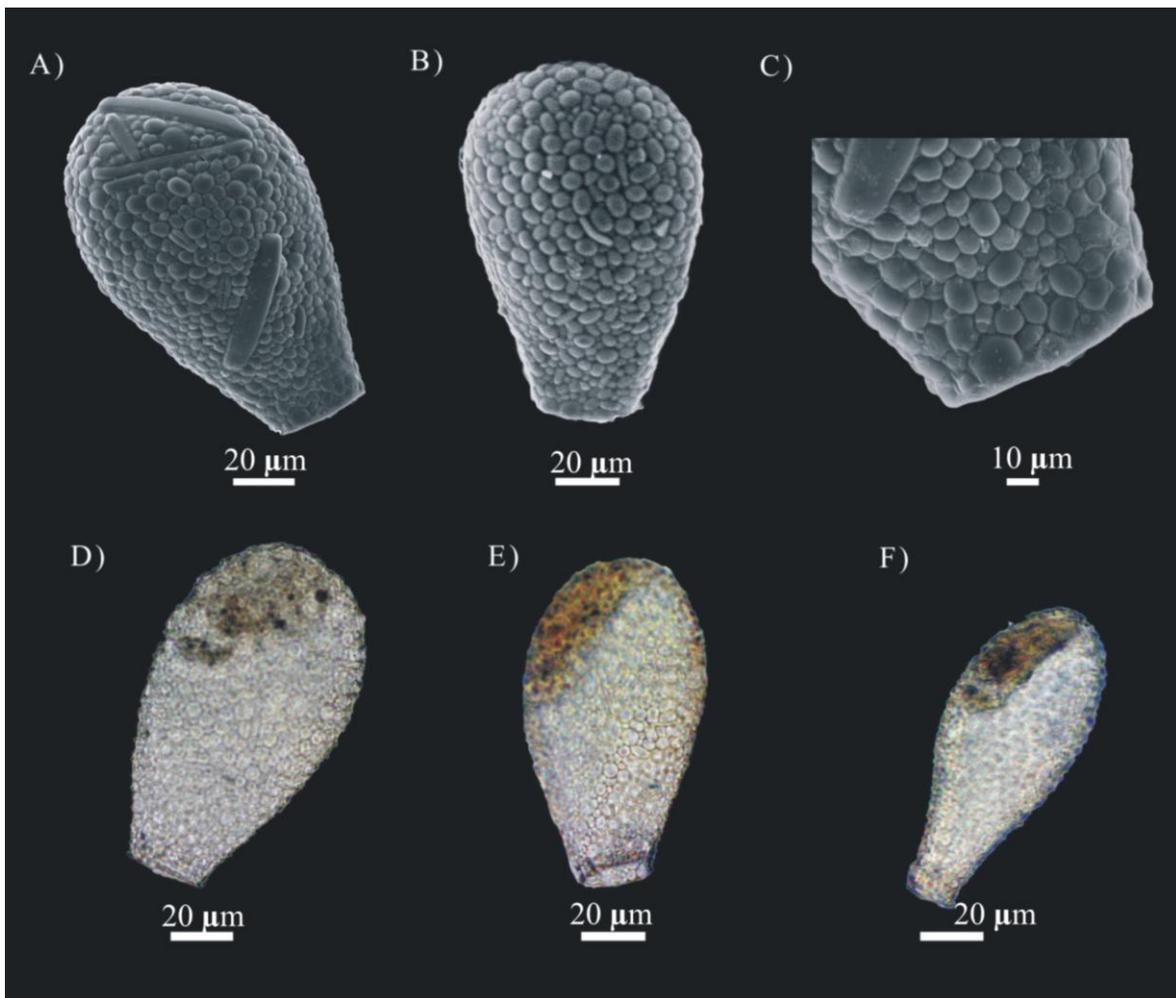


Fig. 23. *Nebela collaris*. A) vista semi-lateral B) vista ventral y C) acercamiento a la apertura, fotografías de microscopía electrónica de barrido. D) vista ventral, E) vista semi-lateral y F) vista lateral, fotografías en microscopio óptico con campo claro 400 x.

*Quadrulella symmetrica*

Testa autogénica en forma de “Saco” compuesta por un patrón de placas cuadrangulares. La apertura es circular posicionado en la zona terminal de la testa y se observa un delgado borde alrededor de la apertura, presenta una coloración hialina a campo claro (Fig. 24). El largo de la testa es de 83  $\mu\text{m}$ ; el ancho de 44  $\mu\text{m}$  y la apertura de 20  $\mu\text{m}$ .

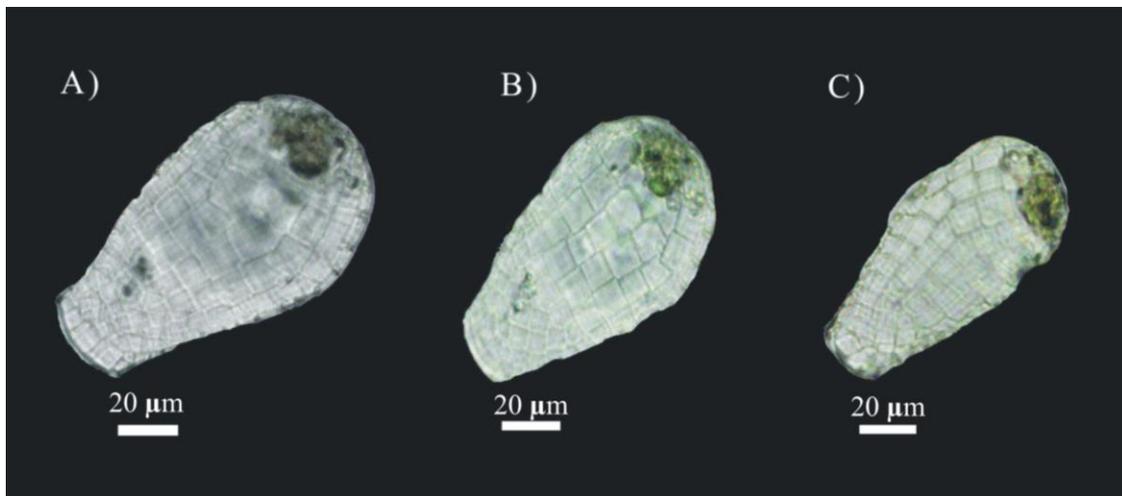


Fig. 24. *Quadrulella symmetrica*. A) y B) vista ventral y C) vista lateral fotografías en microscopio óptico con campo claro 400 x.

### *Trinema penardi*

Testa autogénica en forma de “saco” formada por un ligero patrón de placas pequeñas, de vista lateral presenta un adelgazamiento en la apertura y se observa una constricción. La apertura es circular posicionado en la zona semi-terminal, y presenta un ligero borde. A campo claro se observa una coloración amarillenta (Fig. 25). El largo de la testa es de 90  $\mu\text{m}$  y el ancho de 69  $\mu\text{m}$ ; la apertura de la esta presenta un largo de 34  $\mu\text{m}$  y un Ancho 40  $\mu\text{m}$ .

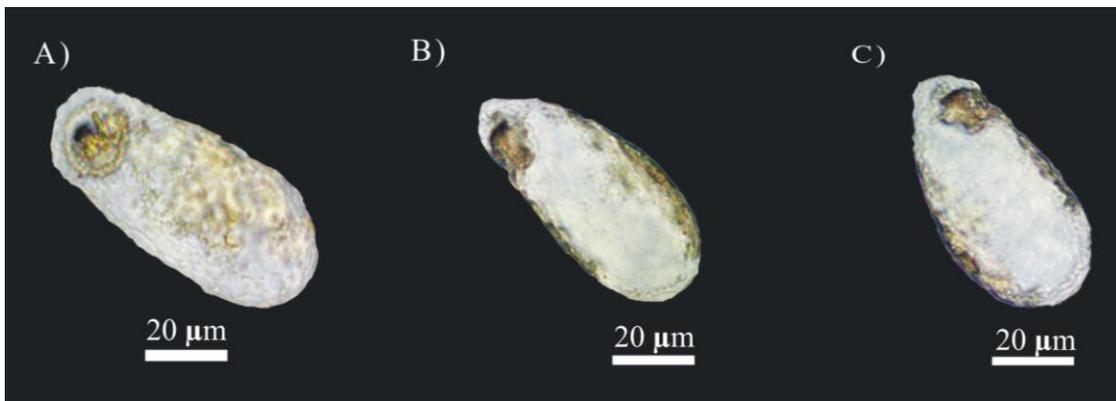


Fig. 25. *Trinema penardi*. A) Vista ventral, B) y C) vista lateral, fotografías en microscopio óptico con campo claro 400 x.

## Morfo 1

Testa formada por minerales y frústulas de diatomeas, es una testa irregular, ovoide. No se observa apertura, en algunas regiones se observa la matriz para aglutinar el material y formar la testa. Sin embargo, no se logró identificar la especie (fig. 26).

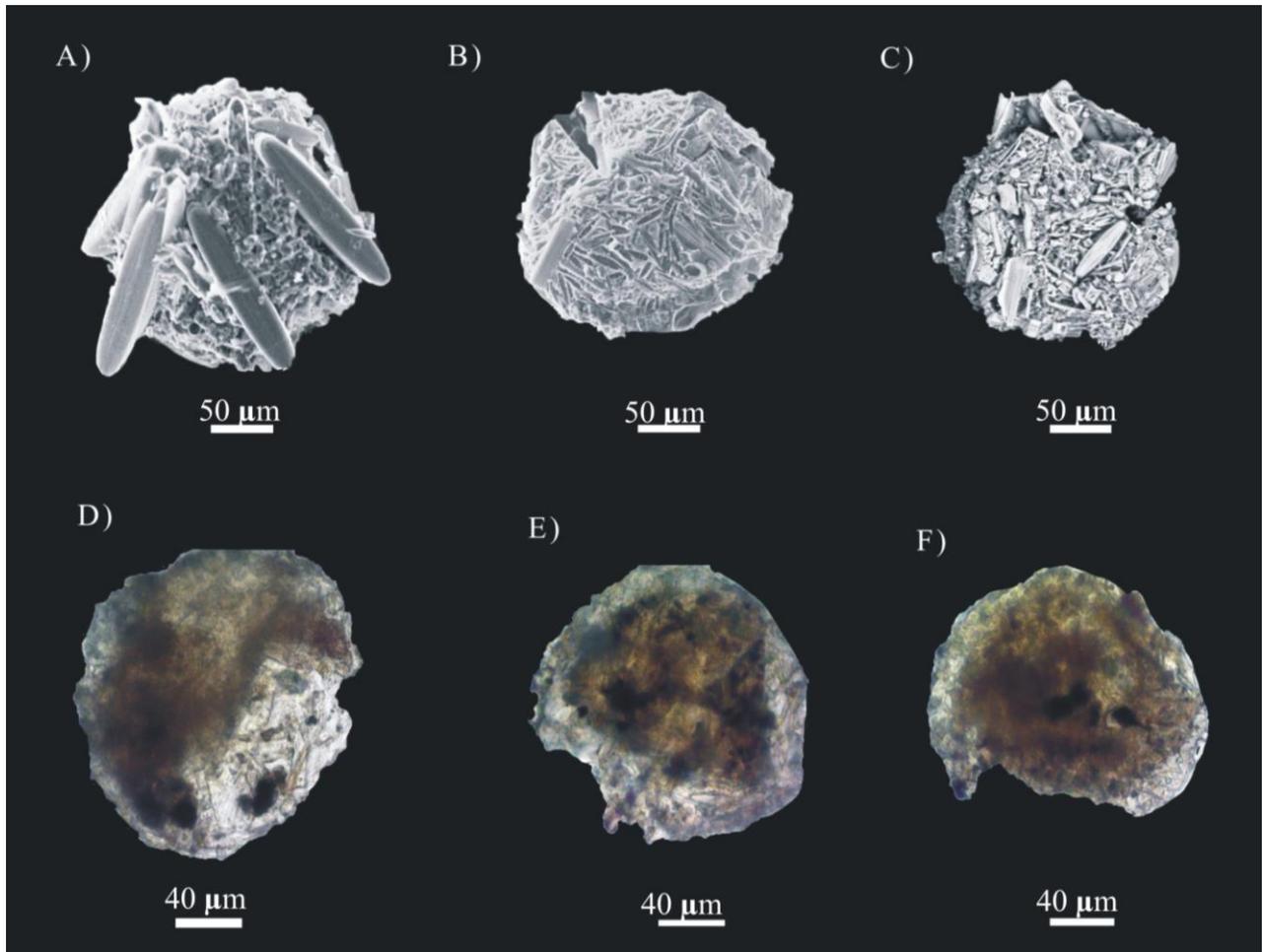


Fig. 26. Morfos de la A) a la C) se muestra fotografías de microscopia electrónica de barrido de diferentes testas con aglutinaciones de diatomeas, de la D) a la F) fotografías en microscopio óptico con campo claro 400 x.

### ***Comunidades de Amebas testadas en la turbera del Valle la Teta***

Se registró un total de 17 especies, distribuidas en 12 géneros a lo largo de la secuencia sedimentaria. Los géneros registrados son: *Arcella*, *Argynnia*, *Apodera*, *Bullinularia*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis*, *Diffuglia*, *Lesquereusia*, *Longinebela*, *Nebela*, *Quadrudella* y *Trinema*; siendo el género de *Centropyxis* el más diverso. Además, se obtuvo la presencia de un morfo con aglutinaciones de frústulas de diatomeas y algunos minerales, que no se logró identificar debido a su mala preservación.

La abundancia de las especies registradas se muestra en la Tabla 3. Las especies con mayor abundancia en todo el registro son: *Bullinularia indica*, que presenta los valores más altos a una profundidad de 136 cm con un total de 279 individuos; *Longinebela tubulosa*, con los valores más altos a una profundidad de 150 cm con un total de 56 individuos y *Cyclopyxis kahli*, con los valores más altos a una profundidad de 24 y 15 cm con un total de 250 individuos. Las especies raras en el registro son *Quadrudella symmetrica* que solo se presenta a una profundidad de 122 cm y con un solo individuo; *Trinema penardi* que se presenta a una profundidad de 150 cm y con 4 individuos y el Morfo 1 que se presenta en algunas profundidades del registro con valores muy bajos.

La mayor diversidad y abundancia de especies se registró a los 150 cm de profundidad, por otra parte, no hay presencia de amebas testadas a los 4 cm, 184 cm y 442 cm. Así mismo se observa que a mayor profundidad se presentan valores más bajos de abundancia (Tabla 3). Los valores más altos se presentan entre los 122 cm y los 227 cm de profundidad.

Tabla 3. Abundancia de amebas testadas. Se muestran las edades en años cal. AP., así como las profundidades (cm).

Años Cal AP.	42	551	958	1416	1874	2311	2879	3162	3446	3709	4372	5007	5704	6275	6909	7448	8082	8780	9351	9921	10778	11777	12110	12843		
Sp./Prof.	4	24	40	58	76	94	122	136	150	163	185	205	227	245	265	282	302	324	342	360	380	410	420	442	Totales	
<i>Arcella arenaria</i>	0	0	0	0	0	0	4	2	16	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	25
<i>Argyngnia dentistoma</i>	0	0	0	0	0	0	4	0	10	0	0	0	2	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	20
<i>Argyngnia retorta</i>	0	1	0	0	5	0	2	1	54	0	0	2	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	70
<i>Apodera vas</i>	0	3	0	0	0	0	1	2	2	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13
<i>Bullimularia indica</i>	0	0	1	7	20	0	13	279	58	0	0	0	0	0	0	0	12	4	0	0	2	17	0	0	413	
<i>Centropyxis aculeata</i> "discoides"	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	6	0	0	0	0	10	1	0	0	0	0	23
<i>Centropyxis constricta</i> "areophila"	0	3	0	0	0	0	0	0	32	0	0	0	45	10	0	0	4	4	0	3	5	0	0	0	0	106
<i>Centropyxis constricta</i> "spinosa"	0	0	3	0	0	2	0	0	0	4	0	41	12	0	0	0	0	0	0	10	2	0	0	0	0	74
<i>Cyclopyxis kahli</i>	0	50	13	3	0	0	0	1	50	1	0	1	6	3	0	4	0	15	3	0	0	0	0	0	0	150
<i>Diffflugia oblonga</i> "linealis"	0	0	11	4	0	2	11	0	33	1	0	0	3	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	69
<i>Diffflugia urceolata</i> "elongata"	0	45	35	6	0	0	0	0	22	0	0	2	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	119
<i>Lesquereusia modesta</i>	0	0	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
<i>Longinebela tubulosa</i>	0	19	28	16	0	1	10	4	56	0	0	2	26	0	0	4	2	0	0	1	1	0	1	0	0	171
<i>Nebela collaris</i>	0	1	0	1	0	0	10	0	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	49
<i>Quadrudella symmetrica</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Trinema penardi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Morfo 1	0	0	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	10
Totales	0	122	97	39	28	5	56	289	370	7	0	55	109	17	10	10	24	23	3	32	11	17	1	0	1325	

### ***Agrupaciones ecológicas a partir del análisis de correspondencia sin tendencia (DCA)***

Los resultados del DCA muestran una ordenación de las especies, en el Eje 1 correspondiente a un gradiente de condiciones secas a condiciones lacustres. El grupo de especies indicadoras de condiciones secas y bajos nutrientes, se encuentra presentado por el círculo verde que contiene a las especies: *Bullinularia indica*, *Arcella arenaria*, *Argynnia retorta*, *Quadrullella symmetrica* y *Trinema penardi* se localiza en la porción negativa del Eje 1 (Fig. 27).

Por otra parte, el conjunto de especies indicadoras de condiciones húmedas y altos nutrientes representado por el círculo morado, contiene a las especies: *Argynnia destistoma*, *Nebela collaris*, *Diffflugia oblonga* var. “linearis”, *Longinebela tubulosa* y *Cyclopyxis kahli* con valores positivos en el Eje 1 (Fig. 27).

El conjunto de especies indicadoras de condiciones lacustres y bajos nutrientes, representado por el círculo rojo, contiene a las especies: *Centropyxis constricta* var. “aerophila”, *Centropyxis constricta* var. “spinosa”, *Centropyxis aculeata* var. “discoides” y el Morfo 1 con valores también positivos en el Eje 1. En el círculo azul se agrupan las especies *Lesquereusia modesta* y *Diffflugia urceolata* var. “elongata” las cuales muestran valores positivos en el Eje 1 (Fig. 27).

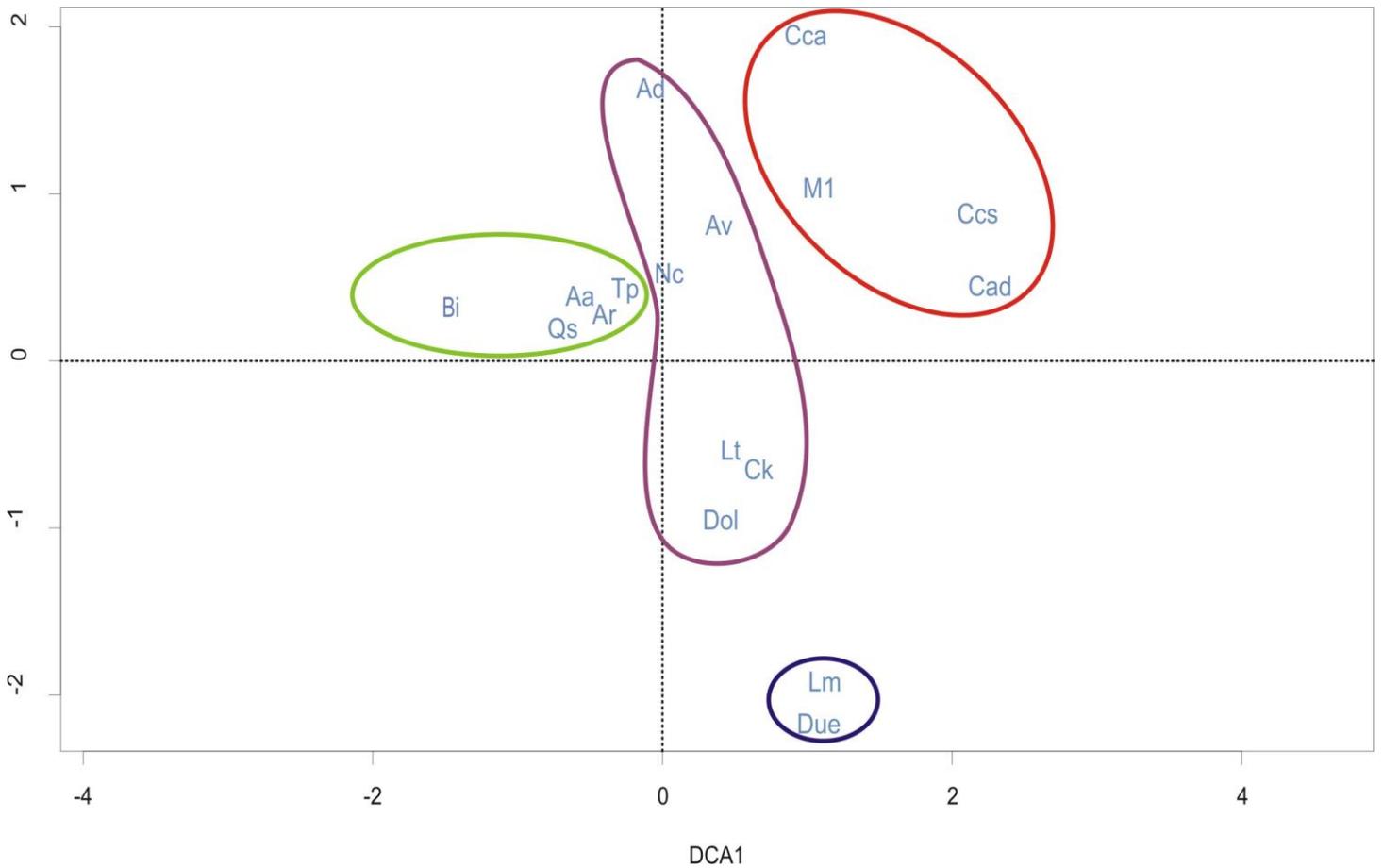


Fig. 27. Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA). En el círculo verde están las especies Bi: *Bullinularia indica*, Qs: *Quadrulella symmetrica*, Aa: *Arcella arenaria*, Ar, *Argynnia retorta*, Tp: *Trinema penardi*. En el círculo morado se incluyen las especies Ad: *Argynnia dentistoma*, Nc: *Nebela collaris*, Lt: *Longinebela tubulosa*, Dol: *Diffugia oblonga* var. “linearis”, Ck: *Cyclopyxis kahli*. En el círculo rojo se encuentran las especies Cad: *Centropyxis aculeata* var. “disoides” Cca: *Centropyxis constricta* var. “aerophila” Ccs: *Centropyxis constricta* var. “spinosa” y M1: Morfo 1. Las especies Lm: *Lesquereusia modesta* y Due: *Diffugia urceolata* var. “elongata” se encuentran incluidas en el círculo azul.

### ***Amebas testadas en la secuencia sedimentaria de la turbera del Valle la Teta***

Las abundancias de las distintas especies de amebas testadas se presentan en el diagrama elaborado con el software Tilia 2.1 (Grimm, 1987) y como resultado del análisis de agrupamiento obtenido por el método CONISS (Grimm, 1987) los registros se agrupan en cinco zonas que a continuación se describen (Fig. 28).

Zona 1, en la muestra más profunda (442 cm) de la secuencia no fueron recuperadas amebas testadas. El registro inicia a partir de la muestra 420 cm de profundidad. La zona 1 abarca de los 12,900 a 9,600 años cal. AP. (444 cm a 350 cm de profundidad). Esta zona está dominada por las especies *Centropyxis aculeata* var. “discoides”, *Centropyxis constricta* var. “aerophila” y *Centropyxis constricta* var. “spinosa” siendo esta última la más abundante. En menor abundancia se encontraron las especies *Bullinularia indica*, *Nebela collaris* y *Longinebela tubulosa*. Para esta zona la muestra con mayor abundancia fue a los 360 cm de profundidad con 32 individuos por 2 cm<sup>3</sup>.

Zona 2, abarca de los 9,600 a 7,000 años cal. AP (350 cm a 270 cm de profundidad). Esta zona se caracteriza por las especies de *Cyclopyxis kahli* (siendo la más abundante en este periodo), además de *Centropyxis constricta* var. “aerophila”, *Bullinularia indica*, *Argygnia retorta*, y en menor abundancia *Longinebela tubulosa*, *Nebela collaris* y *Arcella arenaria*. La muestra con mayor abundancia para esta zona fue a los 302 cm de profundidad con 24 individuos por 2 cm<sup>3</sup>.

Zona 3, abarca de los 7,000 a 5,650 años cal. AP (270 cm a 160 cm de profundidad); está dominada por las especies de *Centropyxis constricta* var. “spinosa” (siendo la más abundante en esta zona), *Centropyxis constricta* var. “aerophila”, *Longineblea tubulosa*, *Centropyxis aculeata* var. “discoides”, *Cyclopyxis kahli*, *Diffugia urceolata* var. “elongata”, y en menor abundancia *Diffugia oblonga* var. “linearis”, *Apodera vas*, *Argygnia dentistoma*, *Argygnia retorta*, y *Lesquereusia modesta*. Para esta zona la muestra con mayor abundancia fue a los 227 cm de profundidad con 109 individuos por 2 cm<sup>3</sup>.

Zona 4, abarca de los 5,650 años cal. AP a 1,700 años cal. AP (160 cm a 70 cm de profundidad); está caracterizada por las especies de *Bullinularia indica* (siendo la más abundante en esta zona), *Longinebela tubulosa*, *Argynnia retorta*, *Cyclopyxis kahli*, *Nebela collaris*, *Diffugia oblonga* var. “linearis”, *Centropyxis constricta* var. “aerophila”, *Diffugia urceolata* var. “elongata”, y en menor abundancia *Argynnia dentistoma*, *Arcella arenaria*, *Centropyxis constricta* var. “spinosa”. Además, aparecen por única vez las especies *Trinema penardi*, y *Quadrullella symetrica*. Para esta zona la muestra con mayor abundancia fue a los 150 cm de profundidad con 370 individuos por 2 cm<sup>3</sup>. Esta es la zona con mayor diversidad de especies.

Zona 5 abarca de los 1,700 años cal. AP. hasta el presente (70 cm de profundidad a la superficie). Está caracterizada por las especies de *Diffugia urceolata* var. “elongata” (siendo la especie más abundante para esta zona), *Cyclopyxis kahli* y *Longinebela tubulosa*. También están en menor proporción las especies *Diffugia oblonga* var. “linearis”, *Centropyxis constricta* var. “spinosa”, *Lesquereusia modesta*, *Centropyxis constricta* var. “aerophila” y *Apodera vas*. Para esta zona la muestra con mayor abundancia fue a los 24 cm de profundidad con 122 individuos por 2 cm<sup>3</sup>. Las amebas testadas estuvieron presentes en la secuencia hasta los 24 cm de profundidad y en la muestra más superficial no hubo presencia de amebas.

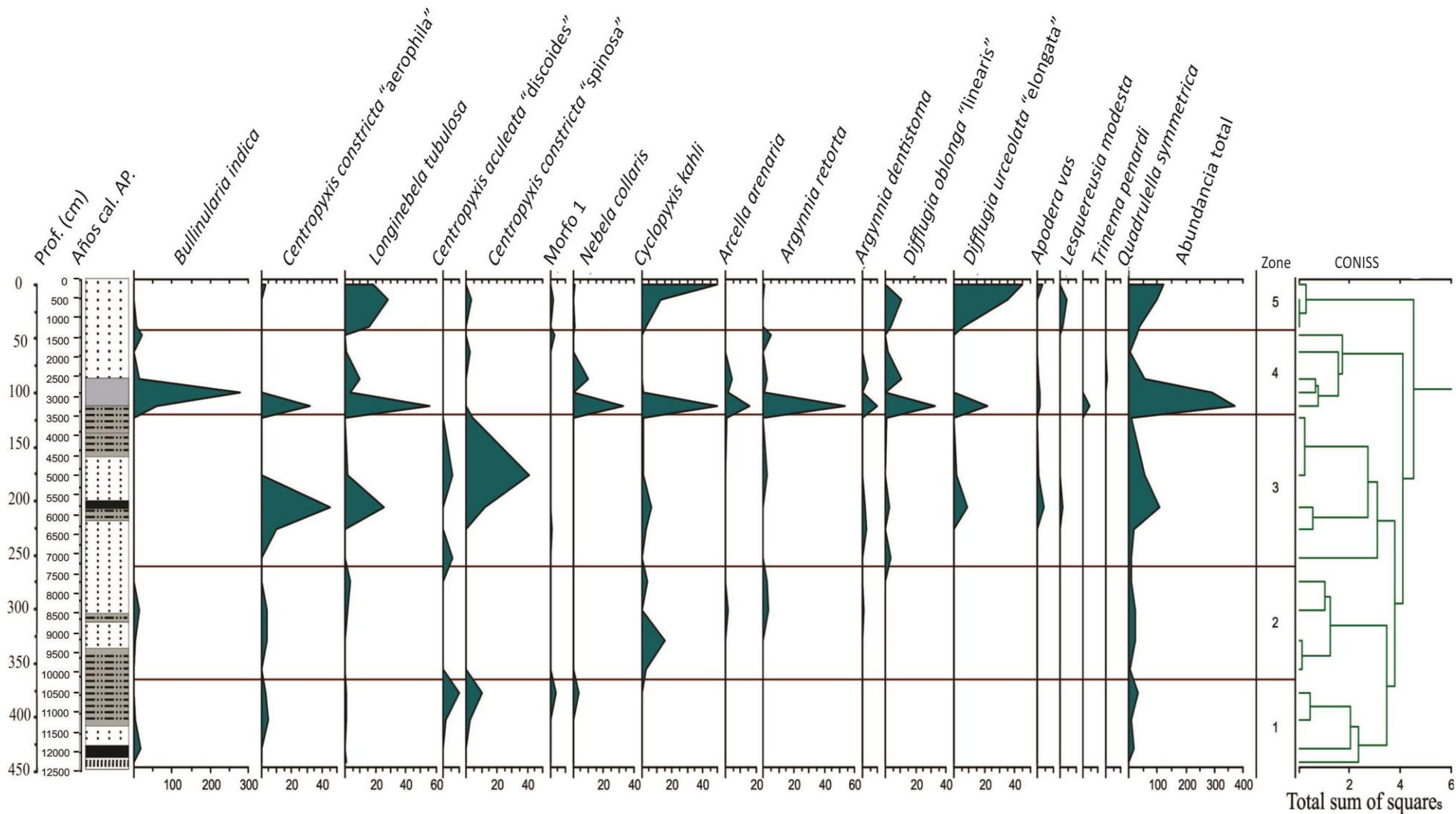


Fig. 28. Conjunto de amebas testadas a lo largo de la secuencia sedimentaria de la turbera del Valle la teta. Se muestran las profundidades (cm), la cronología en años cal. A.P. y la litoestratigrafía del núcleo. Las 5 zonas definidas por el análisis con CONISS están marcadas con una línea de color rojo. Las especies se encuentran graficadas en abundancia por 2 cm<sup>3</sup>.

## DISCUSIÓN

### *Comunidades de Amebas testadas en la turbera del Valle la Teta*

Para la turbera del Valle la Teta, las mayores abundancias fueron de 370 individuos por 2cm<sup>3</sup> a los 150 cm de profundidad, mientras que los 24, 136 y 227 cm también presentan altas abundancias. Sin embargo, fueron menores a 300 individuos por 2cm<sup>3</sup>. En las demás muestras que fueron analizadas se registraron abundancias menores a 50 individuos por 2cm<sup>3</sup>. En los estudios paleoecológicos con amebas testadas en turberas de Europa se reportan una gran abundancia y diversidad de amebas testadas en turberas (Amesbury *et al.* 2016), mientras que en el estudio realizado en Perú se reportaron abundancias menores a 50 individuos por cm<sup>3</sup> (Swindles *et al.*, 2015b), lo que sugiere que la abundancia de amebas testadas es mayor en regiones de altas latitudes. Los datos obtenidos indican que en el Valle la Teta hay abundancias de amebas mayores al registro de la turbera de Perú, pero menores en comparación con los sitios de Europa.

Esta diferencia de abundancia podría explicarse debido a que la mayoría de los estudios ecológicos y paleoecológicos con amebas testadas han sido realizados en turberas ombotróficas de Europa. Estas turberas, en su mayoría están dominadas por comunidades de *Sphagnum* y se caracterizan por presentar bajos nutrientes en comparación con turberas mesotróficas y de transición y mineralotróficas (Booth y Zygmunt, 2005; Mitchell *et al.*, 2000). Además, las turberas ombotróficas muestran una dinámica en la circulación de los nutrientes y el aporte de agua de manera diferente, ya que están influenciadas principalmente por la precipitación (Díaz *et al.*, 2015). Por las características propias de la turbera del Valle la Teta, donde la precipitación y el aporte de agua por escorrentía tienen un impacto en las condiciones propias del sitio, puede tratarse de una turbera de mesotrófica o transición al contener niveles altos de nutrientes en comparación con las turberas europeas de *Sphagnum*, favoreciendo el establecimiento de las comunidades de amebas testadas. Los resultados obtenidos para el sitio del Valle la Teta muestran un conjunto de especies distinto al que ha sido reportado en otros estudios hechos en Europa y en altas latitudes (Amesbury *et al.*; 2016, Mitchell *et al.*, 2008).

En la parte más profunda de la secuencia del Valle la Teta no se registraron amebas testadas, lo que puede deberse a dos factores, por una parte, que las condiciones

ambientales en la sección más profunda de la secuencia (442 cm de profundidad) no favorecieron el establecimiento de amebas testadas, debido a las condiciones periglaciales del sitio (Navarro, 2013). Esto es posible deducirlo por el tipo de sedimentos que se presenta en la base de la secuencia que consiste de oozes de diatomeas, lo cual es indicativo del desarrollo de un cuerpo de agua y condiciones frías.

Otra explicación para la ausencia y/o baja abundancia de amebas testadas, está relacionada con los procesos tafonómicos que impidieron la conservación de las testas. La mala preservación de algunas especies que se registraron en el Valle la Teta podría deberse a las posibles condiciones ácidas del sitio, resultado de la gran cantidad de materia orgánica; ya que las testas de algunas especies como *Longinebela tubulosa*, *Nebela collaris* y las especies del género *Argynnia*, se presentaban con algunas partes incompletas. El sitio estudiado presenta comunidades vegetales dominadas por especies de gramíneas, las cuales son diferentes a las turberas de *Sphagnum*, haciendo que el sitio presente alta concentración de materia orgánica y es probable que los procesos de degradación de la materia orgánica acidificaran los sedimentos (Jassey *et al.*, 2016).

Además, esto podría explicar la causa por la cual se registraron especies tanto con testas autogénicas como especies con testas xenogénicas. Sin embargo, este tipo de turberas (mesotrófica o de transición) no han sido muy estudiadas, debido a que la mayoría de las turberas que se encuentran en el Hemisferio Norte y Sur son de comunidades de *Sphagnum*. Por lo que puede haber otros factores que determinen la preservación de las amebas testadas en turberas mesotróficas y de transición (Mitchell *et al.*, 2008).

Se observa que en la base de la secuencia (Fig. 29), donde los valores de titanio y de susceptibilidad magnética son altos, no hay presencia de amebas testadas. Conforme la susceptibilidad magnética disminuye y el titanio presenta valores altos, comienza la presencia de algunas especies, principalmente *Longinebela tubulosa*, considerada una especie que soporta condiciones ácidas y reportada en sitios con altos nutrientes (Lamarre *et al.*, 2013). Es probable que los valores altos de susceptibilidad magnética y Titanio muestren la relación que existe entre una mayor entrada de nutrientes al sitio, provocada por escorrentía y por ende, una mayor cantidad de materia orgánica en estado de descomposición, desarrollándose un ambiente ácido e impidiendo la preservación de las

testas (Mitchell *et al.*, 2008). Puede observarse que cuando los valores de Titanio disminuyen la abundancia de especies es mayor, fortaleciendo la idea ya antes mencionada.

Esta hipótesis se basa en estudios que se han realizado sobre la capacidad que tienen las testas para preservarse en los sedimentos de turba. Swindles y Roe (2007), realizaron un estudio experimental en el cual sometieron a diferentes especies de amebas testadas a procesos de acidificación, con el objetivo de conocer el potencial de preservación de los organismos en estos ambientes de turbera. Los resultados obtenidos no muestran una diferencia significativa entre especies de testas autogénica y especies xenogénicas; solo las especies del género *Euglypha* mostraron ser más sensibles a pH ácidos, ya que conforme el pH se volvía más ácido, las testas se comenzaban a disolver hasta su completa degradación.

Mitchell *et al.*, (2008) recopilaron una serie de datos de algunos estudios hechos en Alaska, Nueva Zelanda y Polonia para conocer el tipo de testa que logra conservarse mejor en los sedimentos. Los resultados obtenidos muestran un patrón poco claro en el tipo de testas y la preservación de las mismas, ya que se encontró que las especies con testa pseudoautogénica que son aquellas que forman por los propios organismos por medio de placas pero que a su vez aglutinan material del medio, logran tener una mejor preservación. Sin embargo, los autores recalcan la necesidad de realizar más estudios experimentales con especies de turberas mineralotróficas, ya que no contaron con una base de datos suficiente para estos sitios y poder mostrar diferencias entre el tipo de turbera y su relación con la preservación de las testas.

Con base en los estudios antes mencionados puede establecerse que las turberas, debido a la gran cantidad de materia orgánica son ambientes ácidos, sobre todos las que son dominadas por comunidades de *Sphagnum*, las cuales no favorecen la preservación de algunas especies como es el caso del género *Euglypha* y de las testas autogénicas que son más sensibles a degradarse en ambiente con pH ácidos (Swindles y Roe, 2007). Por lo tanto, las especies que logran tener un mejor registro fósil en ambientes de turbera, son aquellas que presentan testas pseudoautogénicas (Mitchell *et al.*, 2008). En el caso del conjunto de amebas del Valle de la Teta, la relación entre especies con testas autogénicas vs. xenogénicas es de 1 a 1.

Se sabe que las amebas testadas forman su testa ya sea de forma autogénica o xenogénica, algunos otros autores señalan que hay especies que forman su testa en combinación de ambos procesos (autogénica y xenogénica) (Medioli y Scott, 1988). Se ha observado que en sedimentos lacustres las especies que más predominan son de testa xenogénica, en comparación con sedimentos de turbera donde se reportan especies más de tipo autogénico y especies con testas de ambos tipos (Swindles y Roe, 2007). Sin embargo, faltan más estudios tafonómicos para tener una mejor idea de los procesos de preservación de las amebas testadas en diferentes ambientes.

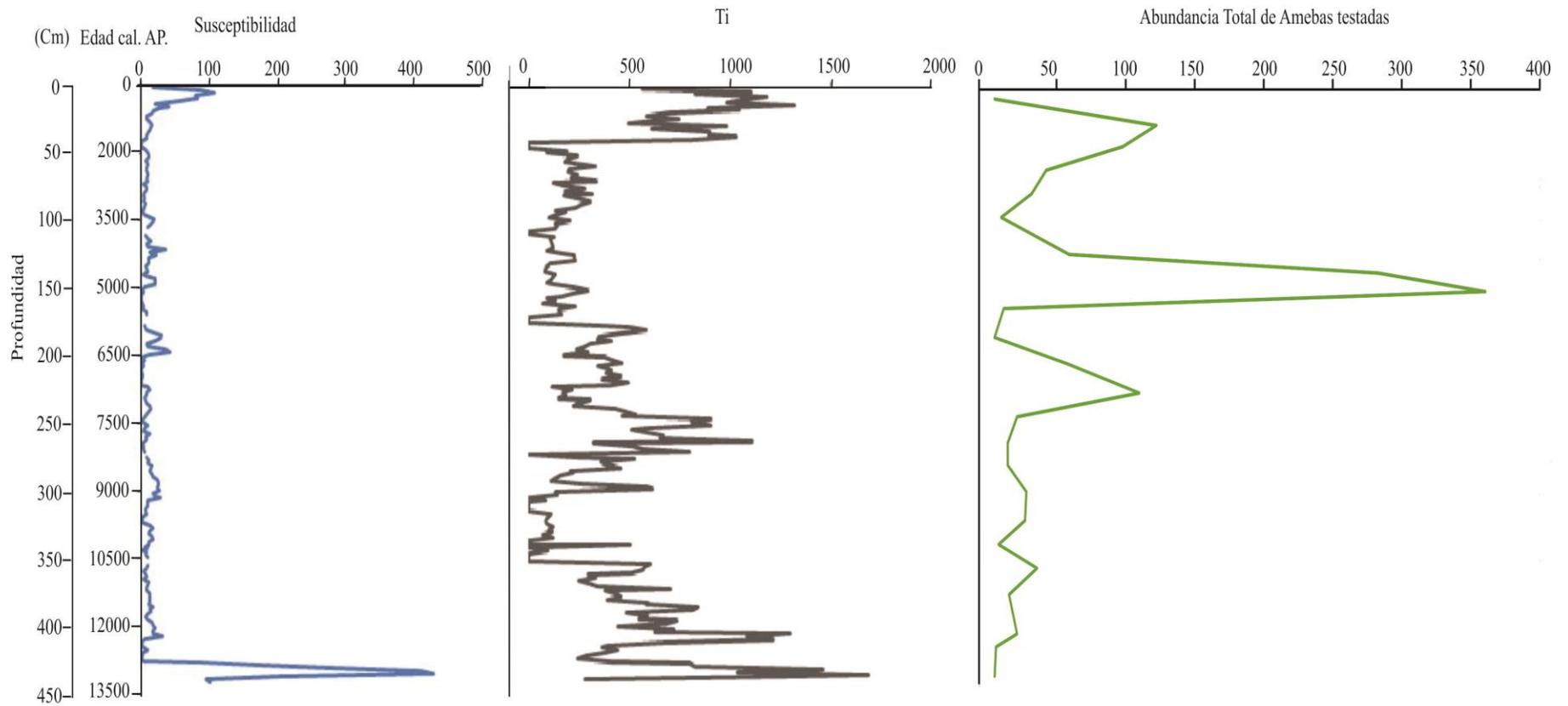


Fig. 29. Valores de susceptibilidad magnética (valores de 0 a  $500 \times 10^{-10}$  SI) señalado con la línea azul; concentración de Titanio (valores de 0 a 2000 ppm), línea gris y la abundancia total de amebas testadas, línea verde (número de individuos por 2 cm<sup>3</sup>) de la secuencia sedimentaria de la turbera el Valle la Teta

### ***Agrupaciones ecológicas a partir del análisis de correspondencia sin tendencia (DCA)***

De acuerdo al DCA obtenido se lograron identificar cuatro conjuntos de especies. El conjunto de especies indicadoras de condiciones secas y bajos niveles de nutrientes (círculo verde, Fig. 26.), está dominado por la especie *Bullinularia indica* que es una especie que se reporta como indicadora de condiciones secas (Amesbury *et al.*, 2016; Charman 1997; Lamarre *et al.*, 2013) y en sitios con bajos niveles de nutrientes (Bobrov *et al.*, 2002; Booth y Zygmunt, 2005) y *Arcella arenaria* que es una especie también reportada como indicadora de condiciones secas (Mitchell *et al.*, 2008; Novenko *et al.*, 2015).

El conjunto de especie indicadoras de condiciones húmedas y con altos niveles de nutrientes (círculo morado, Fig. 27.), está compuesto por *Longinebela tubulosa* especie asociada a condiciones eutróficas (Amesbury *et al.*, 2016; Elliott *et al.*, 2012; Booth y Zygmunt, 2005) y en sitios con pH altos (Lamarre *et al.*, 2013), además de *Nebela collaris* y *Diffugia oblonga* var. “linearis” que son especies indicadores de condiciones hidromórficas, es decir turberas con niveles altos de humedad (Bobrov *et al.*, 2002) y *Argynnia dentistoma* especie reportada para sitios con altos niveles de humedad y nutrientes (Mitchell *et al.*, 2000).

El conjunto de especies indicadoras de condiciones lacustres y con bajos nutrientes (círculo rojo, Fig. 27), está representado por las especies: *Centropyxis aculeata* var. “discoides”, especie indicadora de ambientes con alta presencia de humedad y en sitios con transiciones de un cuerpo lacustre a turbera (Mitchell *et al.*, 2008; Payne *et al.*, 2008; Swindles *et al.*, 2015a). Además de ser una especie pionera en lugares donde se comienza a formar cuerpos de agua, con bajos niveles de nutrientes y pH ligeramente ácidos, así mismo está asociada con el establecimiento de las comunidades vegetales en turberas y condiciones de estrés con presencia de clastos (Swindles *et al.*, 2015b), al igual que *Centropyxis constricta* var. “aerophila” (Elliott *et al.*, 2012) y *Centropyxis constricta* var. “spinosa”, especies asociadas a niveles altos de humedad y bajos nutrientes (Bobrov *et al.*, 2002). Por lo cual este conjunto podría estar reflejando condiciones de formación de un cuerpo lacustre y con bajos niveles de nutrientes.

El conjunto representado por el círculo azul (Fig. 27), se encuentra representado por las especies *Lesqueuresia modesta* y *Diffflugia urceolata* “elongata”, sin embargo, no se cuenta con mucha información de sus preferencias ecológicas en ambientes de turbera, por lo que no fue posible realizar alguna asociación ecológica y una interpretación concreta.

El análisis obtenido muestra un gradiente de humedad y de nutrientes en el Eje 1, donde los valores negativos están asociados a condiciones secas y bajos nutrientes, mientras que los valores positivos y cercanos a 0 se relacionan a condiciones húmedas con altos nutrientes y conforme los valores son más alejados a 0 hacia el lado positivo, las condiciones pasan a ser característicos de cuerpos lacustres y con bajos nutrientes. Para el Eje 2 no se muestra un gradiente y una ordenación clara.

El análisis realizado muestra que las amebas testadas tienen potencial para reconstruir los cambios hidrológicos, así como los niveles de nutrientes para turberas de México. Sin embargo, se debe prestar cuidado en la interpretación ecológica de estas especies, debido a la necesidad de incluir más datos para sitios similares al Valle la Teta, así como en diferentes turberas de México.

## ***Historia paleoambiental de la turbera del Valle la Teta, con base en el registro de amebas testadas, polen, susceptibilidad magnética y titanio***

Se presenta la interpretación paleoambiental de la secuencia sedimentaria de la turbera, con base en los ensambles de las comunidades de amebas testadas fósiles, integrando el registro polínico, susceptibilidad magnética y titanio realizados por Navarro (2013).

### ***Finales del Pleistoceno e inicios del Holoceno (12,900 a 9,600 años cal. AP.) zona 1***

Para los 12,900 a 12,200 años cal. AP. (Fig. 28.) la abundancia de amebas testadas es baja, el registro comienza a partir de los 422 cm con un solo individuo de la especie *Longinbela tubulosa*, sin embargo, su baja abundancia puede deberse a un problema de preservación, ya que durante la observación de la muestra se observó en malas condiciones y con algunas fracturas. Por otra parte, no se encontraron amebas testadas en la base del registro (442 cm), esta sección de la secuencia presenta un alto contenido de material de limo y contiene una capa de oozes de diatomeas, que podrían indicar el inicio en la formación de un cuerpo de agua.

Esto es congruente con lo que registra Navarro (2013), ya que al inicio de la secuencia sedimentaria presenta los valores polínicos más bajos. Así mismo se registran valores altos de susceptibilidad magnética y de Titanio, indicando eventos de erosión intensos (Fig. 29). Por lo tanto, para estas edades se infiere condiciones poco favorables para la preservación de las amebas testadas y para el establecimiento de las comunidades vegetales en el sitio y con base a los resultados obtenidos se fortalece la hipótesis de que para los 12,900 años cal. AP. comenzó la depositación en el Valle la Teta, reflejando condiciones periglaciales en el sitio (Navarro, 2013).

Entre 12,200 y 11,100 años cal. AP. (Fig. 28) sólo se registra la presencia de *Bullinularia indica*, en baja abundancia, la cual es una especie reportada como indicadora de condiciones secas (Amesbury *et al.*, 2016; Charman 1997; Lamarre *et al.*, 2013) y de bajos nutrientes (Bobrov *et al.*, 2002; Booth y Zygmunt, 2005). Por lo tanto, se infiere que posterior a esta edad comienza la acumulación de la materia orgánica.

Entre 11,100 y 9,600 años cal. AP. (Fig. 28.), se presentan la especie *Centropyxis constricta* var. “spinosa” siendo la especie más abundante para estas edades, acompañada por las especies *Centropyxis aculeata* var. “discoides” y *Centropyxis constricta* var. “aerophila”. Con base en el conjunto de amebas se reconstruye para estas edades un aumento en la humedad y de bajos niveles de nutrientes para el sitio, ya que estas especies son indicadoras de mayor humedad y características de cuerpos lacustres (Amesbury *et al.*, 2016; Booth *et al.*, 2005). Así mismo estas especies están reportadas en ambientes donde el pH es ligeramente ácido y en condiciones estresantes (Elliot *et al.*, 2012). Además, el registro polínico reporta la presencia de polen de algunas comunidades vegetales acuáticas como algunas cyperáceas (Navarro, 2013).

Por lo tanto, dentro de la Zona 1 (12,900 a los 9,600 años cal. AP.) ocurre la transición de un ambiente lacustre posiblemente periglacial a un ambiente de turbera donde inicia la depositación de la materia orgánica, este cambio ocurre en el final del Pleistoceno tardío en particular durante el *Younger Dryas* (12,500 a 11,000 años cal. AP.). Con base en el estudio polínico (Navarro, 2013) y las evidencias que aportan las amebas testadas se reconstruyen fluctuaciones de condiciones muy húmedas y frías, a condiciones secas y con bajos nutrientes.

### ***Holoceno Temprano (10,000 a 7,500 años cal. AP.) zona 2***

En la zona 2 que abarca de los 9,600 a 7,500 años cal. AP. (Fig. 28) la abundancia de amebas testadas continúa siendo baja (Fig. 28), aparece *Cyclopyxis kahli* la cual es una especie indicadora de ambientes estresantes (Swindles *et al.*, 2015a), así como *Centropyxis constricta* var. “aerophila” asociada a bajos niveles de nutrientes (Elliot *et al.*, 2012) y *Bullinularia indica*, asociada a condiciones secas (Amesbury *et al.*, 2016; Bobrov *et al.*, 2002; Booth y Zygmunt, 2005; Charman 1997; Lamarre *et al.*, 2013). Por otra parte, en el registro polínico se registran comunidades vegetales de herbáceas, principalmente Gramíneas, las cuales son características de turberas de tipo Graminoideas. Los sedimentos en este periodo son turba y arcilla, y los valores de Titanio fluctúan, mostrando valores bajos comparados con la zona anterior, mientras que los valores de susceptibilidad magnética disminuyen indicando momentos bajos de erosión (Navarro, 2013). Con base en el conjunto de indicadores se infiere para estas edades condiciones ambientales frías, secas

y con bajos niveles de nutrientes, permitiendo solo el desarrollo de comunidades de zacatonal alpino, y desapareciendo especies de amebas testadas características de cuerpos lacustres.

Navarro, 2013, reporta para los 9,700 y los 8,820 años cal. AP. valores polínicos altos, así como un aumento en la concentración de polen de *Abies* y *Quercus* indicando un aumento en la humedad y el comienzo de la estabilización de la línea de los bosques cercana al sitio. Sin embargo, para estas edades hay baja abundancia de amebas testadas, probablemente relacionado con una mala preservación de las testas y a la resolución del muestreo. Se registra una disminución en la concentración polínica a los 8,200 años cal. AP. probablemente asociado al evento de los “8,200”, sin embargo, no se observan cambios significativos en las comunidades de amebas testadas para esta edad.

### ***Holoceno Medio (7,500 a 3,500 años cal. AP.) zona 3***

En la zona 3 (Fig. 28), hay cambios relevantes en las comunidades de amebas testadas. De los 7,500 a los 5,650 años cal. AP. se presentan nuevamente algunas especies como *Centropyxis aculeata* var. “discoides” y *Centropyxis constricta* var. “aerophila”, aunque los valores de abundancia son bajos. El registro polínico muestra nuevamente la presencia de ciperáceas, en concentraciones bajas, y las concentraciones de *Abies* y *Quercus* muestran los valores más altos de la secuencia (Navarro, 2013). Además, los valores de titanio muestran un ligero aumento (Fig. 29), y los sedimentos para estas edades muestran un cambio en la composición de turba a sedimentos arcillosos. Por lo anterior se infieren condiciones fluctuantes de humedad y con bajos niveles de nutrientes, sin embargo, la abundancia de amebas testadas no refleja un cambio de transición a un cuerpo lacustre, en comparación con lo registrado en la base de la secuencia.

Para estas edades ocurre el denominado Óptimo Climático del Holoceno, el cual se registra en el Hemisferio Norte a los 6,000 años cal AP. Durante este evento, se registra un aumento de la temperatura de aproximadamente 3 °C (Meisterfeld, 2008). Para la secuencia del Cofre de Perote, Navarro (2013) ubica a los 5,000 años cal. AP. Es posible que este aumento en la temperatura probablemente impidió que ocurriera una transición de un ambiente tipo turbera a un cuerpo lacustre.

A partir de los 6,000 a los 3,500 años cal. AP. (Fig. 28.) aparece la especie *Centropyxis constricta* var. “spinosa” como una de las especies más abundantes para estas edades. Esta especie ha sido reportada como indicadora de condiciones oligotróficas (Bobrov *et al.*, 2002); además aparece la especie *Longinebela tubulosa* que se caracteriza por vivir en ambientes estresantes y pH ácidos (Elliot *et al.*, 2012; Lamarre *et al.*, 2013). Para estas edades hay presencia de una ceniza volcánica de un origen desconocido, y es a partir de la presencia de esta ceniza que los valores de abundancia de amebas testadas se muestran bajos. Es probable que esta ceniza pudo haber sido un factor estresante para los organismos cambiando las condiciones nutricionales del sitio, y es probable que varias de las amebas testadas no hayan logrado soportar el cambio sedimentológico desapareciendo del registro y solo se preservó *Centropyxis constricta* var. “spinosa” la cual es la más tolerante a las condiciones estresantes.

#### ***Holoceno Tardío (3,500 años a 1,500 años cal. AP.) zona 4***

La zona 4 (Fig. 28) abarca de los 3,500 a 1,500 años cal. AP. Para este periodo hay dominancia de *Bullinularia indica*, indicadora de condiciones secas (Amesbury *et al.*, 2016; Charman 1997; Lamarre *et al.*, 2013) y bajos nutrientes (Bobrov *et al.*, 2002; Booth y Zygmunt, 2005). Esta especie está acompañada por *Longinebela tubulosa*, especie característica de los sitios ricos en nutrientes (Amesbury *et al.*, 2016; Booth y Zygmunt, 2005; Elliot *et al.*, 2012) y pH ácidos (Lamarre *et al.*, 2013); *Argygnia dentistoma*, indicadora de altos nutrientes (Mitchell *et al.*, 2000); *Cyclopyxis kahli*, *Diffflugia oblonga* var. “linearis”, *Nebela collaris*, *Diffflugia urceolata* var. “elongata”, *Centropyxis constricta* var. “aerophila”, especies indicadoras de ambientes estresantes (Elliot *et al.*, 2012; Swindles *et al.*, 2015a); y *Arcella arenaria* asociada a condiciones secas (Mitchell *et al.*, 2008; Novenko *et al.*, 2015). Este conjunto de especies refleja para este periodo condiciones eutróficas, secas y condiciones muy estresantes. En términos litológicos la secuencia en esta sección se caracteriza por una ceniza y abundante materia orgánica, se infiere que la presencia de este tipo de sedimentos favoreció una mayor aportación de nutrientes al sitio, cambiando la turbera a condiciones eutróficas y estresantes. Además, los valores en la concentración polínica son bajos y el polen registrado para este periodo indica condiciones favorables para el establecimiento de los bosques de *Abies*. La susceptibilidad

magnética y el titanio también presentan valores bajos, indicando una baja erosión y transporte de la materia orgánica (Fig. 29) (Navarro, 2013). Por lo tanto, para este periodo se infieren condiciones cálidas, estresantes y con altos niveles de nutrientes, ya que se infiere que la presencia de la ceniza favoreció un aporte de nutrientes, a pesar que las condiciones climáticas fueran secas en el sitio.

#### ***Holoceno Tardío (1,500 años cal. AP. al presente) zona 5***

La zona 5 (Fig. 28) abarca de los 1,500 años cal. AP. al presente, se observa una disminución considerable de las especies que se registraron en la zona 4 y sólo permanece en el registro *Bullinularia indica*, reflejando condiciones secas y poco favorables para las amebas testadas (Amesbury *et al.*, 2016; Booth *et al.*, 2005). Sin embargo, para los 500 años cal AP. se registró la presencia de especies indicadoras de condiciones estresantes como *Cyclopyxis kahli* y *Longinebela tubulosa* (Elliot *et al.*, 2012; Swindles *et al.*, 2015a). Esto coincide con la baja concentración polínica y con niveles altos de titanio reflejando una alta erosión, así mismo la susceptibilidad magnética comienzan aumentar, y la abundancia de amebas testadas desciende hasta su desaparición (Fig. 29) (Navarro, 2013). Por lo tanto, para este periodo se infieren condiciones estresantes y secas.

Para edades más tempranas desaparece el registro de amebas testadas, es probable que las condiciones de mucha entrada de nutrientes al sitio reflejado por el impacto humano en la zona, provoque condiciones estresantes para que las amebas testadas puedan estar presentes, ya que se observa que alrededor del sitio se presenta la tala de árboles haciendo que las condiciones del sitio sean estresantes para las amebas testadas, así como para el conjunto polínico (Navarro, 2013).

## CONCLUSIONES

Fueron identificadas un total de 17 especies, siendo el género de *Centropyxis* el que tuvo mayor especies presentantes en los sedimentos holocénicos de la turbera del Valle la Teta

Las especies registradas en la turbera del Cofre de Perote, corresponden a especies reportadas como raras en estudios de otras regiones, lo que indica la necesidad de realizar más estudios ecológicos en turberas. Sin embargo, las especies más dominantes en el registro del Cofre de Perote: *Bullinularia indica*, *Longinebela tubulosa*, *Cyclopyxis kahli*, *Diffflugia urceolata* var. “elongata” y *Centropyxis constricta* var. “aerophila”, mostraron ser especies indicadoras para otras regiones.

Siendo éste el primer estudio realizado con amebas testadas en turberas para México, la identificación taxonómica de las especies se logró, aunque complicada, con excepción de un solo morfo. También, hay que mencionar que la información ecológica disponible para estas especies, tiende a estar sesgada dado que la mayoría de los estudios corresponden a regiones de latitudes templadas. Algunas especies registradas en este sitio mostraron tener algunas diferencias en comparación con lo que se ha registrado, ya que la mayoría de las especies que se reportaron en este sitio, mostraron tener un rango diferente en el tamaño con lo que se tiene reportado en la literatura. Por ejemplo, la especie *Longinebela tubulosa* mostró tener diferencias en el tamaño, al ser mayor de lo que se reporta y la forma de la testa también presentó un ligero cambio. Por lo tanto, es probable que se trate de una variedad nueva para esta especie, sin embargo, a falta de estudios moleculares y más registros para el país no se puede asegurar si es una especie o variedad nueva

Además, se ha observado que algunas de las mismas especies reportadas para regiones diferentes, pueden estar indicando variables ambientales diferentes. Por lo que la interpretación paleoambiental en este tipo de estudios debe de realizarse con cuidado, ya que es probable que se tengan variaciones en las preferencias ecológicas de las especies. Por lo que sería recomendable realizar más estudios en ambientes tipo turberas para México y así ampliar la información taxonómica y ecológica para esta región, con lo cual se podrá

conocer la importancia y la evolución ambiental de las amebas testadas en turberas de México.

Con este estudio se logró detectar una evolución ambiental en la turbera gracias al conjunto de especies de amebas testadas, mostrando ser indicadoras en los cambios de humedad y en los niveles de nutrientes. Los estudios ecológicos de amebas testadas en turberas en México son nulos, por lo cual complico la interpretación ambiental para este sitio, sin embargo, muestra una congruencia con lo que se reporta en el estudio polínico realizado por Navarro, (2013).

Se logró reconstruir para los últimos 12,900 años los cambios hidrológicos y de nutrientes a partir de los conjuntos de amebas testadas integrándola con información paleoambiental disponible de paleovegetación, susceptibilidad magnética y Titanio.

Las amebas testadas pueden ser utilizadas como indicadoras de cambios ecológicos en turberas de México y emplearlas para estudios paleoambientales como es el caso de las comunidades de amebas testadas para la turbera del Cofre de Perote. Por último, es en los últimos años se han realizado estudios ecológicos actuales, aplicando funciones de transferencia y estadísticos más robustos que ayudan a conocer la ecología de estos organismos y así poder aplicarlo en estudio paleoambientales y paleoecológicos, por lo que se recomienda realizar estudios más detallados con estos organismos en diferentes ambientes para México, para tener un mejor uso de las amebas testadas como bioindicadoras.

## REFERENCIAS

Adl, S. M., Simpson, A. G., Lane, C. E., Lukeš, J., Bass, D., Bowser, S. S., Brown, M. W., Birki, F., Dunthorn, M., Hampl, V., Heiss, A., Hoppenrath, M., Lara, E., Gall, L., Lynn, D. H., McManus, H., Mitchell, E. A. D., Mozley-Stanridge, S. E., Parfrey, L. W., Pawlowski, J., Rueckert, S., Shadwick, L., Schoch, C. L., Smirnov, A. y Spiegel, F. W. (2012). The revised classification of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 59(5), 429-514.

Amesbury, M. J., Swindles, G. T., Bobrov, A., Charman, D. J., Holden, J., Lamentowicz, Mallon G., Mazei Y., Mitchel E. A.D., Payne R.J., & Roland, T. P. (2016). Development of a new pan-European testate amoeba transfer function for reconstructing peatland palaeohydrology. *Quaternary Science Reviews*, 152, 132-151

Bobrov, A. A., Charman, D. J., y Warner, B. G. (2002). Ecology of testate amoebae from oligotrophic peatlands: specific features of polytypic and polymorphic species. *Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences*, 29(6), 605-617.

Bobrov, A. A., & Krasilnikov, P. A. (2011). Testate amoebas of pine forests in Mexico. *Biology Bulletin*, 38(4), 400-405.

Bobrov, A., Krasilnikov, P., & García-Calderón, N. E. (2013). Biogeography of testate amoebae in the soils of Mexico. *Biodiversity and conservation*, 22(12), 2837-2855.

Booth, R. K., & Zygmunt, J. R. (2005). Biogeography and comparative ecology of testate amoebae inhabiting Sphagnum-dominated peatlands in the Great Lakes and Rocky Mountain regions of North America. *Diversity and Distributions*, 11(6), 577-590.

Caballero, M., Lozano-García, S., Vázquez-Selem, L. y Ortega, B. (2010). Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 62(3), 359-377.

Carlson, A. E. (2013). The younger Dryas climate event. *Encyclopedia of Quaternary Science*, (2013), vol. 3, pp. 126-134

Carrasco N., G., Siebert, L., Díaz C., R., Vázquez S., L., y Capra, L. (2010). Evolution and hazards of a long-quiescent compound shield-like volcano: Cofre de Perote, eastern Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 197(1), 209-224.

Chardez, D. (1958). Etude sur les thecamoebiens d'une petite pièce d'eau. *Hydrobiologia*, 10(1), 293-304.

Charman, D. J. (1997). Modelling hydrological relationships of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) on New Zealand peatlands. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 27(4), 465-483.

Charman, D. J. (2001). Biostratigraphic and palaeoenvironmental applications of testate amoebae. *Quaternary Science Reviews*, 20(16), 1753-1764.

Charman, D. J., & Warner, B. G. (1997). The ecology of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in oceanic peatlands in Newfoundland, Canada: modelling hydrological relationships for palaeoenvironmental reconstruction. *Ecoscience*, 4(4), 555-562.

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

Correa-Metrio, A., Dechnik, Y., Lozano-García, S., & Caballero, M. (2014). Análisis de correspondencia sin tendencia: una herramienta útil para cuantificar cambios ecológicos a partir de conjuntos de datos de fósiles. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 66(1), 135-143.

da Silva, M. L. C., Rangel, E. R., Lansac-Tôha, F. A., Schwind, L. T. F., & Joko, C. Y. (2016). An annotated checklist of the Arcella (Arcellidae) from littoral zone of Paranoá lake-Brazil, with a pictorial key. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 38(2), 229.

Deflandre, G. (1936). Etude monographique sur le genre Nebela Leidy. In *Annales de Protistologie* (Vol. 5, No. 542, pp. 201-286).

De Jong, R., Blaauw, M., Chambers, F. M., Christensen, T. R., De Vleeschouwer, F., Finsinger, Frenzel, S., Johansson, M., Kokfelt, U., Lamentowics, M., Le Roux, G., Mauquoy, D., Mitchel, E. A.D., Nichols, J. E., Samaritani, E. y Geel, B. V. (2010). *Climate and peatlands*. Cap 4. (pp. 85-121). En: Dodson J., (editor). *Changing climates, earth systems and society*. Australian Nuclear science y technology organisation. Institute for envireonmental research. Australia. Pág. 255.

Díaz, M. F., Zegers, G., y Larraín, J. (2005). Antecedentes sobre la importancia de las turberas y el pompón en la Isla de Chiloé. Fundación Senda Darwin, CASEB, Chile. Recuperado el 29 de noviembre del 2015 de [www.sendadarwin.cl/materialdedescarga/Turberas](http://www.sendadarwin.cl/materialdedescarga/Turberas).

Díaz, M.F., W, Silva y C.A. León. (2015). Características de los ecosistemas de turberas, factores que influyen en su formación y tipos. Cap. 1 p. 27-39. En: E. Domínguez y D. Vega- Valdés (eds.). Funciones y servicios ecosistémicos de las turberas en Magallanes. Colección de libros INA N° 33. Instituto de investigaciones agropecuarias. Centro regional de investigaciones Kampenaike. Punta Arenas, Chile. 334pp.

Elliott, S. M., Roe, H. M., & Patterson, R. T. (2012). Testate amoebae as indicators of hydroseral change: an 8500-year record from Mer Bleue Bog, eastern Ontario, Canada. *Quaternary International*, 268, 128-144.

Fernández, L. D., & Zapata, J. A. I. M. E. (2011). Variación estacional en la comunidad de amebas testadas de una turbera temperada del sur de Chile. *Bol. Soc. Biol. Concepción Chile*, 80, 27-39.

Foissner, W., & Korganova, G. A. (1995). Redescription of three testate amoebae (Protozoa, Rhizopoda) from a Caucasian soil: *Centropyxis plagiostoma* Bonnet & Thomas, *Cyclopyxis kahli* (Deflandre) and *C. intermedia* Kufferath. *Archiv für Protistenkunde*, 146(1), 13-28.

Grimm, E. C. (1987). CONISS: a FORTRAN 77 program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares. *Computers & Geosciences*, 13(1), 13-35.

Grove, A. T. (2008). A brief consideration of climate forcing factors in view of the Holocene glacier record. *Global and Planetary Change*, 60(1), 141-147.

Heine, K. (1994). The late-glacial moraine sequences in Mexico: is the evidence for the Younger Dryas event? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 112(1-2), 113-123.

Jassey, V. E., Lamentowicz, M., Bragazza, L., Hofsommer, M. L., Mills, R. T., Buttler, A., & Robroek, B. J. (2016). Loss of testate amoeba functional diversity with increasing frost intensity across a continental gradient reduces microbial activity in peatlands. *European journal of protistology*.

Kumar, A., & Dalby, A. P. (1998). Identification key for Holocene lacustrine arcellacean (thecamoebian) taxa. *Palaeontologia Electronica*, 1(1), 1-39

Koenig, I., Feldmeyer-Christe, E., & Mitchell, E. A. (2015). Comparative ecology of vascular plant, bryophyte and testate amoeba communities in four Sphagnum peatlands along an altitudinal gradient in Switzerland. *Ecological Indicators*, 54, 48-59.

Lamarre, A., Magnan, G., Garneau, M., & Boucher, É. (2013). A testate amoeba-based transfer function for paleohydrological reconstruction from boreal and subarctic peatlands in northeastern Canada. *Quaternary international*, 306, 88-96.

Luketa, S. (2015). Morphological variability of two *Quadrullella* species (Arcellinida: Hyalospheniidae) from the Vlasina Lake region of Serbia. *Biologia Serbica*, 37(1-2).

Luketa, S. (2016). First record of a size-trimorphic population among euglyphid testate amoebae. *Protistology*, 10(4), 138-147.

Mayewski, P.A., E.E. Rohling, J.C. Stager, W. Karlén, K.A. Maasch, L.D. Meeker, E.A. Meyerson, F.Gasse, S. van Kreveland, K. Holmgren, J. Lee-Thorp, G. Rosqvist, F. Rack, M. Staubwasser y R.R. Schneider, E.J. Steig. (2004). Holocene climate variability. *Quaternary Research*.62:243-255.

Mazei, Y., & Tsyganov, A. N. (2006). Freshwater testate amoebae. *KMK, Moscow*, 10-11.

Meisterfeld, R. (2008). *Bullinularia foissneri* nov. sp. (Amoebozoa, Arcellinida) from Australia and synopsis of the genus *Bullinularia*. *The Wilhelm Foissner Festschrift: A Tribute to an Outstanding Protistologist on the Occasion of his 60th Birthday: Denisia*, 23, 235-241.

Medioli, F. S., y Scott, D. B. (1988). Lacustrine thecamoebians (mainly Arcellaceans) as potential tools for palaeolimnological interpretations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 62(1), 361-386.

Mieczan, T. (2009, January). Ecology of testate amoebae (Protists) in Sphagnum peatlands of eastern Poland: vertical micro-distribution and species assemblages in relation to environmental parameters. In *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* (Vol. 45, No. 1, pp. 41-49). EDP Sciences.

Mitchell, E. A., Buttler, A., Grosvernier, P., Rydin, H., Albinsson, C., Greenup, A. L., & Saarinen, T. (2000). Relationships among testate amoebae (Protozoa), vegetation and water chemistry in five Sphagnum-dominated peatlands in Europe. *The New Phytologist*, 145(1), 95-106.

Mitchell, E. A., Charman, D. J., & Warner, B. G. (2008). Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future. *Biodiversity and Conservation*, 17(9), 2115-2137.

Nasser, N. A., Patterson, R. T., Roe, H. M., Galloway, J. M., Falck, H., Palmer, M. J. Palmer, C. Spense, H. Saneí, A. L. MAcumber & Neville, L. A. (2016). Lacustrine Arcellinina (Testate Amoebae) as bioindicators of arsenic contamination. *Microbial ecology*, 72(1), 130-149.

Navarro A. K. (2013). Análisis paleoecológico del Holoceno en el Cofre de Perote, Veracruz. Tesis, UNAM.

Narave Flores, H. (1985). La vegetación de Cofre de Perote, Veracruz, México. *The vegetation of Cofre de Perote, Veracruz, Mexico.* *Biótica*, 10(1), 35-64.

Novenko, E. Y., Tsyganov, A. N., Volkova, E. M., Babeshko, K. V., Lavrentiev, N. V., Payne, R. J., & Mazei, Y. A. (2015). The Holocene paleoenvironmental history of central European Russia reconstructed from pollen, plant macrofossil, and testate amoeba analyses of the Klukva peatland, Tula region. *Quaternary Research*, 83(3), 459-468.

Ogden, G. G., & Hedley, R. H. (1980). An atlas of freshwater testate amoebae. *Soil Science*, 130(3), 176.

Payne, R. J., Charman, D. J., Matthews, S., & Eastwood, W. J. (2008). Testate amoebae as palaeohydrological proxies in sürmene ağaçbaşı yaylasi peatland (northeast Turkey). *Wetlands*, 28(2), 311-323.

Rasmussen, S. O., Andersen, K. K., Svensson, A. M., Steffensen, J. P., Vinther, B. M., Clausen, H. B., Siggarard A.M.L., Johnsen S.J., Larsen L.B., Dahl J.D., Bigler M., Röthlosberger R., Fischer H., Goto A. K., Hansson M.E. y Ruth U. (2006). A new Greenland ice core chronology for the last glacial termination. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 111(D6).

Swindles, G. T., & Roe, H. M. (2007). Examining the dissolution characteristics of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in low pH conditions: implications for peatland palaeoclimate studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 252(3), 486-496.

Sígala, I., Lozano-García, S., Escobar, J., Pérez, L., & Gallegos-Neyra, E. (2016). Testate Amoebae (Amebozoa: Arcellinida) in Tropical Lakes of Central Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 64(1), 393-413.

Swindles, G. T., Lamentowicz, M., Reczuga, M., & Galloway, J. M. (2015a). Palaeoecology of testate amoebae in a tropical peatland. *European journal of protistology*.

Swindles, G. T., Amesbury, M. J., Turner, T. E., Carrivick, J. L., Woulds, C., Raby, C., & Kokfelt, U. (2015b). Evaluating the use of testate amoebae for palaeohydrological reconstruction in permafrost peatlands. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 424, 111-122.

Swindles, G. T., Green, S. M., Brown, L., Holden, J., Raby, C. L., Turner, T. E., & Baird, A. J. (2016). Evaluating the use of dominant microbial consumers (testate amoebae) as indicators of blanket peatland restoration. *Ecological Indicators*, 69, 318-330.

Todorov, M., Golemansky, V., Mitchell, E. A., & Heger, T. J. (2009). Morphology, biometry, and taxonomy of freshwater and marine interstitial Cyphoderia (Cercozoa: Euglyphida). *Journal of eukaryotic microbiology*, 56(3), 279-289.

Todorov, M. (2010). *Nebela golemanskyi* sp. nov., a new sphagnicolous testate amoeba from Bulgaria (Amoebozoa: Arcellinida, Nebelidae). *Acta Protozoologica*, 2010(1), 37-43.

Van Hengstum, P. J., Reinhardt, E. G., Beddows, P. A., Huang, R. J., & Gabriel, J. J. (2008). Thecamoebians (testate amoebae) and foraminifera from three anchialine cenotes in Mexico: Low salinity (1.5–4.5 psu) faunal transitions. *Journal of Foraminiferal Research*, 38(4), 305-317.

Van Hengstum, P. J., Reinhardt, E. G., Beddows, P. A., & Gabriel, J. J. (2010). Linkages between Holocene paleoclimate and paleohydrogeology preserved in a Yucatan underwater cave. *Quaternary Science Reviews*, 29(19), 2788-2798.

Vargas, J. L. R. (2010). Edad y caracterización sedimentológica de los depósitos recientes de avalancha y flujo de escombros del volcán Cofre de Perote, Veracruz, México. Tesis. UNAM

Vázquez-Ramírez J. (2014). Fenología de las comunidades vegetales del parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México. Tesis Universidad Veracruzana.

Vázquez Selem, L y Klaus Heine. (2004). Late Quaternary glaciation in Mexico. *Developments in Quaternary Science*. Vol 15: 849-861

Zegers, G., Larraín, J., Díaz, M. F., & Armesto, J. J. (2006). Impacto ecológico y social de la explotación de pomponales y turberas de *Sphagnum* en la Isla Grande de Chiloé. *Revista Ambiente y Desarrollo*, 22(1), 28-34.