



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

Reconstrucción paleoambiental del
Pleistoceno final usando modelos de nicho
ecológico inferidos con vertebrados: el caso
de la Cueva de San Josecito, Nuevo León

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)**

P R E S E N T A

JOSÉ ALBERTO CRUZ SILVA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. VICTOR HUGO REYNOSO ROSALES

COMITÉ TUTORAL: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
DR. SERGIO R. S. CEVALLOS FERRIZ

MÉXICO, D.F.

ABRIL, 2012



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de febrero de 2012, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMÁTICA)** del alumno **CRUZ SILVA JOSÉ ALBERTO** con número de cuenta **510007568** con la tesis titulada **"Reconstrucción paleoambiental del Pleistoceno final usando modelos de nicho ecológico inferidos con vertebrados: el caso de la Cueva de San Josecito, Nuevo León"**, realizada bajo la dirección del **DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES**:

Presidente: DR. SERGIO RAFAEL S. CEVALLOS FERRIZ
Vocal: DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES
Secretario: DRA. MA. DEL SOCORRO LOZANO GARCÍA
Suplente: DRA. IRENE GOYENECHEA MAYER GOYENECHEA
Suplente: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 27 de marzo de 2012.

M: del Coro Arizmendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas y el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, por el apoyo académico e institucional que me brindaron. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el otorgamiento de la beca que permitió el desarrollo de mis estudios de maestría.

A mi comité tutorial integrado por el Dr. Víctor Hugo Reynoso, el Dr. Sergio Cevallos Ferriz y el Dr. Enrique Martínez Meyer por todo el apoyo que me brindaron a través de mis estudios de posgrado.

Al Dr. Victor Hugo Reynoso por la paciencia, apoyo, dedicación y amistad otorgada durante esta etapa de mi formación académica. Por no dejar de creer en mí y ayudarme en el camino de mi formación como investigador, además de estar siempre que se le necesitaba. GRACIAS

Al Dr. Sergio Cevallos Ferriz por mostrarme lo importante que es observar un panorama general en cualquier tipo de investigación y hacerme ver que lo importante es el árbol, mientras que las esferas son sólo adornos, mostrándome que el trabajo que en verdad hay que valorar es el propio y no el de los demás.

Al Dr. Enrique Martínez Meyer por su sinceridad en cuanto a mi desarrollo profesional, la guía en la parte del modelaje de nicho, las facilidades otorgadas para la realización de este proyecto y el apoyo otorgado cada vez que se le necesitaba.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Al jurado de exámen de grado integrado por la Dra. Socorro Lozano García, la Dra. Irene Goyenechea Mayer Goyenechea y el Dr. Joaquín Arroyo-Cabrales, por sus atinados comentarios en la parte final de la tesis para que quedara impecable.

A la Dra. Socorro Lozano García por mostrarme el cambio climático a través del tiempo, las fuerzas que influyen en el clima y por abrirme el panorama de los diferentes tipos de estudios sobre este tema.

Al Dr. Joaquín Arroyo Cabrales por ser parte de mi formación académica a pesar de no ser su estudiante directo en esta fase de mi formación. Por la accesibilidad para el estudio del material fósil de la Cueva de San Josecito, además del apoyo incondicional con la literatura y el material osteológico de referencia.

Agradezco al Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticúl Álvarez Solórzano” del Instituto Nacional de Antropología e Historia por permitirme trabajar en sus instalaciones y las facilidades otorgadas.

A la Biól. Norma Valentín Maldonado por su ayuda incondicional y su disponibilidad para que este proyecto siguiera adelante siempre apoyando el desarrollo de la paleoherpetología y mostrando la sencillez que siempre la caracteriza.

A todas las personas que laboran en el Laboratorio de Arqueozoología: la Biól. Teresa Olivera Carrasco por su apoyo siempre que se le necesito y por los consejos que nos ayudan a crecer

como personas. Don Aurelio Ocaña por enseñarme como se hace la ciencia y por demostrarme que el conocimiento puede estar en cualquier persona. A todos los chicos del laboratorio (que saben quienes son) que no coloco personalmente porque la lista sería muy grande pero que me dieron toda su amistad dentro de esta institución.

A la Biól. Adriana González quien me enseñó todo lo que sé sobre los anfibios y reptiles de México, me ayudó en mi desarrollo como herpetólogo y siempre tener la solución para todos los problemas que surgían en mi camino durante el desarrollo de mis estudios de posgrado.

A mis amigos de la maestría, compañeros del laboratorio, el equipo de futbol del instituto, mis compañeros de otros laboratorios y a todas las personas que he conocido a través del desarrollo de la maestría dentro del Instituto de Biología, que en muchos casos se solapan dentro de cada una de las categorías, que siempre han estado conmigo para ñoñear, seguir adelante en los momentos de estrés, los buenos ratos, las buenas fiestas y la buena compañía. Los estimo mucho y si alguien me faltó como suele suceder sabe que en este espacio _____ puede anotarse sin problemas porque forma parte importante en mi vida y mi desarrollo intelectual.

Finalmente y no por eso menos importante, a mis padres Alberto Cruz Rodríguez y Benita Silva Pérez y mis hermanas Marisol y Rocío Cruz Silva quienes en las buenas y en las malas siempre han estado apoyándome, primero en la licenciatura y ahora en mis estudios de posgrado. Saben que no existen palabras para agradecerles todo lo que han hecho por mí y que siempre estarán en mi corazón y que sin ustedes este momento hubiera llegado de una manera difícil.

ÍNDICE

Resumen	9
Abstract	11
Introducción	13
Reconstrucción paleoambiental del Pleistoceno de México.....	13
Herpetofauna del Pleistoceno de México	16
Distribución de la herpetofauna en el Pleistoceno.....	17
Uso de Modelos de Nicho Ecológico para proyecciones al pasado	19
Sitio de estudio	20
Objetivo	22
Objetivos particulares	23
Hipótesis	23
Material y métodos	24
Herpetofauna fósil proveniente de la Cueva de San Josecito, Nuevo León	24
Reconstrucción paleoclimática utilizando Modelos de Nicho Ecológico	25
Paleodistribución de la herpetofauna fósil de la Cueva de San Josecito	28
Resultados	29
Anfibios y reptiles fósiles de la Cueva de San Josecito.....	29
Paleontología sistemática.....	29
<i>Ambystoma</i> sp.	29
<i>Eurycea</i> spp.....	31
<i>Plethodon</i> sp.	34
<i>Pseudoeurycea</i> sp.....	36
Bolitoglossinae.....	38
<i>Barisia ciliaris</i>	39
<i>Barisia imbricata</i>	41
<i>Barisia</i> spp.	42
<i>Phrynosoma orbiculare</i>	43
<i>Phrynosoma modestum</i>	46
<i>Phrynosoma</i> sp.....	47
<i>Sceloporus</i> spp.	48

<i>Tantilla</i> sp.	49
<i>Heterodon</i> cf. <i>H. simus</i>	51
<i>Hypsiglena</i> sp.....	54
<i>Storeria</i> sp.....	56
<i>Crotalus</i> spp.	58
Reconstrucción paleoambiental de la Cueva de San Josecito por medio de la herpetofauna fósil	60
Reconstrucción paleoclimática de la Cueva de San Josecito usando Modelos de Nicho Ecológico	61
Paleodistribución de los anfibios y reptiles de la Cueva de San Josecito.....	67
Discusión	73
La herpetofauna de la Cueva de San Josecito y el paleoambiente de la zona	73
Paleodistribución de la herpetofauna fósil de la Cueva de San Josecito	75
Reconstrucción paleoclimática usando Modelos de Nicho Ecológico	79
Conclusiones	81
Literatura citada.....	82
Apéndice	112
Elección del Modelo de Nicho Ecológico para la reconstrucción paleoambiental y la paleodistribución	112

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de la Cueva de San Josecito	21
Figura 2. Planta y perfil de la Cueva de San Josecito	21
Figura 3. Vértebra de <i>Eurycea</i> sp.....	32
Figura 4. Vértebra de <i>Plethodon</i> sp.....	35
Figura 5. Vértebra de <i>Pseudoeurycea</i> sp.	37
Figura 6. Material de <i>Barisia ciliaris</i>	40
Figura 7. Material de <i>Barisia imbricata</i>	41
Figura 8. Material de <i>Phrynosoma orbiculare</i>	43
Figura 9. Escamoso izquierdo de <i>Phrynosoma modestum</i>	46
Figura 10. Vértebra del tronco de <i>Tantilla</i> sp.....	51
Figura 11. Vértebra cervical de <i>Heterodon</i> cf. <i>H. simus</i>	52
Figura 12. Vértebra del tronco de <i>Hypsiglena</i> sp.....	54
Figura 13. Vértebra del tronco de <i>Storeria</i> sp.....	57
Figura 14. Zona de solapamiento de las áreas potenciales de distribución de la herpetofauna	62
Figura 15. Zona de solapamiento de las áreas potenciales de distribución de la avifauna.....	62
Figura 16. Zona de solapamiento de las áreas potenciales de distribución de la mastofauna	63
Figura 17. Valores climáticos de precipitación y temperatura promedio anual.....	65
Figura 18. Proyección de la distribución potencial al pasado de <i>Eurycea</i> sp.....	68
Figura 19. Proyección de la distribución potencial al pasado de <i>Plethodon</i> sp.....	69
Figura 20. Proyección de la distribución potencial al pasado de <i>Barisia ciliaris</i>	69
Figura 21. Proyección de la distribución potencial al pasado de <i>Barisia imbricata</i>	70
Figura 22. Proyección de la distribución potencial al pasado de <i>Phrynosoma modestum</i>	70
Figura 23. Proyección de la distribución potencial al pasado de <i>Phrynosoma orbiculare</i>	71
Figura 24. Proyección de la distribución potencial al pasado de <i>Hypsiglena</i> sp.	71
Figura 25. Proyección de la distribución potencial al pasado de <i>Storeria</i> sp.	72
Figura 26. Proyección de la distribución potencial al pasado de <i>Heterodon</i> cf. <i>H. simus</i>	72
Figura 27. Nicho fundamental de tres especies diferentes a través del tiempo	78
Figura A1. Zonas de solapamiento de la herpetofauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 1, reclasificados con el “10 por ciento de presencias erroneas”	113

Figura A2. Zonas de solapamiento de la avifauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 1, reclasificados con el “10 por ciento de presencias erroneas”	114
Figura A3. Zonas de solapamiento de la mastofauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 1, reclasificados con el “10 por ciento de presencias erroneas”	115
Figura A4. Zonas de solapamiento de la herpetofauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 1, reclasificados con “todas las presencias”	117
Figura A5. Zonas de solapamiento de la avifauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 1 y reclasificados con “todas las presencias”	118
Figura A6. Zonas de solapamiento de la mastofauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 1 y reclasificados con “todas las presencias”	119
Figura A7. Zonas de solapamiento de la herpetofauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificados con el “10 por ciento de presencias erroneas”	121
Figura A8. Zonas de solapamiento de la avifauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificados con el “10 por ciento de presencias erroneas”	122
Figura A9. Zonas de solapamiento de la mastofauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificados con el “10 por ciento de presencias erroneas”	123
Figura A10. Zona de solapamiento de la herpetofauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificado con “todas las presencias”	124
Figura A11. Zonas de solapamiento de la avifauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificado con “todas las presencias”	125
Figura A12. Zonas de solapamiento de la mastofauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificados con “todas las presencias”	126
Figura A13. Precipitación promedio anual obtenida por los diferentes modelos	129
Figura A14. Temperatura promedio anual obtenida para los diferentes modelos	130

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Taxa utilizados para la reconstrucción paleoclimática de la Cueva de San Josecito ...	26
Cuadro 2. Comparación entre las medidas de las vértebras de <i>Ambystoma</i>	30
Cuadro 3. Comparación de medidas para las vértebras de Plethodontidae	36
Cuadro 4. Relación del número total de dientes y la longitud de la hilera de dientes para el género <i>Phrynosoma</i>	44
Cuadro 5. Longitud de los cuernos parietales para el género <i>Phrynosoma</i>	45
Cuadro 6. Análisis discriminantes para separar las especies del género <i>Heterodon</i>	53
Cuadro 7. Medidas de las vértebras del género <i>Storeria</i>	58
Cuadro 8. Ambientes donde habitan las especies identificadas en el registro fósil de la Cueva de San Josecito.....	60
Cuadro 9. Valores de precipitación y temperatura promedio anual	65
Cuadro 10. Comparación entre los datos climáticos predichos para finales del Pleistoceno	67
Cuadro 11. Especies de anfibios y reptiles fósiles identificadas para el Pleistoceno de la Cueva de San Josecito.	73
Cuadro A1. Valores climáticos de precipitación promedio anual (Precipitación) y temperatura promedio anual (Temperatura) obtenidas con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 1, reclasificados con el “10 por ciento de presencias erróneas”, para las diferentes zonas de solapamiento mostradas por la herpetofauna, avifauna y mastofauna	127
Cuadro A2. Valores climáticos de precipitación promedio anual (Precipitación) y temperatura promedio anual (Temperatura) obtenidas con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 1, reclasificados con “todas las presencias”, para las diferentes zonas de solapamiento mostradas por la herpetofauna, avifauna y mastofauna	128
Cuadro A3. Valores climáticos de precipitación promedio anual (Precipitación) y temperatura promedio anual (Temperatura) obtenidas con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificados con “10 por ciento de presencias erróneas”, para las diferentes zonas de solapamiento mostradas por la herpetofauna, avifauna y mastofauna	128
Cuadro A4. Valores climáticos de precipitación promedio anual (Precipitación) y temperatura promedio anual (Temperatura) obtenidas con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificados con “todas las presencias”, para las diferentes zonas de solapamiento mostradas por la herpetofauna, avifauna y mastofauna	129

RESUMEN

El Cuaternario es el último episodio de la historia geológica del planeta, consecuentemente es el periodo con más información sobre la composición de la biota actual. Su proximidad con el presente permite aplicar con menor margen de error el principio de uniformitarismo, el cual sugiere que los procesos del pasado muy probablemente son los mismos procesos que se observan actualmente. En él se han estudiado los registros paleoclimáticos que juegan un papel importante para entender los parámetros del sistema climático de la Tierra y su comportamiento permitiéndonos poder predecir cambios climáticos del futuro. Para México las reconstrucciones paleoambientales del Pleistoceno utilizando vertebrados son ambiguas, ya que refieren al actualismo de los organismos. Hasta hace pocos años se ha puesto énfasis en la recolecta de sedimento para tamizar y recuperar los restos de vertebrados pequeños como micromamíferos, aves, anfibios, reptiles y peces, que han demostrado tener características importantes para la reconstrucción de climas pasados.

En el presente estudio se identificaron los anfibios y reptiles fósiles provenientes de la Cueva de San Josecito, Nuevo León, con edad de aproximadamente 28000 años A.P. para realizar una inferencia paleoclimática de la zona utilizando modelos de nicho ecológico. La herpetofauna fósil de la Cueva comprende dos familias y cuatro géneros de anfibios y cuatro familias, ocho géneros y cinco especies de reptiles para el sitio. Del material identificado *Eurycea*, *Plethodon*, *Pseudoeurycea*, *Bolitoglossinae*, *Barisia ciliaris*, *Phrynosoma modestum*, *Heterodon* cf. *H. simus*, *Tantilla* y *Storeria* son registrados por primera vez para el Pleistoceno del país. *Eurycea*, *Plethodon* y *Heterodon* cf. *H. simus* indican reducción en su distribución hacia el este de Norteamérica (EUA y Canadá) después del Pleistoceno, no encontrándose actualmente en el estado de Nuevo León. Los cambios de distribución de *P. modestum* y *Barisia imbricata* encontrados señalan relación de la Faja Volcánica Transmexicana y el Altiplano Mexicano con

la Sierra Madre Oriental donde se encuentra la cueva. Considerando los lugares donde habitan cada uno de los taxa identificados, la mayoría se encuentra en bosques de coníferas con dominancia de *Pinus* sobre *Quercus* con zonas abiertas y la presencia de *Juniperus*.

Por medio de los modelos de nicho ecológico inferidos por la herpetofauna se obtuvieron los valores climáticos para el área de San Josecito a finales del Pleistoceno indicando temperaturas promedio anuales más frías y una mayor precipitación promedio anual y de invierno con respecto a las actuales, valores congruentes con los obtenidos a través de polen, insectos y otros indicadores de cambio climático. Al modelar la distribución potencial de los mamíferos y las aves fósiles, previamente estudiados de la Cueva de San Josecito, se encontró que las aves son fósiles poco confiables como indicadores para la inferencia de paleoclimas por medio de este método, mientras que los mamíferos pequeños mostraron valores similares a los de la herpetofauna, siendo buenos fósiles para las reconstrucciones paleoclimáticas del Pleistoceno final. Se desecha la teoría de la Estabilidad Herpetológica durante el Cuaternario por la presencia de cambios considerables en la distribución de los taxa y la presencia de comunidades no análogas con el presente para el Pleistoceno de la Cueva.

ABSTRACT

The Quaternary is the last episode in the geologic history of the planet. This period is very informative on the composition of current biota. Its proximity to the recent allows to apply with more confidence the principle of uniformitarianism, which suggests that the processes of the past are very likely to be the same processes currently operating. The study of the palaeoclimatic records have played an important role to understand the parameters of Earth's climate system and their behavior to predict future climate changes. In Mexico Pleistocene palaeoenvironmental reconstructions using vertebrates are ambiguous. Until recently, emphasis has been given to collect sediment to screen and recover small vertebrates remains, such as small mammals, birds, amphibians, reptiles, and fish, which have shown to be important for the reconstruction of past climates. In this study we identify fossil amphibians and reptiles from San Josecito Cave, Nuevo Leon, with an age of c.a. 28000 years BP, to establish local paleoclimatic inferences with ecological niche models. The fossil herpetofauna comprises two families, and four genera of amphibian, and four families, eight genera, and five species of reptiles. The identified taxa are *Eurycea*, *Plethodon*, *Pseudoeurycea*, *Bolitoglossinae*, *Barisia ciliaris*, *Phrynosoma modestum*, *Heterodon cf. H. simus*, *Tantilla* and *Storeria* being first records for the Mexican Pleistocene. *Eurycea*, *Plethodon*, *Barisia imbricata* and *Heterodon cf. H. simus* do not distribute now in the state of Nuevo León, indicating a contractive in the distribution to eastern North America (U.S. and Canada) after the Pleistocene. Distribution shifts also show a past relation between the Mexican Volcanic Belt and the Mexican Highlands with the Sierra Madre Oriental. Most taxa found inhabit coniferous forests dominated by *Pinus* over *Quercus* and *Juniperus*.

With the ecological niche models inferred by the herpetofauna climate values for San Josecito area towards the late Pleistocene were obtained, inferring coolest mean annual and

winter temperatures, and higher mean annual and winter rainfall compared with the present, consistently with pollen, insects, and other proxies. When modeling San Josecito Cave fossil mammals and birds, birds show to be worst fossil indicators for paleoclimatic inference, while small mammals are as important as the herpetofauna, being good fossils to reconstruct Pleistocene paleoclima. The theory of herpetological stability during the Quaternary test to be false because this study present important distributional changes and not analogous communities to the recent were found in the Pleistocene of the cave.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Reconstrucción paleoambiental del Pleistoceno de Mexico

El Cuaternario es el último episodio de la historia geológica del planeta y consecuentemente permite explicar patrones y procesos del pasado mediante el principio de uniformitarismo. Este principio sugiere que los procesos del pasado muy probablemente son los mismos procesos que se observan actualmente (Stewart y Cooper, 2008). Sin embargo, durante este periodo ocurren importantes cambios ecológicos y climáticos, siendo un periodo extremadamente dinámico (Hofreiter y Stewart, 2009; Stewart y Cooper, 2008).

El Cuaternario está formado por dos épocas el Pleistoceno y el Holoceno. El Holoceno abarca desde los 11700 años al presente (AP) (International Commission on Stratigraphy, 2009). Esta época es climáticamente estable si la comparamos con su predecesora, el Pleistoceno, la cual abarca desde los 2.588 Ma AP hasta los 12000 años AP (Head *et al.*, 2008; International Commission on Stratigraphy, 2009). El Pleistoceno se caracterizó por presentar oscilaciones climáticas intensas con cambios en la temperatura arriba de 15 °C en lapsos de tiempo muy cortos (Hofreiter y Stewart, 2009). Grandes masas de hielo en los polos principalmente en el hemisferio norte que cubrían gran parte de Eurasia y Norte América, periodos de climas fríos y cálidos en intervalos irregulares y con diferente duración y grandes mamíferos como los mamuts, perezosos gigantes y tigres dientes de sable (Hofreiter y Stewart, 2009).

Para el Pleistoceno, el Último Máximo Glacial (UMG) fue una de las épocas más interesantes y mejor estudiadas por ser la glaciación más reciente. Este comprende desde los 33000 a los 19000 años AP (Clark *et al.*, 2009), dividido en dos etapas entre los 33000-26500 años y los 26500-19000 años AP. Durante los 6500 años de la primera etapa, el crecimiento del casquete polar llegó a su máxima posición en respuesta al decremento de la insolación durante el verano, la disminución de la temperatura de la superficie de la parte tropical del Océano Pacífico

y la reducción de CO₂ en la atmósfera. Posteriormente en la segunda etapa (26500-19000 años AP) el casquete tuvo su Último Máximo Glacial (UMG) en un periodo estable con cambios mínimos de los forzamientos climáticos antes mencionados (Clark *et al.*, 2009).

Los registros paleoclimáticos son importantes porque juegan un papel importante para entender el sistema climático de la Tierra, tanto en el pasado como en el presente, para así poder predecir cambios climáticos del futuro (Fitzpatrick *et al.*, 2009). En México se han realizado reconstrucciones paleoambientales para el Pleistoceno en el norte del país (Meyer, 1973; Ortega-Guerrero *et al.*, 1999; Metcalfe *et al.*, 2000; Holgrem, 2003; Lozano-García, 2004; Metcalfe, 2006), en la Faja Volcánica Transmexicana (Heine, 1994; Caballero *et al.*, 1999, 2003, 2010; Ortega-Guerrero *et al.*, 2000; Sedov *et al.*, 2001, 2009, 2010; Lozano-García, 2004, 2005; Israde-Alcántara *et al.*, 2005, 2010a, 2010b; Lounejeva-Baturina *et al.*, 2006; Metcalfe, 2006; Piperno *et al.*, 2009; Roy *et al.*, 2009) y en la Península de Yucatán, incluyendo a Guatemala (Buccheri, 1980; Leyden *et al.*, 1994; Metcalfe *et al.*, 2000; Hillesheim *et al.*, 2005; Hodell *et al.*, 2008; Bush *et al.*, 2009; Correa-Metrio *et al.*, 2012). Dichas reconstrucciones se han basado en polen, diatomeas, ostrácodos, moluscos, química e isótopos de sedimentos, registros glaciales, madrigueras de *Neotoma* y microfósiles de plantas (Metcalfe *et al.*, 2000; Metcalfe, 2006).

Los estudios sobre el UMG en el país están divididos en glacial temprano (más de 23000 años cal AP) y glacial tardío (23000-12000 años cal AP, Caballero *et al.*, 1999). Las condiciones en el glacial temprano para el centro de México (35000-23000 años cal AP) indican temperaturas entre 5-6 °C más bajas que las condiciones actuales. Se dio un deslizamiento 1000 m debajo de la línea actual de los glaciales de montaña y los bosques de coníferas estuvieron dominados por *Pinus* con grandes extensiones de pastizales (Metcalfe *et al.*, 2000). El glacial tardío mostró las mismas características que el glacial temprano. La diferencia está en que los registros de

Tlapacoya tuvieron temperaturas menores de 18 °C y una precipitación menor de 500 mm (Metcalfé *et al.*, 2000, Metcalfe, 2006; Caballero *et al.*, 2010; Israde *et al.*, 2010).

En la Península de Yucatán el glacial temprano (45000-23000 años AP) presentó oscilaciones que combinaban periodos cálidos y fríos, estadiales e interestadiales, conocidos como eventos Dansgaard-Oeschger. Los periodos fríos corresponden con los eventos Heinrich encontrados en el Atlántico Norte que muestran condiciones más húmedas a las actuales (Hodell *et al.*, 2008). El glacial tardío (23000-18000 años AP) presentó temperaturas 5 °C más bajas que las actuales y en el Caribe existió una disminución de la temperatura de 2.5 °C. El clima fue más húmedo que el actual con aumento en la precipitación durante el verano y había una dominancia de bosques de encino-pino (Hodell *et al.*, 2008; Bush *et al.*, 2009).

Los datos del UMG en el norte del país incluyen el glacial temprano y tardío entre los 33000-12000 años AP, indicando que el clima durante esta etapa fue 5-6 °C más frío que el actual, con veranos más fríos; hubo una mayor precipitación en invierno y una ampliación de los bosques de *Pinus* y *Juniperus* 400 km al sur de su distribución actual y con un desplazamiento altitudinal hasta los 800 m (Metcalfé *et al.*, 2000; Metcalfe, 2006).

Las reconstrucciones con vertebrados se sustentan en el actualismo de los organismos. Los trabajos recientes utilizan los isótopos $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ que reflejan el tipo de plantas (C3 o C4) consumidas por los organismos y el ambiente donde se encontraba la megafauna durante el Pleistoceno (Pérez-Crespo, 2007; Pérez-Crespo *et al.*, 2009; Nuñez *et al.*, 2010); otra propuesta usa los análisis estadísticos en restos de aves relacionan las especies con el ambiente (Corona-Martínez, 2008). Dentro de los vertebrados los anfibios y los reptiles responden de manera muy marcada al ambiente y sus cambios. Están restringidos ecológica, etológica y fisiológicamente a microhábitats y ambientes específicos, muchas formas tienen intervalos geográficos restringidos y son territoriales (Vitt y Caldwell, 2009). Estas características son importantes ya que el

hallazgo de fósiles marcadores y su especialización a ciertos ambientes permite la reconstrucción de climas pasados (Blain *et al.*, 2008, 2009, 2010, 2011). Sin embargo, en México la herpetofauna del Pleistoceno nunca ha usado para este fin.

1.2. Herpetofauna del Pleistoceno de México

Hasta hace pocos años se ha puesto énfasis en la recolecta de sedimentos para tamizar y recuperar los restos de vertebrados pequeños como micromamíferos, aves, anfibios, reptiles y peces (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2008; Reitz y Wings, 2008). Este tipo de fauna ha demostrado tener características importantes para la reconstrucción de climas pasados (Holman, 1995; Legendre *et al.*, 2005; Blain *et al.*, 2008, 2009; Corona-Martínez, 2008; Cruz *et al.*, 2009).

La herpetofauna del Pleistoceno está representada en 20 de las 32 entidades federativas del país. Los estados que concentran la mayor diversidad son Sonora con 34 taxa (Flannery, 1967; Guenther, 1968; Moodie y Van Devender, 1979; Shaw, 1982; Van Devender *et al.*, 1985; Mead *et al.*, 2006; White *et al.*, 2010); Puebla con 20 (Guillete *et al.*, 2000; Cruz-Muñoz, 2001; Tovar-Liceaga, 2005; Tovar-Liceaga y Montellano-Ballesteros, 2006; Tovar-Liceaga *et al.*, 2007; Cruz *et al.*, 2009; Herrera-Flores, 2009); Yucatán con 14 (Langebartel, 1953) y finalmente, el Estado de México con 12 (Brattstrom, 1955; Hibbard, 1955; Mirambell, 1967; García-Cook, 1968; Álvarez y Huerta, 1975). Estos cuatro estados representan el 60% del total de los taxa encontrados para el Pleistoceno del país. Los estados que aún no cuentan con algún sitio que reporte herpetofauna de esta época son Baja California, Campeche, Coahuila, Colima, Guerrero, Nayarit, Querétaro, Quintana Roo, Sinaloa y Tlaxcala. Aunque muchos de estos estados presentan localidades paleontológicas, sólo se ha estudiado su megafauna.

La mayor diversidad de taxa fósiles del Pleistoceno se encuentra en los órdenes Squamata con 61, Anura con 40 y Testudines con 30, mientras que los Caudata sólo están representados

por el género *Ambystoma* con dos especies (Brattstrom, 1955; Álvarez y Huerta, 1975; Messing, 1986) y la familia Plethodontidae (Tovar-Liceaga, 2005), mientras que los cocodrilos sólo por el género *Crocodylus* y la especie *C. acutus* (Mead *et al.*, 2006). De los 90 taxa totales registrados para el Pleistoceno de México sólo nueve están extintos: las lagartijas *Ctenosaura premaxillaris*, *Phrynosoma josecitensis* y *Lepidophyma arizeloglyphus* (Langebartel, 1953; Brattstrom, 1955) y las tortugas *Terrapene culturatus*, *Geochelone*, *Gopherus donlaloii*, *Gopherus pargensis*, *Herpetotestudo* y *Testudo* (Hibbard, 1955; Mooser-Barendum, 1958; Guenther, 1968; Mooser, 1980; Smith, 1980; Shaw, 1982; Quintanar-Stephano y Rodríguez-Ávalos, 1993; Cruz-Muñoz, 2001; Nájera-Hernández y Castillo-Cerón, 2004; Reynoso y Montellano-Ballesteros, 2006; White *et al.*, 2010). De la misma manera sólo nueve taxa presentan cambios en su distribución durante el Pleistoceno de México incluyendo a la familia Plethodontidae, *Crocodylus acutus*, *Barisia imbricata*, Scincidae, *Rhynoclemmys*, *Terrapene*, *Gopherus*, *Gopherus berlandieri* y *Staurotypus* (Flannery, 1967; Van Devender *et al.*, 1985; López *et al.*, 2002; Mead *et al.*, 2006; Nájera-Hernández y Castillo-Cerón, 2004; Tovar-Liceaga, 2005; Tovar-Liceaga y Montellano-Ballesteros, 2006; Cruz *et al.*, 2009; Luna-Espinoza y Carbot-Chanona, 2009). El uso de la herpetofauna para la reconstrucción de paleoambiente sólo es tomada en cuenta en los trabajos de Van Devender *et al.* (1985), Tovar-Liceaga (2005) y Cruz *et al.* (2009), aunque de manera general.

1.3. Distribución de la herpetofauna en el Pleistoceno

Para el Pleistoceno de México se conocen cambios en la distribución de algunos taxa de anfibios y reptiles pero no se ha analizado un patrón general para toda la paleoherpetofauna, como se ha hecho para los mamíferos pleistocénicos (Ceballos *et al.*, 2010; Ferrusquía *et al.*, 2010). Estos cambios de distribución son dados por la flexibilidad que presentan las especies

para responder rápidamente a cambios climáticos por expansión o contracción de sus áreas de distribución (Roy *et al.*, 1996).

La hipótesis de estabilidad herpetofaunística para el Cuaternario de Norteamérica fue presentada por Fay en los 1980's (Bell *et al.*, 2010) y consolidada por Holman (1995), siguiendo una estabilidad geográfica y taxonómica. La hipótesis señala que a través del Cuaternario la herpetofauna experimentó relativamente poca extinción, no hubo especiación y existieron pocos cambios en su distribución a través de Norteamérica y el norte de México.

Antes del presente estudio se han propuesto cambios en la distribución de las aves, los mamíferos y siete taxa de anfibios y reptiles en la República Mexicana. La familia Plethodontidae y la familia Scincidae (Tovar-Liceaga y Montellano-Ballesteros, 2006), *Crocodylus acutus* (Miller, 1980; Mead *et al.*, 2006) y las tortugas de los géneros *Rhynoclemmys*, *Terrapene*, *Gopherus* y *Staurotypus* (Flannery, 1967; Van Devender *et al.*, 1985; López *et al.*, 2002; Nájera-Hernández y Castillo-Cerón, 2004; Tovar-Liceaga y Montellano-Ballesteros, 2006; Cruz *et al.*, 2009; Luna-Espinoza y Carbot-Chanona, 2009). Estos cambios se pueden explicar con la teoría del conservadurismo de nicho, el cual supone que el nicho es mantenido con los rasgos ecológicos de los organismos a través del tiempo (Wiens *et al.*, 2010). Los cambios de distribución durante el Pleistoceno se explican ya que es más fácil que se de la permanencia de los taxa en sus nichos que la adaptación a nuevas condiciones (Martínez-Meyer *et al.*, 2004; Hadly *et al.*, 2009). Esto ha sido observado en los anfibios y los reptiles de la actualidad (e.g. Pyron y Burbrink, 2009; Rödder y Lötters, 2009; Kozak y Wiens, 2010; Pearman *et al.*, 2010).

1.4. Uso de Modelos de Nicho Ecológico para proyecciones al pasado

El uso de sistemas de información geográfica combinados con los Modelos de Nicho Ecológico (MNE) han demostrado ser una herramienta novedosa, emergiendo como una área de investigación interesante, para el desarrollo de diferentes ámbitos de la biología (Kozak *et al.*, 2008) abarcando estudios para el presente, pasado y futuro.

Se han aplicado los MNE para los anfibios y los reptiles abordando temas de extinción y efectos del cambio climático (e.g. Parra-Olea *et al.*, 2005; William *et al.*, 2009; Sinervo *et al.*, 2010), riqueza de especies (e.g. Smith *et al.* 2005; Wiens *et al.*, 2006; Soares y Brito, 2007), especies invasoras (e.g. Ficetola *et al.*, 2007), especiación (e.g. Graham *et al.*, 2004; Wiens, 2004; Kozak y Wiens, 2006, 2007), descubrimiento de nuevas especies (e.g. Raxworthy *et al.*, 2003, 2007; Pearson *et al.*, 2007), evolución (e.g. Vieites *et al.*, 2009), distribución (e.g. Guisan y Hofer, 2003; Kearney y Porter, 2004; Wiens *et al.*, 2006; Coste *et al.*, 2008; Martínez-Freiría *et al.*, 2008), conservación (e.g. Rissler *et al.*, 2006; Urbina-Cardona y Loyola, 2008) y proyecciones al pasado (e.g. Cartens y Richards, 2007; McGuire *et al.*, 2007; Strasburg *et al.*, 2007; Waltari *et al.*, 2007; Carnaval *et al.*, 2009; Shepard y Burbrink, 2009). El uso de los MNE para proyecciones al pasado fue revisado por Nogués-Bravo (2009) quien encontró que de 32 trabajos, sólo uno utiliza a los anfibios (Carnaval *et al.*, 2009), dos a lagartijas (McGuire *et al.*, 2007; Moussalli *et al.*, 2009) y dos a la herpetofauna (Carstens and Richards, 2007; Waltari *et al.*, 2007).

Los MNE hacia el pasado han sido utilizados para responder preguntas sobre la extinción de especies, los mecanismos de especiación, la diversificación de plantas, la estabilidad del nicho ecológico, la distribución pasada de diferentes taxones, la localización de refugios pleistocénicos y las rutas de migración históricas (Nogués-Bravo, 2009). Recientemente Porch (2010) y Polly y

Eronen (2011) utilizaron mamíferos y escarabajos, respectivamente, junto con MNE para la predicción de paleoclimas en el Reino Unido y Australia.

2. SITIO DE ESTUDIO

La Cueva de San Josecito, desde que fue estudiada inicialmente por Chester Stock (1943), ha demostrado un sitio paleontológico con un gran potencial para los estudios de vertebrados pleistocénicos del norte de México (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1989), se produjo conocimiento sobre los mamíferos (Cushing, 1945; Stock 1950, 1953; Findley, 1953; Jakway, 1958; Jones, 1958; Hall, 1960; Russell, 1960; Arroyo-Cabrales *et al.*, 1993, 1996; Arroyo-Cabrales y Johnson, 1995, 2008; Esteva *et al.*, 2005), las aves (Miller, 1943; Steadman *et al.*, 1994) y las lagartijas (Brattstrom, 1955; Mead *et al.*, 1999), así como estudios tafonómicos (Arroyo-Cabrales y Johnson, 1997; Robles *et al.*, 2002; Chadeaux *et al.*, 2009).

La Cueva de San Josecito es uno de los sitios cavernícolas del Cuaternario más importantes del país (Arroyo-Cabrales y Johnson, 2003). Se encuentra al sur del estado de Nuevo León, en la vertiente oeste de la Sierra Madre Oriental (Figura 1), cerca de su límite con el Altiplano Mexicano, a 1 km al SSO del Ejido de San Josecito y 8 km al SO de Arramberri (23°57'21''N, 99°54'45''O) a una elevación de 2250 m. La cueva es una fisura única con múltiples entradas que se formó en calizas plegadas del Jurásico Tardío o Cretácico Temprano. Las tres entradas naturales, actualmente abiertas, descienden verticalmente de 12 a 30 m a la cavidad principal o a un túnel descendente hacia dicha cavidad (Figura 2). Actualmente ninguna de las entradas provee acceso fácil y probablemente tampoco lo hicieron en el pasado. La única cavidad mide 34 m de largo y 25 m de ancho y se angosta hacia el norte (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1989).

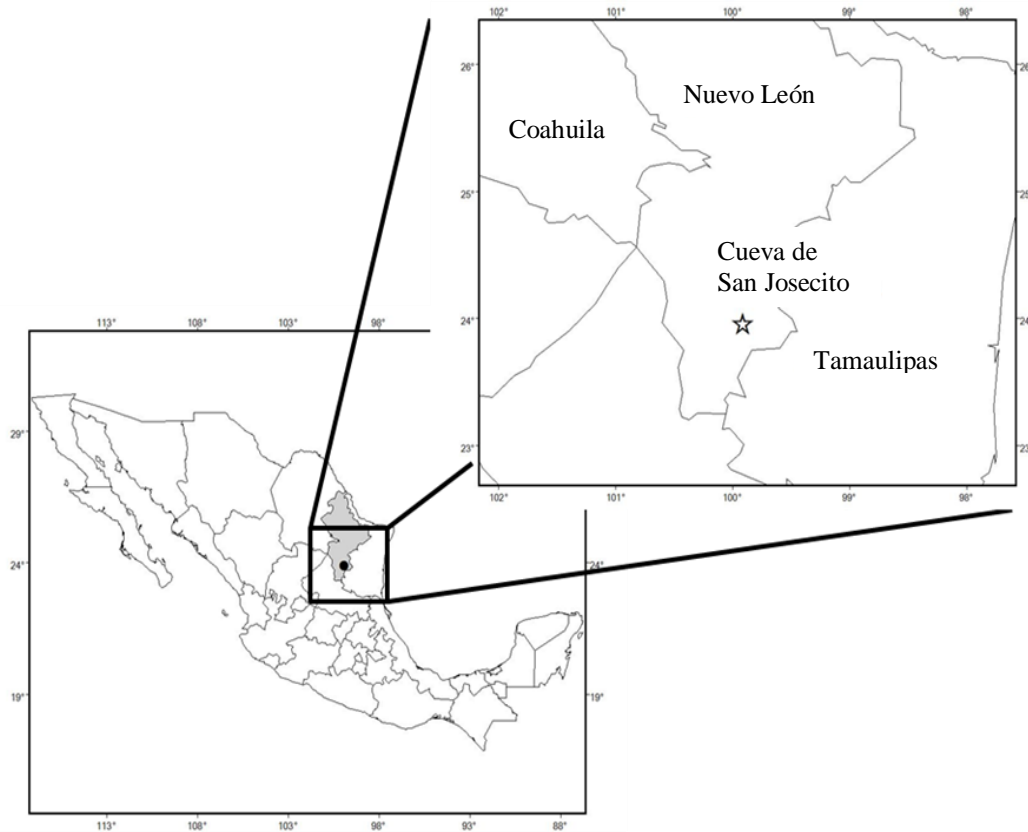


Figura 1. Ubicación de la Cueva de San Josecito, Nuevo León, México. En gris el estado de Nuevo León. Punto negro indica la ubicación del sitio.

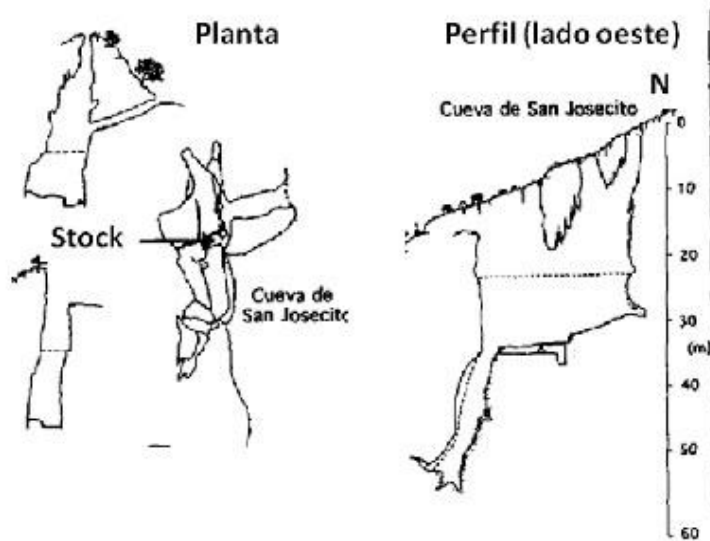


Figura 2. Esquemas de la planta y perfil de la Cueva de San Josecito, Nuevo León. Stock, sitio de excavación de Stock; (m). Metros; N, norte. Tomado de Arroyo-Cabrales *et al.* (1995).

La Cueva de San Josecito se localiza en la provincia morfotectónica Sierra Madre Oriental, esta provincia fisiográficamente constituye de pliegues e intermontañas, valles extensos y mesetas con elevaciones entre los 200 y más de 3000 m. La mayor parte de la provincia está conformada por sedimentos jurásicos y cretácicos, así como de sedimentos clásticos del Cenozoico en los valles, depresiones y mesetas. Rocas más antiguas ocurren de manera local (Ferrusquía-Villafranca, 1993). El clima del área está clasificada como un clima templado con lluvias en verano (C(E)W1x') (Arroyo-Cabrales, 1994). En cuanto a la vegetación del lugar, un bosque de *Quercus* y *Pinus* constituye la asociación vegetativa primaria del sitio, clasificada dentro de los bosques de pino-encino de los bosques de las Montañas Rocallosas (Peet, 1988); Muller (1939) en su estudio sobre la vegetación de Nuevo León caracteriza un bosque montañoso subhúmedo, caracterizado por la presencia basta de árboles altos con troncos delgados, incluye especies de encinos (*Quercus* spp.), pinos (*Pinus* spp.), abetos (*Pseudotsuga mucronata*), álamos (*Populus tremuloides*), ciprés de Arizona (*Cupressus arizonica*) y como indicadores de esta zona existen varias especies de musgos (*Tillandsia* spp.). El bosque montañoso subhúmedo ocurre en la vertiente este de la Sierra Madre Oriental entre los 1500 y 2800 m de altitud, formando gran parte de la cuenca. En la parte oeste este tipo de bosque está restringido en un intervalo corto entre los 2500 y 3000 m de altitud (Muller, 1939).

3. OBJETIVO

Modelar el nicho ecológico actual de los anfibios y reptiles fósiles encontrados en la Cueva de San Josecito, Nuevo León, para inferir las condiciones climáticas del sitio y sus alrededores durante el Pleistoceno tardío, así como los patrones de paleodistribución de la herpetofauna del sitio.

3.1. Objetivos particulares

- 1) Determinar los anfibios y reptiles de la Cueva de San Josecito, Nuevo León, al nivel taxonómico más preciso posible.
- 2) Obtener las distribuciones potenciales actuales de los taxa identificados en el sitio fósil por medio de Modelos de Nicho Ecológico.
- 3) Ubicar las zonas donde se traslapan las distribuciones actuales de los taxa identificados y por medio de los sitios de sobreposición de las distribuciones potenciales inferir el paleoclima en las localidades mencionadas y sus alrededores.
- 4) Comparar la reconstrucción paleoambiental y paleoclimática obtenida con las realizadas en trabajos anteriores para la zona de estudio.
- 5) Relacionar los factores ambientales que modificaron el clima durante las épocas que se abarcan en este estudio.
- 6) Realizar una proyección hacia el pasado de la distribución de la herpetofauna con los Modelos de Nicho Ecológico y compararla con los organismos identificados en el sitio fosilífero.
- 7) Observar los patrones de distribución, si existen, para explicar los cambios de distribución de los taxa encontrados.

3.2. HIPÓTESIS

Las condiciones ambientales en la Cueva de San Josecito a finales del Pleistoceno (28005±1035 años AP) fueron similares a las actuales, como lo indican los mamíferos (Arroyo-Cabrales y Johnson, 1998) y las aves (Steadman *et al.*, 1994).

El solapamiento de las áreas de distribución actual de herpetofauna que se encuentre representada en el registro fósil y reciente, puede proveer valores cuantitativos de temperatura y precipitación en el pasado (Blain *et al.*, 2009).

Durante el Pleistoceno la herpetofauna no presentó especiación, sufrió poca extinción y pocos ajustes de distribución a través de Norteamérica y el norte de México, como lo indica la hipótesis de estabilidad de la herpetofauna en el Cuaternario (Holman, 1995).

4. MATERIAL Y MÉTODOS

4.1. Herpetofauna fósil proveniente de la Cueva de San Josecito, Nuevo León

El material aquí estudiado proviene de la excavación que se realizó a principios de 1990 con un control estratigráfico estricto, así como el uso de "cajas tafonómicas" para la recolecta de microvertebrados (Arroyo-Cabrales, 1990). Las fechas obtenidas por radiocarbono de varios estratos constituyen los primeros controles radiométricos para la cueva y la base para la comparación faunística e inferencias paleoambientales. El carbono obtenido para el fechamiento se obtuvo del sedimento de los diferentes estratos (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1995). Las edades comprendidas van de los 19740 ± 1000 a 44600 ± 2500 años AP (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1995; González *et al.*, 2003) y, es la única excavación cavernícola con controles estratigráficos y cronológicos en el país (Arroyo-Cabrales y Polaco, 2003). Los materiales estudiados provienen del estrato 720, encontrado a una profundidad entre 425-434 cm de la superficie de excavación, datados en 28005 ± 1035 años AP por radiocarbono por acelerador de masas (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1995) y calibrados en 32673 ± 889 años cal AP con CalPal (Cologne radiocarbon calibration & paleoclimate research package), lo que indica que los restos de anfibios y reptiles pertenecen al Rancholabreano tardío, en el periodo glaciario del Wisconsiniano ($80000-11000$ años AP) (Mead *et al.*, 1999).

El material se encuentra en la colección paleontológica del Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticul Álvarez Solórzano” de la Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico del Instituto Nacional de Antropología e Historia (DP), México. Los números de las muestras estudiadas son referidos a la excavación como SJC (San Josecito Cave) y puede haber más de un elemento por muestra. El material fue comparado con esqueletos recientes de la Colección de Referencia del Laboratorio de Arqueozoología (DP) y de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR) del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Para el estudio de las vértebras de todos los grupos se siguió la terminología de Holman (2000) y la regionalización de las vértebras de serpientes de LaDuke (1991); para las salamandras se siguió a Tihen (1958) y Holman (2006); la terminología del cráneo y dentarios de lagartijas corresponde a la de Evans (2008); para los osteodermos se siguió a Meszoely y Ford (1976). El arreglo taxonómico es el propuesto por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Canseco-Márquez (2004), excepto para serpientes donde se siguió a Pyron *et al.* (2010).

4.2 Reconstrucción paleoclimática utilizando Modelos de Nicho Ecológico

Para realizar la reconstrucción paleoclimática de la Cueva de San Josecito se utilizaron los fósiles de los anfibios y los reptiles identificados al nivel taxonómico más fino posible, los pequeños mamíferos fósiles identificados por Arroyo-Cabrales y Johnson (1997, 2008) y, las aves fósiles identificadas por Steadman *et al.* (1994) (Cuadro 1). Sólo se utilizaron los taxa fósiles que se encuentran representados actualmente para realizar las distribuciones potenciales en el presente.

Cuadro 1. Taxa utilizados para la reconstrucción paleoclimática de la Cueva de San Josecito, Nuevo León. La herpetofauna es la identificada en el presente trabajo, la avifauna es la proporcionada por Steadman *et al.* (1994) y la mastofauna fue tomada de Arroyo-Cabrales y Johnson (1997, 2008).

Herpetofauna	Avifauna	Mastofauna
Plethodontidae	Podicipedidae	Soricidae
<i>Eurycea</i>	<i>Podylymbus podiceps</i>	<i>Cryptotis mexicana</i>
<i>Plethodon</i>	Vulturidae	<i>Sorex cinereus</i>
Anguidae	<i>Gymnogyps californianus</i>	<i>Sorex saussurei</i>
<i>Barisia ciliaris</i>	<i>Coragyps atratus</i>	Moormopidae
<i>Barisia imbricata</i>	Accipitridae	<i>Moormops megalophyla</i>
Colubridae	<i>Elanus leucurus</i>	Phyllostomidae
<i>Hypsiglena</i>	<i>Parabuteo unicinctus</i>	<i>Choeronycteris mexicana</i>
<i>Storeria</i>	<i>Buteo nitidus</i>	<i>Leptonycteris nivalis</i>
Phrynosomatidae	<i>Aquila chrysaetos</i>	Vespertilionidae
<i>Phrynosoma modestum</i>	<i>Circus cyaneus</i>	<i>Corynorhinus townsendii</i>
<i>Phrynosoma orbiculare</i>	Falconidae	<i>Eptesicus fuscus</i>
	<i>Caracara plancus</i>	<i>Myotis californicus</i>
	<i>Falco mexicanus</i>	<i>Myotis thysanodes</i>
	Phasianidae	Sciuridae
	<i>Cyrtonyx montezumae</i>	<i>Marmota flaviventris</i>
	Rallidae	<i>Sciurus alleni</i>
	<i>Rallus limicola</i>	<i>Spermophilus spilosoma</i>
	<i>Fulica americana</i>	Geomyidae
	Scolopacidae	<i>Cratogeomys castanops</i>
	<i>Scolopax minor</i>	<i>Thomomys umbrinus</i>
	Burhinidae	Heteromyidae
	<i>Burhinus bistriatus</i>	<i>Liomys irroratus</i>
	Columbidae	Muridae
	<i>Columba fasciata</i>	<i>Microtus mexicanus</i>
	<i>Zenaida macroura</i>	<i>Neotoma albigula</i>
	Psittacidae	<i>Neotoma mexicana</i>
	<i>Rhynchopsitta pachyrhyncha</i>	<i>Peromyscus difficilis</i>
	Tytonidae	<i>Peromyscus levipes</i>
	<i>Tyto alba</i>	<i>Peromyscus maniculatus</i>
	Strigidae	<i>Reithrodontomys megalotis</i>
	<i>Otus flammeolus</i>	<i>Sigmodon hispidus</i>
	<i>Otus trichopsis</i>	<i>Synaptomys cooperi</i>
	<i>Bubo virginianus</i>	Erethizontidae
	<i>Glaucidium gnoma</i>	<i>Erithizon dorsatum</i>
	<i>Strix occidentalis</i>	Leporidae
	<i>Aegolius acadicus</i>	<i>Sylvilagus floridanus</i>
	<i>Asio otus</i>	
	<i>Asio flammeus</i>	
	<i>Ciccaba virgata</i>	
	Caprimulgidae	
	<i>Phalaenoptilus nuttallii</i>	
	Corvidae	
	<i>Aphelocoma coerulescens</i>	
	Muscicapidae	
	<i>Turdus migratorius</i>	

Las localidades de los anfibios y los reptiles recientes fueron obtenidas de bases de datos en HerpNet y Gbif (<http://www.herpnet.org/>, <http://www.gbif.org/>) y la literatura que contiene información geográfica (Guillette y Smith, 1982; Petranka, 1998; Ramírez-Bautista *et al.*, 2006; Lemos-Espinal *et al.*, 2007a, 2007b; Mulcahy, 2008; Canseco-Márquez y Gutierrez-Mayén, 2010). Para los mamíferos y las aves se utilizaron las localidades proporcionadas por Gbif y se hizo la limpieza de los datos con las distribuciones mostradas en Alsop (2001), Hall (1981) y Howell y Webb (1995).

Las distribuciones potenciales fueron desarrolladas utilizando el algoritmo MAXENT 3.3.2 con las 19 variables climáticas de BIOCLIM (<http://www.worldclim.org/bioclim>). Se usó un umbral de convergencia de 1×10^{-5} con el valor del “múltiplo de regularización” de 1 (por omisión) y 10, ya que Richmond *et al.* (2010, text S4) menciona que el área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés) no se diferencia mucho al cambiar el “múltiplo de regularización” pero que se necesitan más pruebas sobre la misma. Posteriormente, al obtener los mapas de distribución potencial los modelos resultantes se trabajaron en ArcView 3.2. La reclasificación se realizó con los valores de “10 por ciento de presencias erróneas”, el cual es recomendado por Waltari *et al.* (2007) y “todas las presencias” tomando en cuenta todos los puntos de referencia donde se ha encontrado la especie, tratando de abarcar todos los sitios y condiciones climáticas donde se encuentran los taxa, aún los marginales. Esto se realizó para los modelos con los diferentes “múltiplos de regularización”. Finalmente, después de probar todos los modelos se escogieron los realizados con el “múltiplo de regularización” de 10 y reclasificados con “todas las presencias” (ver Anexo 1).

Se combinaron los mapas resultantes y para realizar la predicción paleoambiental y se tomó el polígono donde se solapaban todas las distribuciones potenciales, de él se obtuvieron los valores de las siguientes siete variables climáticas, siguiendo la nomenclatura de BIOCLIM:

Bio1, temperatura promedio anual; Bio5, temperatura máxima del mes más cálido; Bio6, temperatura mínima del mes más frío; Bio10, temperatura promedio del cuarto anual más cálido (temperatura de verano); Bio11, temperatura promedio del cuarto anual más frío (temperatura de invierno); Bio 12, precipitación promedio anual; Bio19, precipitación promedio del cuarto más frío (precipitación de invierno). A las especies que no entraban dentro del polígono de solapamiento de distribución también se les obtuvieron las variables climáticas antes mencionadas para observar si los valores climáticos eran diferentes o había solapamiento entre ellos.

Obtenida la información ambiental se compararon los resultados entre los tres grupos de vertebrados manejados aquí (herpetofauna, aves y mamíferos) y se contrastó con los valores de la estación meteorológica de Arramberi, Nuevo León, la cual es la más cercana al sitio, encontrándose a 8 km de la Cueva de San Josecito. Los datos fueron obtenidos del Servicio Meteorológico Nacional para el periodo de 1971 al 2000 (<http://smn.cna.gob.mx/climatologia/normales/estacion/nl/NORMAL19005.TXT>), tomándose como los valores climáticos actuales para el sitio.

4.3 Paleodistribución de la herpetofauna fósil de la Cueva de San Josecito

Se realizaron proyecciones de los anfibios y reptiles fósiles identificados en la Cueva de San Josecito, al UMG en el Pleistoceno (21000 años cal AP.) usando Maxent 3.3.2. Aunque el material proveniente de la Cueva de San Josecito está datado para 32673 ± 889 años cal AP, estudios realizados en el registro glacial de Groenlandia muestran que las condiciones ambientales fueron similares para ambos periodos (Blunier *et al.*, 1998; Dansgaard *et al.*, 1993; Johnsen *et al.*, 1995; Svensson *et al.*, 2008), lo que permitió utilizar la capa macroclimática de 21000 años cal AP para la proyección al pasado de la distribución potencial.

En las proyecciones al pasado de la distribución potencial de los organismos, se mapeó el sitio donde se encontraba la Cueva de San Josecito para observar si estaba dentro o no de la distribución potencial de los taxa para el Pleistoceno, lo cual permite saber si potencialmente el taxa identificado pudo encontrarse en el sitio fosilífero.

5. RESULTADOS

5.1 Anfibios y reptiles fósiles de la Cueva de San Josecito

Se identificaron dos familias y cuatro géneros de anfibios; cuatro familias, siete géneros y cinco especies de reptiles, con un total de 2 órdenes, 6 familias, 11 géneros y 5 especies para la herpetofauna de la Cueva de San Josecito (Cuadro 11).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

***Amphibia* Linnaeus, 1758**

***Caudata* Fischer Von Waldheim, 1813**

***Ambystomatidae* Hallowell, 1856**

***Ambystoma* Tschudi, 1838**

Material. Dos vértebras del tronco aisladas (SJC 5423).

Descripción. En vista lateral el centro es corto y cóncavo, la porción posterior del arco neural está fuertemente levantada, la espina neural es alta y las foraminas del nervio espinal se encuentran ausentes. En vista ventral los puentes subcentrales están bien desarrollados en forma de quillas con el foramen subcentral grande del lado derecho o sin forámenes subcentrales, los procesos alares se abarcan desde el cotilo anterior hasta la mitad del centro de la vértebra.

En vista anterior el centro es subredondeado o trapezoidal con la parte angosta en la zona ventral, sin un orificio central, la forma del canal neural es curvada dorsalmente, el margen

anterior del arco neural está levantado y es grueso. En vista posterior el canal neural presenta una forma triangular, el cotilo posterior es ovalado lateralmente, puede presentar una muesca o no en la parte ventral por la presencia de los puentes subcentrales en forma de quillas, la sinapófisis presenta procesos alares.

Cuadro 2. Comparación entre las medidas de las vértebras de *Ambystoma* tomadas por Tihen (1958), material osteológico de comparación del INAH (DP) y las procedentes de la Cueva de San Josecito (SJC).

Procedencia	Taxa	Longitud del centro/ancho del cotilo anterior(mm)
SJC 5423	<i>Ambystoma</i> fósil San Josecito	1.6/1.0 = 1.6
Tihen, 1958	<i>Rhyacosiredon</i>	2.0 - 2.2
Tihen, 1958	<i>Dicamptodon</i>	2.2 - 2.5
Tihen, 1958	Grupo <i>A. mexicanum</i>	1.9 - 2.2
Tihen, 1958	Grupo <i>A. tigrinum</i>	1.8 - 2.3
Tihen, 1958	Grupo <i>A. opacum</i>	2.0 - 2.6
Tihen, 1958	Grupo <i>A. maculatum</i>	2.2 - 2.9
Tihen, 1958	Grupo <i>A. mabeei</i> y <i>A. annulatum</i>	2.3 - 2.7
Tihen, 1958	Grupo <i>A. texanum</i> y <i>A. cingulatum</i>	1.9 - 2.3
DP 5579	<i>A. taylori</i>	1.69 - 2.13
DP 5083	<i>A. mexicanum</i>	1.81 - 2.08
DP 7695	<i>A. maculatum</i>	1.87 - 2.29
DP 5282	<i>A. cf. A. lermanensis</i>	1.5 - 2.1
DP 5081	<i>A. lacustris</i>	1.68 - 1.89
DP 8071	<i>A. velasci</i>	2.12 - 2.4
DP 6904	<i>A. tigrinum</i>	2.06 - 2.57

Determinación. La vértebra presenta las características típicas de la familia Ambystomatidae; son vértebras cortas y anchas, con la parte posterior del arco neural, donde se encuentran la hiperapófisis, fuertemente levantada. Las hiperapófisis presentan las caras articulares verticales, los procesos laterales (sinapófisis) divididos en dos (parapófisis y diapófisis), característica que las separa de los Hynobiidae (Tihen, 1958). Las vértebras de la familia Ambystomatidae son similares dentro de las subfamilias, pero Tihen (1958) realizó un cuadro estadístico con dos relaciones de diferentes grupos dentro de los ambystomátidos. La única relación que se puede comparar con las vértebras de la Cueva de San Josecito es la longitud del centro sobre el ancho del cotilo anterior (Cuadro 2). Dentro de los valores obtenidos, la vértebra procedente de la

cueva se acerca a las medidas del grupo *Ambystoma tigrinum*. Midiendo vértebras de esqueletos recientes de comparación se corroboró que la vértebra fósil pertenece al grupo *A. tigrinum*, ya que las medidas son similares a las de *A. cf. A. lermanensis*, que se encuentra dentro de dicho grupo (Shaffer y McKnight, 1996). Sin embargo, algunas características en el fósil como la espina neural alta y la presencia de los puentes subcentrales en forma de quillas, no se observaron en alguno de los ejemplares revisados. Por lo que los ejemplares son determinados solamente a nivel genérico.

Discusión. Actualmente *Ambystoma velasci* es la única especie de *Ambystoma* registrada para el estado de Nuevo León (Lazcano-Villareal y Dixon, 2002) y pertenece al grupo *A. tigrinum* (Shaffer y McKnight, 1996). La vértebra de San Josecito concuerda más con las medidas de las especies de los clados del centro y oeste del Altiplano Mexicano que con *A. velasci* que se distribuye en el este de Estados Unidos, así como en el este del Altiplano Mexicano (Shaffer y McKnight, 1996). El grupo de especies dentro de *A. tigrinum* se encuentra desde el nivel del mar hasta los 3350 m de elevación. Los adultos están presentes en gran variedad de hábitats, que incluyen bosques caducifolios de tierras bajas, bosques de coníferas y otros tipos de bosques, campos abiertos y áreas con malezas, praderas alpinas, subalpinas y pastizales (Petranka, 1998).

Plethodontidae Gray, 1850

Spelerpinae Cope, 1859

***Eurycea* spp. Rafinesque 1882**

Material. Ocho vértebras presacrales aisladas (SJC 5392, 5393, 5408, 5425-5427, 5431, 5433; Figura 3).

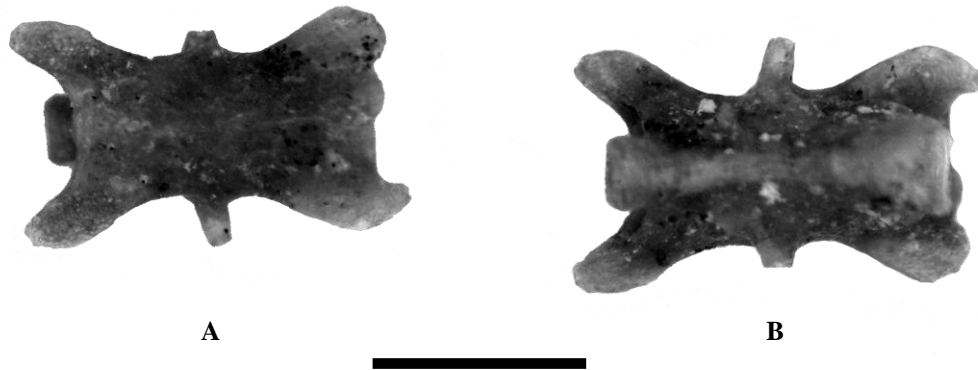


Figura 3. Vértebra de *Eurycea* (SJC 5425). A. Vista dorsal, B. Vista ventral. Barra = 1 mm.

Descripción. Las vértebras se pueden dividir en dos grupos: morfotipo I, vértebras pequeñas, delgadas y largas; y, morfotipo II, vértebras más grandes, robustas y tan largas como anchas.

El morfotipo I son vértebras pequeñas con una longitud del centro entre 1.4-1.7 mm. En vista lateral la vértebra es deprimida y la hiperapófisis se levanta muy suavemente. El centro es ampliamente cóncavo, con el foramen del nervio espinal que puede ser pequeño o del mismo tamaño que el diámetro de la diapófisis y ubicado en su parte posterior. En vista dorsal, las hiperapófisis son planas, dispuestas como dos protuberancias y la espina neural puede o no notarse. El margen anterior del arco neural es cóncavo con la parte medial recta, las caras articulares precigapofisiales son subtriangulares u ovaladas en forma, las diapófisis son cortas y no sobrepasan lateralmente a las cigapófisis y la parapófisis es más corta que la diapófisis y dispuesta anteriormente a esta. En vista ventral los procesos alares sólo están en la base de la parapófisis, las caras articulares poscigapofisiales son fuertemente ovaladas, excepto en un ejemplar que las tiene redondeadas. En vista anterior el cotilo es redondeado, el canal neural es ovalado lateralmente, el margen anterior del arco neural es delgado y suavemente cóncavo. En

vista posterior el cotilo es ovalado o redondeado, pero más pequeño que el canal neural, el cual es circular y la diapófisis está separada de la parapófisis sin presentar una membrana entre ellas.

En el morfotipo II la longitud del centro va de 2.0-2.2 mm. En vista lateral las parapófisis son anteriores a las diapófisis y más cortas, el centro es cóncavo en la parte media ya que el cotilo posterior se dirige posteroventralmente. Las foraminas del nervio espinal van de una a tres, colocadas detrás de la diapófisis y en forma horizontal una detrás de la otra. Las hiperapófisis están levantadas. En vista dorsal la espina neural está fuertemente marcada pero es corta en su longitud, ubicándose en la parte central del arco neural. Las hiperapófisis están separadas, son triangulares, puntiagudas y planas, el margen anterior del arco neural es amplio y cóncavo y las caras articulares precigapofisiales son ovaladas. Las diapófisis se dirigen lateroposteriormente sin sobrepasar a las cigapófisis, se adelgazan distalmente, presentan procesos alares que se unen con el arco neural. En vista anterior el cotilo es subtriangular del mismo tamaño del canal neural el cual es redondeado y el margen anterior del arco neural es amplio y convexo. En vista posterior el cotilo es subredondeado y más angosto que el arco neural pero de igual altura, el canal es ovalado lateralmente, la diapófisis se dirige lateralmente y la parapófisis ventralmente.

Determinación. Las vértebras de la Cueva de San Josecito concuerdan con la diagnosis para el género *Eurycea*, al presentar la parapófisis anterior de menor tamaño a la diapófisis, no estar unidas por una membrana ni sobrepasar lateralmente a las cigapófisis y carecer de hipapófisis (Holman, 2006; Wake, 1966). Sin embargo, las vertebras no se pudieron comparar con todas las especies reconocidas actualmente por lo que la determinación se deja a nivel genérico.

Discusión. Actualmente se conocen 22 especies de *Eurycea* (Holman 2006). Estas se distribuyen en el este de Norte América en las tierras altas de los montes Apalaches, las planicies de la Costa Atlántica y en las partes altas de las Planicies interiores (Duellman y Sweet, 1999), sin llegar a México. Ocurren desde el nivel del mar hasta los 2000 m de altitud. Habitan en bosques de pino,

en zonas abiertas dentro de los bosques, cerca de cuerpos de agua, en minas y cuevas con una temperatura constante entre 20-22 °C. *E. nana* puede tolerar los 36-37 °C (Petranka, 1998). Es el primer registro de este género para el Pleistoceno de México.

Plethodontinae Gray, 1850

***Plethodon* sp. Tschudi 1938**

Material. Siete vértebras del tronco aisladas (SJC 5402, 5405, 5411, 5412, 5433; Figura 4).

Descripción. En vista lateral la espina neural es más alta en la parte media o anterior del arco neural y las hiperapófisis no sobrepasan a las poscigapófisis. El centro es cóncavo en la parte media y tiene un foramen del nervio espinal tan grande como el diámetro de la diapófisis y detrás de la diapófisis. En vista dorsal presentan una espina neural bien desarrollada abarcando 2/3 de la longitud del arco neural. Las caras articulares precigapofisiales son fuertemente ovaladas, las hiperapófisis son anchas y se colocan sobre las poscigapófisis dejando una repisa lateral. La diapófisis se dirige posteriormente y es igual de gruesa en toda su longitud. En vista ventral tiene procesos alares amplios en la parte media del centro. La parapófisis se encuentra bajo la diapófisis en la misma posición. Las caras articulares poscigapofisiales son fuertemente ovaladas. Carece de basapófisis. En vista anterior, el cotilo es redondeado o triangular y más pequeño que el canal neural, el cual es ovalado lateralmente. El margen anterior del arco neural es convexo. En vista posterior el cotilo es subredondeado o triangular y del mismo tamaño o mayor que el canal neural que es cuadrangular. Las hiperapófisis son planas y redondeadas y las sinapófisis están separadas en diapófisis y parapófisis con o sin una pequeña membrana basal entre ellas.

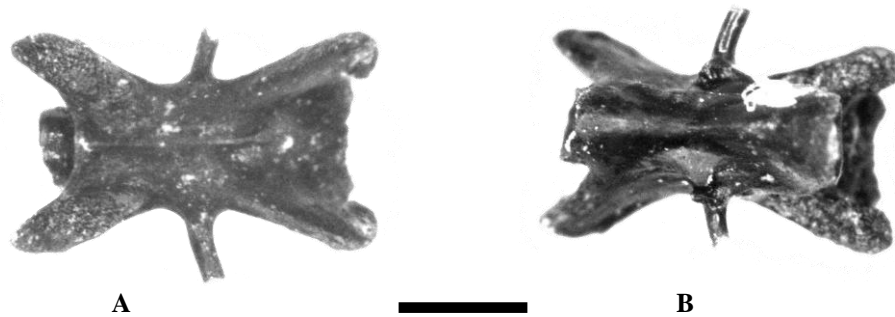


Figura 4. Vértebra de *Plethodon* (SJC 5412). A: Vista dorsal, B. Vista ventral. Barra = 1 mm.

Determinación. Las vértebras se asignan al género *Plethodon* porque las sinapófisis sobrepasan el margen lateral de las cigapófisis, tienen una espina neural que se desarrolla en la parte anterior del arco neural y la diapófisis separada de la sinapófisis, las hiperapófisis están separadas, carecen de quillas hipapofisiales y basiapófisis (Holman, 2006; Wake, 1966). Wake (1966) aportó medidas que permiten separar entre los diferentes géneros de pletodóntidos. Las medidas de los ejemplares de San Josecito se ajustan más al género *Plethodon*, principalmente en la relación de la distancia entre parapófisis y la longitud del centro (Cuadro 3). Existe una vértebra (SJC 5405) que sobrepasa relación entre la longitud del centro y el diámetro del cotilo posterior; sin embargo, la vértebra presenta las mismas características observadas en el resto.

Discusión. El género *Plethodon* es uno de los más diversos dentro de la familia (Highton y Larson, 1979) con 29 especies (Petranka, 1998) y se encuentra en el este y oeste de Norteamérica sin llegar a México, distribuyéndose de manera similar al género *Eurycea*, que también se extiende hacia la Cordillera de los Apalaches (Duellman y Sweet, 1999). Habitan en general desde el nivel del mar hasta los 1500 m, con *P. neomexicanus* entre los 2190-2800 m de altitud. El género se encuentra en los bosques de coníferas (*Abies* spp., *Pinus* spp.), bosques deciduos o la combinación de ambos, húmedos y muy densos, cerca de cuerpos de agua y cuevas o lugares

rocosos (Petranka, 1998). Al igual que *Eurycea* es el primer registro de este género para el Pleistoceno de México.

Cuadro 3. Comparación de medidas para las vértebras de Plethodontidae tomadas por Wake (1966), los fósiles de la Cueva de San Josecito (SJC) y material de comparación (CNAR). ND, no disponible.

Procedencia	Género	Long centro/ancho cotilo posterior	Distancia entre parapófisis/ long centro
SJC 5402	<i>Plethodon</i> fósil	2.5	1.2
SJC 5405	<i>Plethodon</i> fósil	3.33	1
SJC 5405	<i>Plethodon</i> fósil	3.63	ND
SJC 5411	<i>Plethodon</i> fósil	3.32	1
SJC 5412	<i>Plethodon</i> Fósil	2.85	0.95
SJC 5433	<i>Plethodon</i> Fósil	2.75	0.818
SJC 5402	<i>Psuedoeurycea</i> fósil	4.25	ND
SJC 5391	Bolitoglossinae	2.83	ND
SJC 5398	Bolitoglossinae	3.4	1.29
SJC 5412	Bolitoglossinae	3.4	0.941
SJC 5412	Bolitoglossinae	3.8	0.947
SJC 5437	Bolitoglossinae	2.83	1.29
CNAR 15678	<i>Bolitoglossa mexicana</i>	3.11-3.88	0.82-1.11
WAKE 1966	<i>Plethodon</i>	2.5-3.2	0.85-1.2
WAKE 1966	<i>Chiropterpriton</i>	2.5-3.0	0.85-1.25
WAKE 1966	<i>Pseudoeurycea</i>	2.5-3.0	0.85-1.25
WAKE 1966	<i>Bolitoglossa</i>	2.8-3.5	0.85-1.25
WAKE 1966	<i>Pseudoeurycea (Lineatriton)</i>	4.5	1.3

Bolitoglossinae Hallowell, 1856

***Pseudoeurycea* sp. Taylor 1944**

Material. Una vértebra del tronco (SJC 5402; Figura 5).

Descripción. En vista lateral el centro es ligeramente cóncavo, la foramina del nervio espinal se encuentra sobre la base de la diapófisis y no detrás y, es casi del mismo diámetro. En vista dorsal la espina neural está débilmente desarrollada, las caras articulares precigapofisiales están fuertemente ovaladas, las hiperapófisis son pequeñas como protuberancias y están a la altura de las poscigapófisis sin sobrepasarlas ni dejar una repisa en el dorso de las caras precigapofisiales y, la diapófisis es del mismo grosor en toda su longitud y dirigida posteriormente. En vista ventral las caras articulares poscigapofisiales son ovaladas y alargadas con la membrana alar

bien desarrollada y la parapófisis se encuentra anterior a la diapófisis. En vista anterior el cotilo es redondeado y más pequeño que el canal neural, el arco neural es ovalado con el margen anterior convexo. En vista posterior el cotilo es redondeado y más pequeño que el canal neural, el cual también es redondeado.

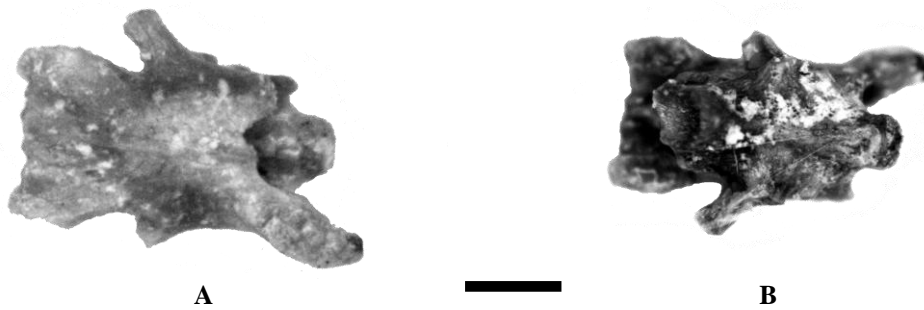


Figura 5. Vértebra de *Pseudoeuryclea* (SJC 5402). A. Vista dorsal, B. Vista ventral. Barra = 1 mm.

Determinación. La relación entre la longitud del centro y el diámetro del cotilo posterior proporcionada por Wake (1966), permite relacionar a la vértebra fósil de la Cueva de San Josecito con el género *Lineatriton* (Cuadro 3), ya que son las únicas que sobrepasan de 4 mm la longitud del centro, lo que indica que son vértebras muy largas. Actualmente *Lineatriton* es sinónimo de *Pseudoeuryclea* (Brodie *et al.*, 2002), por lo que se asigna al género *Pseudoeuryclea* y al subgénero *Lineatriton*.

Discusión. El género *Pseudoeuryclea* tiene 34 especies distintas. Ocurre en montañas boscosas de la Sierra Madre Oriental, Occidental y la Faja Volcánica Transmexicana en elevaciones arriba de los 1200 m, aunque pocas especies ocurren en el Istmo de Tehuantepec y Guatemala (Parra-Olea, 2002). En el estado de Nuevo León el género está representado por la especie *P. galeanae* en tierras altas, entre los 1800 y 2800 m (Contreras-Lozano *et al.*, 2010). Son de hábitos

arbóreos, pueden habitar en las paredes de las cuevas o en microambientes terrestres (Parra-Olea, 2002). Este es el primer registro del género en México.

Bolitoglossinae Hallowell, 1856

Material. Seis vértebras del tronco aisladas (SJC 5391, 5398, 5412, 5437).

Descripción. En vista lateral el centro es cóncavo y el foramen del nervio espinal es pequeño y situado detrás de la diapófisis. En vista dorsal las caras articulares precigapofisiales son fuertemente ovaladas y las hiperapófisis están separadas y sobrepasan o están a la misma altura de las poscigapófisis, sin formar una repisa entre estas dos estructuras. El margen anterior del arco neural es cóncavo y amplio. Carece de espina neural o está débilmente desarrollada formando una Y con las hiperapófisis. La diapófisis se adelgaza distalmente y se encuentra suavemente dirigida hacia la parte posterior. En vista ventral las caras articulares poscigapofisiales son subredondeadas o fuertemente ovaladas, no se presentan procesos alares y si los hay estos se encuentran en toda la extensión de la parapófisis. La parapófisis se encuentra bajo la diapófisis a la misma altura. En vista anterior el cotilo es redondeado y ovalado, más pequeño que el canal neural el cual es subredondeado. El margen anterior del arco neural es suavemente convexo. En vista posterior el cotilo es ovalado y del mismo tamaño o mayor que el canal neural que es triangular, las hiperapófisis son planas y triangulares y la parapófisis está separada de la diapófisis.

Determinación. Siguiendo las medidas proporcionadas por Wake (1966), las vértebras descritas se ajustan más a los géneros *Pseudoeurycea* o *Chiropterotriton* (Cuadro 3), principalmente en la proporción de la distancia entre parapófisis y la longitud del centro. Al igual que en *Plethodon*, la relación entre la longitud del centro y el diámetro del cotilo posterior es sobrepasada por tres vértebras. Sin embargo, al medir las vértebras del tronco de *Bolitoglossa*, la medida también es

superior al límite proporcionado por Wake (1966) (Cuadro 3). El material se asigna a la subfamilia Bolitoglossinae debido a que la relación de las medidas antes mencionadas concuerda con los dos géneros. Sin embargo, identificación se deja a nivel de subfamilia por falta de material de comparación para discernir entre los géneros.

Discusión. En la zona de San Josecito se encuentran *Chiropterotriton priscus* y *Pseudoeurycea galeanae* a alturas entre los 2000-3750 m (Contreras-Lozano *et al.*, 2010). Algunos fósiles de la familia Plethodontidae sólo han sido descritos para el Pleistoceno del sur de Puebla por Tovar y Montellano (2006).

Reptilia Laurenti, 1768

Squamata Oppel, 1811

Anguidae Gray, 1825

***Barisia* Gray, 1938**

***Barisia ciliaris* (Smith, 1942)**

Material. 23 maxilares izquierdos (SJC 5408, 5397, 5419, 5439), 18 maxilares derechos (SJC 5392, 5415, 5427, 5439), 34 osteodermos (SJC 5392, 5398, 5399, 5400, 5401, 5406, 5407, 5409, 5416, 5419, 5424, 5425, 5429, 5430, 5433-5436) (Figura 6).

Descripción. Los maxilares presentan varias fosetas maxilares pequeñas en la parte labial y sobre el proceso palatino en la parte lingual. Los dientes se encuentran curvados posteriormente y con las puntas romas. El proceso facial presenta osteodermos adheridos que corresponden al preocular, cantoloreal y posnasal. En el caso del cantoloreal puede ser uno o dos; cuando es uno, este es casi del mismo tamaño que el osteodermo preocular y posnasal, sin que su base llegue a la de los otros dos osteodermos, estando en contacto el preocular y posnasal en la parte ventral. Los osteodermos son gruesos, convexos, ampliamente ornamentados, la quilla se produce por la

forma oblicua del osteodermo, la superficie lisa es amplia y el bisel lateral está fuertemente desarrollado.

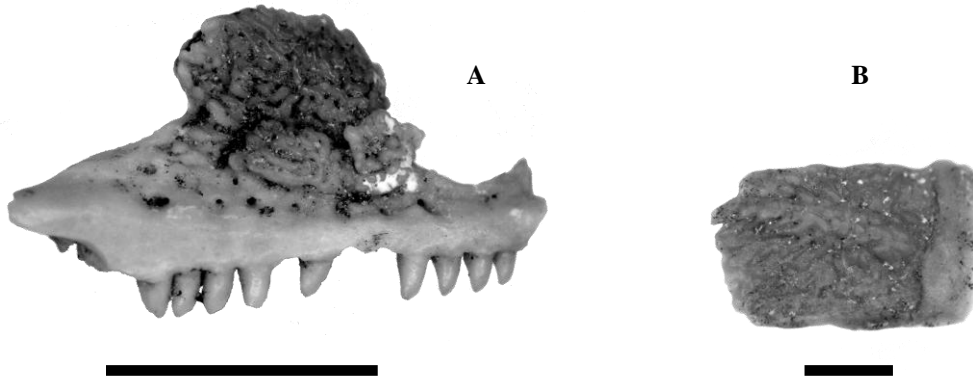


Figura 6. Material de *Barisia ciliaris*. A. Maxilar derecho (SJC 5439) en vista labial. B. Osteodermo (SJC 5433) en vista dorsal. Barra bajo el maxilar = 0.5 cm, barra bajo el osteodermo = 1 mm.

Determinación. Los maxilares resultaron ser elementos óseos muy importantes para la identificación del género *Barisia* ya que preservan los osteodermos correspondientes a las escamas preocular, cantoloreal y posnasal. La presencia de dos cantoloreales o una cantoloreal que no sobrepasa a la preocular y posnasal, permite separar los maxilares de *B. jonesi*, *B. imbricata*, *B. planifrons* y *B. levicollis* ya que siempre presentan una cantoloreal en contacto con una o dos supralabiales, es decir sobrepasando a la preocular o posnasal (Guillette y Smith, 1982). La única especie que presenta dos cantoloreales aparte de *B. ciliaris* es *B. herrerae*, pero estas se encuentran dispuestas horizontalmente (Zaldívar-Riverón y Nieto-Montes de Oca, 2002), mientras que en *B. ciliaris* están dispuestas verticalmente.

La quilla oblicua de los osteodermos refuerza la determinación de los maxilares de *B. ciliaris*. Esta característica se comparte con *B. levicollis* y *B. planifrons* (Guillette y Smith, 1982) de las cuales no se encontraron ejemplares, por lo que su presencia es improbable.

Discusión. Mead *et al.* (1999) identificaron correctamente todos los restos de ánguidos como *Barisia* cf. *B. imbricata* ya que en aquel entonces la especie comprendía cuatro subespecies *B. imbricata ciliaris*, *B. imbricata imbricata*, *B. imbricata jonesi*, *B. imbricata planifrons*, que posteriormente fueron elevadas a nivel específico (Flores-Villela y Canseco-Márquez, 2004). *B. ciliaris* se distribuye en la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental y en la Meseta Central Mexicana (Zaldívar-Riveron *et al.*, 2005) y se encuentran actualmente en el área de San Josecito.

Barisia imbricata (Wiegmann, 1828)

Material. Ocho maxilas derechas (SJC 5439), cuatro maxilas izquierdas (SJC 5439), 20 osteodermos (SJC 5403, 5421, 5400, 5405, 5417, 5419, 5416, 5392, 5424, 5423, 5426, 5390) (Figura 7).

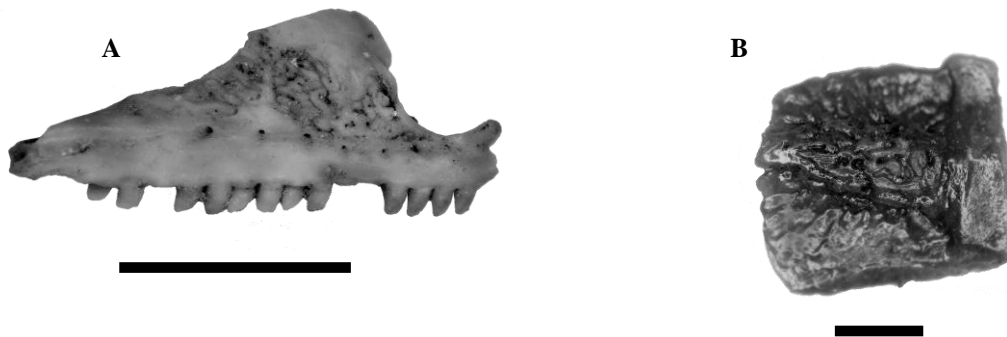


Figura 7. Material de *Barisia imbricata*. A. Maxilar derecho (SJC 5439) en vista labial. B. Osteodermo (SJC 5405) en vista dorsal. Barra bajo el maxilar = 0.5 cm, barra bajo el osteodermo = 1 mm.

Descripción. Las maxilas son similares en forma y sus características con las de *B. ciliaris*. La diferencia se encuentra en el osteodermo cantoloreal que sólo se presenta un osteodermo mayor al preocular y posnasal; su base llega hasta la base de los otros dos osteodermos, separándolos entre sí. El proceso premaxilar se encuentra expandido hacia la parte medial y el proceso palatal se amplía a la mitad de su longitud. Los osteodermos son gruesos y convexos, ampliamente

ornamentados, la quilla es obtusa, la superficie lisa es amplia y el bisel lateral está fuertemente desarrollado.

Determinación. La presencia de una cantoloreal grande y con la base amplia, capaz de tocar dos supralabiales, permite separar las maxilas fósiles de San Josecito de *B. ciliaris* y *B. herrerae* que presentan dos cantoloreales. La presencia de osteodermos con quillas obtusas permite separar el material fósil de *B. planifrons* y *B. ciliaris* (Guillette y Smith, 1982). Ambas características conducen a que el material pueda pertenecer a *B. imbricata*.

Discusión. Al igual que con *B. ciliaris*, posterior al trabajo de Mead *et al.* (1999) *B. imbricata imbricata* se consideró una especie. Actualmente *B. imbricata* y *B. ciliaris* son especies diferentes y presentan problemas en sus relaciones biogeográficas (Guillette y Smith, 1982; Zaldívar-Riveron *et al.*, 2005). *B. ciliaris* se encuentra en simpatría junto con *Barisia imbricata* dentro de la Cueva de San Josecito, condición presente actualmente en el estado de Hidalgo (Guillette y Smith, 1982; Zaldívar-Riveron *et al.*, 2005), lo cual desplaza esta condición 450 Km al Norte hasta el estado de Nuevo León durante el Pleistoceno.

***Barisia* spp. (Gray, 1838)**

Material. Cincuenta y cinco dentarios (SJC 5391, 5426, 5429, 5430, 5434, 5436), tres premaxilas (SJC 5401, 5416, 5424), 22 parietales (SJC 5434), 32 frontales (SJC 5397, 5398), 872 osteodermos (SJC 5389-5393, 5395, 5397-5405, 5407-5412, 5414-5436, 5438).

Discusión. El material presenta las características perfectamente descritas por Mead *et al.* (1999) tanto en su descripción como en su identificación. En este estudio no se pudieron encontrar características que permitieran separar el material entre las dos especies del género *Barisia* (*B. ciliaris* y *B. imbricata*) identificadas en el presente trabajo, por lo que el material se asigna sólo a nivel genérico.

Phrynosomatidae Blanville, 1835

Phrynosoma Wiegmann, 1828

Phrynosoma orbiculare (Linnaeus, 1758)

Material. Un dentario derecho (SJC 5439), dos dentarios izquierdos (SJC 5439), un frontal (SJC 5439), un parietal (SJC 5439), una espina parietal derecha (SJC 5439) (Figura 8).



Figura 8. Material de *Phrynosoma orbiculare*. A. Parietal (SJC 5439). B. Frontal (SJC 5439). Ambos en vista dorsal. Barra = 0.5 cm.

Descripción. Los frontales presentan rugosidades débiles y tubérculos bajos, los cuales están dispuestos sobre el borde medial y en la parte orbital posterior. Los cuernos frontales son pequeños y se extienden horizontalmente hacia la parte lateral del cuerpo del frontal. Sólo uno de los parietales está completo. Conserva dos espinas anchas, triangulares, planas y curvadas, dirigidas posteroventralmente, con tubérculos cónicos y puntiagudos bien desarrollados pero sin llegar a parecer espinas. Los dentarios presentan de 18 a 20 dientes. La cara labial del dentario es suavemente convexa y lisa con cinco o seis forámenes mentales. En la parte lingual, el canal meckeliano se encuentra abierto en toda su longitud, estrechándose en la parte media. El margen inferior de los dentarios es plano.

Cuadro 4. Relación del número total de dientes (dt) y la longitud de la hilera de dientes (lhd) entre los dentarios fósiles procedentes de la Cueva de San Josecito (SJC), esqueletos recientes (DP) y medidas tomadas por Montanucci (1989) y Meyer *et al.* (2006) para el género *Phrynosoma*. ND, no disponible.

Procedencia	Especie	dt/lhd
SJC 5400	Fósil	2.09
SJC 5439	Fósil	1.88
SJC 5439	Fósil	ND
Montanucci, 1989	<i>P. braconnieri</i>	3.26
Montanucci, 1989	<i>P. coronatum</i>	2.19
Montanucci, 1989	<i>P. douglassi</i>	2.09
Montanucci, 1989	<i>P. orbiculare</i>	2.81
Meyer <i>et al.</i> , 2006	<i>P. braconnieri</i>	3.47
Meyer <i>et al.</i> , 2006	<i>P. coronatum</i>	2.89
Meyer <i>et al.</i> , 2006	<i>P. orbiculare</i>	2.32
DP 8182	<i>P. orbiculare</i>	2.56
DP 8146	<i>P. orbiculare</i>	2.84

Determinación. Dentarios con el margen inferior plano y cara labial convexa son característicos del género *Phrynosoma* (Mead *et al.*, 1999). El canal meckeliano estrecho en su parte media es una característica presente en *Phrynosoma braconnieri*, *P. coronatum*, *P. douglassii*, *P. orbiculare* y *P. solare* (Presch, 1969; Montanucci, 1987); sin embargo, la última presenta proyecciones en forma de espinas en el dentario por lo que puede ser descartada. La relación entre el número total de dientes y la longitud de la hilera de dientes permiten descartar los dentarios fósiles de *P. braconnieri*, pero no del resto de las especies con el canal meckeliano estrecho (Cuadro 4).

El frontal permite separar a *P. douglassii* y *P. orbiculare* debido a que es plano y los cuernos ciliares se extienden horizontalmente, sin proyectarse hacia arriba como en *P. coronatum* (Presch, 1969). El parietal resultó ser el más diagnóstico de todos los restos óseos. Los cuernos laterales bien desarrollados permiten separarlo de *P. douglassii*. El parietal fósil presenta una ornamentación bien desarrollada con tubérculos cónicos y puntiagudos, visto en *P. orbiculare* y *P. braconnieri*, pero no alargados en forma de espinas como en *P. coronatum*, *P.*

cornutum y *P. solare*. En el caso de *P. asio*, la superficie del parietal es relativamente lisa y cuatro cuernos temporales es característica única de *P. solare*, condición ausente en el fósil (Montanucci, 1987). Se midió la longitud de los cuernos parietales con los porcentajes de Montanucci (1987), utilizando la longitud del cráneo (hl) de Meyer *et al.* (2006) (Cuadro 5).

P. orbiculare es una especie exclusivamente mexicana, que se encuentra en las Sierra Madre Occidental y Oriental, desde el este de Sonora y oeste de Chihuahua hacia el sur a través del oeste de Durango y de Zacatecas y Nuevo León hasta el sur hasta Colima, norte de Michoacán, norte de Guerrero y este de Puebla. Esta especie está confinada a matorral semiárido, bosques de montaña y hábitat boscosos (Sherbrooke, 2003).

Cuadro 5. Longitud de los cuernos parietales fósiles provenientes de la Cueva de San Josecito (SJC), material reciente (DP) y las medidas tomadas por Montanucci (1989). El porcentaje y la longitud del cráneo (hl) provienen de Meyer *et al.* (2006) necesarias para obtener las longitud de los cuernos parietales tomados por Montanucci (1989). ND, no disponible.

Procedencia	Especie	Porcentaje (%)	hl	Longitud (mm)
SJC 5439	Fósil	ND	ND	4.1
SJC 5439	Fósil	ND	ND	4.3
Montanucci, 1989	<i>P. asio</i>	17.9-29.7	20.11	3.60-5.97
Montanucci, 1989	<i>P. braconnieri</i>	17.9-29.7	14.24	2.55-4.22
Montanucci, 1989	<i>P. cornutum</i>	37.8-60.2	15.77	5.96-9.49
Montanucci, 1989	<i>P. coronatum</i>	37.8-60.2	17.15	6.48-10.32
Montanucci, 1989	<i>P. ditmarsii</i>	6.9-11.2	16.05	1.11-1.80
Montanucci, 1989	<i>P. mcallii</i>	60.8-66.2	14.99	9.11-9.92
Montanucci, 1989	<i>P. modestum</i>	17.9-29.7	12.21	2.19-3.63
Montanucci, 1989	<i>P. orbiculare</i>	17.9-29.7	16.9	3.03-5.02
Montanucci, 1989	<i>P. platyrhinos</i>	33.7-41.9	15.26	5.14-6.39
Montanucci, 1989	<i>P. solare</i>	37.8-60.2	19.81	7.48-11.92
Montanucci, 1989	<i>P. taurus</i>	12.1-20.1	15.37	1.86-3.09
DP 8182	<i>P. orbiculare</i>	ND	ND	5.1
DP 8146	<i>P. orbiculare</i>	ND	ND	4

Los resultados muestran que la longitud de los cuernos parietales fósiles encajan con la longitud de *P. asio*, *P. braconnieri* y *P. orbiculare*, aunque los dos primeros son descartados por el tipo de ornamentación del parietal y la relación entre el número de dientes y la longitud de la hilera de dientes, características anteriormente discutidas. *P. orbiculare*, así, se define por la

siguiente combinación de caracteres: canal meckeliano estrecho en su parte media, carecer de cuernos u ornamentaciones en la cara labial del dentario, frontal plano con los cuernos ciliares extendiéndose horizontalmente, parietal con una ornamentación compuesta de tubérculos cónicos y puntiagudos y la relación entre la longitud de los cuernos parietales con la longitud del cráneo (3.03-5.02 mm).

***Phrynosoma modestum* Girard, 1852**

Material. Un escamoso izquierdo (SJC 5406; Figura 9).

Descripción. Fragmento del escamoso conservando la parte medial con cuatro cuernos temporales, el posterior es más alto y más ancho que el resto de menor tamaño. Los cuernos están dispuestos en manera horizontal con los dos últimos desplazados suavemente hacia arriba.

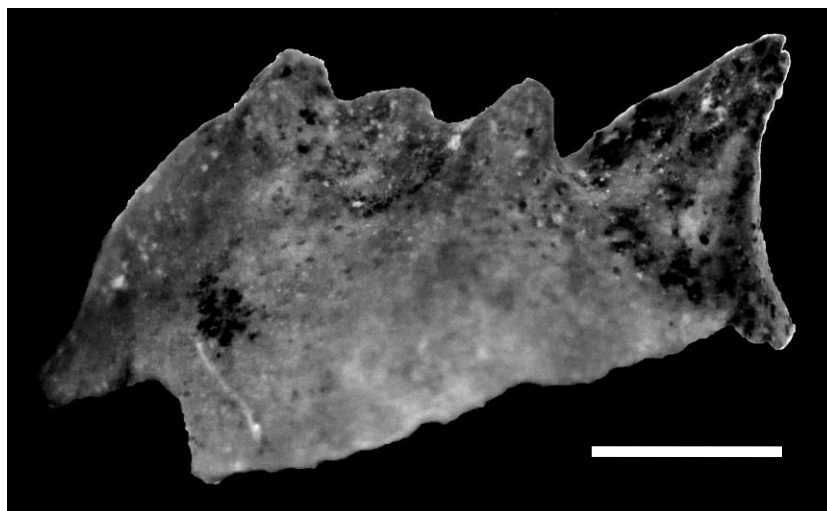


Figura 9. Escamoso izquierdo de *Phrynosoma modestum* (SJC 5406) en vista dorsal. Barra = 25 mm.

Determinación. El escamoso difiere del de *P. taurus* ya que en este hay un gran cuerno temporal, de *P. asio* y *P. cerroense* que presentan dos, de *P. boucardii*, *P. braconnieri*, *P.*

cornutum, *P. coronatum*, *P. ditmarsii*, *P. douglassii*, *P. m'callii*, *P. orbiculare* y *P. platyrhinus* que tienen tres. La presencia de cuatro cuernos temporales es característico de *P. solare*, *P. modestum* y *P. josecitensis* (Brattstrom, 1955; Presch 1969). Montanucci (1987) menciona que *P. modestum* tiene tres cuernos temporales; sin embargo de 15 ejemplares aquí revisados sólo uno presentó tres cuernos parietales. La diferencia entre *P. modestum* y las otras dos especies con cuatro cuernos es que en *P. modestum* sólo el último cuerno temporal es mayor y los otros tres son pequeños como en el fósil. En *P. josecitensis* y *P. solare* los cuernos posteriores son más grandes que los dos cuernos anteriores. El fósil de la Cueva de San Josecito se refiere a *P. modestum*.

Discusión. *Phrynosoma modestum* se encuentra desde el oeste de Texas, sur de Nuevo México y sureste de Arizona hasta el norte y centro de México, habitando en áreas abiertas de cuencas áridas y semiáridas con matorral (Sherbrooke, 2003). La especie actualmente está presente en el estado de Nuevo León en altitudes entre los 600-1250 m (Canseco-Marquez *et al.*, 2004) y en zonas con bosque de *Juniperus* spp. (Lazcano *et al.*, 2007). Actualmente no se distribuye cerca de la Cueva de San Josecito.

***Phrynosoma* sp. Wiegmann, 1828**

Material. Tres frontales (SJC 5420, 5430, 5436).

Descripción. Los frontales están fuertemente ornamentados, con protuberancias bajas en la parte anterior y haciéndose más cónicas y puntiagudas hacia la parte posterior. Sólo se tiene la parte central faltando los cuernos ciliares.

Determinación. Los fragmentos de frontal pueden ser separados de *P. asio* por tener ornamentaciones en la superficie (Montanucci, 1987; Presch, 1969), no se puede separar del

resto de las especies ya que no se cuenta con los cuernos ciliares, que podrían dividir a las especies en dos grupos, por lo que el material se determina a nivel genérico.

***Sceloporus* spp. Wiegman, 1828**

Material. Cuatro dentarios izquierdos (SJC 5391, 5397, 5412, 5432), un dentario derecho (SJC 5418), cuatro maxilas derechas (SJC 5402, 5414, 5416, 5426), tres maxilas izquierdas (SJC 5391, 5406, 5421), dos premaxilares (SJC 5393, 5434).

Descripción. Las premaxilas tienen cinco dientes en la placa alveolar, la cual tiene el margen ventral convexo. El proceso maxilar presenta o no una espina amplia. En vista medial la foramina del nervio oftálmico es visible en una premaxila (SJC 5393) pero no en la otra (SJC 5434).

Las maxilas presentan de 18 a 21 alveolos, algunos con dientes. Los dientes posteriores tienen coronas tricúspides, cinceladas y rectas o suavemente curvadas lingualmente. La faceta del palatino es de una forma triangular con el margen anterior menos inclinado que el posterior y cuenta con un largo proceso posterior sin dientes. En vista dorsal el canal ectopterigoideo es menos profundo que el canal jugal y el nervio trigemial es la mitad o más el ancho del maxilar. En vista labial el margen supralabial es convexo o recto con un proceso posterior en forma de espina, curvado hacia arriba y cinco o seis forámenes supralabiales donde el último es más grande que el resto. En vista medial la faceta del palatino es triangular con el margen anterior menos inclinado que el posterior. En vista dorsal la faceta del ectopterigoideo es menos profunda que la faceta del jugal. El foramen para el nervio trigemino corresponde a la mitad o más del ancho del maxilar.

Los dentarios tienen de 18 a 25 alveólos, aunque no todos conservan los dientes. Los dientes posteriores tienen coronas tricúspides, comprimidas en forma de cincel, suavemente

curvados hacia la parte lingual. El borde labial es liso y convexo o angulado en su parte ventrolateral y cuenta con tres o cuatro forámenes mentales. La superficie ventral del dentario es recta o suavemente cóncava y la dorsal convexa con tres o cuatro forámenes mentales y el borde labial es liso y convexo o angulado en su parte ventrolateral. El canal meckeliano se encuentra cerrado, excepto en SJC 5412.

Determinación. La presencia de dientes con coronas tricúspides y comprimidas en forma de cincel es característico del género *Sceloporus* (Etheridge, 1964), así como el canal meckeliano cerrado (Mead *et al.*, 1999) de la familia Phrynosomatidae. Los materiales fueron comparados con material reciente de algunas especies de *Sceloporus*; sin embargo, la alta diversidad de las especies y la gran variabilidad en cuanto a las características de la dentición (Etheridge, 1964), así como lo poco que se conoce de su osteología y menos de manera comparativa, impiden separar los restos. Los fósiles tienen características diferentes entre sí, indican que hay más de una especie, como lo habían visualizado Mead *et al.*, (1999).

Discusión. El género *Sceloporus* es el más diverso de los reptiles endémicos de Norteamérica con 91 especies dentro de 23 grupos de especies (Bell *et al.*, 2003). Habitan desde el sur de Canadá hasta Panamá (Wiens y Reeder, 1997) y, en una gran variedad de ambientes que van desde la playa hasta los bosques de coníferas (Vitt y Caldwell, 2009).

Colubridae Opper, 1811

Colubrinae Opper, 1811

***Tantilla* sp. Baird y Girard, 1853**

Material. Una vértebra cervical (SJC 5435), dos vértebras del tronco (SJC 5425, 5435) (Figura 10).

Descripción. Las vértebras son pequeñas con longitud del centro entre 0.95-1.2 mm. En vista lateral la espina neural es baja con los márgenes anterior y posterior rectos, carece de puente intercigapofisial, la sinapófisis presenta las diapófisis redondeadas u ovaladas y, la parapófisis es alargada y plana. En vista dorsal el cigosfeno es convexo, amplio y con los márgenes laterales convexos. La espina neural posteriormente sobrepasa por muy poco o está a la misma altura que el arco neural y anteriormente llega a la base del cigosfeno. Los procesos accesorios son anchos y puntiagudos y las caras articulares precigapofisiales son redondeadas u ovaladas. En vista ventral las vértebras son cortas y anchas, la quilla hemal es gladiada y baja, no se presentan puentes subcentrales y las caras articulares poscigapofisiales son redondeadas u ovaladas. En vista anterior presentan un canal neural amplio, el cigosfeno es convexo, el cotilo es ovalado y presenta dos forámenes paracotilares a cada lado del cotilo. En vista posterior el arco neural es suavemente abultado con sus márgenes rectos y el cóndilo es ovalado o subredondeado.

Determinación. La vértebras encontradas en la Cueva de San Josecito se asignan al género *Tantilla* ya que presentan una longitud del centro menor a 1.75 mm, carecen de puentes subcentrales, tienen procesos accesorios cortos, espinas neurales bajas (Meyland, 1982), quilla hemal gladiada, parapófisis como una proyección, cigosfeno convexo dorsal y anteriormente (Auffenberg, 1963) y el arco neural poco abultado (LaDuke, 1991; Holman, 2006). Actualmente se reconocen 53 especies del género *Tantilla* (Wilson, 1999) distribuidas desde el sur de los Estados Unidos de América hasta Argentina (Holman, 2006), lo cual hace que la separación entre especies sea muy complicada (LaDuke, 1991). Debido a esto, la identificación se deja a nivel genérico.

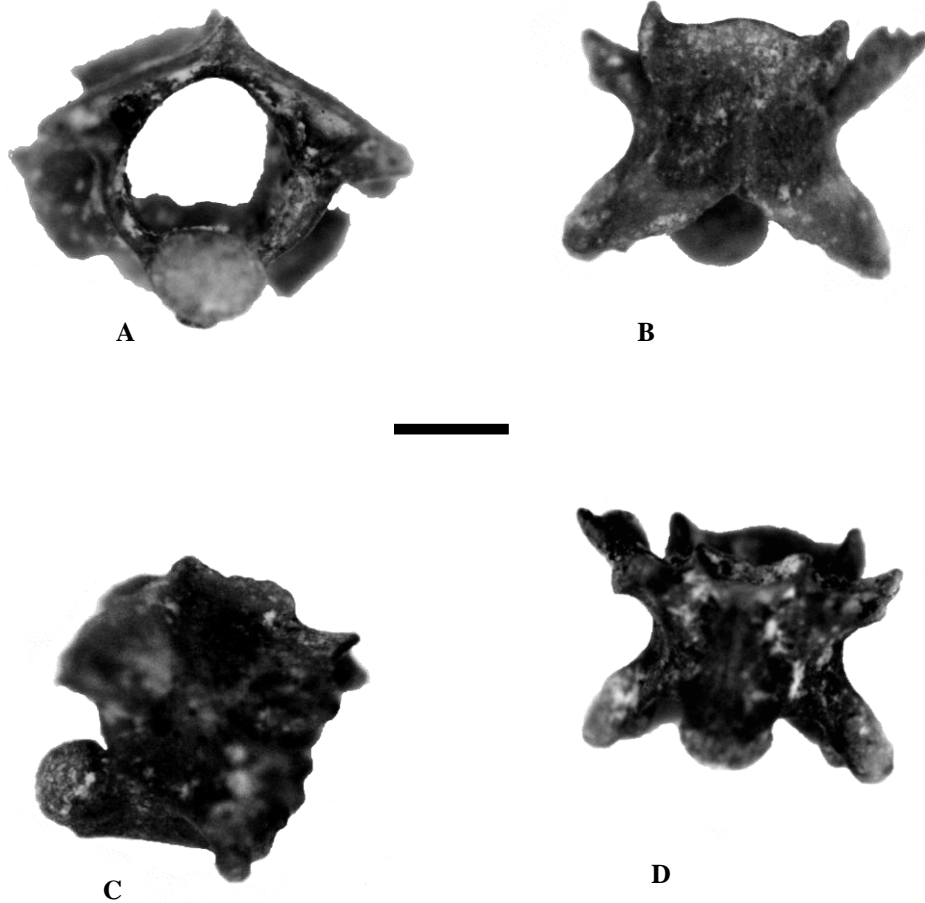


Figura 10. Vértebra del tronco de *Tantilla* (SJC 5435). A. vista posterior. B. vista dorsal. C. vista lateral. D. vista ventral. Barra = 0.5 mm.

Discusión. Actualmente existen 27 especies de *Tantilla* en México y 11 en Estados Unidos. Para la zona de estudio se tienen reportadas *T. atriceps*, *T. rubra* y *T. wilcoxi* (Lazcano *et al.*, 2007). El género habita una gran cantidad de ambientes y está ampliamente distribuido desde Norteamérica hasta el norte de Sudamérica.

Dipsadinae Bonaparte 1938

Heterodon cf. *H. simus* (Linnaeus, 1766)

Material. Una vértebra cervical (SJC 5439; Figura 11).

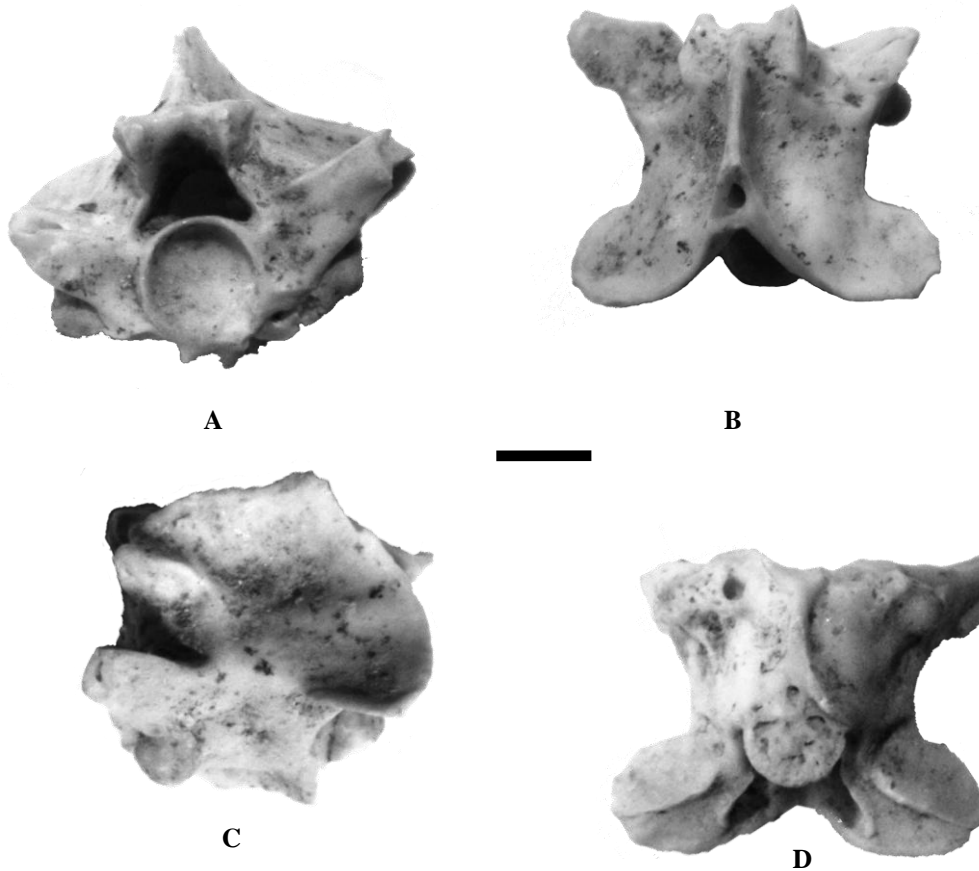


Figura 11. Vértebra cervical de *Heterodon* (SJC 5439). A. vista anterior. B. vista dorsal. C. vista lateral. D. vista ventral. Barra = 2 mm.

Descripción. En vista lateral la espina neural es alta y el puente intercigapofisial está ausente. La sinapófisis la diapófisis y la parapófisis son redondeadas, pero la diapófisis es más pequeña y dirigida lateralmente, mientras que la parapófisis se dirige anterolateralmente. En vista dorsal el cigosfeno es bicónvaco con los márgenes laterales suavemente convexos. Las caras articulares precigapofisiales son ovaladas dirigidas lateralmente y con el margen anterior recto, los puentes subcentrales no están desarrollados, la quilla hemal es pedicelada, las caras articulares poscigapofisiales son ovaladas y dirigidas lateralmente y el arco neural sobrepasa a las poscigapófisis ventralmente. En vista anterior la vértebra presenta un cigosfeno recto con el borde dorsal grueso y el cotilo es redondeado. La quilla hemal está muy desarrollada. En vista

posterior el arco neural es deprimido y con márgenes cóncavos. Se conserva la mitad del cóndilo solamente.

Determinación. La vértebra se asigna al género *Heterodon* por presentar el arco neural fuertemente deprimido y los puentes subcentrales ausentes (Meyland, 1982), la espina neural más larga que alta con sus márgenes uno cóncavo y otro convexo, lo que la diferencia de *Farancia* la cual tiene los dos márgenes cóncavos (Holman, 2006). Meyland (1982) separó las especies dentro de *Heterodon* por medio de análisis discriminantes (Cuadro 6). Con estos análisis se concluye que la vértebra de la Cueva de San Josecito, es muy similar a las de *H. simus*.

Cuadro 6. Análisis discriminantes proporcionados por Meyland (1982) para separar las especies del género *Heterodon* incluyendo la vértebra fósil de la Cueva de San Josecito, Nuevo León. Abreviaturas: Ancho del cigosfeno (aci), ancho del arco neural (aan), longitud del centro (lc), longitud entre la poscigapófisis y la precigapófisis (po-pr), distancia entre precigapófisis (pr-pr).

Procedencia	Especie	po-pr/aan	lc/aan	pr-pr/lc	pr-pr/aci
SJC 5439	Fósil San Josecito	1.22	1.07	1.5	2.75
Meyland, 1982	<i>H. nasicus</i> reciente	1.59±0.130	1.68±0.20	1.40±0.12	2.35±0.18
Meyland, 1982	<i>H. nasicus</i> fósil	1.62±0.17	1.70±0.19	1.40±0.11	2.37±0.23
Meyland, 1982	<i>H. platyrhinos</i> reciente	1.72±0.16	1.57±0.17	1.41±0.08	2.20±0.18
Meyland, 1982	<i>H. platyrhinos</i> fósil	1.75±0.17	1.62±0.15	1.39±0.11	2.23±0.16
Meyland, 1982	<i>H. simus</i> reciente	1.33±0.08	1.56±0.15	1.49±0.14	2.30±0.12

Discusión. *Heterodon simus* actualmente se distribuye desde el sureste de Carolina del Norte hasta el sur de Florida y al oeste al sur de Mississippi y sureste de Louisiana, en los Estados Unidos de América. Son frecuentes en ambientes xéricos y tierras altas, pero al parecer sus hábitats idóneos son suelos arenosos en bosques de coníferas con una dominancia de *Pinus* spp. con sotobosque bajo y abierto. Requiere bosques abiertos, con suelos arenosos bien drenados y

poca cobertura vegetal para la anidación e hibernación (Jordan, 1998). Este es el primer registro del género *Heterodon* en México.

***Hypsiglena* sp. Cope, 1860**

Material. Seis vértebras del tronco (SJC 5409, 5410, 5412, 5414, 5431, 5435; Figura 12).

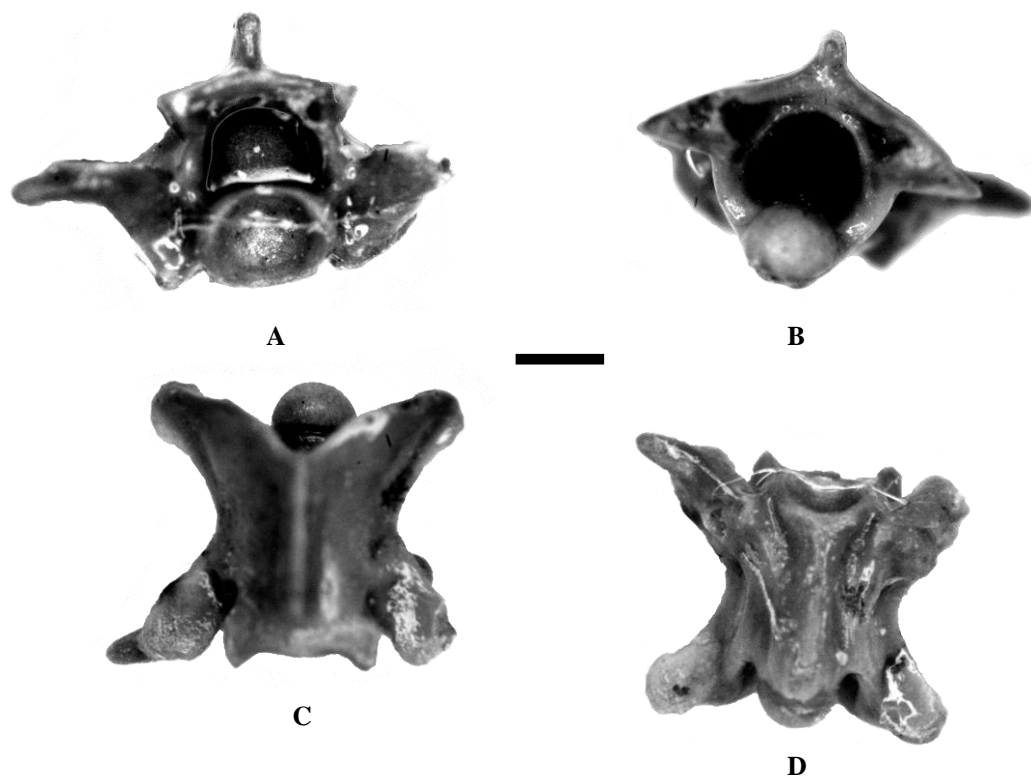


Figura 12. Vértebra del tronco de *Hypsiglena* (SJC 5412). A. Vista anterior. B. Vista posterior. C. Vista dorsal. D. Vista ventral. Barra = 1 mm.

Descripción. Son vértebras pequeñas con una longitud del centro entre 1.85 a 2.4 mm. En vista lateral la espina neural es baja y alargada, su margen anterior es recto o cóncavo y el posterior siempre es cóncavo. Tiene puente intercigapófisial, una sinapófisis pequeña en forma de ocho y la parapófisis más pequeña que la diapófisis. En vista dorsal el cigosfeno es crenulado con los márgenes convexos, la espina neural sobrepasa el margen posterior del arco neural y

anteriormente llega a la mitad del cigosfeno y las caras articulares precigapofisiales son ovaladas y dirigidas anterolateralmente con la parte medial estrecha. En vista ventral las caras articulares poscigapofisiales son redondeadas con la parte medial puntiaguda y la quilla hemal es abultada y de forma espatulada. En vista anterior el cotilo es ovalado y del mismo tamaño que el arco neural, los procesos accesorios se dirigen lateralmente y el cigosfeno es suavemente convexo o recto. La espina neural es de menor altura que el arco neural. En vista posterior el arco neural es deprimido y suavemente convexo o recto y el cóndilo es subredondeado.

Determinación. Las vértebras se asignan a este grupo de especies por presentar una longitud del centro entre 1.65-2.75 mm, son más largas que anchas. Tienen un arco neural deprimido en vista posterior, la espina neural baja y los procesos accesorios dirigidos lateralmente (Van Devender y Mead, 1978). Además, el puente intercigapofisial está bien marcado y carece de proyección anterior en la espina neural (LaDuke, 1991).

Discusión. La especie *Hypsiglena torquata* fue dividida en siete especies *H. torquata*, *H. affinis*, *H. slevini*, *H. tanzeri*, *H. jani*, *H. chlorophacea* e *H. ochrorhyncha* (Mulcahy, 2008). La determinación se deja a nivel genérico debido a que el material de comparación de *H. torquata* y *H. ochrorhyncha* no permitió separar estas dos especies cualitativa ni cuantitativamente. El género se distribuye desde el oeste y centro de Estados Unidos de América hasta la depresión del Balsas y el Altiplano Sur de México (Mulcahy, 2008), en el estado de Nuevo León está presente *Hypsiglena jani* (Lazcano *et al.*, 2007).

Natricinae Bonaparte, 1838

***Storeria* sp. Baird y Girard, 1853**

Material. Dieciseis vértebras cervicales (SJC 5391, 5392, 5402, 5410-5412, 5414, 5431), 45 vértebras del tronco (SJC 5391-5393, 5395, 5398, 5399, 5401, 5402, 5408-5412, 5414, 5416, 5431, 5432, 5437) (Figura 13).

Descripción. En vista lateral la espina neural es baja con los márgenes posteriores cóncavos mientras que los anteriores pueden ser rectos, cóncavos o convexos. Tiene puente intercigapofisial delgado y evidente. La sinapófisis tiene forma de ocho con la diapófisis ovalada y vertical y la paradiapófisis ovalada y horizontal, ambas del mismo tamaño. La hipapófisis se limita a la mitad posterior de la vértebra sin sobrepasar al cóndilo, la parte distal es puntiaguda. En vista dorsal la espina neural es gruesa, anteriormente llega a la mitad del cigosfeno y posteriormente sobrepasa al arco neural. El cigosfeno es convexo con los márgenes laterales convexos, las caras articulares precigapofisiales son ovals y los procesos accesorios son anchos y romos y se dirigen lateralmente. En vista ventral las caras articulares poscigapofisiales son en su mayoría redondeadas u ovaladas y los puentes subcentrales se muestran cóncavos construyendo la parte media del centro. En vista anterior el cigosfeno es convexo, el cotilo es redondeado u ovalado con la zona paracotilar fuertemente excavada, la sinapófisis tiene una proyección parapofisial plana que diverge distalmente. En vista posterior la espina neural es baja, el arco neural abultado con los márgenes rectos o convexos y la hipapófisis corta y puntiaguda, no más larga que la altura del cóndilo, pero el ancho puede llegar a ser mayor de 1/3 el ancho del cóndilo.

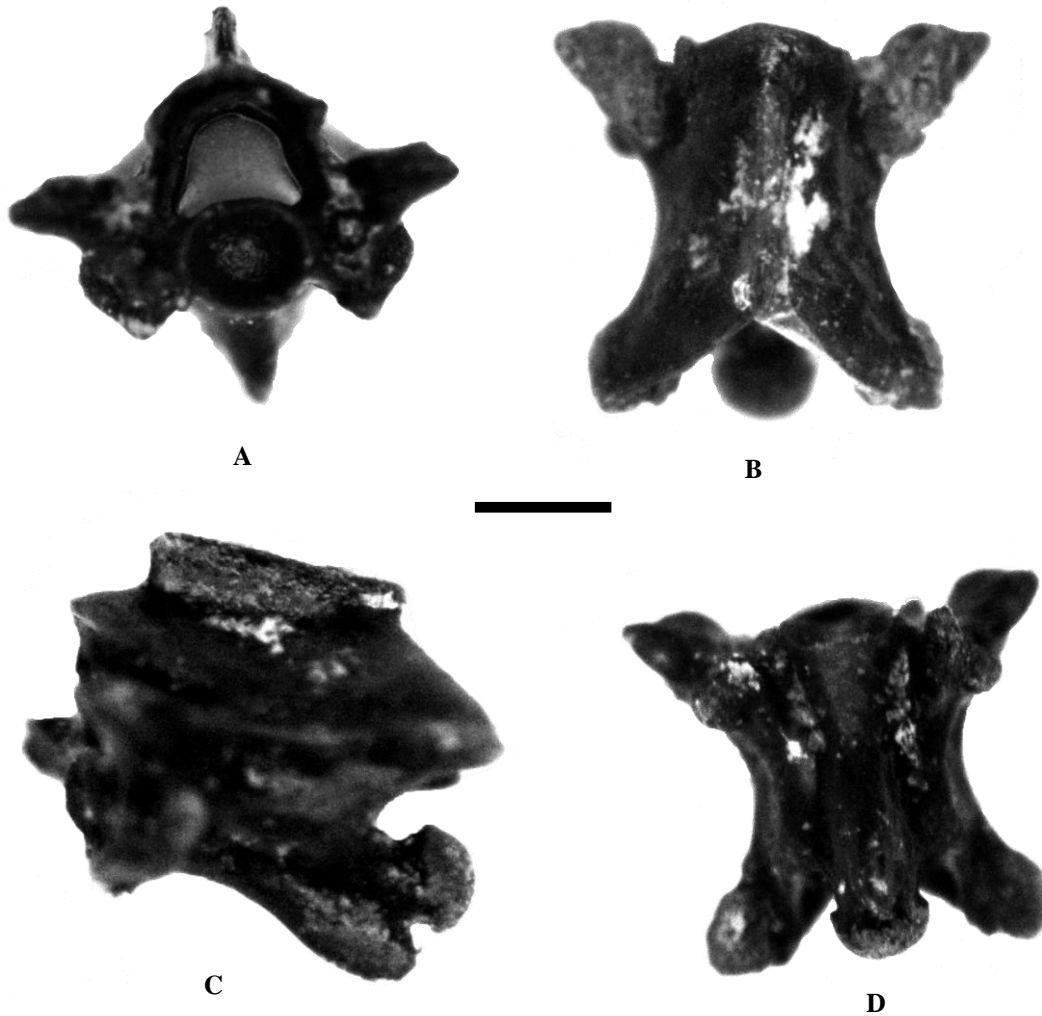


Figura 13. Vértebra del tronco de *Storeria* (SJC 5398). A. Vista anterior. B. Vista dorsal. C. Vista lateral. D. Vista ventral. Barra = 0.5 mm.

Determinación. Los ejemplares se determinan como *Storeria* por ser pequeñas con longitud del centro 1.1-1.95 mm, la espina neural baja y con márgenes cóncavos (Auffenberg, 1963), hipapófisis dirigida posteriormente y aunque pequeña se encuentra bien desarrollada y la espina neural sobrepasa posteriormente el arco neural en vista dorsal (Holman, 2000). Actualmente existen cuatro especies de *Storeria*: *Storeria dekayi*, *S. hidalgoensis*, *S. occipitamaculata* y *S. storerioides* (Liner y Casas-Andreu, 2008). Auffenberg (1963) dió datos cuantitativos para discriminar las vértebras entre *S. dekayi* y *S. occipitamaculata* y aquí, se proporcionan los

mismos datos para *S. storerioides*, por lo que falta información para *S. hidalgoensis*. Los resultados sólo permiten separar los restos de la Cueva de San Josecito de *S. dekayi*, pero no de las otras especies ya que los caracteres cuantitativos se reparten entre las especies restantes (Cuadro 7). Los ejemplares de San Josecito se refieren solamente al género *Storeria*.

Discusión. Las especies del género *Storeria* se distribuyen ampliamente en Norteamérica, desde el noreste y sur de Canadá, este de los Estados Unidos de América, México y Honduras. Habitan de los 635 hasta los 3 200 m en bosques de coníferas (Trapido, 1944). Actualmente para el estado de Nuevo León se encuentran las especies *S. dekayi texana* (Contreras-Lozano *et al.*, 2010) y *S. hidalgoensis* (Lazcano *et al.*, 2009a, 2009b).

Cuadro 7. Medidas de las vértebras fósiles de la Cueva de San Josecito, *Storeria storerioides* y de Auffenberg (1963) para *S. dekayi* y *S. occipitamaculata*. Abreviaturas: Longitud del centro (lc), ancho del arco neural (aan), distancia entre poscigapófisis y precigapófisis (po-pr), distancia entre precigapófisis (pr-pr), longitud distal de la espina neural (lden), ancho del cigosfeno (aci), altura de la espina neural (aen).

Procedencia	Especie	lc/aan	po-pr/pr-pr	lden/aci	lden/aen
SJC 5391-5437	Fósil de San Josecito	1.66±0.112	0.989±0.04	1.178±0.111	2.881±0.909
Este estudio	<i>S. storerioides</i>	2.19±0.069	1.084±0.026	1.13±0.018	3.193±0.279
Auffenberg 1963	<i>S. dekayi</i>	1.98±0.169	1.165±0.078	1.295±0.092	3.445±0.304
Auffenberg 1963	<i>S. occipitamaculata</i>	1.89±0.113	1.075±0.035	1.62±0.028	5.27±0.382

Viperidae Opper, 1811

Crotalinae Opper, 1811

Crotalus spp. Linnaeus, 1758

Material. 41 vértebras del tronco (SJC 5388, 5391-5393, 5396, 5397, 5405, 5407, 5409, 5410, 5412, 5419, 5422, 5423, 5425, 5432, 5436, 5439).

Descripción. El tamaño de las vértebras es pequeño para los representantes dentro del género *Crotalus* con una longitud del centro de 2.5-4.4 mm. En vista lateral la espina neural es alta o tan larga como alta, los márgenes anterior-posterior son cóncavo-cóncavo, cóncavo-recto, recto-

convexo, recto-cóncavo o recto-recto. Carece de puentes intercigapofisiales. La diapófisis es redonda, subredondeada u ovoide; la parapófisis es plana o abultada y de forma ovalada o cuadrangular y la proyección parapofisial es plana y se dirige anteroventralmente o ventralmente. En vista dorsal el cigosfeno es crenado, recto o cóncavo. Las caras articulares precigapofisiales son ovaladas, redondeadas o subtriangulares con procesos accesorios cortos con bases amplias y la parte distal roma o puntiaguda. En vista ventral no se presentan puentes subcentrales y las caras articulares poscigapofisiales son redondas, ovaladas, ovoides o subtriangulares. En vista anterior el cigosfeno es deprimido, convexo o recto. El cotilo es redondeado, subredondeado u ovalado. En vista posterior el arco neural es abultado o deprimido, con los márgenes convexos a rectos. La hipapófisis es casi tan ancha como el cotilo con su parte distal de manera truncada, roma o puntiaguda. En las vértebras con hipapófisis truncada o roma se presentan una o dos estrías.

Determinación. Las vértebras se asignan al género *Crotalus* por presentar la hipapófisis casi tan ancha como el cóndilo, ausencia de forámenes paracotilares grandes y espinas epicigapofisiales, separándolas así de *Agkistrodon*. Se separan de *Sistrurus* por la ausencia de puentes subcentrales y de una pre-espina neural o quilla sobre el cigosfeno (Auffenberg, 1963; Holman, 1981; LaDuke, 1991; Meyland, 1982). Actualmente existen 36 especies del género *Crotalus* (Alvarado-Díaz y Campbell, 2004; Campbell y Flores-Villela, 2008; Murphy *et al.*, 2002) y no existe información sobre morfología de vértebras aisladas para la separación entre especies (Parmley, 1990). Se han realizado esfuerzos con análisis discriminantes pero incluyendo pocas especies (Meyland, 1982) o comparando con varias especies en cierta zona (Van Devender y Mead, 1978), incluyendo sólo Estados Unidos y la parte noroeste de México.

Discusión. El género *Crotalus* se encuentra distribuido desde el sur de Canadá hasta el norte de Argentina y sur de Brasil, excepto en el bosque tropical del río Amazonas (Holman, 2000).

Habita ambientes tan diversos desde el desierto hasta los bosques de coníferas (Murphy *et al.*, 2002). Actualmente en el estado de Nuevo León el género *Crotalus* está representado por seis especies *C. atrox*, *C. lepidus*, *C. pricei*, *C. molossus*, *C. scutulatus* y *C. totonacus* (Lazcano *et al.*, 2007, 2009a, 2009b; Contreras-Lozano *et al.*, 2010).

5.2 Reconstrucción paleoambiental de la Cueva de San Josecito por medio de la herpetofauna fósil

Considerando los lugares donde habitan cada uno de los taxa identificados, se encuentra que la mayoría habita bosques de coníferas con dominancia de *Pinus* sobre *Quercus* y zonas abiertas, excepto *Barisia ciliaris* que habita los bosques de *Quercus* sobre *Pinus* y *Phrynosoma modestum* que se haya en zonas de matorral xerófito, desiertos y bosques de *Juniperus* (Cuadro 8).

Cuadro 8. Ambientes donde habitan las especies identificadas en el registro fósil de la Cueva de San Josecito. Abreviaturas: P-E, bosque de coníferas dominado por pino. E-P, bosque de coníferas dominado por encino. BM, bosque mesófilo. Mx, Matorral xerófilo. PA, pastizal y zonas abiertas en bosques. DE, desierto. ND, no disponible.

	Habitat						Altitud
	P-E	E-P	BM	Mx	PA	DE	
<i>Ambystoma</i>	X	X	X	X	X	X	0-3350
<i>Eurycea</i>	X				X		0-2000
<i>Plethodon</i>	X	X					0-2800
<i>Pseudoeurycea</i>	X	X	X				1000->4000
<i>Barisia ciliaris</i>		X			X		1200-3000
<i>Barisia imbricata</i>	X				X		1930-4060
<i>Phrynosoma modestum</i>				X	X	X	600-1250
<i>Phrynosoma orbiculare</i>	X	X		X	X		1350-3400
<i>Sceloporus</i>	X	X	X	X	X	X	0->4000
<i>Tantilla</i>	X	X	X	X			670-2340
<i>Heterodon cf. H. simus</i>	X				X		ND
<i>Hypsiglena</i>	X	X		X	X	X	0-2220
<i>Storeria</i>	X	X			X		635-3200
<i>Crotalus</i>	X	X	X	X	X	X	0->4000

Esto indica la presencia de una comunidad en la que la composición herpetofaunística no es igual a la ahora existente en el mismo sitio y comprende un bosque de coníferas ampliamente abierto con dominancia de *Pinus* sobre *Quercus* con la presencia de matorral xerófilo o *Juniperus* en los alrededores de la cueva de San Josecito.

5.3 Reconstrucción paleoclimática de la Cueva de San Josecito usando Modelos de Nicho

Ecológico

Los MNE con “múltiplo de regularización” de 10 y reclasificado con “todas las presencias” (Figuras 14-16), mostraron una zona de solapamiento entre las distribuciones de los anfibios y los reptiles: 1) Sierra Madre Oriental (SMOr)-Altiplano Sur (AS). Las aves mostraron dos zonas de solapamiento: 1) California-Arizona-Norte del país (Norte) con 29 de las 31 especies estudiadas (Cuadro 1) y, 2) Florida, Baja California Sur, Costas y el centro de México, el Caribe y Centro América (Costas), por las especies *Asio otus* y *Ciccaba virgata*. Los mamíferos mostraron dos zonas de solapamiento: 1) Sierra Madre Oriental (SMOr)-Faja Volcánica Transmexicana (FVTM)-Altiplano Sur (AS) formado por 28 de las 29 especies (Cuadro 1) y, 2) Este de EU (EEU)-Oeste de EU (OEU) sólo por *Synaptomys cooperi*.

Los mamíferos, anfibios y reptiles modelados se distribuyen en zonas en común como la SMOr y el AS. Los mamíferos presentan la mayor cantidad de solapamiento de especies en la FVTM, cubriendo actualmente grandes altitudes con la presencia de bosques de coníferas. En las aves, en cambio, las zonas con mayor solapamiento se encuentran en zonas áridas y de bajas altitudes en las partes Norte, Arizona y Baja California.

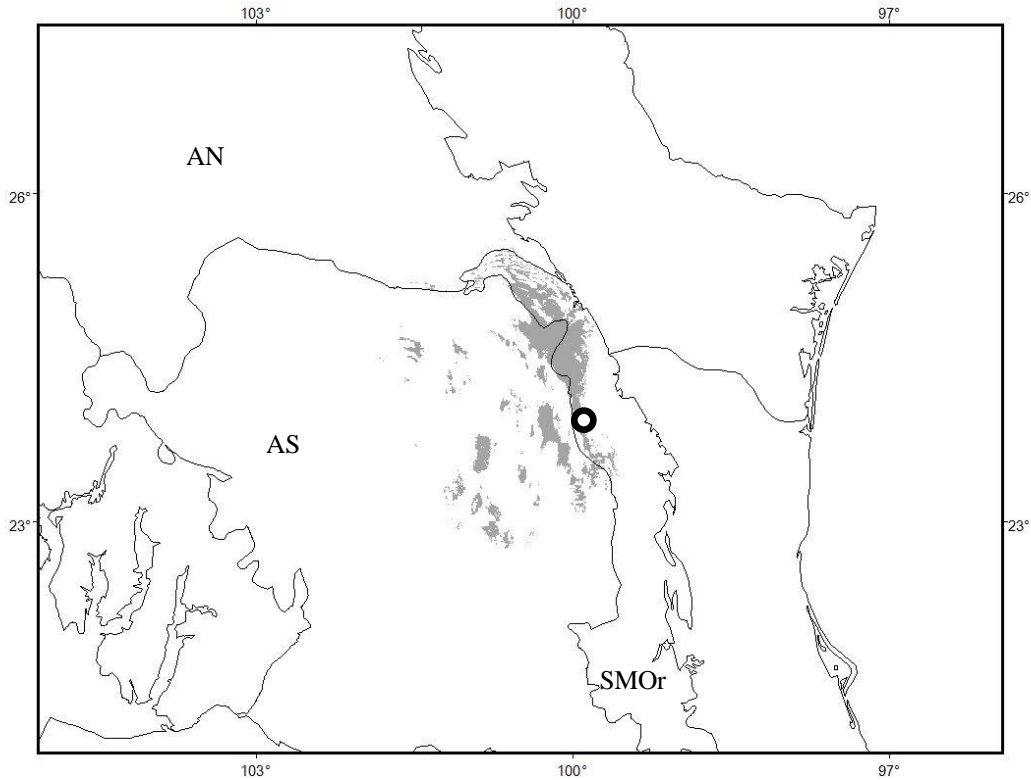


Figura 14. Zona de solapamiento de la herpetofauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificados con “todas las presencias”. Área en gris, zonas AN, Altiplano Norte; AS, Altiplano Sur y SMOr, Sierra Madre Oriental que tienen el solapamiento de todas las áreas potenciales de distribución. El círculo negro indica la Cueva de San Josecito.

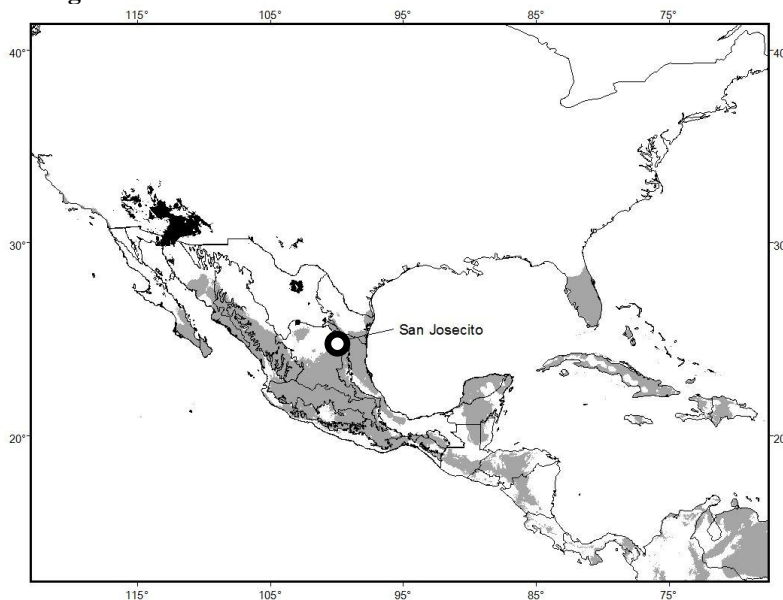


Figura 15. Zonas de solapamiento de la avifauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificados con “todas las presencias”. El área gris representa la zona Costas y todo el Centro de México soportada por *Asio otus* y *Ciccaba virgata*. El área negra representa a la mayor cantidad de solapamiento en las áreas de distribución potencial representando la zona Norte, Arizona y California. El círculo negro indica la Cueva de San Josecito.

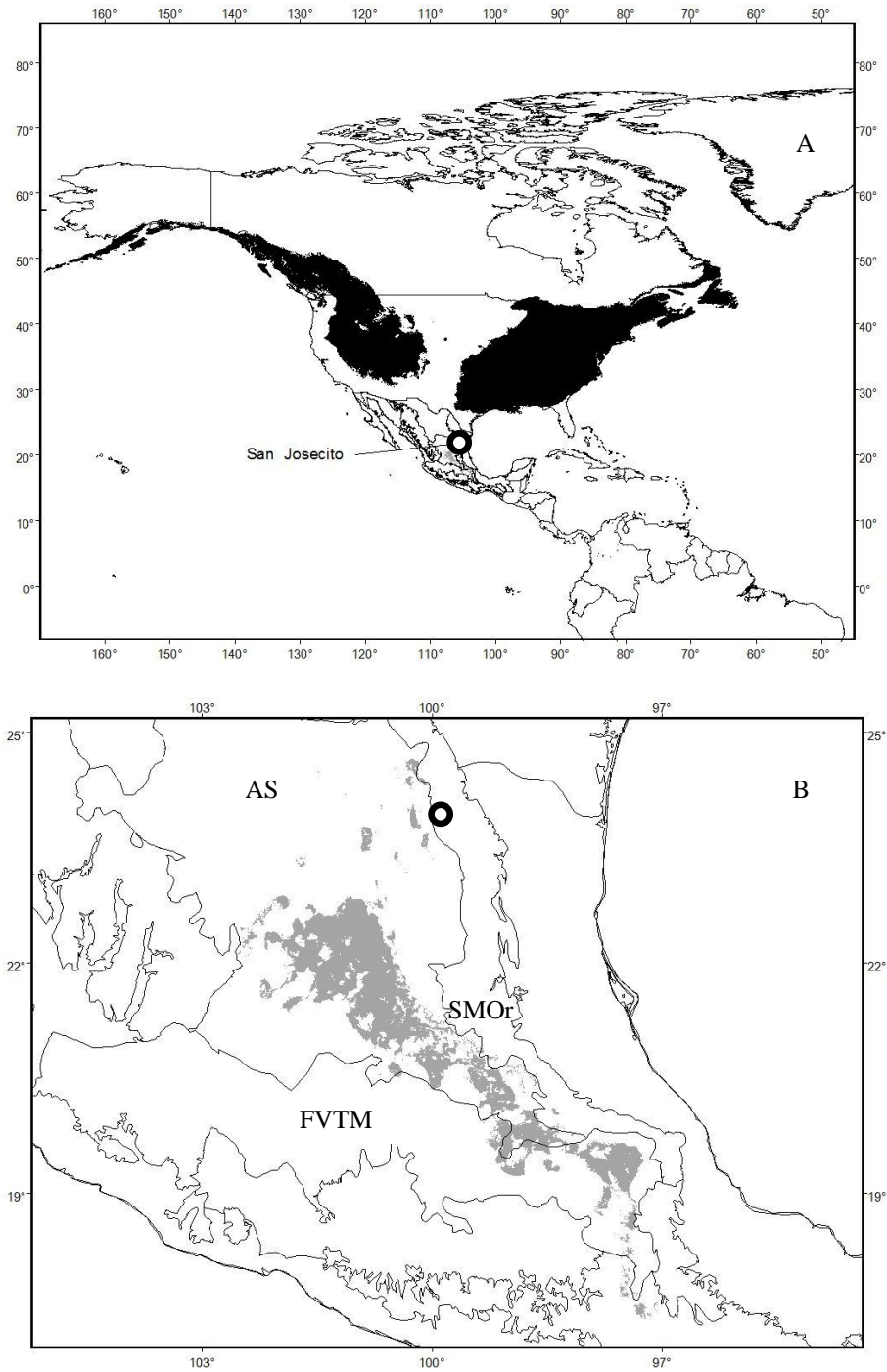


Figura 16. Zonas de solapamiento de la mastofauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificados con “todas las presencias”. A, el área en negro representa las zonas EEUU y OEU soportadas por el área potencial de distribución de *Synaptomys cooperi* y, área en gris representa la zona FVTM, AS y SMOr donde se encuentra el solapamiento de la mayoría de las áreas de distribución potencial. B, acercamiento de la zona Faja Volcánica Transmexicana, FVTM; Altiplano Sur, AS y Sierra Madre Oriental, SMOr. El círculo negro indica la Cueva de San Josecito.

Los valores climáticos obtenidos de la zona de solapamiento de las áreas potenciales de distribución de los anfibios y los reptiles indican una precipitación promedio anual de 100 mm mayor a la registrada actualmente para el sitio de San Josecito (Figura 17, Cuadro 9). En el caso de la temperatura promedio anual los valores inferen una disminución de 5.97 °C comparada a la encontrada en el sitio de estudio actualmente (Figura 17, Cuadro 9).

Los valores climáticos obtenidos de la zona de solapamiento de las áreas potenciales de distribución de los mamíferos indican una precipitación promedio anual 26 mm mayor a la encontrada actualmente para el sitio de San Josecito (Figura 17, Cuadro 9). La zona de solapamiento de las áreas potenciales de distribución está compuesta por 28 de las 29 especies de mamíferos aquí analizadas, quedando fuera el área de *Synaptomys cooperi*. Los valores de precipitación obtenidos del área potencial de distribución de *Synaptomys cooperi* tampoco se solapan con los valores de precipitación incluidos en la zona de solapamiento del resto de las especies de mamíferos. La temperatura promedio anual inferida es 5.53 °C menor a la encontrada actualmente para el sitio de estudio (Figura 17, Cuadro 9).

Los valores climáticos obtenidos de la zona de solapamiento de las áreas potenciales de distribución de las aves indican una precipitación promedio anual 130 mm menor a la encontrada actualmente en el sitio de San Josecito, contrario a los valores de precipitación de la herpetofauna y los mamíferos pequeños que resultan ser mayores a los actuales para el sitio (Figura 17, Cuadro 9). Al igual que con la mastofauna, las aves presentan dos zonas de solapamiento de las áreas de distribución, una compuesta por 29 de las 31 especies analizadas y la otra con las especies faltantes *Asio otus* y *Ciccaba virgata*, ambas zonas presentan valores de precipitación que no se solapan entre sí. En el caso de la temperatura promedio anual los valores resultantes muestran 2 °C menos con respecto a lo que se encuentra actualmente para el sitio de estudio (Figura 17, Cuadro 9).

Cuadro 9. Valores de precipitación y temperatura promedio anual (Precipitación y Temperatura, respectivamente) obtenidos con el modelo más relajado “múltiplo de regularización” de 10, reclasificado con “todas las presencias” para los diferentes grupos de vertebrados comparándola con los datos actuales de la estación metereológica de Aramberri (Diferencia). Los valores de temperatura y precipitación son la media seguida de la desviación estándar.

	Precipitación (mm)	Diferencia (mm)	Temperatura (°C)	Diferencia (°C)
Herpetofauna	584.56±171.47	+95.96	14.03±2.96	-5.97
Mastofauna	514.55±128.98	+25.95	14.47±0.92	-5.53
Avifauna	359.56±166.52	-129.4	18±2.52	-2.0
Aramberri	488.6	0	20	0

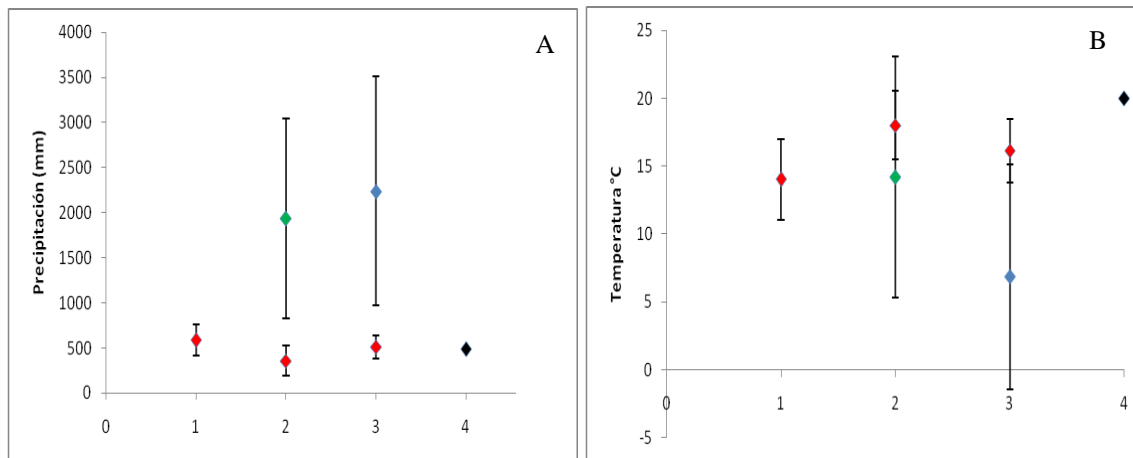


Figura 17. Valores climáticos de precipitación (A) y temperatura (B) promedio anual obtenidos con las distribuciones de los diferentes grupos de vertebrados. 1: anfibios y reptiles; 2: aves; 3: mamíferos; 4: estación metereológica de Aramberri (1971 -2000). Los rombos rojos reflejan las áreas con el mayor solapamiento de especies, los rombos azules reflejan el area EEU y los rombos verdes el área Costas. El rombo negro refleja la lso valores de Aramberri.

Analizando los valores obtenidos para la precipitación y temperatura promedio anual, y comparando dichos valores con otros proxies, como polen (Van Devender 1990; Metcalfe *et al.*, 2000; Metcalfe, 2006) y artrópodos (MacKay y Elias, 1992), para la zona norte del país indican una disminución de la temperatura promedio anual entre 5 °C y 6 °C y un aumento en la precipitación promedio anual (Metcalfe, 2006; Metcalfe *et al.*, 2000). La precipitación promedio anual predicha por los valores de la zona de solapamiento de la distribución potencial de las aves es contrario a lo que se espera para finales del Pleistoceno ya que infieren una precipitación 129.4 mm menor a lo que se encuentra actualmente. Los valores inferidos de la zona de

solapamiento de la distribución potencial de herpetofauna y mastofauna, por su parte, concuerdan con los datos esperados por los proxies de polen y artrópodos que indican una precipitación mayor. Las zonas de solapamiento de las áreas potenciales de distribución de la mastofauna y la herpetofauna predicen valores de temperatura promedio anual de 5.53 y 5.97 °C, más fría que lo que se tiene registrado actualmente para la zona. Estos valores son consistentes con la temperatura promedio anual predicha por los proxies de polen y artrópodos, que indican una disminución entre 5 y 6 °C durante el Pleistoceno. La temperatura predicha por las zonas de solapamiento de las áreas potenciales de distribución de las aves es 2°C más fría que lo que se encuentra actualmente para el sitio de estudio, lo cual no concuerda con la información proporcionada por los estudios de polen, artrópodos, anfibios, reptiles y mamíferos para el Pleistoceno.

Al haber una mayor concordancia de la mastofauna y la herpetofauna con los valores predichos por otros proxies, se sugiere que las aves son predictores pobres para la reconstrucción de climas pasados por medio de modelos de nicho ecológico. Por su parte, los mamíferos pequeños, los anfibios y reptiles resultan ser indicadores, consistentes ya que las zonas de solapamiento resultantes de sus distribuciones, FVTM y SMO_r, presentan una vegetación de bosques de coníferas y *Quercus*, así como valores de temperatura promedio anual menores y precipitación mayor a la encontrada actualmente.

La reconstrucción paleoambiental de la capa 720 de la Cueva de San Josecito con 28005±1035 años AP de edad, de acuerdo a toda la evidencia, debió haber mostrando valores climáticos de precipitación y temperatura descritos en el Cuadro 10.

Cuadro 10. Comparación entre los datos climáticos predichos para finales del Pleistoceno con la herpetofauna y la mastofauna fósiles encontradas en la Cueva de San Josecito y los actuales según la estación Aramberri (1971 -2000).

	Herpetofauna	Mastofauna	Aramberri
Precipitación promedio anual (mm)	584.56±171.47	514.55±128.98	488.6±0
Precipitación de invierno (mm)	168.15±80.11	37.56±13.54	15.7±5.35
Temperatura promedio anual (°C)	14.03±2.97	14.47±0.92	20±0
Temperatura del cuarto más cálido (°C)	16.28±3.42	18.4±2.58	30.47±0.31
Temperatura del cuarto más frío(°C)	11.2±2.24	12.9±2.12	7.57±1.42
Temperatura máxima (°C)	23.32±4.82	27.4±2.99	34.5±0
Temperatura mínima (°C)	4.36±2.57	1.91±0.72	3.7±0

Los valores paleoclimáticos predichos por la herpetofauna y la mastofauna son muy similares, con excepción de la precipitación de invierno en la que la herpetofauna (168.15 mm) indica una precipitación 130 mm mayor a la que indica la mastofauna (37.56 mm).

5.4 Paleodistribución de los anfibios y reptiles de la Cueva de San Josecito

La Cueva de San Josecito se encuentra comprendida en todas las proyecciones de la herpetofauna hacia el Pleistoceno, excepto en el caso de *Heterodon* cf. *Heterodon simus* (Figuras 18-26). En los casos de *Plethodon*, *Barisia ciliaris*, *Phrynosoma orbiculare*, *Storeria e Hypsiglena*, la Cueva de San Josecito queda claramente ubicada dentro de las proyecciones de distribución al pasado de estos taxa. En las proyecciones de *Eurycea*, *Barisia imbricata* y *Phrynosoma modestum*, la Cueva de San Josecito es marginal a las distribuciones potenciales pasadas y actualmente estos taxa no se encuentran cerca de la misma.

La distribución de los taxa que no se encuentran actualmente en México (*Eurycea*, *Plethodon* y *Heterodon* cf. *H. simus*) se restringe al este y una pequeña parte en el oeste de Norteamérica y al sureste de Estados Unidos de América (Jordan, 1998; Duellman y Sweet, 1999). Lo anterior parece indicar una contracción en su distribución a partir de finales del Pleistoceno desde la Sierra Madre Oriental a su distribución actual. Esto se observa claramente

en las proyecciones al pasado de *Eurycea* y *Plethodon*, pero no es tan marcado en *Heterodon* cf. *H. simus* (Figuras 18, 19 y 26), donde se observa discontinuidad en la proyección al pasado del área de distribución potencial.

Finalmente, se encuentran cambios en la distribución de algunos anfibios y reptiles para el Pleistoceno final de México, como lo indican los taxa encontrados en la Cueva de San Josecito, ubicada en la Sierra Madre Oriental. Estos cambios están dados del pasado al presente y son: 1) De la Sierra Madre Oriental al Este de Estados Unidos representado por *Plethodon*, *Eurycea* y *Heterodon* cf. *H. simus*, 2) De la Sierra Madre Oriental a la Faja Volcánica Transmexicana representado por *Barisia imbricata* y, 3) De la Sierra Madre Oriental al Altiplano Mexicano representado por *Phrynosoma modestum*.

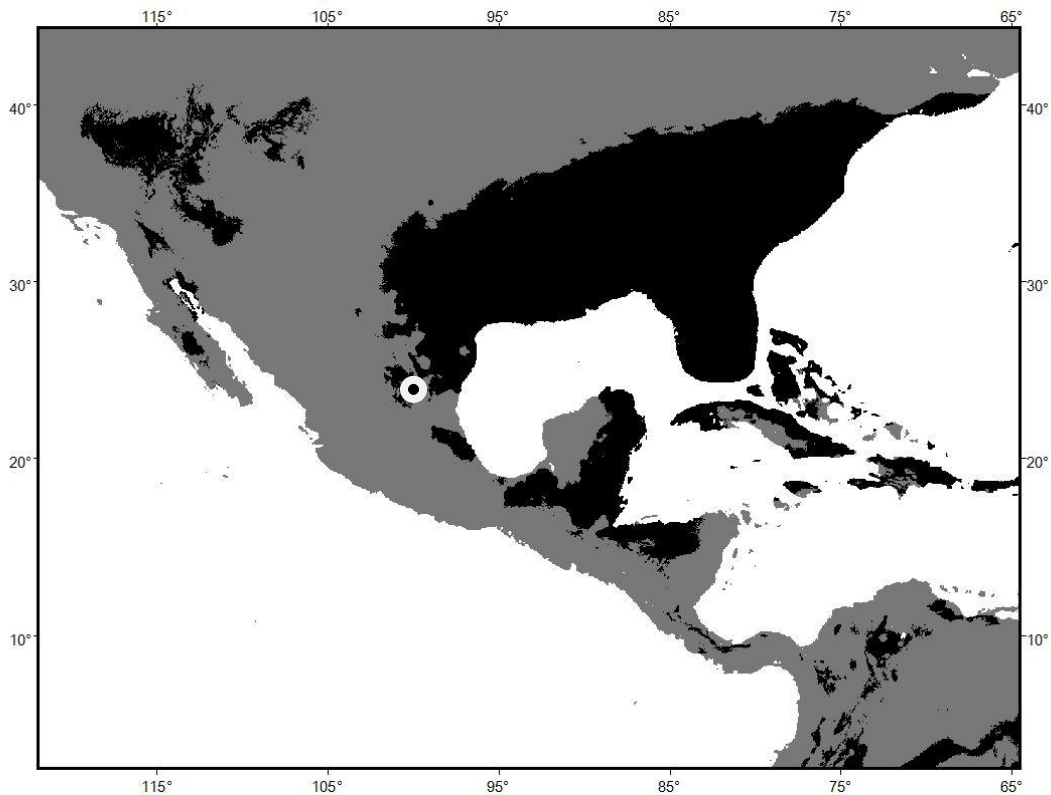


Figura 18. Proyección de la distribución potencial en el pasado del género *Eurycea* en negro. El círculo blanco refleja la ubicación de la Cueva de San Josecito.

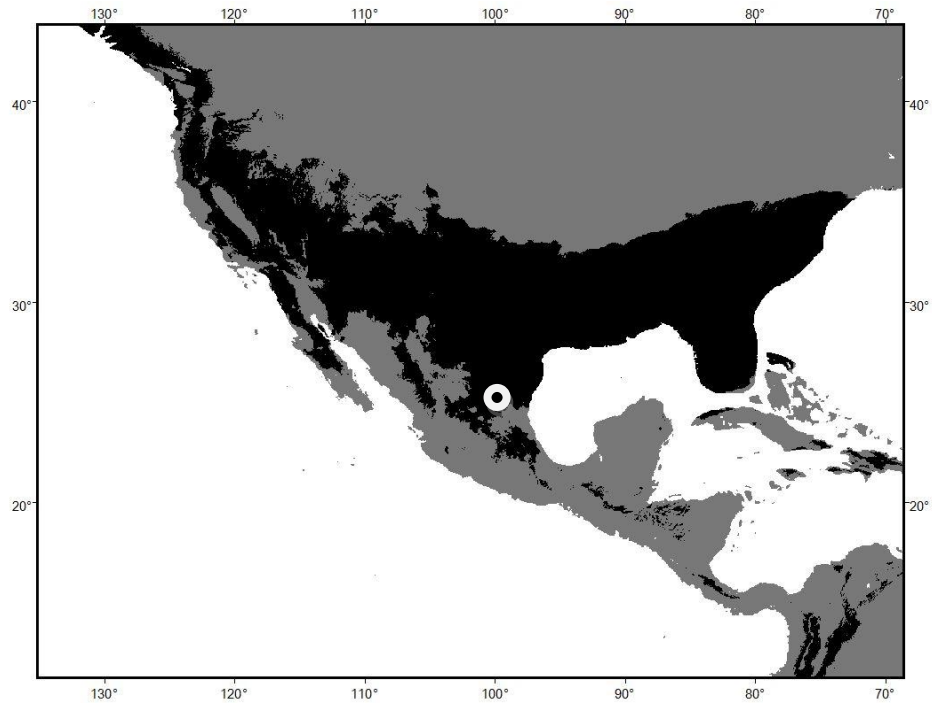


Figura 19. Proyección de la distribución potencial en el pasado del género *Plethodon* en negro. El círculo blanco refleja la ubicación de la Cueva de San Josecito.

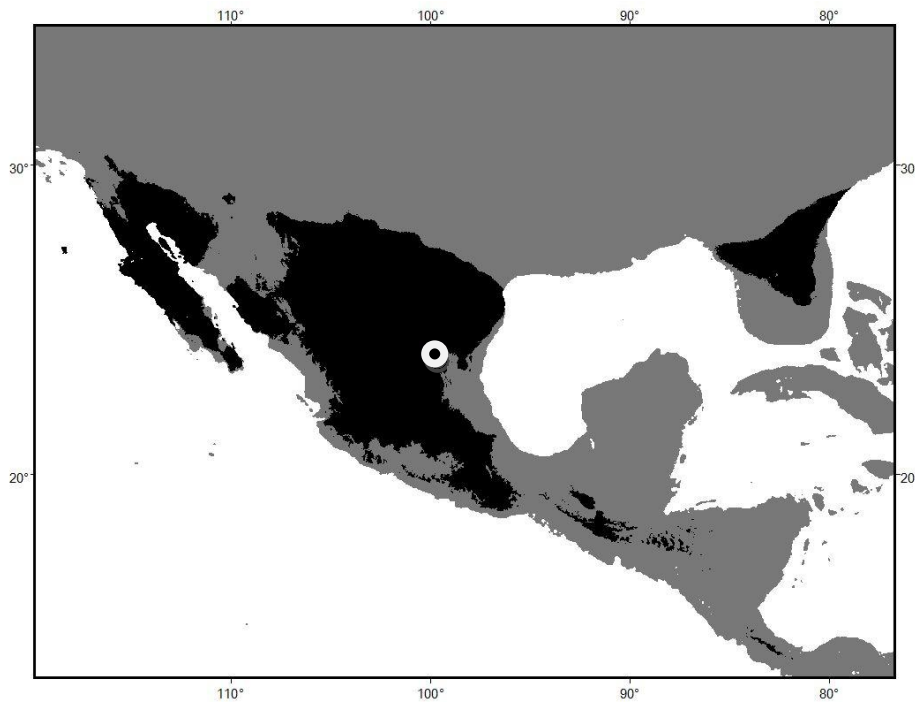


Figura 20. Proyección de la distribución potencial en el pasado de la especie *Barisia ciliaris* en negro. El círculo blanco refleja la ubicación de la Cueva de San Josecito.

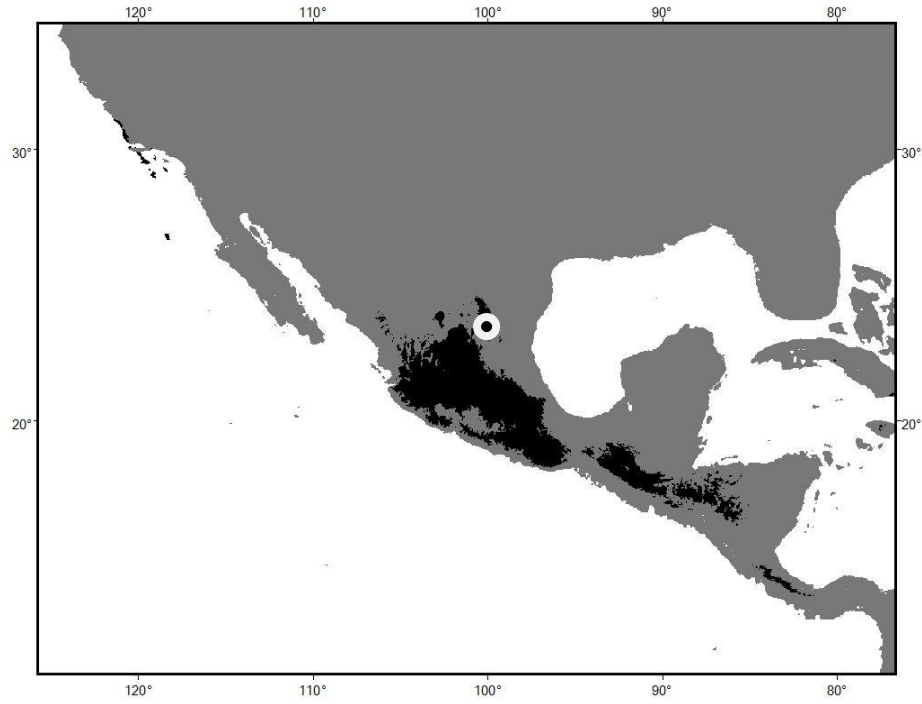


Figura 21. Proyección de la distribución potencial en el pasado de la especie *Barisia imbricata* en negro. La círculo blanco refleja la ubicación de la Cueva de San Josecito.

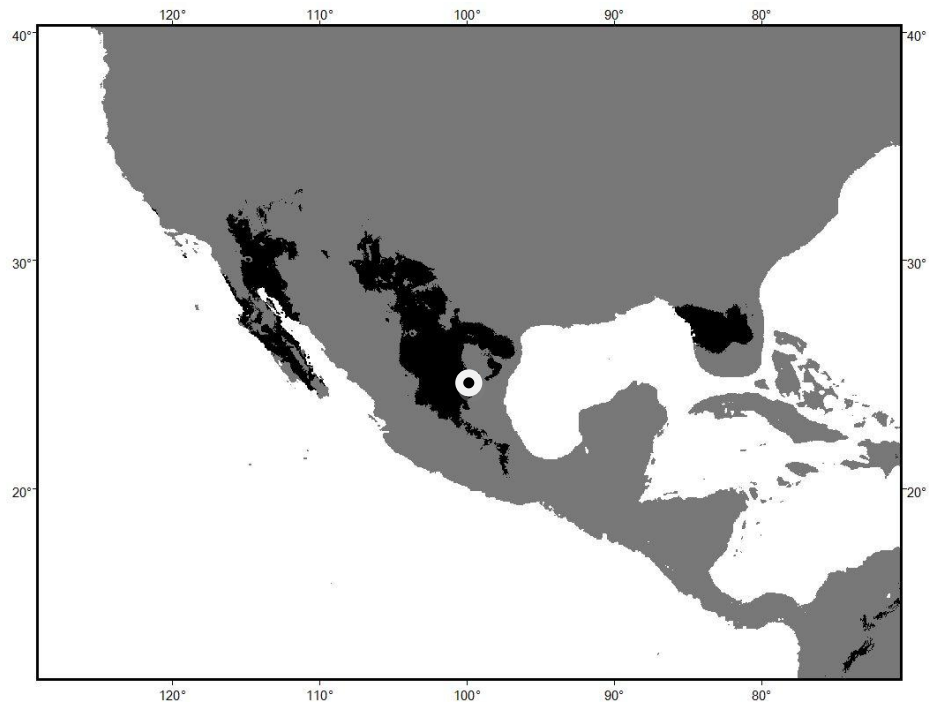


Figura 22. Proyección de la distribución potencial en el pasado de la especie *Phrynosoma modestum* en negro. El círculo blanco refleja la ubicación de la Cueva de San Josecito.

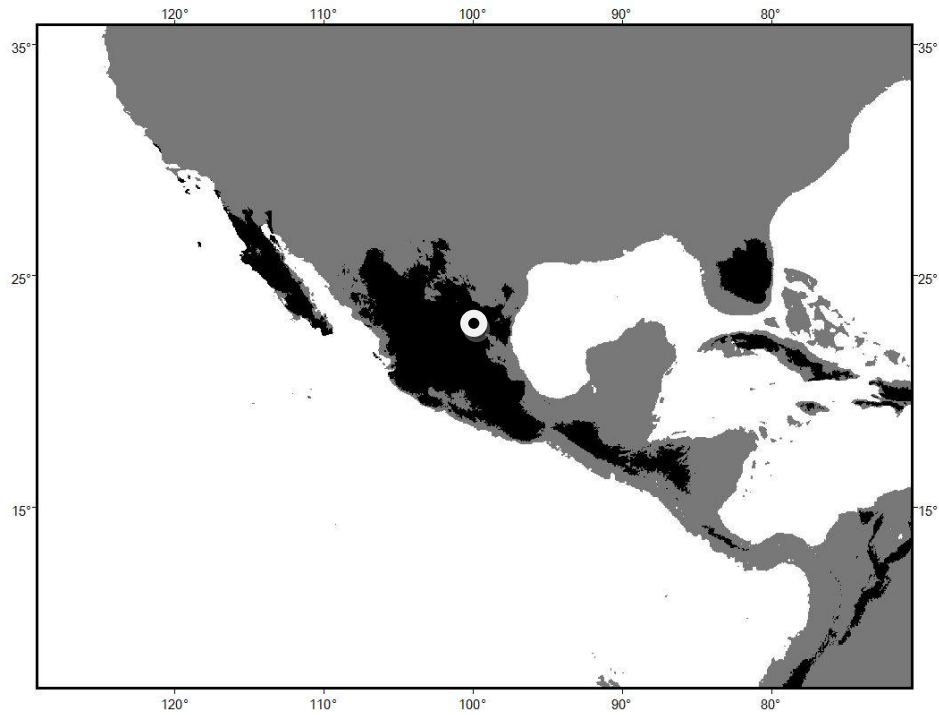


Figura 23. Proyección de la distribución potencial en el pasado de la especie *Phrynosoma orbiculare* en negro. El círculo blanco refleja la ubicación de la Cueva de San Josecito.

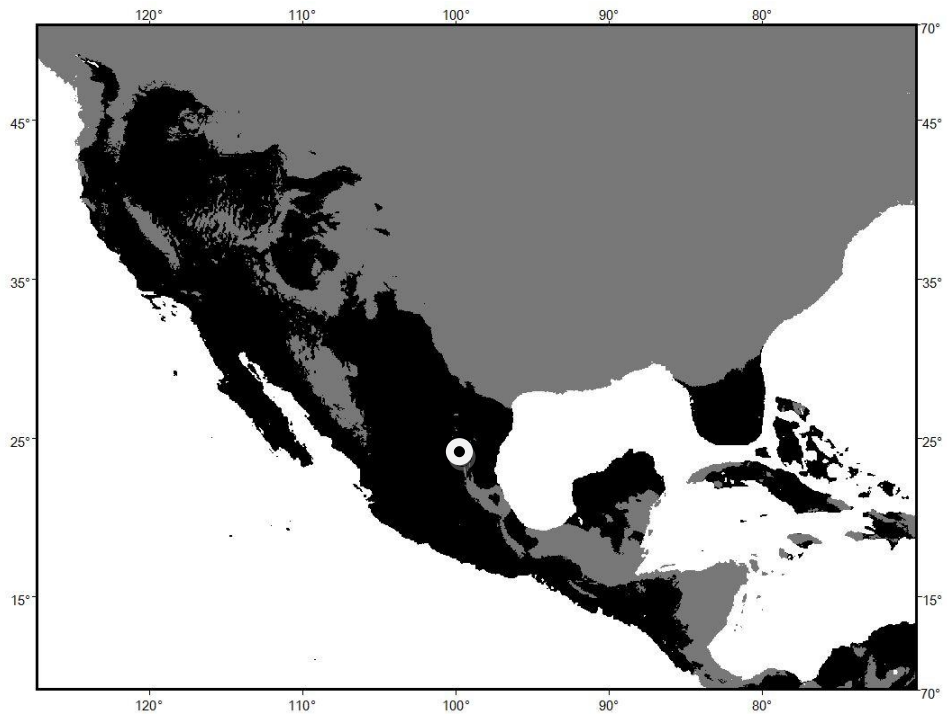


Figura 24. Proyección de la distribución potencial en el pasado del género *Hypsiglena* en negro. El círculo blanco refleja la ubicación de la Cueva de San Josecito.

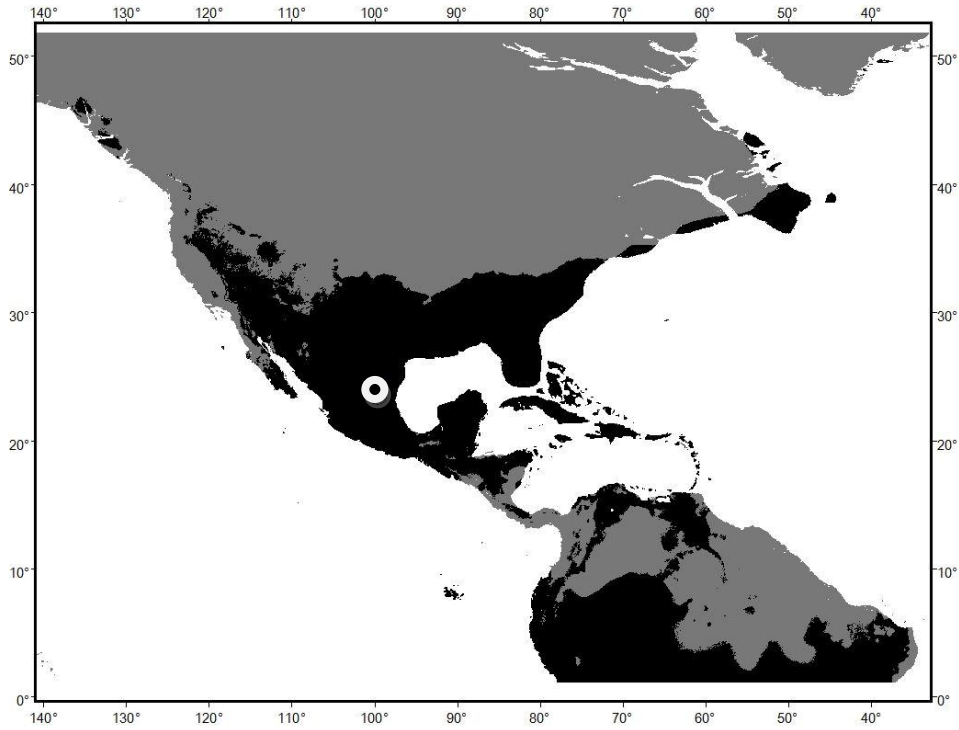


Figura 25. Proyección de la distribución potencial en el pasado del género *Storeria* en negro. El círculo blanco refleja la ubicación de la Cueva de San Josecito.

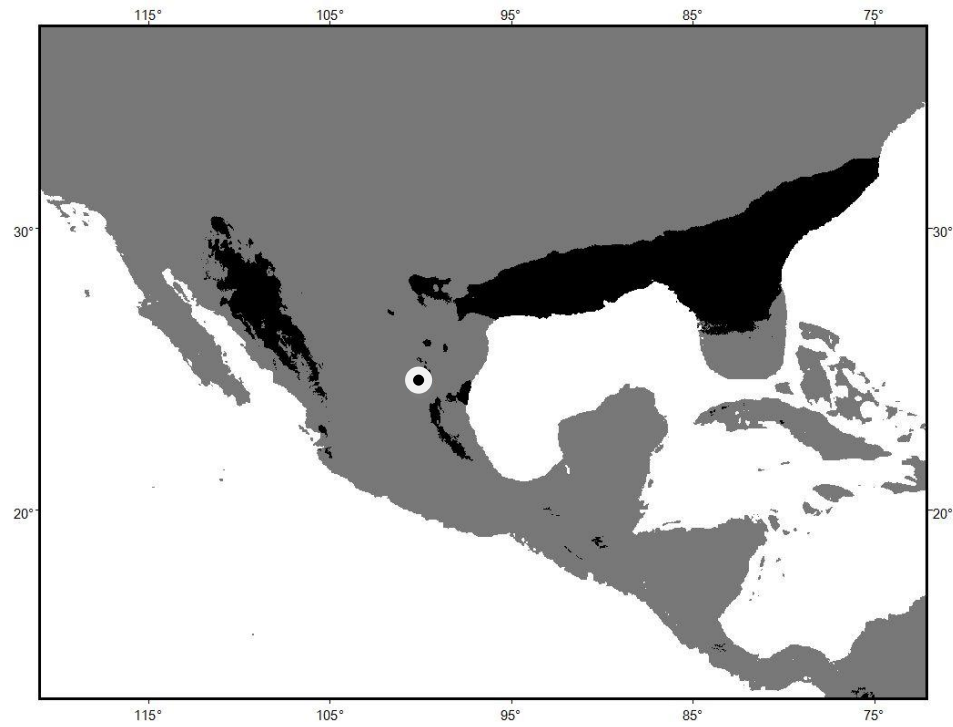


Figura 26. Proyección de la distribución potencial en el pasado de la especie *Heterodon cf. Heterodon simus* en negro claro. El círculo blanco refleja la ubicación de la Cueva de San Josecito.

6. DISCUSIÓN

6.1. La herpetofauna de la Cueva de San Josecito y el paleoambiente de la zona

El estudio sobre la herpetofauna pleistocénica de la Cueva de San Josecito aumentó el registro de herpetofauna fósil a 17 taxa ya que se reportan 13 taxa antes no mencionados por Brattstrom (1955) y Mead *et al.* (1999) (Cuadro 11). El sitio contiene una gran cantidad de taxa, superado sólo por los sitios estudiados por Tovar-Liceaga y Montellano-Ballesteros (2006) en Puebla y Van Devender *et al.* (1985) para Sonora.

Cuadro 11. Especies de anfibios y reptiles fósiles identificadas para el Pleistoceno de la Cueva de San Josecito.

Brattstrom 1955	Mead <i>et al.</i> 1999	Este estudio
Squamata	Squamata	Caudata
Phrynosomatidae	Anguidae	Ambystomidae
<i>Phrynosoma josecitisensis</i> †	<i>Barisia</i> cf. <i>B. imbricata</i>	<i>Ambystoma</i>
<i>Phrynosoma orbiculare</i>	Phrynosomatidae	Plethodontidae
	<i>Phrynosoma</i> cf. <i>orbiculare</i>	<i>Eurycea</i> spp.
	<i>Sceloporus</i> spp.	<i>Plethodon</i> sp.
		<i>Pseudoeurycea</i> sp.
		Bolitoglossinae <i>gen. et sp. no</i>
		identificados
		Squamata
		Anguidae
		<i>Barisia ciliaris</i>
		<i>Barisia imbricata</i>
		<i>Barisia</i> spp.
		Phrynosomatidae
		<i>Phrynosoma modestum</i>
		<i>Phrynosoma orbiculare</i>
		<i>Phrynosoma</i> sp.
		<i>Sceloporus</i> spp.
		Colubridae
		<i>Tantilla</i> sp.
		<i>Heterodon</i> cf. <i>H. simus</i>
		<i>Hypsiglena</i>
		<i>Storeria</i> sp.
		Viperidae
		<i>Crotalus</i> spp.

Del material identificado, *Eurycea*, *Plethodon*, *Pseudoeurycea*, Bolitoglossinae, *Barisia ciliaris*, *Phrynosoma modestum*, *Heterodon* cf. *H. simus*, *Tantilla* y *Storeria* son registrados por

primera vez para el país, aumentando la riqueza de especies conocidas para el Pleistoceno de México. *Eurycea*, *Plethodon*, *Barisia imbricata* y *Heterodon* cf. *H. simus* no se encuentran actualmente en el estado de Nuevo León, lo que indica cambios en la distribución desde la Sierra Madre Oriental hacia el este de Norteamérica (EUA y Canadá) y la Faja Volcánica Transmexicana, lo cual también ha sido observado en los mamíferos (Ceballos *et al.*, 2010; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010). *Phrynosoma modestum* se encuentra actualmente en el estado de Nuevo León, pero no en bosques de encino-pino cercanos al sitio. Al igual que Mead *et al.* (1999) no se identificaron restos que pudieran pertenecer a la especie extinta *P. josecitensis*, a pesar de que hasta el momento no ha sido revisada detalladamente, es una especie válida.

Considerando los tipos de vegetación donde habitan actualmente cada uno de los taxa identificados, encontramos que la mayoría prefieren bosques de coníferas con dominancia de *Pinus* sobre *Quercus* con zonas abiertas, excepto *B. ciliaris* que habita los bosques con dominancia de *Quercus* sobre *Pinus*. La lagartija *P. modestum* se encuentra en zonas de matorral xerófito, desiertos y bosques de *Juniperus* (Cuadro 8), lo que sugiere que durante el pasado existió alguno de estos tipos de vegetación dentro de la vegetación dominante del bosque de coníferas en San Josecito. Lo anterior es concordante con los estudios realizados con polen que indican una expansión de *Pinus* y *Juniperus* 400 km al sur de su distribución actual y un desplazamiento altitudinal hasta los 800 m en la parte norte de México (Van Devender y Mead, 1978; McCay y Elias, 1992; Metcalfe, 2002, 2006; Caballero *et al.*, 2010).

Un bosque con dominancia de *Pinus* sobre *Quercus* alrededor de la Cueva de San Josecito durante el Pleistoceno tardío, contrario a lo que sucede en el sitio actualmente (*Quercus* sobre *Pinus*), permite inferir un clima más frío que el actual de por lo menos 2 °C de la temperatura promedio anual (Rzedowski, 2006). Esto se contrapone a las inferencias

paleoambientales realizadas anteriormente para la Cueva de San Josecito con mamíferos (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1989, 1993; Arroyo-Cabrales y Johnson, 1995, 1997), aves (Steadman *et al.*, 1994) y lagartijas (Mead *et al.*, 1999), en los que se presume un paleoambiente similar al que se encuentra en la Cueva de San Josecito hoy en día.

6.2. Paleodistribución de la herpetofauna fósil de la Cueva de San Josecito

Los modelos de nicho ecológico proyectados al pasado para *Plethodon*, *Eurycea* y *Heterodon* cf. *H. simus*, reflejan como a finales del Pleistoceno se encontró una contracción de las condiciones climáticas de las especies del este de Estados Unidos (EEU), conectándose con la Sierra Madre Oriental (SMOr) en el pasado, pero actualmente sólo se encuentran en el EEU. Esta contracción de distribución de la SMOr al EEU también ha sido observada recientemente para los mamíferos (Ceballos *et al.*, 2010; Ferrusquía *et al.*, 2010). Hace tiempo ya se había encontrado la relación entre estas dos zonas por Martin y Harrell (1957) con la flora, mastofauna, avifauna y serpientes.

Otro de los cambios de distribución lo presenta *Barisia imbricata* con una relación entre la SMOr y la Faja Volcánica Transmexicana (FVTM). La presencia de las dos especies del género *Barisia* aquí estudiadas (*B. ciliaris* y *B. imbricata*) en la misma área geográfica ha sido documentada para el norte de Hidalgo (Guillette y Smith, 1982; Zaldívar-Riverón *et al.*, 2005). El norte del estado de Hidalgo presenta condiciones más húmedas y frías, como lo indican los datos de la Estación Meteorológica del Mineral El Chico en Hidalgo (con datos de 1971 al 2000), estación 11 km al SO de la zona de simpatria de ambas especies de *Barisia*, que muestran temperaturas menores y precipitaciones mayores que las encontradas actualmente en la Cueva de San Josecito (<http://smn.cna.gob.mx/climatologia/normales/estacion/hgo/NORMAL13017.TXT>), datos que apoyan los resultados de la reconstrucción paleoclimática de este trabajo, las cuales

indican temperaturas más frías y precipitaciones mayores durante el Pleistoceno tardío de la Cueva de San Josecito, lo que posiblemente permitió la presencia de ambas especies de *Barisia* en la cueva durante el Pleistoceno.

La asociación entre la FVTM y la SMOr encontrada por las especies de *Barisia* y la asociación entre AS y SMOr encontrada por *P. modestum* no es percibida por los mamíferos en los trabajos de Ceballos *et al.* (2010) y Ferrusquía *et al.* (2010). Sin embargo, datos moleculares con *Ambystoma*, *Crotalus* y *Phrynosoma* reflejan una fuerte relación entre las zonas de la FVTM y la SMOr (Shaffer y McKnight, 1996; Bryson *et al.*, 2011, *in press*), similar a lo encontrado por los fósiles de *Barisia* en el presente estudio. La asociación entre el AS y SMOr encontrada en San Josecito con *P. modestum* favorece la propuesta de Martin (1958) quien menciona que durante el Pleistoceno hubo una relación fuerte entre estas dos áreas, patrón inferido también por el género *Sceloporus* (Gadsden *et al.*, 2005; Méndez-de la Cruz *et al.*, 1994).

Los cambios de distribución de los organismos indican modificaciones en el ambiente relacionados con cambios en el clima (Polly *et al.*, 2011), por lo que durante el Pleistoceno existió dinamismo en cuanto a la distribución de los organismos y no estabilidad de los taxa registrados en la Cueva de San Josecito, contrario a lo propuesto por la teoría de la estabilidad herpetológica durante el Cuaternario, que indica pocos cambios en la distribución de los anfibios y reptiles durante el Pleistoceno y Holoceno (Holman, 1995). Los cambios de distribución presentados en otros trabajos de tipo filogeográfico indican expansión y contracción de las áreas de distribución de la herpetofauna durante los periodos glaciares e interglaciares (Douglas *et al.*, 2006, 2009; Hutchison *et al.*, 1999; McGuire *et al.*, 2007; Waltari *et al.*, 2007) lo que apoya la existencia de dinamismo durante el Cuaternario y observado con los fósiles de anfibios y reptiles de la Cueva de San Josecito.

El encontrar una comunidad de anfibios y reptiles en la Cueva de San Josecito con estructura y composición distinta con alguna del presente, no es de sorprender ya que el presente no necesariamente mantiene los procesos biológicos del pasado (Stewart y Cooper, 2008). El Cuaternario es un periodo complejo de cambios climáticos y ecológicos que sin duda modificaron la distribución de las especies. Estos cambios han sido documentados en plantas (Williams y Jackson, 2007; Hofreiter y Stewart, 2009 y referencias incluidas) y mamíferos (Stewart y Lister, 2001; Stewart, 2008, 2009; Markova *et al.*, 2010; Semken *et al.*, 2010; Polly y Eronen, 2011). En una comunidad podría existir solapamiento de una parte de los nichos fundamentales de las especies por un periodo de tiempo, pero en otros tiempos este solapamiento puede ser diferente, regido por otras variables ambientales y formando otra comunidad distinta (Williams y Jackson, 2007).

La formación de las comunidades se debe a la respuesta de cada una de las especies que la conforman a los cambios climáticos del planeta (Stewart, 2009), el tiempo de duración de dicho cambio, la magnitud y la dirección de la respuesta de cada taxa. Las comunidades generalmente no responden como unidades intactas (Williams y Jackson, 2007), sino las respuestas de las especies son idiosincráticas, ya que algunas especies pueden tolerar los cambios ambientales más que otras (Figura 27).

El dinamismo climático durante el Pleistoceno tardío, los cambios de distribución de las especies en función de los cambios ambientales y la formación de comunidades diferentes en tiempos diferentes, no apoya la teoría de la estabilidad herpetológica del Cuaternario propuesta por Fay en los 1980's (Bell *et al.*, 2010) y consolidada por Holman (1995). Bell *et al.* (2010) indican que el origen de la teoría de la estabilidad herpetológica del Cuaternario está basada en la identificación de los restos a partir de la fauna local actual.

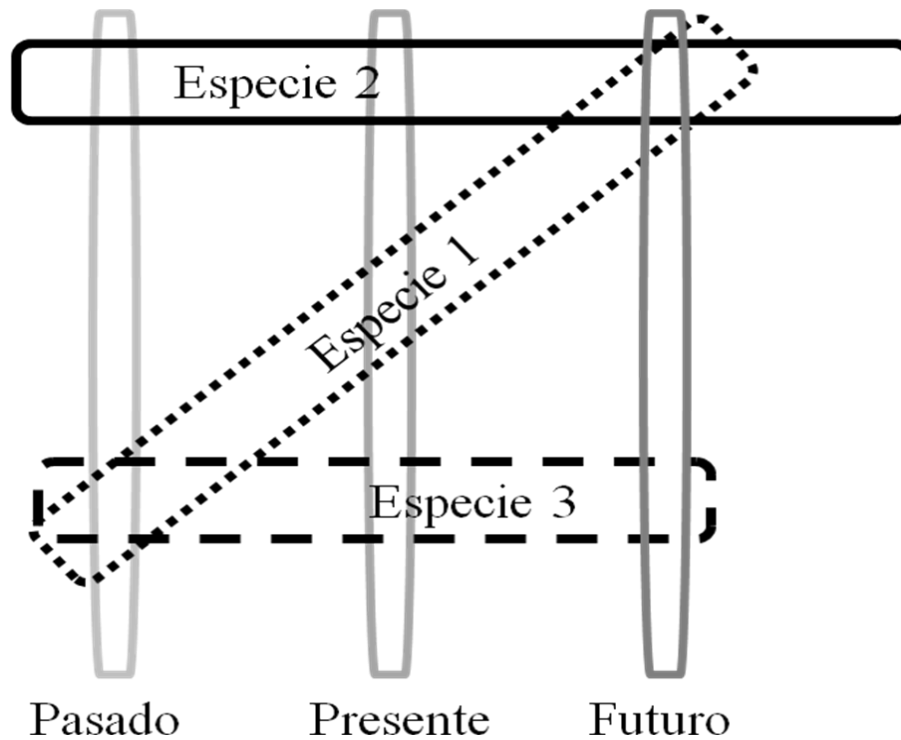


Figura 27. Nicho fundamental de tres especies diferentes, mostrando el intervalo del nicho realizado en tres periodos de tiempo diferentes (barras negras). Se observa el solapamiento de la especie 1 y 3 para el pasado formando una comunidad y la especie 2 aislada de esta. En el presente estas especies no forman ninguna comunidad, sino que cada una esta separada. En el futuro las especies 1 y 2 forman una comunidad mientras que la 3 esta separada. Modificado de Williams y Jackson (2007).

Los problemas metodológicos que se pueden mencionar son que hay pocas especies disponibles en las colecciones de referencia con las cuales ampliar las posibilidades de determinación y, la falta de conocimiento en la osteología que permitan encontrar caracteres que ayuden a separar especies de anfibios y reptiles en los restos fósiles. También incluye la interpretación errónea de *cf.* (confer) que utilizan los paleontólogos para indicar que tienen duda en la identificación de cierto taxon pero con el material disponible se infiere que es al que más se parece, aunque es utilizado como si se tuviera la certeza de que el fósil pertenece a la especie conferida. Estas confusiones pueden explicar los hallazgos de Van Devender *et al.* (1985) en Sonora, en los que anfibios y reptiles propios de zonas áridas habitaban un bosque de coníferas al final del Pleistoceno.

6.3. Reconstrucción paleoclimática usando modelos de nicho ecológico

El uso de la distribución actual de taxa fósiles con representantes actuales para las reconstrucciones paleoambientales es un método novedoso y ha sido utilizado por Blain *et al.* (2008, 2009, 2010, 2011) con anfibios y reptiles en la Península Ibérica. Los modelos de nicho ecológico con el mismo fin han sido utilizados por Polly y Eronen (2011) con mamíferos medianos y grandes de Gran Bretaña y por Porch (2010) con escarabajos de Australia. La combinación de la predicción paleoambiental con diferentes grupos y las pruebas realizadas para la elección del modelo más apropiado resultan ser aportes novedosos en el presente estudio.

La reconstrucción paleoclimática para el Pleistoceno final de la Cueva de San Josecito es concordante con las predicciones previas, al utilizar información climática subyacente, con los mamíferos pequeños y la herpetofauna, pero no con las aves. Los datos climáticos obtenidos con los micromamíferos y la herpetofauna en este estudio y otras aproximaciones realizadas anteriormente para la zona indican la disminución de la temperatura promedio anual entre 5 y 6 °C, la disminución de la temperatura en verano (el cuarto más cálido) y el aumento de la precipitación promedio anual y en invierno (el cuarto más frío) (Metcalf 2006; Metcalfe *et al.*, 2000).

Las diferencias encontradas entre las reconstrucciones paleoclimáticas a partir de los mamíferos pequeños y la herpetofauna se encuentran en la varianza de los valores (desviación estándar) que es mayor en la herpetofauna. Esto seguramente se debe a que se utilizaron ocho taxa para la reconstrucción del clima con la herpetofauna y 29 con los mamíferos. El incremento de taxa reduce el área de solapamiento de los valores climáticos cuando se utiliza una mayor cantidad de especies, lo que reduce la varianza. Del mismo modo Polly y Eronen (2011) utilizaron sólo 10 taxa para predecir el clima, obteniendo una varianza alta en los valores

climáticos y Porph (2010) utilizó 734 taxa obteniendo valores más precisos en su reconstrucción paleoclimática. Sin embargo, los valores de los anfibios y reptiles, obtenidos en el presente estudio, son muy congruentes con las reconstrucciones realizadas con otros proxies, lo cual no sucede en el caso de Polly y Eronen (2011) al utilizar megafauna, lo cual indica que existe un sesgo taxonómico en la calidad de la predicción y muestra que existen taxa que son mejores para la inferencia de paleoambientes que otros. Estimar la precipitación siempre es complicado en los estudios de reconstrucciones paleoclimáticas, aún cuando se usa una gran cantidad de taxa (Porch, 2010), debido a que los proxies utilizados (megafauna y escarabajos) no dependen directamente de la precipitación (Polly y Eronen, 2011; Porch, 2010). Sin embargo, el utilizar anfibios que son muy dependientes de la precipitación (Vitt y Caldwell, 2009), permite obtener valores de manera más confiable. Los trabajos utilizando anfibios y reptiles (Blain *et al.*, 2008, 2009, 2010, 2011), mamíferos pequeños (Legendre *et al.*, 2005; Montuire *et al.*, 1997) y ambos grupos (López-García *et al.*, 2008, 2010), muestran la eficacia de estos grupos de vertebrados para las reconstrucciones paleoclimáticas utilizando diferentes métodos y técnicas.

Las aves han sido utilizadas pocas veces para las reconstrucciones paleoambientales (Corona-Martínez, 2008; Oswald y Steadman, 2011; Steadman *et al.*, 1994), pero nunca han sido utilizadas para las reconstrucciones paleoclimáticas. Los anfibios y reptiles presentan una respuesta directa a las condiciones climáticas de temperatura y precipitación (e.g. Araújo *et al.*, 2006, 2008; Gibbons *et al.*, 2000; Sinervo *et al.*, 2010; Walther *et al.*, 2002; Whitfield *et al.*, 2007) por su condición de ser ectotérmicos, la necesidad de humedad y la poca movilidad (Vitt y Caldwell, 2009). Los mamíferos, al ser homeotermos, no son afectados directamente por la temperatura y la precipitación, por lo que responden más a otros factores como el fotoperiodo, el hábitat y la disponibilidad de recursos (Anderson *et al.*, 2009; Bradshaw y Holzapfel, 2010). Entre la mastofauna, los estudios de reconstrucciones paleoclimáticas con mamíferos de tallas

grandes detectan patrones de cambio en el clima; sin embargo, los valores cuantitativos no concuerdan con otros proxies, presentan un intervalo de valores muy amplio (Polly y Eronen, 2011) o los resultados son muy generales (DeSantis *et al.*, 2009; Pérez-Crespo *et al.*, 2009, 2010). Los mamíferos pequeños son más confiables que la megafauna para reconstrucciones paleoclimáticas debido a que los cambios ambientales afectan sus patrones de actividad y tienden a ser más especialistas en cuanto al hábitat (e.g. Anderson *et al.*, 2009; Blois *et al.*, 2010; Davis, 2005; McCay y Komoroski, 2004; Moritz *et al.*, 2008; Oguge *et al.*, 2004). Las aves resultaron ser los peores indicadores para la reconstrucción paleoclimática por medio del método utilizado en este trabajo, esto puede deberse a que presentan una alta plasticidad fenotípica que les permite responder efectivamente a los cambios ambientales y a los cambios en los tiempos, distancias de migración y a la alta capacidad de dispersión (Charmantier *et al.*, 2008; Coppack y Both, 2003; Gienapp *et al.*, 2008; Jonzén *et al.*, 2006).

7. CONCLUSIONES

El conjunto de restos fósiles de anfibios y reptiles procedentes de la Cueva de San Josecito, Nuevo León, de la capa 720, con una edad de 32673 ± 889 años cal AP, infieren un paleoambiente compuesto de un bosque de coníferas abierto con dominancia de *Pinus* sobre *Quercus* y con la presencia de zonas abiertas donde se pueden encontrar *Juniperus*.

El paleoclima inferido por medio de modelos de nicho ecológico para la herpetofauna y los micromamíferos fósiles predice temperaturas menores a las actuales y una precipitación mayor para una edad de 32673 ± 889 años cal AP (temperatura promedio anual de 14.03 ± 2.97 °C y precipitación promedio anual de 584.56 ± 171.47 mm), consistentes con los resultados predichos por otros proxies para la misma zona. Los restos de aves fósiles fueron predictores

incongruentes para el paleoambiente cuando se usa este método de reconstrucción paleoclimática.

Se desecha la hipótesis de la estabilidad herpetológica durante el Cuaternario ya que se encontraron cambios en la distribución de la herpetofauna fósil en el Pleistoceno tardío. En cambio, la composición de la fauna fósil de la Cueva de San Josecito refleja una comunidad con estructura y composición diferente a las comunidades del presente. Esto sugiere una relación entre la biota del Este de Estados Unidos, el Altiplano Mexicano y la Faja Volcánica Transmexicana con la Sierra Madre Oriental. Las comunidades no análogas ocurren debido a la respuesta individual de las especies a los cambios ambientales y climáticos del Pleistoceno que no se encuentran en el presente.

LITERATURA CITADA

Alsop III, F. J. 2001. Birds of North America: Eastern Region. Smithsonian Handbook, USA.

751 pp.

Álvarez, T. y P. Huerta. 1975. Restos óseos de anfibios y reptiles en Tlapacoya (Tlapacoya) IV, México. Boletín del Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, 11:37-42.

Anderson, B. J., H. R. Akçakaya, M. B. Araújo, D. A. Fordham, E. Martínez-Meyer, W. Thuiller y B. W. Brook. 2009. Dynamics of range margins for metapopulations under climata change. Proceedings of The Royal Society B, 276:1415-1420.

Araújo, M. B., D. Nogués-Bravo, J. A. F. Diniz-Filho, A. M. Haywood, P. J. Valdes y C. Rahbek. 2008. Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. Ecography, 31:8-15.

Araújo, M. B., W. Thuiller y R. G. Pearsonn. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. Journal of Biogeography, 33:1712-1728.

- Arroyo-Cabrales, J. 1990. New studies on San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. Cave Research Foundation, Annual Report, 43-45.
- Arroyo-Cabrales, J. 1994. Taphonomy and paleoecology of San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. Tesis doctoral, Museum of Texas Tech University, Department of Biological Sciences, Lubbock, Texas, 216 p.
- Arroyo-Cabrales, J., A. L. Carreño, S. Lozano-García, M. Montellano-Ballesteros, S. Cevallos-Ferriz, E. Corona, L. Espinosa-Arrubarena, A. F. Guzmán, S. Magallón-Puebla, D. J. Morán-Zenteno, E. Naranjo-García, M. Teresa-Olivera, O. J. Polaco, S. Sosa-Nájera, M. Téllez-Duarte, R. E. Tovar-Liceaga y L. Vázquez-Selem. 2008. La diversidad en el pasado. Pp. 227-262, *in* Capital Natural de México, Vol. I, Conocimiento Actual de la Biodiversidad, CONABIO, México.
- Arroyo-Cabrales, J. y E. Johnson. 1995. A reappraisal of fossil vertebrates from San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. Pp. 217-231, *in* Johnson, E. (ed.), Ancient Peoples and Landscapes. Museum of Texas Tech University, Department of Biological Sciences, Lubbock, Texas.
- Arroyo-Cabrales, J. y E. Johnson. 1997. Preliminary analysis of bone from San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. *In* Hannus, L. A., L. Rossum y R. P. Winham (eds.), Proceedings of the 1993 bone modification conference, Hot Springs, South Dakota. Archeology Lab Augustana College, Occasional Papers, 1:50-64.
- Arroyo-Cabrales, J. y E. Johnson. 2003. Catálogo de los ejemplares tipo procedentes de la Cueva de San Josecito, Nuevo León, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 20:79-93.
- Arroyo-Cabrales, J. y E. Johnson. 2008. Mammalian additions to the faunal assemblages from San Josecito Cave, Nuevo León, México. Pp. 65-87, *in* Lorenzo, C., E. Espinoza y J.

- Ortega (eds.), *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*. Publicaciones Especiales, vol. II, AMMAC, México, D.F.
- Arroyo-Cabrales, J., E. Johnson, H. Hass, M. de los Ríos-Paredes, R. W. Ralph y W. T. Hartwell. 1995. First radiocarbon dates for San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. *Quaternary Research*, 43: 255-258.
- Arroyo-Cabrales, J., E. Johnson y R. W. Ralph. 1989. An initial reappraisal of San Josecito Cave and its Late Pleistocene fauna. *Current Research in the Pleistocene*, 6:63-64.
- Arroyo-Cabrales, J., E. Johnson y R. W. Ralph. 1993. New excavations at San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. *Current Research in the Pleistocene*, 10:91-94.
- Arroyo-Cabrales, J. y O. J. Polaco. 2003. Caves and the Pleistocene vertebrate paleontology of Mexico. Pp 273-291, *in* Schubert, B. W., J. I. Mead y R. W. Graham (eds.), *Ice age cave faunas of North America*. Indiana University Press, Indiana.
- Arroyo-Cabrales, J., O. J. Polaco, T. Alvarez, E. Johnson. 1996. New records of fossil tapir from northeastern Mexico. *Current Research in the Pleistocene*, 13:93-95.
- Auffenberg, W. 1963. The fossil snakes of Florida. *Tulane Studies in Zoology*, 10:131-216.
- Barrios-Rivera, H. 1985. Estudio analítico del estudio paleovertebradológico de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 474 pp.
- Bell, C. J., J. A. Gauthier y G. S. Bever. 2010. Covert biases, circularity, and apomorphies: a critical look at the North American Quaternary Herpetofaunal Stability Hypothesis. *Quaternary International*, 217:30-36.
- Bell, E. L., H. M. Smith y D. Chiszar. 2003. An annotated list of the species-group applied to the lizards of the genus *Sceloporus*. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 90:103-174.

- Blain, H-A, S. Bailon, G., J. Agustí y B. Martínez-Navarro e I. Toro. 2011. Paleoenvironmental and paleoclimatic proxies to the Early Pleistocene hominids of Barranco León D. and Fuente Nueva 3 (Grabada, Spain) by means of their amphibian and reptile assemblages. *Quaternary International*, 243:44-53.
- Blain, H-A, S. Bailon y G. Cuenca-Bescós. 2008. The Early-Middle Pleistocene palaeoenvironmental change based on the squamate reptile and amphibian proxies at the Gran Dolina site, Atapuerca, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 261:177-192.
- Blain, H-A, S. Bailon, G. Cuenca-Bescós, J. L. Arsuaga, J. M. Bermúdez de Castro y E. Carbonell. 2009. Long-term climate record inferred from early-middle Pleistocene amphibian and squamate reptile assemblages at the Gran Dolina Cave, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution*, 56:55-65.
- Blain, H-A, S. Bailon, G. Cuenca-Bescós, M. Bennisar, J. Rofes, J. M. López-García, R. Huguet, J. L. Arsuaga, J. M. Bermúdez de Castro y E. Carbonell. 2010. Climate and environment of the earliest West European hominins inferred from the amphibian and squamate reptile assemblages: Sima del Elefante lower red unit, Atapuerca, Spain. *Quaternary Science Reviews*, 29:3034-3044.
- Blois, J. L., J. L. McGuire y E. A. Hadly. 2010. Small mammal diversity loss in response to late-Pleistocene climatic change. *Nature*, 465:771-774.
- Blunier, T., J. Chappellaz, J. Schwander, A. Dällenbach, B. Stauffer, T. F. Stocker, D. Raynaud, J. Jouzel, H. B. Clausen, C. U. Hammer y S. J. Johnsen. 1998. Asynchrony of Atlantic and Greenland climate change during the last glacial period. *Nature*, 394:739-743.
- Bradshaw, W. E. y C. M. Holzapfel. 2010. Light, time, and the physiology of biotic response to rapid climate change in animals. *Annual Review of Physiology*, 72:147-166.

- Brattstrom, B. H. 1955a. Pleistocene lizards from San Josecito Cavern, Mexico, with description of new species. *Copeia*, 1955:133-134.
- Brattstrom, B. H. 1955b. Records of some Pliocene and Pleistocene reptiles and amphibians from Mexico. *Southern California Academy of Sciences Bulletin*, 54:1-4.
- Brodie Jr., E. D., J. R. Mendelson III y J. A. Campbell. 2002. Taxonomic revision of the Mexican plethodontid salamanders of the genus *Lineatriton*, with the description of two new species. *Herpetologica*, 58:194-204.
- Brunier, T., J. Chappellaz, J. Schwander, A. Dällenbach, B. Stauffer, T. F. Stocker, D. Raynaud, J. Jouzel, H. B. Clausen, C. U. Hammer y S. J. Jhonsen. 1998. Asynchrony of Antarctic and Greenland climate change during the last glacial period. *Nature*, 394:739-743.
- Bryson Jr., R. W., U. O. García-Vasquez y B. R. Riddle. *In press*. Diversification in the mexican horned lizard *Phrynosoma orbiculare* across a dynamic landscape. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, doi:10.1016/j.ympev.2011.09.007.
- Bryson Jr., R. W., R. W. Murphy, M. R. Graham, A. Lathrop y D. Lozano. 2011. Ephemeral Pleistocene woodlands connect the dots for highland rattlesnakes of the *Crotalus intermedius* group. *Journal of Biogeography*, 38:2299-2310.
- Buccheri, G., R. Catalano y B. Heezen. 1980. Pleistocene pteropod limestones dredged from the east Yucatan scarp. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 30:97-105.
- Bush, M. B., A. Y. Correa-Metrio, D. A. Hodell, M. Brenner, F. S. Anselmetti, D. Ariztegui, A. D. Mueller, J. H. Curtis, D. A. Grzesik, C. Burton y A. Gilli. 2009. Re-evaluation of climate change in Lowland Central America during the Last Glacial Maximum using new sediment cores from Lake Petén Itzá, Guatemala. Pp. 113-128, *in* Vimeux, F., S: Florence y K. Myriam (eds.), *Past Climate Variability in South America and Surrounding Regions*,

Developments in Paleoenvironmental Research 14, Springer Science+Business Media B. V.

- Caballero, M., S. Lozano, B. Ortega, J. Urrutia y J. L. Macias. 1999. Environmental characteristics of Lake Tecocomulco, northern basin of Mexico, for the last 50,000 years. *Journal of Paleolimnology*, 22:399-411.
- Caballero, M., S. Lozano-García, L. Vázquez-Selem y B. Ortega. 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*, 62:359-377.
- Caballero, M., G. Vilaclara, A. Rodríguez y D. Juárez. 2003. Short-Term climatic change in lake sediments from Alchichica, Oriental, Mexico. *Geofísica Internacional*, 42:529-537.
- Canseco-Márquez, L. y G. Gutiérrez-Mayén, 2010. *Anfibios y Reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. CONABIO, Cuicatlán A. C., BUAP, México. 302 pp.
- Canseco-Márquez, L., F. Mendoza-Quijano y M. G. Gutiérrez-Mayen. 2004. Análisis de la distribución de la herpetofauna. Pp. 417-437, *in* Luna, I., J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Las Prensas de Ciencias, México, D. F.
- Carnaval, A. C., M. J. Hickerson, C. F. B. Haddad, M. T. Rodrigues y C. Moritz. 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science*, 323:785-789.
- Cartens, B. C. y C. L. Richards. 2007. Integrating coalescent and ecological niche modeling in comparative phylogeography. *Evolution*, 61:1439-1454.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales y E. Ponce. 2010. Effects of Pleistocene environmental changes on the distribution and community structure of the mammalian fauna of Mexico. *Quaternary Research*, 73:464-473.

- Chadefaux, C., C. Vignaud, E. Chalmin, J. Robles-Camacho, J. Arroyo-Cabrales, E. Johnson e I. Reiche. 2009. Color origin and heat evidence of paleontological bones: case study of blue and gray bones from San Josecito Cave, Mexico. *American Mineralogist*, 94:27-33.
- Charmantier, A., R H. McCleery, L. R. Cole, C: Perrins, L. E. B. Kruuk y B. C. Sheldon. 2008. Adaptative phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science*, 320:800-803.
- Chavez-Galván, E. B. 2008. La herpetofauna en el registro fósil y arqueológico del Cuaternario de México. Tesis de Licenciatura, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México, 114 pp.
- Clark, P. U., A. S. Dyke, J. D. Shakun, A. E. Carlson, J. Clark, B. Wohlfarth, J. X. Mitrovica, S. W. Hostetler y A. M. McCabe. 2009. The Last Glacial Maximum. *Science*, 325:710-714.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 1997. Provincias biogeográficas de México. Escala 1:4000000. Mexico, D.F.
- Contreras-Lozano, J. A., D. Lazcano, A. J. Contreras-Balderas y P. A. Lavín-Murcio. 2010. Notes on mexican herpetofauna 14: An update to the herpetofauna of Cerro El Potosí, Galeana, Nuevo León, México. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society*, 45:41-46.
- Corona-Martínez, E. 2008. Las aves del Cenozoico Tardío de México. Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma de Madrid. 300 pp.
- Correa-Metrio, A., M. B. Bush, K. R. Cabrera, S. Sully, M. Brenner, D. A. Hodell, J. Escobar y T. Guilderson. 2012. Rapid climate change and no-analog vegetation in lowland Central America during the last 86,000 years. *Quaternary Science Reviews*, 38:63-75.
- Costa, G. C., C. Wolfe, D. B. Shepard, J. P. Caldwell y L. J. Vitt. 2008. Detecting the influence of climatic variables on species distributions: a test using GIS niche-based models along a steep longitudinal environmental gradient. *Journal of Biogeography*, 35:637-646.

- Cruz, J. A., J. Arroyo-Cabrales y R. Viñas-Vallverdú. 2009. Tortugas fósiles del Pleistoceno tardío de Santiago Chazumba, Oaxaca. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 61:225-232.
- Cruz-Muñoz, V. 2001. Catálogo de vertebrados fósiles del Centro Regional INAH de Puebla. Tesis de licenciatura, Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, 71 pp.
- Cushing, J. E. Jr. 1945. Quaternary rodents and lagomorphs of San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 20:182-185.
- Dansgaard, W., S. J. Jhonsen, H. B. Clausen, D. Dahl-Jensen, N. S. Gundestrup, C. U. Hammer, C. S. Hvidberg, J. P. Steffensen, A. E. Sveinbjörnsdottir, J. Jouzel y G. Bond. 1993. Evidence of general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record. *Nature*, 364:18-220.
- Davis, E. B. 2005. Comparison of climate space and phylogeny of *Marmota* (Mammalia: Rodentia) indicates a connection between evolutionary history and climate preference. *Proceedings of The Royal Society: Biological Sciences*, 272:519-526.
- DeSantis, L. R. G., R. S. Feranec y B. J. MacFadden. 2009. Effects of Global Warming on Mammalian Communities and Their Environments. *PLoS ONE* 4:e5750.
doi:10.1371/journal.pone.0005750
- Douglas, M. E., M. R. Douglas, G. W. Schuett y L. W. Porras. 2006. Evolution of rattlesnakes (Viperidae; *Crotalus*) in the warm deserts of western North America shaped by Neogene vicariance and Quaternary climate change. *Molecular Ecology*, 15:3353-3374.
- Douglas, M. E., M. R. Douglas, G. W. Schuett y L. W. Porras. 2009. Climate change and evolution of the New World pitvipers genus *Agkistrodon* (Viperidae). *Journal of Biogeography*, 36:1164-1180.

- Duellman, W. E. y S. S. Sweet. 1999. Distribution patterns of amphibians in the Neartic Region of North America. Pp. 31-11, *in* Duellman, W. E. (ed.). Patterns of distribution of amphibians: a global perspective. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Esteva, M., J. Arroyo-Cabrales, A. Flores Martínez, E. Johnson y O. J. Polaco. 2005. Fossil shrews from San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. Special Publication of the International Society of Shrew Biologist, 1:33-47.
- Etheridge, R. 1964. The skeletal morphology and systematic relationships of sceloporine lizards. *Copeia*, 1964:610-631.
- Evans, S. E. 2008. The skull of lizards and tuatara. Pp. 1-347, *in* Gans, C., A. S. Gaunt y K. Adler (eds.), *The Skull of Lepidosauria. Biology of Reptilia*, Vol. 20, Morphology H, Society for Study of Amphibians and Reptiles. Ithaca, New York.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1993. Geología de México: una sinopsis. Pp. 3-108, *in* Ramammorthy T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: Orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.
- Ferrusquía-Villafranca, I., J. Arroyo-Cabrales, E. Martínez-Hernández, J. Gama-Castro, J. Ruíz-González, O. J. Polaco y E. Johnson. 2010. Pleistocene mammals of Mexico: a critical review of regional chronofaunas, climate change response and biogeographic provinciality. *Quaternary International*, 217:53-104.
- Ficetola, G. F., W. Thuiller y C. Miaud. 2007. Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species: the American bullfrog. *Diversity and Distributions*, 13:476-485.
- Findley, J. S. 1953. Pleistocene Soricidae from San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 5:633-639.

- Fitzpatrick, J. J., R. B. Alley, J. Brigham-Grette, G. H. Miller, L. Polyak y J. W. C. White. 2009. Artic paleoclimate synthesis thematic papers. *Quaternary Science Review*, 29:1674-1678.
- Flannery, K. V. 1967. Vertebrate fauna and hunting patterns. Pp. 132-177, *in* Byers, D. S. (ed.). *The prehistory of the Tehuacan Valley, Vol. I, Environment and Subsistence*. University of Texas Press, Austin.
- Flores-Villela, O. 1993a. Herpetofauna of Mexico: distribution and endemism. Pp. 253-280, *in* Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press, New York, USA.
- Flores-Villela, O. 1993b. Herpetofauna Mexicana. *Special Publications of Carnegie Museum of Natural History*, 17:1-73.
- Flores-Villela, O., L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 20:115-144.
- Gadsden, H., F. J. Rodríguez-Romero, F. R. Méndez-de la Cruz y R. Gil-Martínez. 2005. Ciclo reproductor de *Sceloporus poinsettii* Baird y Girard 1852 (Squamata: Phrynosomatidae) en el centro del desierto chihuahuense, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 21:93-107.
- García-Cook, A. 1968. Chimalhuacán: un artefacto asociado a megafauna. Departamento del Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, Publicaciones 21, 42 pp.
- Gibbons, J. W., D. E. Scott, T. J. Ryan, K. A. Buhlmann, T. D. Tuberville, B. S. Metts, J. L. Greene, T. Mills, Y. Leiden, S. Poppy y C. T. Winne. 2000. The global decline of reptiles, déjà vu amphibians. *BioScience*, 50:653-666.
- Graham, C. H., S. R. Ron, J. C. Santos, C. J. Schneider y C. Moritz. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*, 58:1781-1793.

- Guenther, E. W. 1968. Untersuchungen zur jungeszeitlichen und nacheiszeitlichen geologischen und paläontologischen Geschichte. Pp. 32-37, in Tichy, F. (ed.), Das Mexiko-Projekt der Deseschen Forschungsgemeinschaft-Berichte über beyonnene und Geplante arbeiten. Franz Steiner VerlageGMBH-Wiesbaden.
- Guillette, D., I. Ferrusquía-Villafranca, E. Jiménez-Hidalgo, O. Gutierrez-Limón y G. F. Gunnel. 2000. Preliminary report on a new Pleistocene Faunal site in southern Puebla, Mexico. Journal of Vertebrate Paleontology, 20:44A.
- Guillette Jr., L. J., H. M. Smith. 1982. A review of the Mexican lizard *Barisia imbricata*, and the description of a new subspecies. Transactions of the Kansas Academy of Sciences, 85: 13-33.
- Guisan, A. y U. Hofer. 2003. Predicting reptile distributions at the mesoscale: relation to climate and topography. Journal of Biogeography, 30:1233-1243.
- Hadly, E. A., P. A. Spaeth y C. Li. 2009. Niche conservatism above the species level. PNAS, 106:19707-19714.
- Hall, R. E. 1960. Small carnivores from San Josecito cave (Pleistocene), Nuevo Leon, Mexico. University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 9:531-538.
- Hall, R. E. 1981. The Mammals of North America. Vol. I y II. Wiley-Interscience Publication, Canada. 1178 pp.
- Head, M. J., P. Gibbard y A. Salvador. 2008. The Quaternary: its character and definition. Episodes, 31(2):234-238.
- Heine, K. 1994. The late-glacial moraine sequences in Mexico: is there evidence for the Younger Dryas event? Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 112:113-123.
- Herrera-Flores, J. A. 2009. Restos fósiles de tortugas en San Buenaventura Nealtican, Puebla. Acta Zoológica Mexicana (n.s.), 25:455-464.

- Hibbard, C. W. 1955. Pleistocene vertebrates from the Upper Becerra (Becerra Superior) Formation, Valley of Tequixquiac, Mexico, with notes on other Pleistocene forms. University of Michigan, Contributions from the Museum of Paleontology, 12:47-96.
- Highton, R., A. Larson. 1979. The generic relationships of the salamanders of the genus *Plethodon*. Systematic Zoology, 28:579-599.
- Hillesheim, M. B., D. A. Hodell, B. W. Leyden, M. Brenner, J. H. Curtis, F. S. Anselmetti, D. Ariztegui, D. G. Buck, T. P. Guilderson, M. F. Rosenmeier y D. W. Schnurrenberger. 2005. Climate change in lowland Central America during the late deglacial and early Holocene. Journal of Quaternary Science, 20:363-376.
- Hodell, D. A., F. S. Anselmetti, D. Ariztegui, M. Brenner, J. H. Curtis, A. Gilli, D. A. Grzesik, T. J. Guilderson, A. D. Müller, M. B. Bush, A. Correa-Metrio, J. Escobar y S Kutterolf. 2008. An 85-ka record of climate change in lowland Central America. Quaternary Science Reviews, 27:1152-1165.
- Hofreiter, M. y J. Stewart. 2009. Ecological change, range fluctuation and population dynamics during the Pleistocene. Current Biology, 19:R584-R594.
- Holman, J. A. 1995. Pleistocene amphibians and reptiles in North America. Oxford University Press, USA, 256 pp.
- Holman, J.A. 2000. Fossil snakes of North America: origin, evolution, distribution, paleoecology. Indiana University Press, 355 pp..
- Holman, J. A. 2006. Fossil salamanders of North America, Indiana University Press, 232 pp.
- Holmgren, C. A., M. C. Peñalba, K. A. Rylander y J. L. Betancourt. 2003. A 16,000 ¹⁴C yr B. P. packrat midden series from the USA-Mexico Borderlands. Quaternary Research, 60:319-329.

- Howell, S. N. G. y S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press, USA. 851 pp.
- Hutchison, D. W., S: T. Malcomber y L. S. Pletscher. 1999. A multidisciplinary investigation of the applicability of the Pleistocene herpetofaunal stability model to collared lizards (*Crotaphytus collaris*). *Herpetological Monographs*, 13:81-141.
- International Commission on Stratigraphy. 2009. International Stratigraphic Chart.
- Israde-Alcántara, I., V. H. Garduño-Monroy, C. T. Fisher, H. P. Pollard y M. A. Rodríguez-Pascua. 2005. Lake level change, climate, and the impact of natural events: the role of seismic and volcanic events in the formation of the Lake Patzcuaro Basin, Michoacan, Mexico. *Quaternary International*, 135:35-46.
- Israde-Alcántara, I., W. E. Miller, V. H. Garduño-Monroy, J. Barron y M. A. Rodríguez-Pascua. 2010a. Palaeoenvironmental significance of diatom and vertebrate fossils from Late Cenozoic tectonic basins in west-central México: a review. *Quaternary International*, 219:79-94.
- Israde-Alcántara, I. R. Velázquez-Duran, M. S. Lozano-garcía, J. Bischoff, G. Domínguez-Vázquez y V. H. Garduño-Monroy. 2010b. Evolución paleolimnológica del Lago Cuitzeo, Michoacán durante el Pleistoceno-Holoceno. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 62:345-357.
- Jakway, G. E. 1958. Pleistocene Lagomorpha and Rodentia from San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 61:313-327.
- Johnsen, S. J., D. Dahl-Jensen, W. Dansgaard y N. Gundestrup. 1995. Greenland palaeotemperatures derived from GRIP bore hole temperature and ice core isotope profiles. *Tellus*, 47B:624-629.

- Jones, J. K., Jr. 1958. Pleistocene bats from San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 9:389-396.
- Jonzén, N., A. Lindén, T. Ergon, E. Knudsen, J. O. Vik, D. Rubolini, D. Piacentini, C. Brinch, F. Spina, L. Karlsson, M. Stevander, A. Andersson, J. Waldenström, A. Lehikoinen, E. Edvardsen, R. Solvang y N. C. Stenseth. 2006. Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds. *Science* 312:1959-1961.
- Jordan, R. A. 1998. Species profile: southern hognose snake (*Heterodon simus*) on Military Installations in the Southeastern United States. U. S. Army Corps of Engineers, Technical report, SERDP-98-4, 17 pp.
- Kearney, M. y W. P. Porter. 2004. Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology*, 85:3119-3131.
- Kozak, K. H. y J. J. Wiens. 2006. Does niche conservatism promote speciation? A case study in North American salamanders. *Evolution*, 60:2604-2621.
- Kozak, K. H. y J. J. Wiens. 2007. Climatic zonation drives latitudinal variation in speciation mechanisms. *Proceedings of the Royal Society B*, 274:2995-3003.
- Kozak, K. H. y J. J. Wiens. 2010. Niche conservatism drives elevational diversity patterns in Appalachian salamanders. *The American Naturalist*, 176:40-54.
- LaDuke, T.C. 1991. The fossil snakes of Pit 91 Rancho La Brea, California. *Contributions in Science*, 424:1-28.
- Langebartel, S. D. 1953. The reptiles and amphibians. Pp. 91-108, *in* Hatt, T. R. (ed.), Faunal and archeological researches in Yucatan caves. Cranbrook Institute of Sciences Bulletin, Vol. 33, Michigan.
- Lazcano, D., J. A. Contreras-Lozano, J. Gallardo-Valdez, C. García-de la Peña y G. Castañeda. 2009a. Notes on Mexican herpetofauna 11: Herpetological diversity in Sierra “Cerro de

- La Silla” (Saddleback Mountain), Nuevo León, México. Bulletin of the Chicago Herpetological Society, 44:21-27.
- Lazcano, D., A. Salinas-Camarena y J. A. Contreras-Lozano. 2009b. Notes on Mexican Herpetofauna 12: Are roads in Nuevo León, México, taking their toll on snake populations? Bulletin of the Chicago Herpetological Society, 44: 69-75.
- Lazcano, D., A. Sánchez-Almazán, C. García-de la Peña, G. Castañeda y A. J. Contreras-Balderas. 2007. Notes on Mexican herpetofauna 9: Herpetofauna of a fragmented *Juniperus* forest in the state Natural Protected Area of San Juan y Puentes, Aramberri, Nuevo León, México. Bulletin of the Chicago Herpetological Society, 42:1-6.
- Lazcano-Villareal, D. y J. R. Dixon. 2002. Lista preliminar de la herpetofauna del Estado de Nuevo León. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. 7 pp.
- Legendre, S., S. Montuire, O. Maridet y G. Escarguel. 2005. Rodents and climate: a new model for estimating past temperatures. Earth and Planetary Science Letters, 235:408-420.
- Lemos-Espinal, J. A., H. M. Smith y D. Chiszar. 2007a. Anfibios y reptiles del Estado de Chihuahua, México/Amphibians and reptiles of the State of Chihuahua, Mexico. CONABIO, México, 628 pp.
- Lemos-Espinal, J. A., H. M. Smith y D. Chiszar. 2007b. Anfibios y reptiles del Estado de Coahuila, México/Amphibians and reptiles of the State of Coahuila, Mexico. CONABIO, México, 563 pp.
- Leyden, B. W. 1984. Guatemalan forest synthesis after Pleistocene aridity. Proceedings of Natural Academy of Sciences, 81:4856-4859.
- Liner, E. y G. Casas-Andreu. 2008. Estándar spanish, english and scientific names of the amphibians and reptiles of Mexico: Nombres estándar en español en ingles y nombres

científicos de los anfibios y reptiles de México. Second edition: Segunda edición, Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 162 pp.

López, R. M. C., M. G. Guzmán-García, M. Hernández-Nava y J. Castillo-Cerón. 2002. Tortugas pleistocénicas del estado de Hidalgo, México. VIII Congreso Nacional de Paleontología, 115 p.

López-García, J. M., H.-A. Blain, G. Cuenca-Béscos, J. L. Arsuaga. 2008. Chronological, environmental, and climatic precisions on the Neanderthal site of the Cova del Gegant (Sitges, Barcelona, Spain). *Jornal of Human Evolution*, 55:1151-1155.

López-García, J. M., H.-A. Blain, G. Cuenca-Béscos, M. B. Ruiz-Zapata, M. Dorado-Valiño, M. J. Gil-García, A. Valdeolmillos, A. I. Ortega, J. M. Carretero, J. L. Arsuaga, J. M. Bermúdez de Castro y E. Carbonell. 2010. Palaeoenvironmental and palaeoclimatic reconstruction of the Latest Pleistocene of El Portalón Site, Sierra de Atapuerca, northwestern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 292:453-464.

Lounejeva-Baturina, E., P. Morales-Puente, H. V. Cabadas-Báez, E. Cienfuegos-Alvarado, S. Sedov, E. Vallejo-Gómez y E. Solleiro-Rebolledo. 2006. Late Pleistocene to Holocene environmental changes from $\delta^{13}\text{C}$ determinations in soils at Teotihuacan, México. *Geofísica Internacional*, 45:85-98.

Lozano-García, M. S. 2004. Evidencia de cambio climático: cambios en el paisaje. Pp. 65-76, *in* Martínez J. y A. Fernández (Coor.), *Cambio climático: Una Visión desde México*. Instituto Nacional de Ecología, Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, México.

Lozano-García, S., S. Sosa-Nájera, Y. Sugiura y M. Caballero. 2005. 23,000 yr of vegetation history of the Upper Lerma, a tropical high-altitude basin in Central Mexico. *Quaternary Research*, 64:70-82.

- Luna-Espinoza, J. R. y G. Carbot-Chanona. 2009. First records of Late-Pleistocene turtles from Chiapas, Mexico. *Current Research in the Pleistocene*, 26:162-164.
- MacKay, W. P. y S. A. Elias. 1992. Late Quaternary ant fossils from packrat middens (Hymenoptera: Formicidae): Implications for climatic change in the Chihuahuan desert. *PSYCHE*, 99:169-184.
- Maldonado-Koerdell, M. 1948. Los vertebrados fósiles del Cuaternario en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 9:1-35.
- Markova, A. K., A. Y. Puzachenko y T. v. Kofschoten. 2010. The North Eurasian mammal assemblages during the end of MIS 3 (Brianskian-Late Karginian-Denekamp Interstadial). *Quaternary International*, 212:149-158.
- Martin, P. S. 1958. A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farias region, Tamaulipas, Mexico. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 101:1-102.
- Martin, P. S. y B. E. Harrell. 1957. The Pleistocene History of Temperate Biotas in Mexico and Eastern United States. *Ecology*, 38:468-480.
- Martínez-Freiría, F., N. Sillero, M. Lizana y J. C. Brito. 2008. GIS-based niche models identify environmental correlates sustaining a contact zone between three species of European vipers. *Diversity and Distributions*, 14:452-461.
- Martínez-Meyer, E. 2005. Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species' potential distributions. *Biodiversity Informatics*, 2:42-55.
- Martínez-Meyer, E. y A. T. Peterson. 2006. Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal of Biogeography*, 33:1779-1789.

- Martínez-Meyer, E., A. T. Peterson y W. W. Hargrove. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 13:305-314.
- McAuliffe, J. R. y T. R. Van Devender. 1998. A 22,000-year record of vegetation change in the north-central Sonoran Desert. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 141:253-275.
- McCay, T. S. y M. J. Komoroski. 2004. Demographic responses of shrews to removal of coarse woody debris in a managed pine forest. *Forest Ecology and Management*, 189:387-395.
- McGuire, J. A., C. W. Linkem, M. S. Koo, D. W. Hutchison, A. K. Lappin, D. I. Orange, J. Lemos-Espinal, B. R. Riddle y J. R. Jaeger. 2007. Mitochondrial introgression and incomplete lineage sorting through space and time: phylogenetics of crotaphytid lizards. *Evolution*, 61: 2879-2897.
- Mead, J. I., J. Arroyo-Cabrales y E. Johnson. 1999. Pleistocene lizards (Reptilia: Squamata) from San Josecito cave, Nuevo Leon, Mexico. *Copeia*, 1:163-173.
- Mead, J. I., A. Baez, S. L. Swift, M. C. Carpenter, M. Hollenshead, N. J. Czaplewski, D. W. Steadman, B. Jordon y J. Arroyo-Cabrales. 2006. Tropical marsh and savanna of the Late Pleistocene in northeastern Sonora, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 51:226-239.
- Méndez-de la Cruz, F. R., M. Villagrán-Santa Cruz y O. Cuellar. 1994. Geographic variation of spermatogenesis in the Mexican viviparous lizard *Sceloporus mucronatus*. *Biogeographica*, 70:59-67.
- Messing, H. J. 1986. A late Pleistocene-Holocene fauna from Chihuahua, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 31:277-288.

- Mesozoely, C. A. M. y R. L. E. Ford. 1976. Eocene glass-lizard *Ophisaurus* (Anguidae) from the British Islands: *Copeia*, 1976:407-408.
- Metcalfe, S. E. 2006. Late Quaternary environments of the northern deserts and Central Transvolcanic Belt of Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93:258-273.
- Metcalfe, S. E., S. L. O'Hara, M Caballero y S. J. Davies. 2000. Records of Late Pleistocene-Holocene climatic change in Mexico: a review. *Quaternary Science Reviews*, 19:699-721.
- Meyer, E. R. 1973. Late-Quaternary paleoecology of the Cuatro Ciénegas Basin, Coahuila. *Ecology*, 54:982-995.
- Meyers, J. J., A. Herrel y K. C. Nishikawa. 2006. Morphological correlates of ant eating in horned lizards (*Phrynosoma*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 89:13-24.
- Meyland, P. A. 1982. The squamate reptiles of the Inglis IA fauna (Irvingtonian: Citrus County, Florida). *Bulletin of the Florida State Museum , Biological Sciences*, 27: 1-85.
- Miller, L. 1943. The Pleistocene birds of San Josecito cavern, Mexico. University of California Publication, *Zoology*, 47:143-167.
- Miller, W. 1980. The Late Pliocene Las Tunas local Fauna from Southernmost Baja California, México. *Journal of Paleontology*, 54:762-805.
- Mirambell, L. 1967. Excavaciones en un sitio Pleistocénico de Tlapacoya, México. *Boletín del Instituto Nacional de Antropología e Historia*, 29:37-41.
- Montanucci, R. R. 1987. A phylogenetic study of the horned lizards, genus *Phrynosoma*, based on skeletal and external morphology. *Contribution in Science*, 390:1-36.
- Montuire, S. J. Michaux, S. Legendre y J.-P. Aguilar. 1997. Rodents and climate. 1. A model for estimating past temperatures using arvicolidids (Mammalia: Rodentia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 128:187-206.

- Moodie, B. K. y R. T. Van Devender. 1979. Extinct and extirpation in the herpetofauna of the southern high plains with emphasis on *Geochelone wilsoni* (Testudinidae). *Herpetologica*, 35:198-206.
- Mooser, O. 1980. Pleistocene fossil turtles from Aguascalientes, state of Aguascalientes. *Revista del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México*, 4:63-66.
- Mooser-Barendum, O. 1958. La fauna "Cedazo" del Pleistoceno de Aguascalientes. *Anales del Instituto de Biología*, 29:409-452.
- Moritz, C., J. L. Patton, C. J. Conroy, J. L. Parra, G. C. White y S. R. Beissinger. 2008. Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA. *Science*, 322:261-264.
- Moussalli, A., C. Moritz, S. E. Williams y A. C. Carnaval. 2009. Variable responses of skinks to a common history of rainforest fluctuation: concordance between phylogeography and palaeo-distribution models. *Molecular Ecology*, 18:483-499.
- Mulcahy, D. G. 2008. Phylogeography and species boundaries of the western North American night snake (*Hypsiglena torquata*): revisiting the subspecies concept. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46:1095-1115.
- Muller, C. H. 1939. Relations of the vegetation and climatic types in Nuevo León, Mexico. *American Midland Naturalist*, 21:687-729.
- Nájera-Hernández, L. y J. M. Castillo-Cerón. 2004. Fósiles de testudínidos del estado de Hidalgo. IX Congreso Nacional de Paleontología, 81 p.
- Nogués-Bravo, D. 2009. Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and Biogeography*, 18:521-531.
- Oguge, N., R. Hutterer, R. Odhiambo y W. Verheyen. 2004. Diversity and structure of shrew communities in montane forests of southeast Kenya. *Mammalian Biology*, 69:289-301.

- Ortega-Guerrero, B., M. Caballero-Miranda, S. Lozano-García y M. de la O-Villanueva. 1999. Palaeoenvironmental record of the last 70 000 YR in San Felipe Basin, Sonora Desert, Mexico: Preliminary results. *Geofísica Internacional*, 38:1-11.
- Ortega-Guerrero, B., R. Thompson y J. Urrutia-Fucugauchi. 2000. Magnetic properties of lake sediments from Lake Chalco, central Mexico, and their palaeoenvironmental implications. *Journal of Quaternary Science*, 15:127-140.
- Oswald, J. A. y D. W. Steadman. 2011. Late Pleistocene passerine birds from Sonora, Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 301:56-63.
- Parra-Olea, G. 2002. Molecular phylogenetic relationships of Neotropical salamanders of the genus *Pseudoeurycea*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 22:234-246.
- Pearman, P. B., M. D'Amen, C. H. Graham, W. Thuiller y N. E. Zimmermann. 2010. Within-taxon niche structure: niche conservatism, divergence and predicted effects of climate change. *Ecography*, 33:990-1003.
- Pearson, R. G., C. J. Raxworthy, M. Nakamura y A. Townsend Peterson. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34:102-117.
- Peet, R. K. 1988. Forest of the Rocky Mountains. Pp. 64-103, *in* Barbour, M. G. y W. D. Billings (eds), *North American terrestrial vegetation*. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Pérez-Crespo, V. A., L. M. Alva-Valdivia, J. Arroyo-Cabrales y O. J. Polaco. 2010. Uso de los marcadores biogeoquímicos $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ en paleoecología de tetrápodos. *Arqueo Ciencias*, 5:15-27.
- Pérez-Crespo, V. A., B. Sánchez-Chillón, J. Arroyo-Cabrales, M. T. Alberdi, O. J. Polaco, A. Santos-Moreno, M. Benammi, P. Morales-Puente y E. Cienfuegos-Alvarado. 2009. La

- dieta y el hábitat del mamut y los caballos del Pleistoceno tardío de El Cedral con base en isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26:347-355.
- Petranka, J. W. 1998. *Salamanders of the United States and Canada*. Smithsonian Institution Press, Washington. 587 pp.
- Piperno, D. R., J. E. Moreno, J. Iriarte, I- Holst, M. Lachniet, J. G. Jones, A. J. Ranere y R. Castanzo. 2007. Late Pleistocene and Holocene environmental history of the Iguala Valley, Central Balsas Watershed of Mexico. *Proceedings of Natural Academy of Sciences*, 104(29):11874-11881.
- Polly, P. D. y J. T. Eronen. 2011. Mammal associations in the Pleistocene of Britain, implications of ecological niche modelling and a method for reconstructing palaeoclimate. Pp. 279-304, *in* Ashton, N., S. Lewis y C. Stringer (eds.), *The ancient human occupation of Britain*. Elsevier. U.K.
- Polly, P. D., J. T. Eronen, M. Fred, G. P. Dietl, V. Mosbrugger, C. Scheidegger, D. C. Frank, J. Damuth, N. C. Stenseth y M. Fortelius. 2011. History matters: ecometrics and integrative climate change biology. *Proceedings of the Royal Society, B*, 278:1131-1140.
- Porch, N. 2010. Climate space, bioclimatic envelopes and coexistence methods for the reconstruction of past climates: a method using Australian beetles and significance for Quaternary reconstruction. *Quaternary Science Reviews*, 29:633-647.
- Presch, W. 1969. Evolutionary osteology and relationships of the horned lizard genus *Phrynosoma* (Family Iguanidae). *Copeia*, 1969:250-275.
- Pyron, R. A. y F. T. Burbrink. 2009. Can the tropical conservatism hypothesis explain temperate species richness patterns? An inverse latitudinal biodiversity gradient in the New World snake tribe Lampropeltini. *Global Ecology and Biogeography*, DOI: 10.1111/j.1466-8238.2009.00462.x

- Pyron, R. A., F. T. Burbrink, G. R. Colli, A. Nieto-Montes de Oca, L. J. Vitt, C. A. Kuczynski, J. J. Wiens. *in press.*. The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, doi:10.1016/j.ympev.2010.11.006.
- Ramírez-Bautista, A., L. Canseco-Márquez y F. Mendoza-Quijano. 2006. Inventarios herpetofaunísticos de México: avances en el conocimiento de su biodiversidad. Publicaciones Especiales de la Sociedad Herpetológica Mexicana, No. 3, 346 pp.
- Raxworthy, C. J., C. M. Ingram, N. Rabibisoa y R. G. Pearson. 2007. Applications of ecological niche modeling for species delimitation: a review and empirical evaluation using day geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. *Systematic Biology*, 56:907-923.
- Raxworthy, C. J., E. Martínez-Meyer, N. Horning, R. A. Nussbaum, G. E. Schneider, M. A. Ortega-Huerta y A. Townsend Peterson. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature*, 426:837-841.
- Réale, D., A. G. McAdam, S. Boutin y D. Berteaux. 2003. Genetic and plastic responses of northern mammal to climate change. *Proceedings of The Royal Society B*, 270:591-596.
- Reitz, J. y E. S. Wing. 2008. *Zooarchaeology*. 2nd edition, Cambridge University Press, USA, 558 pp.
- Reynoso, V. H. 2006. Research on fossil amphibians and reptiles in Mexico, from 1869 to early 2004 (including marine forms but excluding pterosaurs, dinosaurs, and obviously, birds). Pp. 209-231, *in* Vega F., T. G: Nyborg, M. del C: Perrillat, M. Montellano-Ballesteros, S. R. S. Cevallos-Ferriz y S. A. Quiroz-Barroso (eds.). *Studies on Mexican paleontology*. Springer, Netherland.
- Reynoso, V. H. y M. Montellano-Ballesteros. 2004. A new giant turtle of the genus *Gopherus* (Chelonia: Testudines) from the Pleistocene of Tamaulipas, México and its bearing on the

phylogeny and biogeography of gopher turtles. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24:822-837.

Richmond, O. M. W., J. P. McEntee, R. J. Hijmans, J. S. Brashares. 2010. Is the climate right for Pleistocene rewilding? Using species distribution models to extrapolate climatic suitability for mammals across continents. *PLoS ONE* 5: e12899.

doi:10.1371/journal.pone.0012899

Rissler, L. J., R. J. Hijmans, C. H. Graham, C. Moritz y D. B. Wake. 2006. Phylogeographic lineages and species comparisons in conservation analyses: a case study of California herpetofauna. *The American Naturalist*, 167:655-666.

Roberts, D. R. y A. Hamann. 2011. Predicting potential climate change impacts with bioclimate envelope models: a palaeoecological perspective. *Global Ecology and Biogeography*,

DOI: 10.1111/j.1466-8238.2011.00657.x

Robles, J., J. Arroyo-Cabrales, E. Johnson, B. L. Allen y G. Izquierdo. 2002. Blue bones analyses as a contribution to the study of bone taphonomy in San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. *Journal of Cave and Karst Studies*, 64:145-149.

Rödger, D. y S. Lötter. 2009. Niche shift versus niche conservatism? Climatic characteristic of the native and invasive ranges of the Mediterranean house gecko (*Hemidactylus turcicus*). *Global Ecology and Biogeography*, 18:674-687.

Roy, K., J. W. Valentine, D. Jablonski y S. M. Kidwell. 1996. Scales of climatic variability and time averaging in Pleistocene biotas: implications for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 11:458-463.

Roy, P. D., M. Caballero, R. Lozano y O. Morton. 2009. Late Pleistocene-Holocene geochemical history inferred from Lake Tecocomulco sediments, Basin of Mexico, Mexico.

Geochemical Journal, 43:49-64.

- Russell, R. J. 1960. Pleistocene pocket gophers from San Josecito cave, Nuevo Leon, Mexico. University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 9:541-548.
- Sedov, S., S. Lozano-García, E. Solleiro-Rebolledo, E. McClung de Tapia, B. Ortega-Guerrero y S. Sosa-Nájera. 2010. Tepexpan revisited: a multiple proxy of local environmental changes in relation to human occupation from a paleolake shore section in Central Mexico. *Geomorphology*, 122:309-322.
- Sedov, S., E. Solleiro-Rebolledo, J. E. Gama-Castro, E. Vallejo-Gómez and A. González-Velázquez. 2001. Buried palaeosols of the Nevado de Toluca: an alternative record of Late Quaternary environmental change in central Mexico. *Journal of Quaternary Science*, 16:375-389.
- Sedov, S., E. Solleiro-Rebolledo, B. Terhorst, J. Solé, M. de L. Flores-Delgadillo, G. Werner y T. Poetsch. 2009. The Tlaxcala basin paleosol sequence: a multiscale proxy of middle to late Quaternary environmental change in central Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26:448-465.
- Semken Jr, H. A., R. W. Graham y T. W. Stafford Jr. 2010. AMS ^{14}C analysis of Late Pleistocene non-analogue faunal components from 21 cave deposits in southeastern North America. *Quaternary International*, 217:240-255.
- Shaffer, H. B. y M. L. McKnight. 1996. The polytypic species revisited: genetic differentiation and molecular phylogenetics of the tiger salamander *Ambystoma tigrinum* (Amphibia: Caudata) complex. *Evolution*, 50:417-433.
- Shaw, A. C. 1982. La fauna regional "El Golfo" del Pleistoceno medio proveniente del Noroeste de Sonora, Mexico. Society of Vertebrate Paleontology, 42th Annual Meeting, México, D.F.

- Shepard, D. B. y F. T. Burbrink. 2009. Phylogeographic and demographic effects of Pleistocene climatic fluctuations in a montane salamander, *Plethodon fourchensis*. *Molecular Ecology*, 18:2243-2262.
- Sherbrooke, W. C. 2003. Introduction to horned lizards of North America. California Natural History Guides, No. 40, 178 pp.
- Sinervo, B., F. Méndez de la Cruz, D. B. Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M. Villagrán-Santa Cruz, R. Lara-Resendiz, N. Martínez-Méndez, M. L. Calderón-Espinosa, R. N. Meza-Lázaro, H. Gadsden, L. J. Avila, M. Morando, I. J. de la Riva, P. V. Sepulveda, C. F. Duarte-Rocha, N. Ibargüengoytía, C. Aguilar-Puntriano, M. Massot, V. Lepetz, T. A. Oksanen, D. G. Chapple, A. M. Bauer, W. R. Branch, C. Clobert y J. W. Sites Jr. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328:894-899.
- Smith, M. L. 1980. The evolutionary and ecological of the fish fauna of the Rio Lerma Basin, Mexico. Master thesis, UMI dissertation services, Ann Harbor, Michigan, 190 pp.
- Soares, C. y J. C. Brito. 2007. Environmental correlates for species richness among amphibians and reptiles in a climate transition area. *Biodiversity and Conservation*, 16:1087-1102.
- Steadman, D. W., J. Arroyo-Cabrales, E. Johnson y A. F. Guzmán. 1994. New information on the Late Pleistocene birds from San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. *The Condor*, 96:577-589.
- Stephano, J. L. y J. A. Rodríguez-Ávalos. 1993. Fauna fósil de estado de Aguascalientes. *Revista de Geografía*, 5:26-31.
- Stewart, J. R. 2008. The progressive effect of the individualistic response of species to Quaternary climate change: an analysis of British mammalian faunas. *Quaternary Science Reviews*, 27:2499-2508.

- Stewart J. R. 2009. The evolutionary consequence of the individualistic response to climate change. *Journal of Evolutionary Biology*, 22:2363-2375.
- Stewart, J. R. y A. Cooper. 2008. Ice Age refugia and Quaternary extinctions: an issue of Quaternary evolutionary palaeoecology. *Quaternary Science Review*, 27:2443-2448.
- Stewart J. R. y A. M. Lister. 2001. Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 16:608-613.
- Stock, C. 1943. The Cave of San Josecito, Mexico. New discoveries of the vertebrate life of the Ice Age. *Engineering and Science Monthly*, September, 10-14.
- Stock, C. 1950. Bears from the Pleistocene cave from San Josecito, Nuevo Leon, Mexico. *Journal of Washington Academy of Sciences*, 40:317-321.
- Stock, C. 1953. El caballo pleistocénico (*Equus conversidens leoni* subsp. nov.) de la Cueva de San Josecito, Aramberri, Nuevo Leon, *en Memoria del Congreso Científico Mexicano*. México, Universidad Nacional Autónoma de México, 3:170-171.
- Strasburg, J. L., M. Kearney, C. Moritz y A. R. Templeton. 2007. Combining phylogeography with distribution modeling: multiple Pleistocene range expansions in a parthenogenetic gecko from the Australian arid zone. *PLoS ONE*, 2:e760
doi:10.1371/journal.pone.0000760
- Svensson, A., K. K. Andersen, M. Bigler, H. B. Clausen, D. Dahl-Jensen, S. M. Davies, S. J. Jhonsen, R. Muscheler, F. Parrenin, S. O. Rasmussen, R. Röthlisberger, I. Seierstad, J. P. Steffensen y V. M. Vinther. 2008. A 60 000 years Greenland stratigraphic ice core chronology. *Climate of the Past*, 4:47-57.
- Tihen, J. A., 1958, Comments on the osteology and phylogeny of ambystomatid salamanders. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 3, 1-50.

- Tovar-Liceaga, R. E. 2005. Fauna Pleistocénica de Santa Cruz Nuevo, Puebla. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 120 pp.
- Tovar-Liceaga, R. E. y M. Montellano-Ballesteros. 2006. Pleistocene microvertebrates from Santa Cruz Nuevo, Puebla, Mexico. *Current Research in the Pleistocene*, 23:72-74.
- Tovar-Liceaga, R. E., M. Montellano-Ballesteros y E. Corona-M. 2007. Fauna Pleistocénica de Santa Cruz Nuevo, Puebla, México. Pp. 393-397, *in* Díaz-Martínez, E. y I. Rábano (eds.). 4th European Meeting on the Paleontology and Stratigraphy of Latin America, Cuadernos del Museo Geominero, Instituto Geológico y Minero de España, Vol. 8, España.
- Trapido, H. 1944. The snakes of the genus *Storeria*. *American Midland Naturalist*, 31:1-84.
- Urbina-Cardona, J. N. y R. D. Loyola. 2008. Applying niche-based models to predict endangered-hylid potential distributions: are neotropical protected areas effective enough? *Tropical Conservation Science*, 1:417-455.
- Van Devender, T. R. 1990. Late Quaternary vegetation and climate of the Chihuahuan Desert, United States and Mexico. Pp. 104-133, *in* Betancourt, J. L., T. R. Van Devender y P. S. Martin (eds.), *Packrat middens: The last 40,000 years of biotic change*. University of Arizona Press, Tucson.
- Van Devender, T. R. y J. I. Mead. 1978. Early Holocene and Late Pleistocene Amphibians and Reptiles in Sonoran Desert Packrat Middens. *Copeia*, 1978:464-475.
- Van Devender, T. R., A. M. Rea y M. L. Smith. 1985. The Sangamon interglacial vertebrate fauna from Rancho La Brisca, Sonora, Mexico. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 21:23-55.
- Vieites, D. R., S. Nieto-Román y D. B. Wake. 2009. Reconstruction of the climate envelopes of salamanders and their evolution through time. *PNAS*, 106:19715-19722.

- Vitt, L. J. y J. P. Caldwell. 2009. Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles. San Diego, California, Academic Press. 697 pp.
- Wake, D. B. 1966. Comparative osteology and evolution of the lungless salamanders, family Plethodontidae. *Memoir of the Southern California Academy of Science*, 4:1-111.
- Waltari, E., R. J. Hijmans, A. Townsend-Peterson, A. S. Nyári, S. L. Perkins y R. P. Guralnick. 2007. Locating Pleistocene refugia: comparing phylogeography and ecological niche model predictions. *PLoS ONE*, 2:e563 doi:10.1371/journal.pone.0000563
- Walther, G.-R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg y F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416:389-395.
- White, R. S., J. I. Mead, A. Baez y S. L. Swift. 2010. Localidades de vertebrados fósiles del Neogeno (Mioceno, Plioceno y Pleistoceno): una evaluación preliminar de la biodiversidad del pasado. Pp.51-72, *in* Molina-Freaner, F. E., T. R. Vandevender (eds.). *Diversidad Biológica de Sonora*, UNAM, México.
- Whitfield, S. M., K. E. Bell, T. Philippi, M. Sasa, F. Bolaños, G. Chaves, J. M. Svage y M. A. Donnelly. 2007. Amphibian and reptile declines over 35 years at La Selva, Costa Rica. *PNAS*, 104:8352-8356.
- Wiens, J. J. 2004. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*, 58:193-197.
- Wiens, J. J., D. D. Ackerly, A. P. Allen, B. L. Anacker, L. B. Buckley, H. V. Cornell, E. I. Damschen, T. J. Davies, J.-A. Grytnes, S. P. Harrison, B. A. Hawkins, R. D. Holt, C. M. McCain y P. R. Stephens. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13:1310-1324.

- Wiens, J. J., C. H. Graham, D. S. Moen, S. A. Smith y T. W. Reeder. 2006. Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrogs trees unearth the roots of high tropical diversity. *The American Naturalist*, 168: 579-596.
- Wiens, J. J. y T. W. Reeder. 1997. Phylogeny of the spiny lizards (*Sceloporus*) based on molecular and morphological evidence. *Herpetological Monographs*, 11:1-101.
- Williams, S. E., Y. M. Williams, J. VanDerWal, J. L. Isaac, L. P. Shoo y C. N. Johnson. 2009. Ecological specialization and population size in a biodiversity hotspot: how rare species avoid extinction. *PNAS*, 106:19737-19741.
- Wilson, L. D. 1999. Checklist and key to the species of the genus *Tantilla* (Serpentes:Colubridae), with some commentary on distribution. *Smithsonian Herpetological Information Service*, 122:1-34.
- Zaldivar-Riveron, A., A. Nieto-Montes de Oca y J. P. Laclette. 2002. Phylogeny and evolution of dorsal pattern in the Mexican endemic lizard genus *Barisia* (Anguidae: Gerrhonotinae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 43:243-257.

APÉNDICE

1. Elección del Modelo de Nicho Ecológico para la reconstrucción paleoambiental y la paleodistribución

Para realizar las distribuciones potenciales se utilizó el algoritmo MAXENT 3.3.2 con las 19 variables climáticas de BIOCLIM (<http://www.worldclim.org/bioclim>). Un umbral de convergencia de 1×10^{-5} y con el valor del “múltiplo de regularización” de 1 (default) y 10, ya que Richmond *et al.* (2010, text S4) menciona que el AUC no se diferencia mucho al cambiar esta variable pero que se necesitan más pruebas sobre la misma.

Al obtener los mapas de distribución potencial los modelos resultantes se trabajaron en ArcView 3.2. La reclasificación se realizó con los valores de “10 por ciento de presencias erróneas” el cual es recomendado por Waltari *et al.* (2007) y “todas las presencias”, se tomaron en cuenta todos los puntos de referencia donde se ha encontrado la especie y se trató de abarcar todos los valores climáticos potenciales donde se encuentra la especie, aun los marginales. Esto se realizó para ambos valores de “múltiplo de regularización”.

Los modelos realizados con el “múltiplo de regularización” de 1 (valor por omisión) y que fueron reclasificados con el “10 por ciento de presencias erróneas” mostraron para los anfibios y reptiles tres zonas de solapamiento: 1) Faja Volcánica Transmexicana (FVTM)-Sierra Madre Oriental (SMOr), formada por el solapamiento de las áreas de distribución potencial de los géneros *Plethodon* y *Storeria* y las especies *Barisia imbricata*, *Barisia ciliaris* y *Phrynosoma orbiculare*; 2) Altiplano Norte (Norte), formada por *Phrynosoma modestum* y el género *Hypsiglena*; y, 3) Este de EU (EEU) formado sólo por el género *Eurycea* (Figura A1).

En las aves las zonas de solapamiento son: 1) Una celda (Figura A2 C) en Arizona que incluye el solapamiento de las áreas potenciales de distribución de 26 de las 31 especies analizadas; 2) Costa del Pacífico, en el sur de Sinaloa y Nayarit (Costas) formado por el

solapamiento en las distribuciones potenciales de *Burhinus bistriatus*, *Zenaida macroura*, *Caracara plancus* y *Ciccaba virgata*; y, 3) EEU formada solamente por la distribución potencial de *Scolopax minor* (Figura A2).

Los mamíferos presentan cuatro zonas de solapamiento: 1) SMOr, que incluye el solapamiento de las áreas potenciales de distribución de 21 de las 29 especies utilizadas; 2) Norte, formada por las áreas potenciales de distribución de *Neotoma albigula*, *Cratogeomys castanops*, *Erithizon dorsatum* y *Spermophilus spilosoma*; 3) Este de EU (EEU) formada por las áreas potenciales de distribución de *Marmota flaviventris* y *Synaptomys cooperi*; y, 4) FVTM formada por las áreas potenciales de distribución de *Marmota flaviventris* y *Sorex saussurei* (Figura A3).

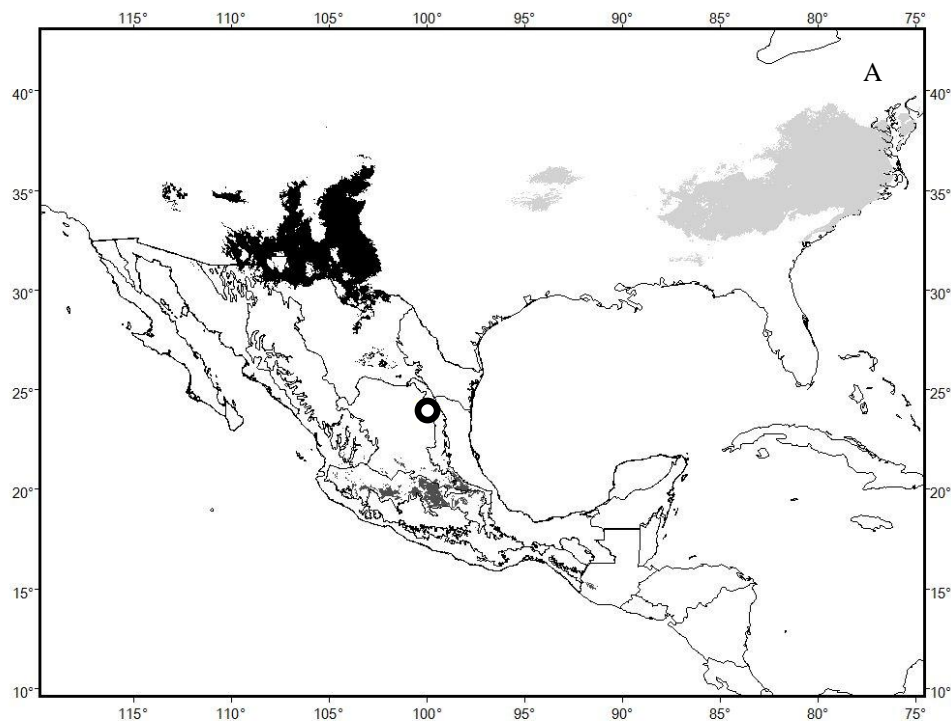


Figura A1. Zonas de solapamiento de la herpetofauna con el modelo realizado con la opción de “múltiple de regularización” de 1, reclasificados con el “10 por ciento de presencias erróneas”. A) El área gris claro representa la zona EEU soportada por la distribución potencial de *Eurycea*, el área negra representa la zona Norte soportada por la distribución potencial de *Phrynosoma modestum* e *Hypsiglena* y, el área gris oscuro representa las zona FVTM-SMOr soportada por la distribución potencial de *Plethodon*, *Storeria*, *Barisia ciliaris*, *Barisia imbricata* y *Phrynosoma orbiculare*. El círculo negro indica la Cueva de San Josecito.

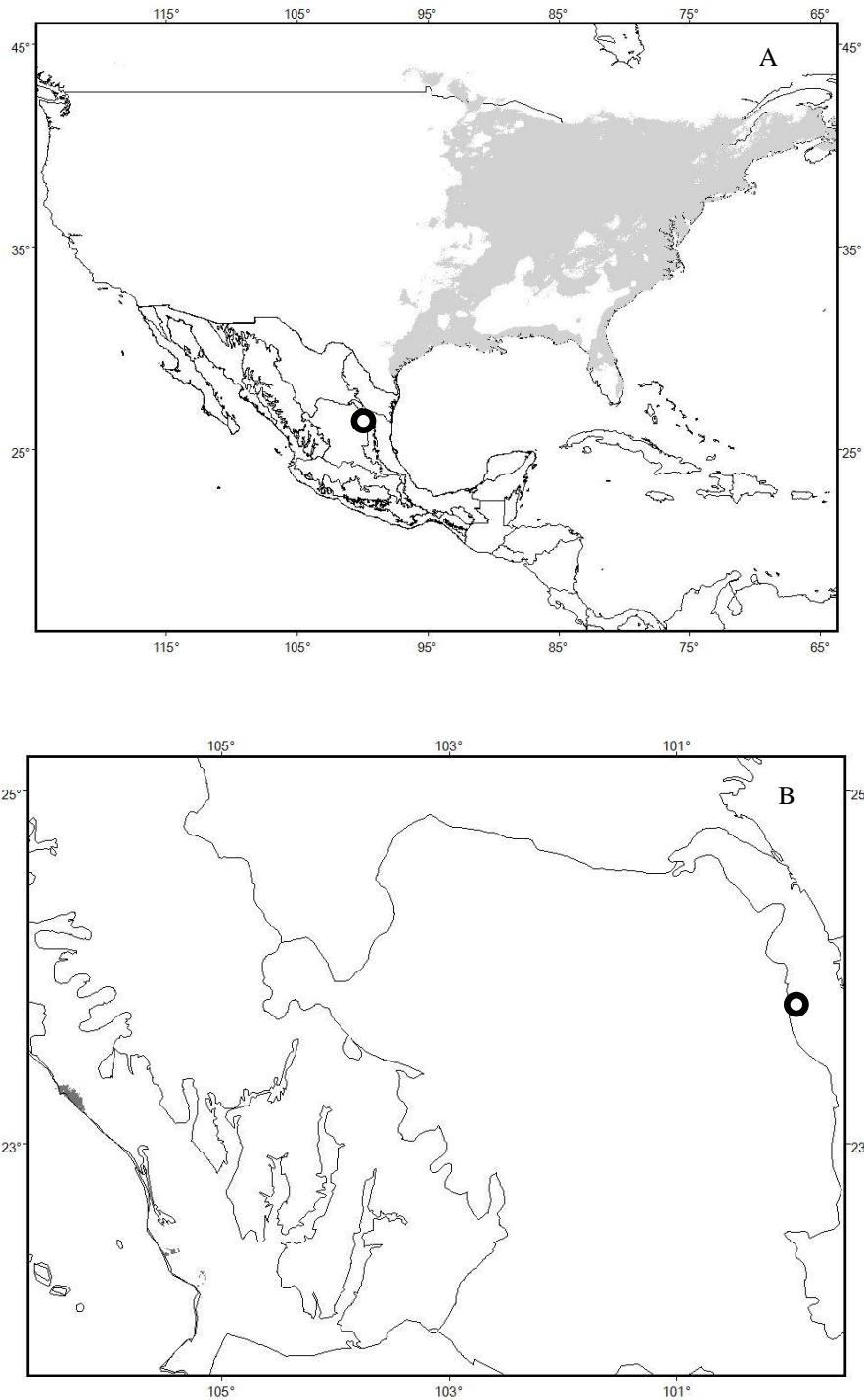


Figura A2. Zonas de solapamiento de la avifauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 1, reclasificados con el “10 por ciento de presencias erroneas”. A) El Área gris claro representa la zona EEU formada por la distribución potencial de *Scolopax minor*. B) Acercamiento, el área gris representa la zona Costas en los estados de Nayarit y Sinaloa formada por el solapamiento de las distribuciones potenciales de *Burhinus bistriatus*, *Zenaida macroura*, *Caracara plancus* y *Ciccaba virgata*. C) El punto negro indica el grid donde se solaparon la mayoría de las distribuciones potenciales en Arizona. Circulo negro indica la Cueva de San Josecito.

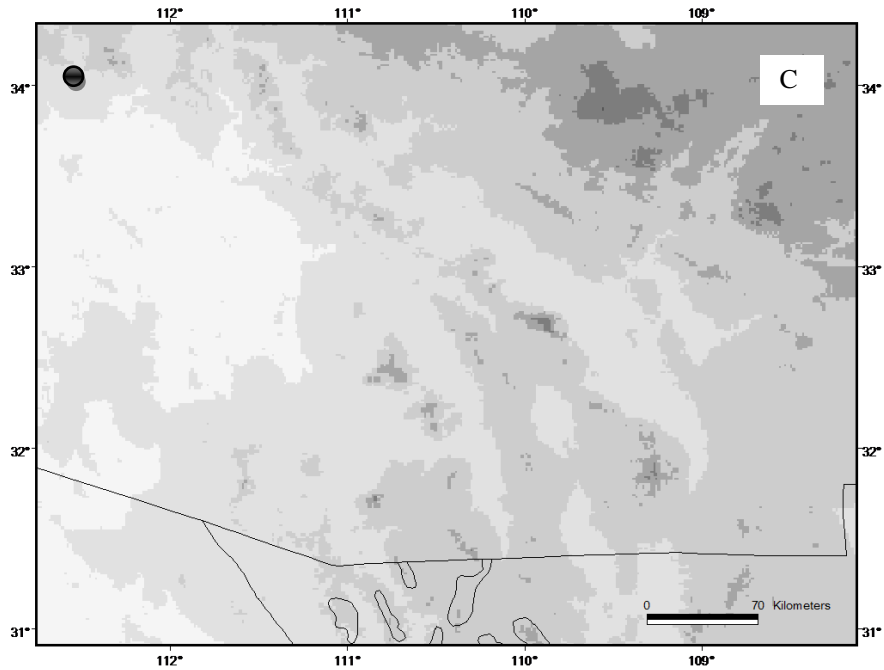


Figura A2. Continuación.

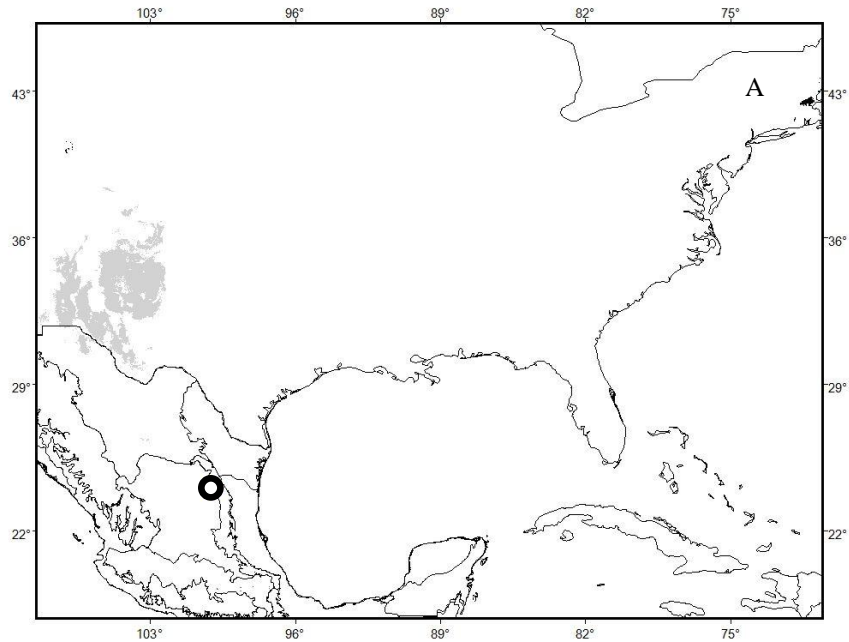


Figura A3. Zonas de solapamiento de la mastofauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 1, reclasificados con el “10 por ciento de presencias erroneas”. A) El área gris claro representa la zona Norte formada por las distribuciones potenciales de *Neotoma albigula*, *Cratogeomys castanops*, *Erithizon dorsatum* y *Spermophilus spilosoma*. B. Acercamiento donde se observa la zona SMOR en negro formada por las distribuciones potenciales de la mayoría de las especies, la zona FVTM en gris formada por las distribuciones potenciales de *Marmota flaviventris* y *Synaptomys cooperi*. Circulo negro, muestra el sitio donde se encuentra la Cueva de San Josecito.

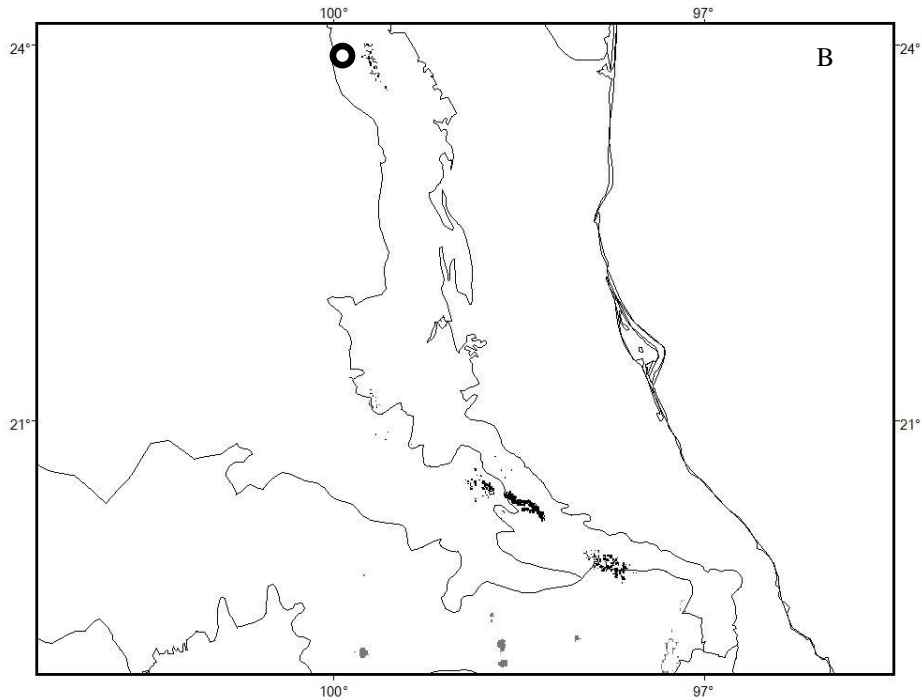


Figura A3. Continuación.

Los modelos realizados con el “múltiplo de regularización” de 1 y reclasificados con “todas las presencias” en los anfibios y reptiles presentaron dos zonas de solapamiento, en vez de las tres encontradas con el método anterior: 1) SMO_r formada por todas las áreas potenciales de distribución de todos los taxa excepto *Eurycea* que forma la zona 2) EEU-Tamaulipeca-Golfo de México (Figura A4).

Las aves muestran dos zonas de solapamiento en vez de las tres encontradas con el método anterior, siendo estas: 1) Arizona formada por las áreas de distribución potencial de 29 de las 31 especies; 2) Costas, que incluye todas las costas mexicanas, la península de Yucatán, Florida, El Caribe y Centro América formadas sólo por el área potencial de distribución de *Burhinus bistriatus* y *Ciccaba virgata* (Figura A5).

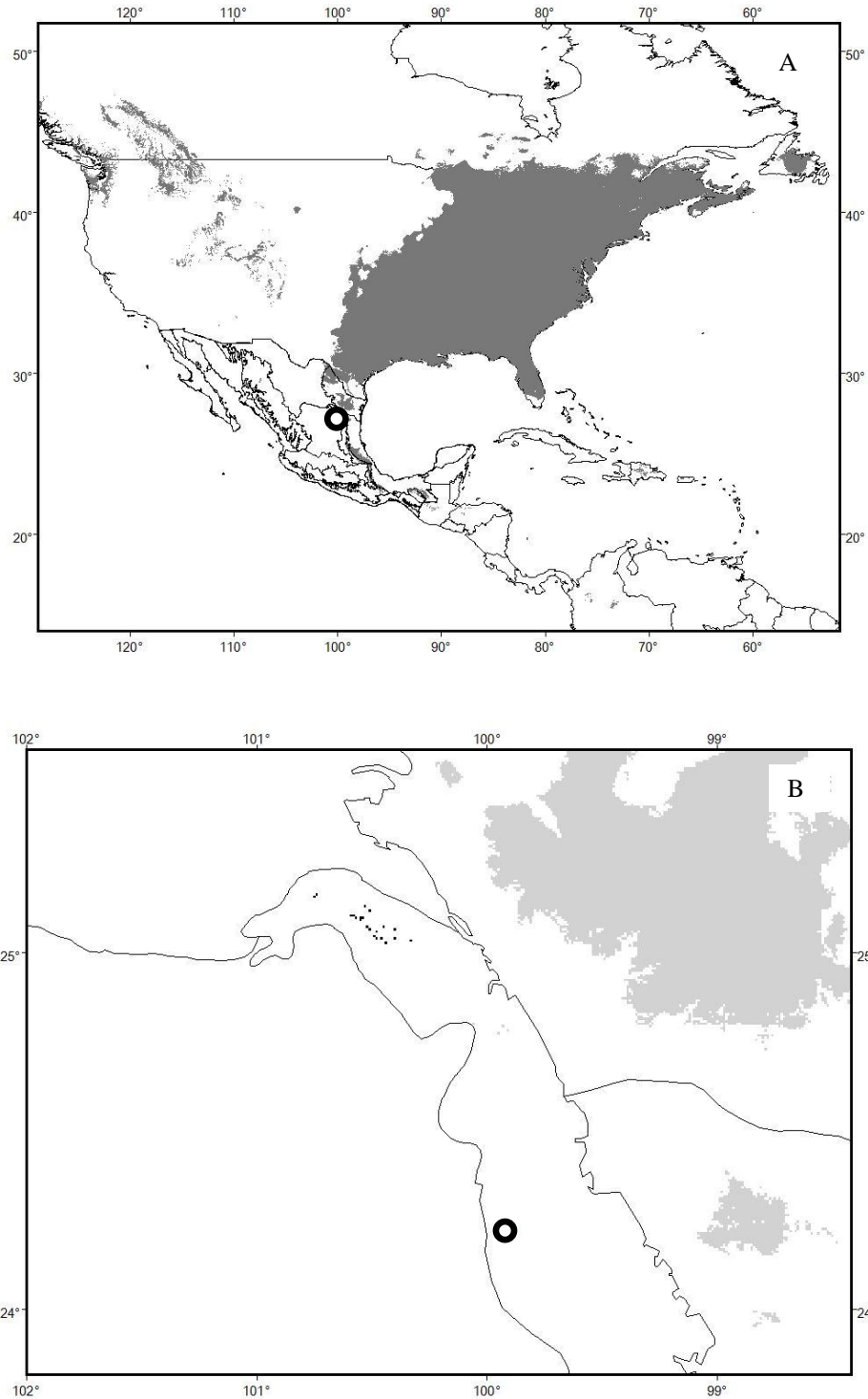


Figura A4. Zonas de solapamiento de la herpetofauna con el modelo realizado con la opción de “múltiple de regularización” de 1, reclasificados con “todas las presencias”. A) El área gris oscuro representa la zona EEU representada por la distribución potencial de *Eurycea*. B) Acercamiento, el área gris claro representa la parte sur de la zona EEU, el área negra representa la zona SMOr compuesta por las distribuciones potenciales de la mayoría de la herpetofauna excepto *Eurycea*. Círculo negro indica la Cueva de San Josecito.

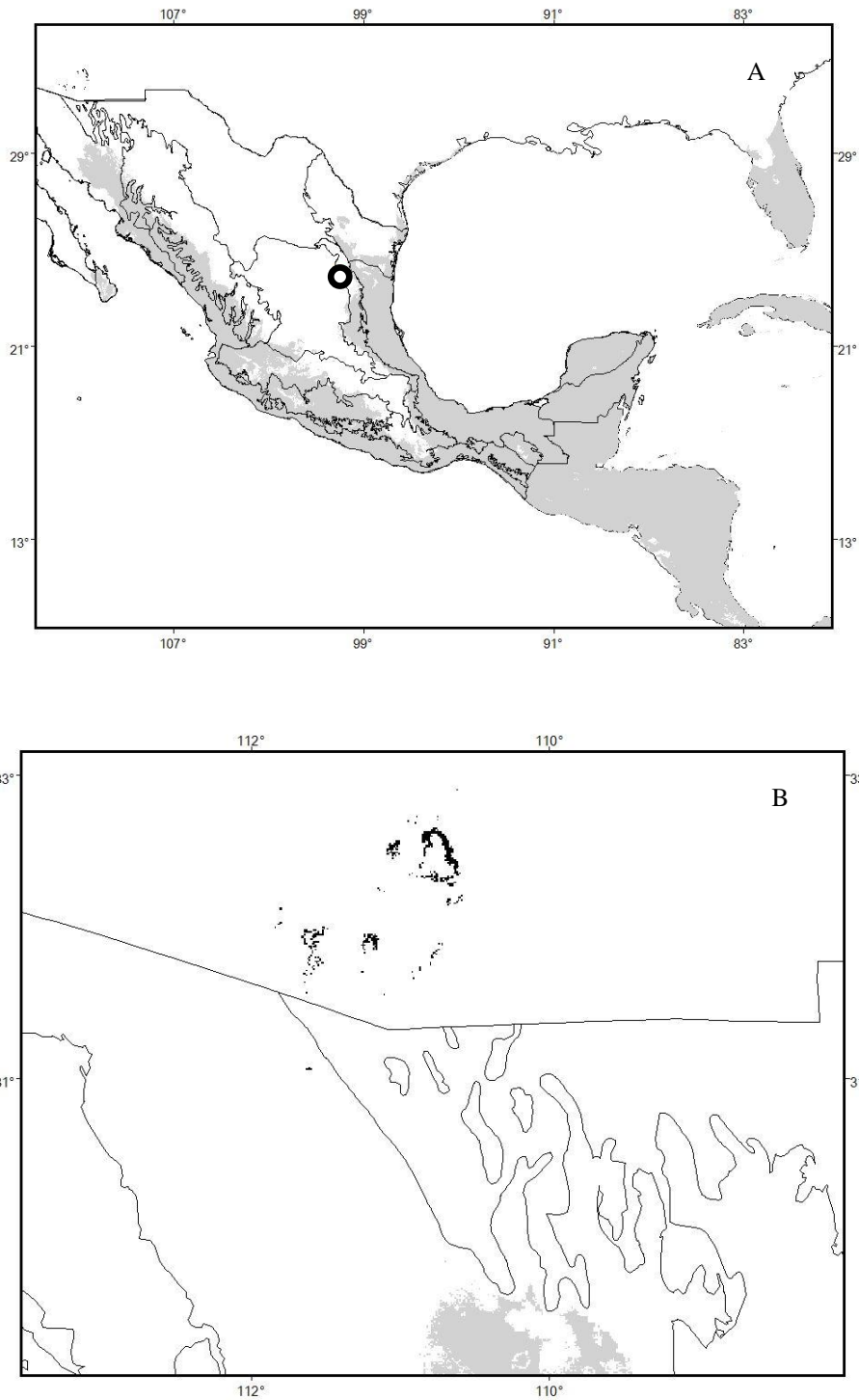


Figura A5. Zonas de solapamiento de la avifauna con el modelo realizado con la opción de “múltiple de regularización” de 1 y reclasificados con “todas las presencias”. A) El área en gris indica la zona Costas soportada por las distribuciones potenciales de *Burhinus bistriatus* y *Ciccaba virgata*. B) Acercamiento a la zona Arizona, el área gris representa parte de la zona Costas, el área negra representa la zona Arizona formada por la distribución potencial de la mayoría de las especies. Círculo negro indica la Cueva de San Josecito.

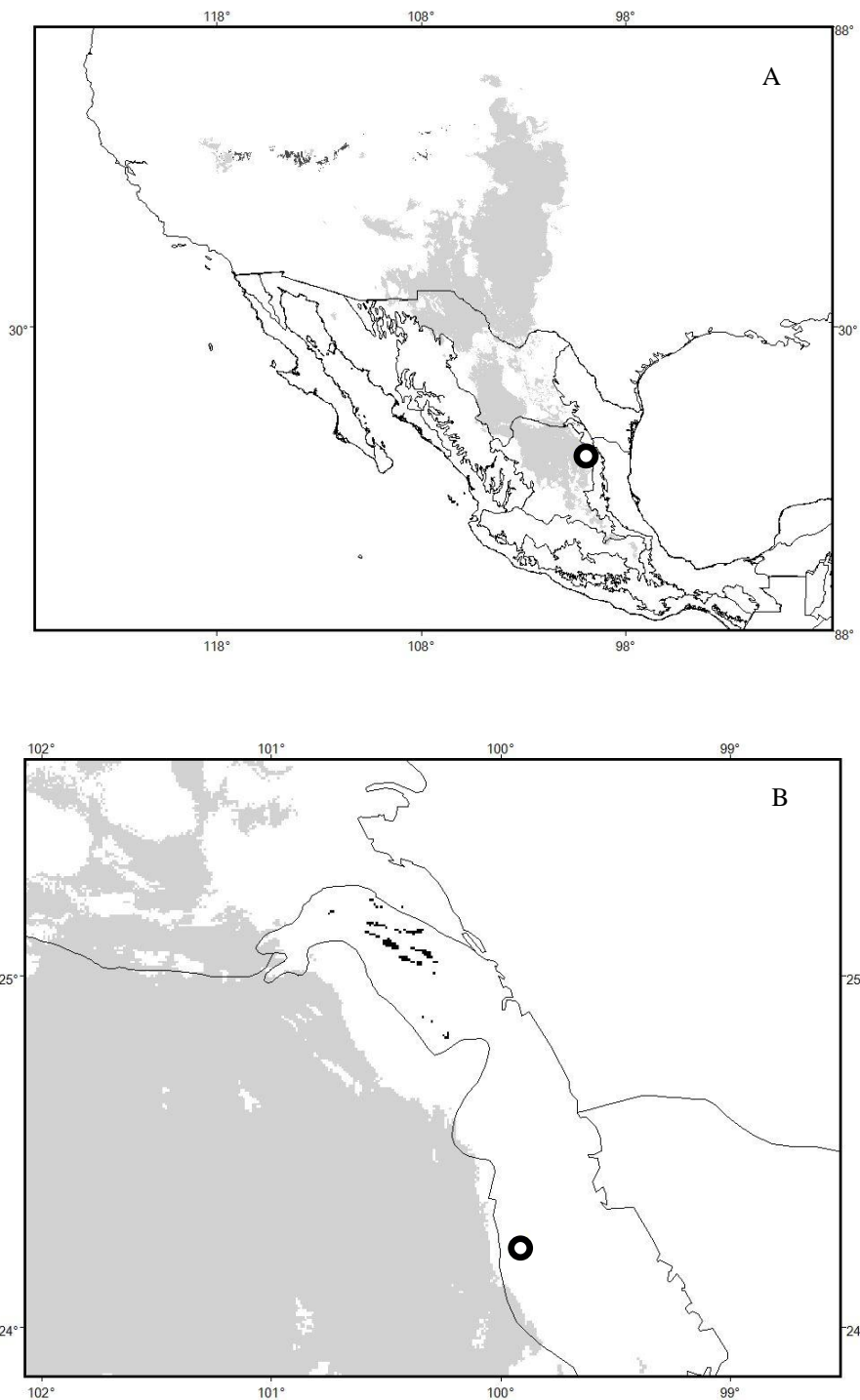


Figura A6. Zonas de solapamiento de la mastofauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 1 y reclasificados con “todas las presencias”. A) El área gris oscuro indica la zona OEU soportada por la distribución potencial de *Cratogeomys castanops* y *Synaptomys cooperi*, el área gris claro indica la zona Norte-AS soportada por las distribuciones potenciales de *Cratogeomys castanops* y *Spermophilus spilosoma*. B) Acercamiento a la zona SMOr donde se encuentran la mayoría de las distribuciones potenciales indicadas en el área negra, el área gris representa parte de la Zona AS. Círculo negro indica la Cueva de San Josecito.

Los mamíferos presentan una reducción de cuatro a tres zonas de solapamiento, y son: 1) El norte de la SMOr, compuesta por las áreas potenciales de distribución de 26 de las 29 especies; 2) Norte- Altiplano Sur (AS), comprendida por las áreas potenciales de distribución de *Cratogeomys castanops* y *Spermophilus pilosoma*; y, 3) Oeste de EU (OEU) comprendida por las áreas potenciales de distribución de *Cratogeomys castanops* y *Synaptomys cooperi* (Figura A6).

Los modelos realizados con el “múltiplo de regularización” de 10 y reclasificados con el “10 por ciento de presencias erróneas” en la herpetofauna mostraron las zonas: 1) SMOr, formada por las áreas de distribución potencial de *Plethodon*, *Storeria*, *Barisia imbricata*, *Barisia ciliaris* y *Phrynosoma orbiculare*; 2) Norte-AS, formada por las áreas de distribución potencial de *Hypsiglena* y *Phrynosoma modestum*; y, 3) EEU, formada por el área de distribución potencial de *Eurycea*. Se presentan las mismas zonas encontradas con el modelo realizado con el “múltiplo de regularización” de 1 y reclasificados con el “10 por ciento de presencias erróneas” excepto porque no se encuentra la parte de la FVTM (Figura A7).

Las aves tienen las zonas de solapamiento: 1) California, formada por el área de distribución potencial de 24 de las 31 especies; 2) Costas, formada por las áreas de distribución potencial de *Burhinus bistriatus*, *Caracara plancus*, *Otus trichopsis*, *Cyrtonyx montezumae*, *Buteo nitidus* y *Ciccaba virgata*; y, 3) EEU, formado sólo por el área de distribución potencial de *Scolopax minor* (Figura A8).

La mastofauna presenta dos zonas de solapamiento: 1) FVTM, representada sólo por la zona este en los estados de Puebla y Veracruz, formada por 26 de las 29 especies utilizadas; 2) Arizona-Norte, formada por las áreas de distribución potencial de *Cratogeomys castanops*, *Sigmodon hispidus* y *Synaptomys cooperi* (Figura 9).

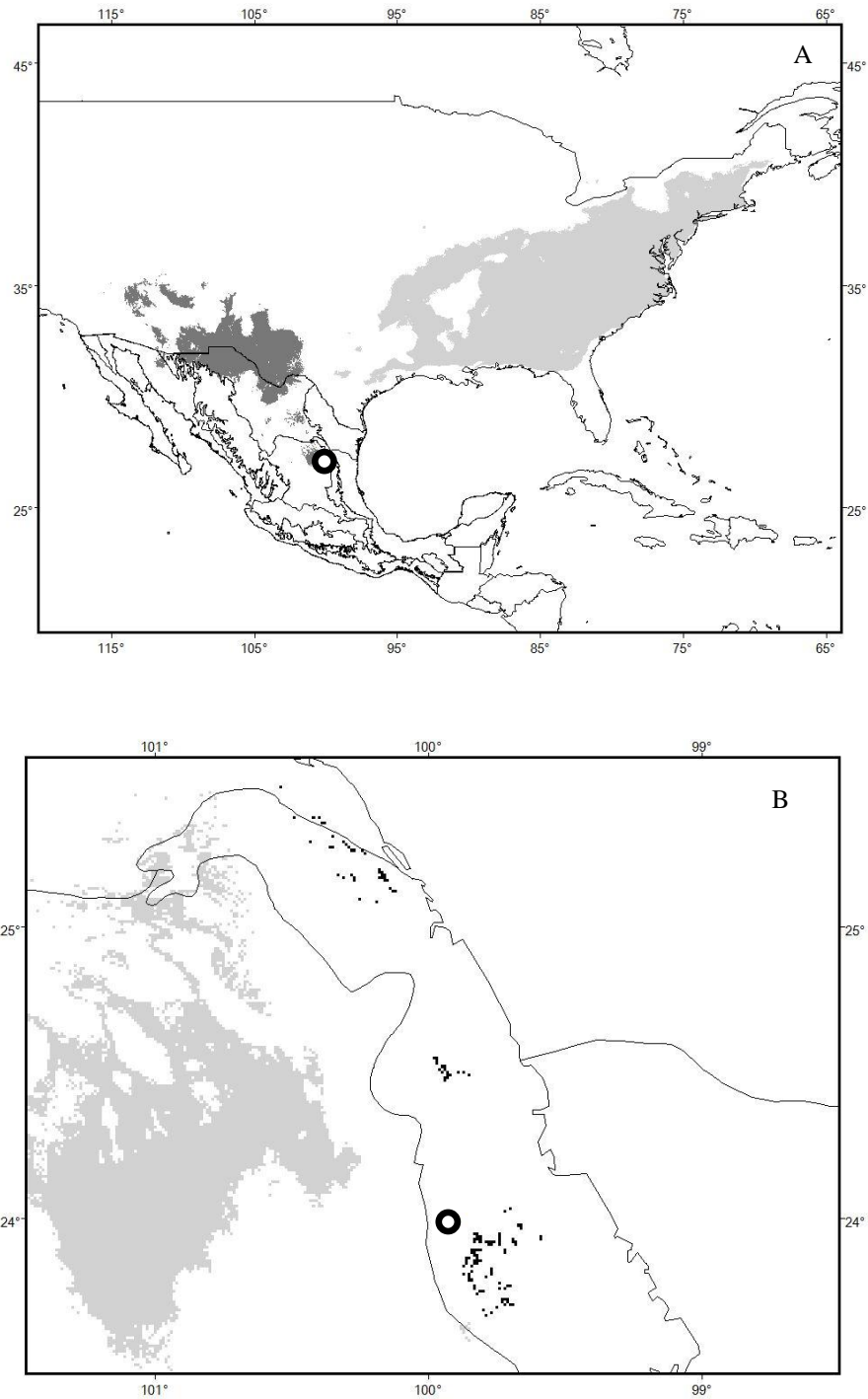


Figura A7. Zonas de solapamiento de la herpetofauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificados con el “10 por ciento de presencias erróneas”. A) El área gris claro representa la zona EEU soportada por la distribución potencial de *Eurycea*, el área gris oscuro representa la zona Norte-AS soportada por las distribuciones potenciales de *Hypsiglena* y *Phrynosoma modestum*. B) Acercamiento a la zona SMOR representada en el área negra, soportada por las distribuciones potenciales de *Plethodon*, *Storeria*, *Barisia ciliaris*, *Barisia imbricata* y *Phrynosoma orbiculare*. Círculo negro indica la Cueva de San Josecito.

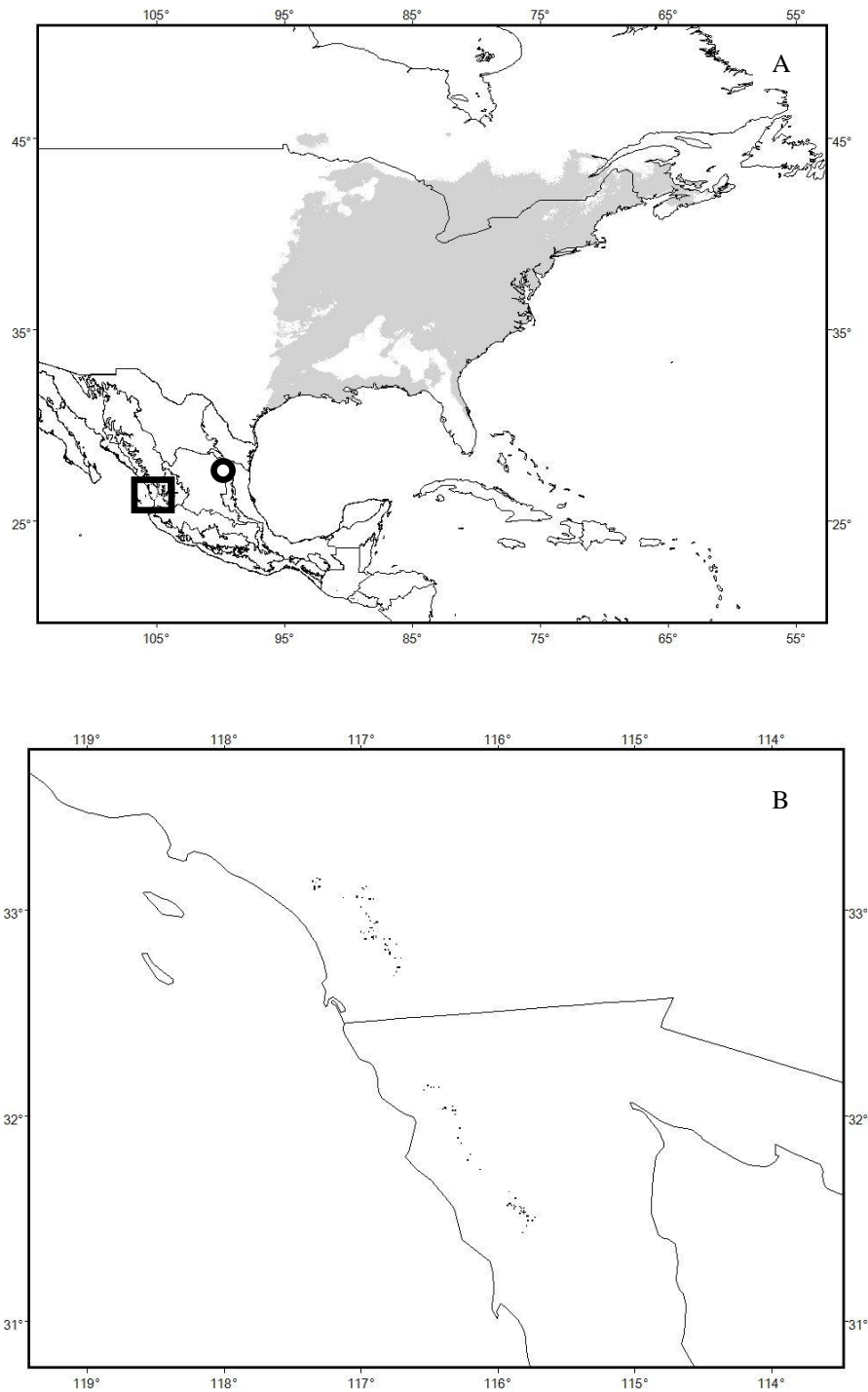


Figura A8. Zonas de solapamiento de la avifauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificados con el “10 por ciento de presencias erroneas”. A) El área gris claro representa la zona EEUU soportada por la distribución potencial de *Scolopax minor*, el área gris oscuro (encerrada en el cuadro) representa la zona Costas soportada por la distribución potencial de *Burhinus bistriatus*, *Caracara plancus*, *Otus trichopsis*, *Cyrtonyx montezumae*, *Buteo nitidus* y *Ciccaba virgata*. B; Acercamiento a la zona California representada por los puntos negros donde se encuentra la mayor cantidad de áreas potenciales de distribución. El círculo negro indica la Cueva de San Josecito.

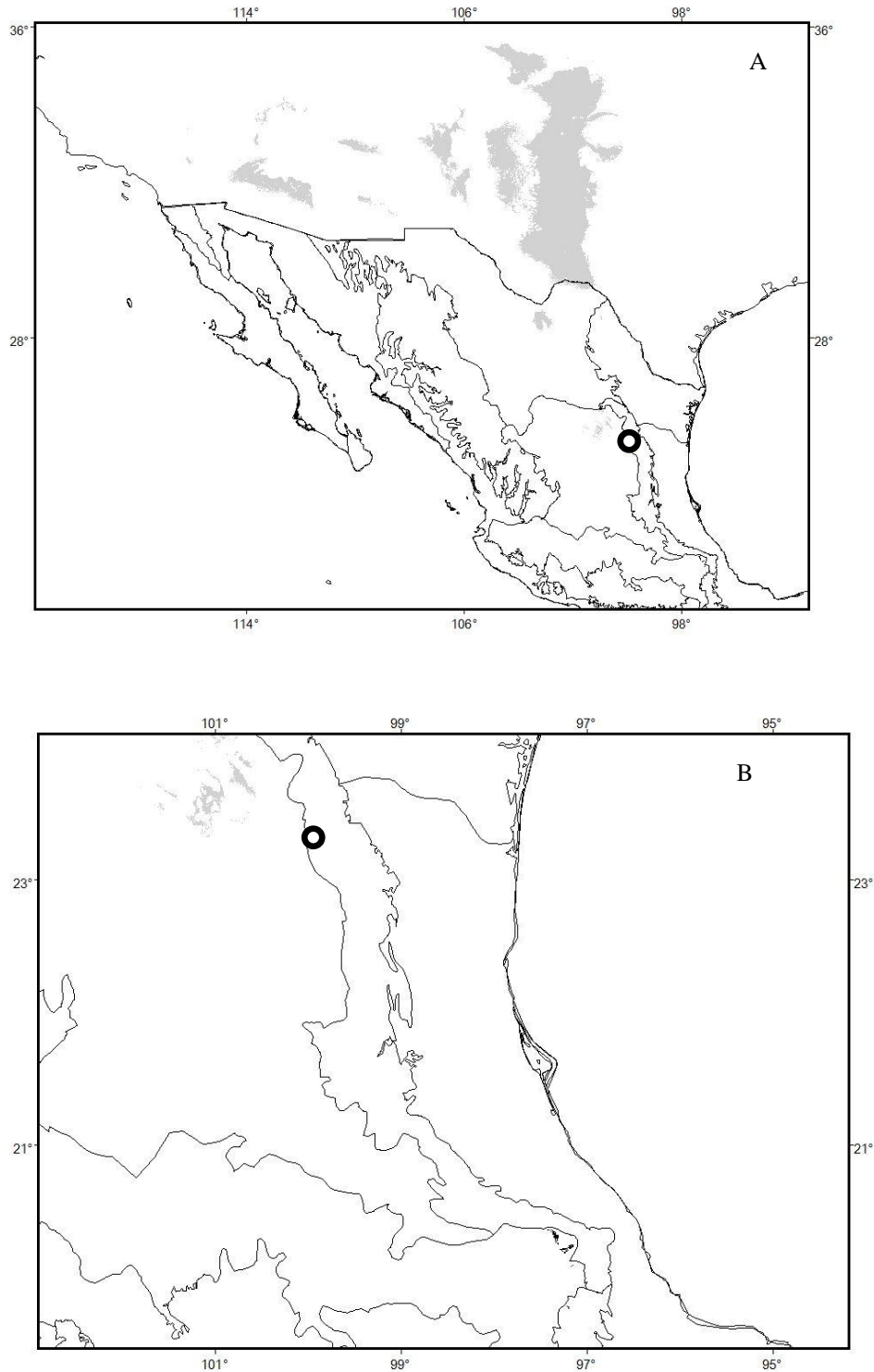


Figura A9. Zonas de solapamiento de la mastofauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificados con el “10 por ciento de presencias erroneas”. A) Área en gris indica la zona Norte y Arizona soportadas por la distribución potencial de *Cratogeomys castanops*, *Sigmodon hispidus* y *Synaptomys cooperi*. B) Acercamiento a la zona FVTM que es el área en negro donde se solaparon la mayor cantidad de áreas potenciales de distribución. Círculo negro indica la Cueva de San Josecito.

Los modelos realizados con “múltiplo de regularización” de 10 y reclasificados con “todas las presencias” en los anfibios y reptiles mostraron sólo una zona de solapamiento: 1) SMOr-AS compuesta por el área de distribución potencial de todos los taxa.

Las aves presentaron dos zonas de solapamiento: 1) California-Arizona-Norte compuesta por el área de distribución potencial de 29 de las 31 especies estudiadas; y, 2) Costas, incluyendo Florida, Baja California Sur, Costas de México, El Caribe y Centro América, formada por las áreas de distribución potencial de *Asio otus* y *Ciccaba virgata*.

Los mamíferos presentaron dos zonas de solapamiento: 1) SMOr-FVTM-AS formada por las áreas de distribución potencial de 28 de las 29 especies; y, 2) EEU-OEU formada sólo por el área de distribución potencial de *Synaptomys cooperi*.

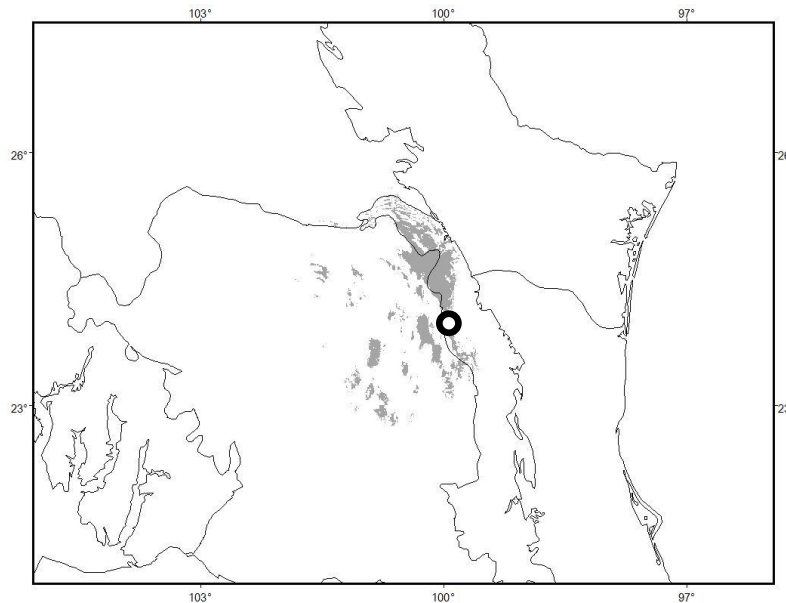


Figura A10. Zona de solapamiento de la herpetofauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificado con “todas las presencias”. El área gris representa la zona SMOr-AS soportada por la distribución potencial de todos los taxa. Círculo negro indica la Cueva de San Josecito.

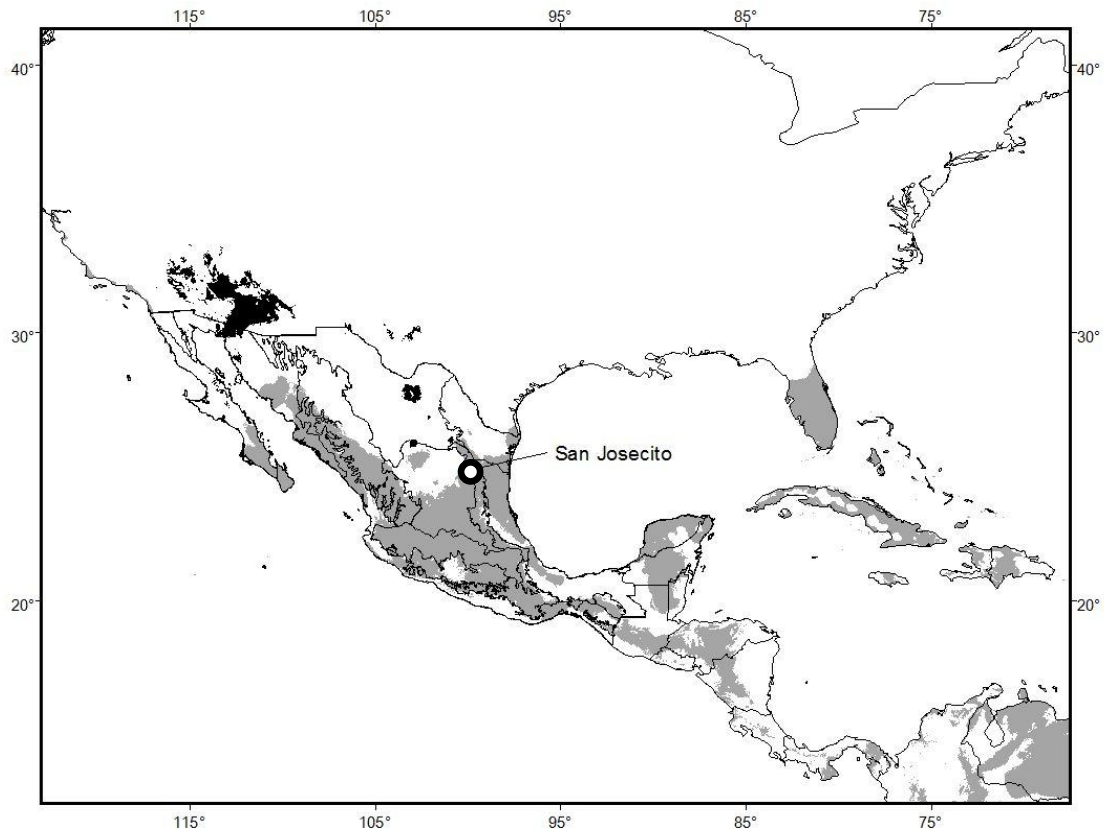


Figura A11. Zonas de solapamiento de la avifauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificado con “todas las presencias”. El área gris representa la zona Costas y todo el centro de México soportada por la distribución potencial de *Asio otus* y *Ciccaba virgata*, el área negra representa la zona Norte-Arizona-California soportada por la distribución potencial de la mayoría de las especies. Círculo negro indica la Cueva de San Josecito.

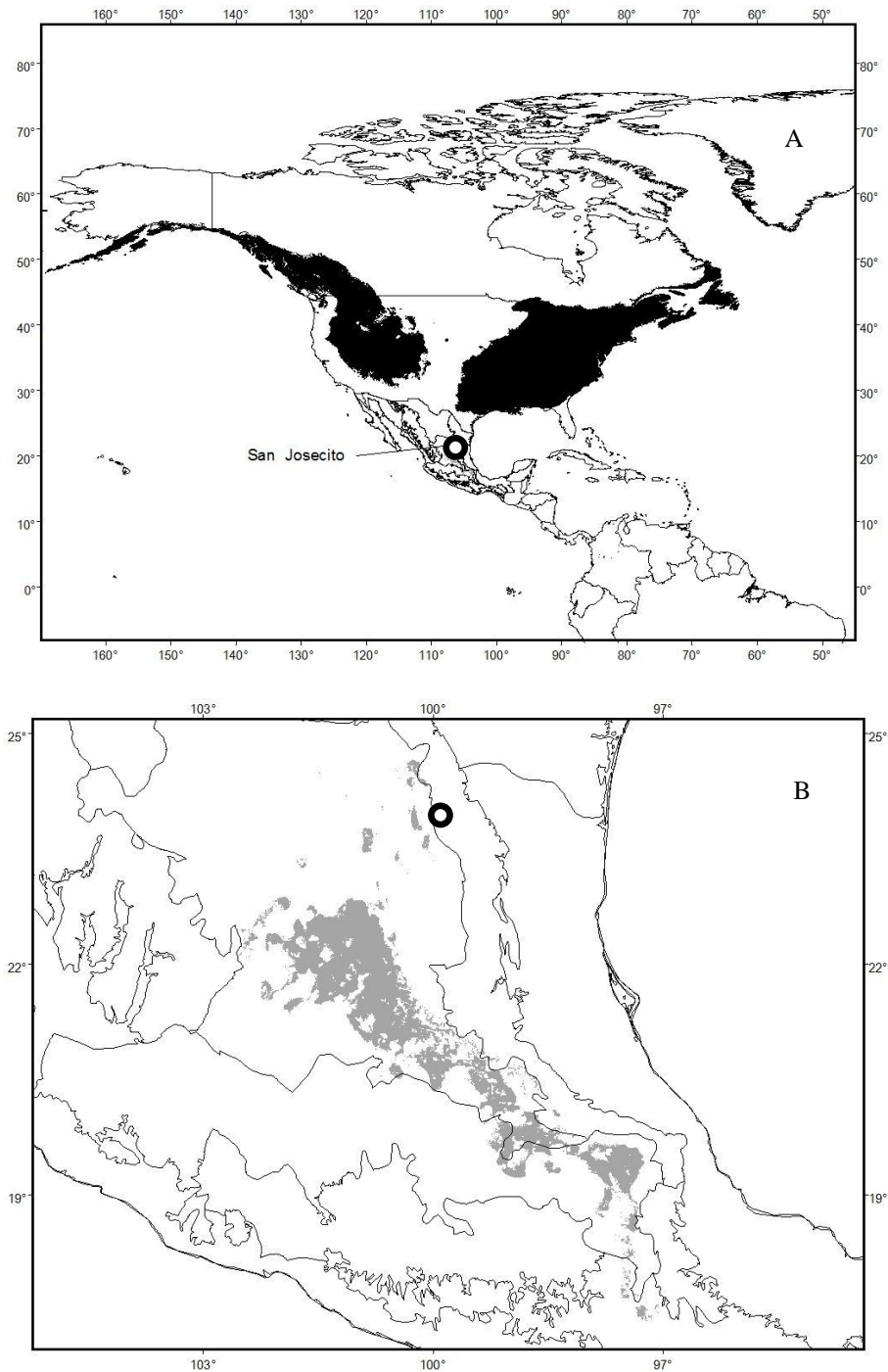


Figura A12. Zonas de solapamiento de la mastofauna con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificados con “todas las presencias”. A) El área negra representa las zonas EEU y OEU soportadas por la distribución potencial de *Synaptomys cooperi*, el área gris indica la zona FVTM-AS-SMOr soportada por la distribución potencial de la mayoría de las especies. B) Acercamiento de la zona FVTM-AS-SMOr en rojo. Círculo negro indica la Cueva de San Josecito.

Se obtuvieron los valores de precipitación y temperatura promedio anual para cada zona de solapamiento de los diferentes modelos realizados y para cada grupo de vertebrados aquí estudiados (herpetofauna, avifauna y mastofauna) mostrados en los Cuadros A1-A4. Obtenida la información ambiental se compararon los resultados entre los tres grupos de vertebrados manejados aquí (herpetofauna, aves y mamíferos) y se contrastó con los valores de la estación meteorológica de Aramberi, Nuevo León, la cual es la más cercana al sitio. Los datos fueron obtenidos del Servicio Meteorológico Nacional para el periodo de 1971 al 2000 (<http://smn.cna.gob.mx/climatologia/normales/estacion/nl/NORMAL19005.TXT>), se tomaron como los valores climáticos actuales para el sitio. La comparación obtenida entre los valores climáticos obtenidos con los modelos de nicho ecológico y los valores actuales para la zona fue contrastada con los valores climáticos predichos para el Pleistoceno del norte y noreste del país por medio de otros proxies, como registros polínicos y sedimentos lacustres (Metcalfé *et al.*, 2000; Metcalfé, 2006), para la elección del mejor modelo y por medio de este predecir el paleoclima para el Pleistoceno final de la Cueva de San Josecito.

Cuadro A1. Valores climáticos de precipitación promedio anual (Precipitación) y temperatura promedio anual (Temperatura) obtenidas con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 1, reclasificados con el “10 por ciento de presencias erroneas”, para las diferentes zonas de solapamiento mostradas por la herpetofauna, avifauna y mastofauna. Abreviaturas: Desviación estándar (DS), Faja Volcánica Transmexicana (FVTM), SMOr (Sierra Madre Oriental), EEU (Este de Estados Unidos).

Zonas de solapamiento	Precipitación (mm)	DS	Temperatura (°C)	DS
Herpetofauna				
FTVM-SMOr	1154.198	361.965	12.573	2.977
EEU	1477.519	339.081	12.6	3.449
Norte	312.509	65.4	15.9	3.392
Avifauna				
Arizona	445	0	14	0
Costas	1275.518	761.193	24.876	0.615
EEU	1338.844	535.579	12.248	6.715
Mastofauna				
SMOr	939.016	137.188	15.05	0.707
Norte	335.5	78.086	14.326	3.045
EEU	1172.263	617.917	3.067	3.777
FVTM	1176.831	320.737	4.995	2.475
Aramberri	488.6	0	20	0

Cuadro A2. Valores climáticos de precipitación promedio anual (Precipitación) y temperatura promedio anual (Temperatura) obtenidas con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 1, reclasificados con “todas las presencias”, para las diferentes zonas de solapamiento mostradas por la herpetofauna, avifauna y mastofauna. Abreviaturas: Desviación estándar (DS), SMOr (Sierra Madre Oriental), EEU (Este de Estados Unidos), Altiplano Sur (AS), Oeste de Estados Unidos (OE).

Zonas de solapamiento	Precipitación (mm)	DS	Temperatura (°C)	DS
Herpetofauna				
SMOr	645.529	12.704	10.427	0.419
EEU	2323.432	1204.734	7.446	10.76
Avifauna				
Arizona	205.064	35.033	16.195	1.24
Costas	4297.243	2400.25	14.828	8.482
Mastofauna				
SMOr	715.797	42.074	9.042	0.721
Norte-AS	389.037	157.536	14.645	4.815
OEU	300.892	81.684	6.65	1.804
Aramberri	488.6	0	20	0

Cuadro A3. Valores climáticos de precipitación promedio anual (Precipitación) y temperatura promedio anual (Temperatura) obtenidas con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificados con “10 por ciento de presencias erroneas”, para las diferentes zonas de solapamiento mostradas por la herpetofauna, avifauna y mastofauna. Abreviaturas: Desviación estándar (DS), Faja Volcánica Transmexicana (FVTM), SMOr (Sierra Madre Oriental), EEU (Este de Estados Unidos), Altiplano Sur (AS).

Zonas de solapamiento	Precipitación (mm)	DS	Temperatura (°C)	DS
Herpetofauna				
SMOr	755.556	76.963	11.35	0.534
Norte-AS	324.88	134.066	16.2	3.449
EEU	1391.516	389.323	11.6	5.297
Avifauna				
California	405.132	91.065	15.367	0.452
Costas	1720.077	362.454	21.085	2.549
EEU	1397.224	447.813	12.505	6.808
Mastofauna				
FVTM	693.569	172.925	12.278	0.825
Arizona-Norte	317.872	133.45	16.551	3.595
Aramberri	488.6	0	20	0

Cuadro A4. Valores climáticos de precipitación promedio anual (Precipitación) y temperatura promedio anual (Temperatura) obtenidas con el modelo realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificados con “todas las presencias”, para las diferentes zonas de solapamiento mostradas por la herpetofauna, avifauna y mastofauna. Abreviaturas: Desviación estándar (DS), Faja Volcánica Transmexicana (FVTM), SMOr (Sierra Madre Oriental), EEU (Este de Estados Unidos), Altiplano Sur (AS).

Zonas de solapamiento	Precipitación (mm)	DS	Temperatura (°C)	DS
Herpetofauna				
SMOr-AS	584.558	171.471	14.032	2.965
Avifauna				
California-Arizona-Norte	359.556	166.515	18	2.526
Costas	1936.118	1107.363	14.194	8.886
Mastofauna				
SMOR-FVTM-AS	514.547	128.976	16.15	2.324
EEU-OEU	2237.681	1269.909	6.85	8.27
Aramberri	488.6	0	20	0

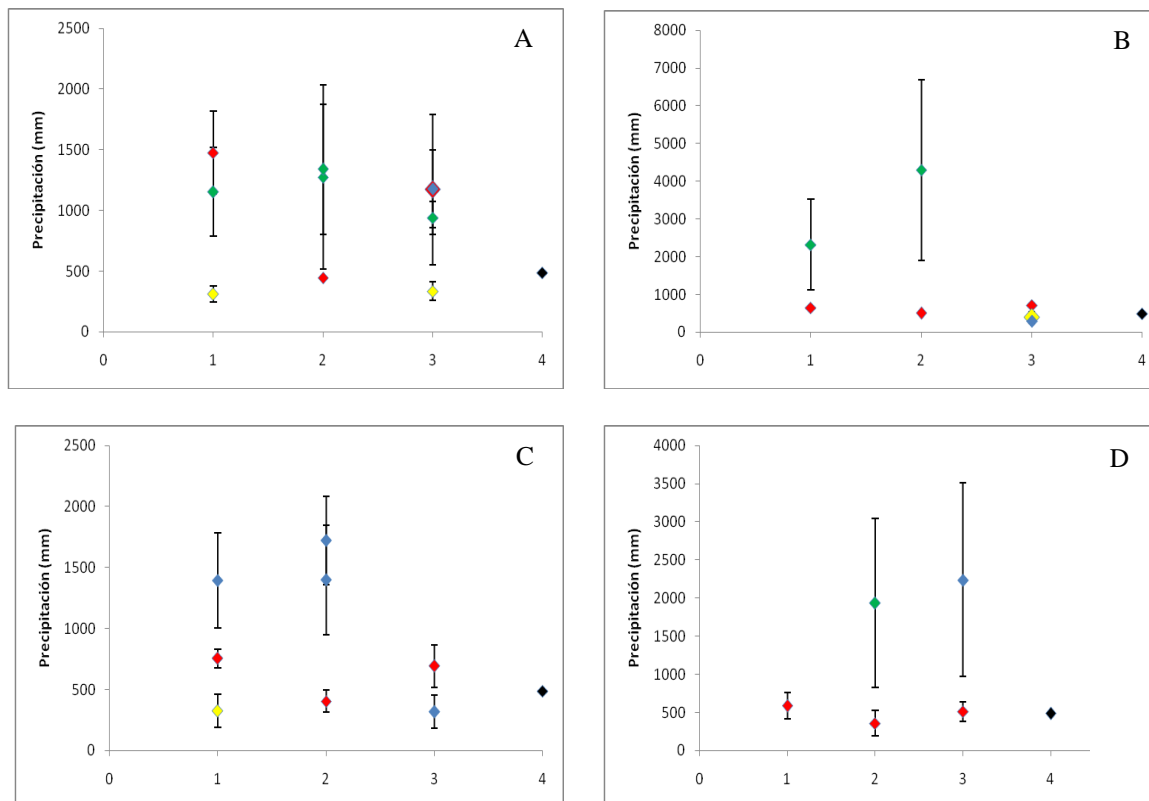


Figura A13. Precipitación promedio anual obtenida por los diferentes modelos: A) “múltiplo de regularización” de 1, reclasificado con el “10 por ciento de presencias erroneas”. B) “múltiplo de regularización” de 1, reclasificado con “todas las presencias”. C) “múltiplo de regularización” de 10, reclasificado con el “10 pro ciento de presencias erroneas”. D) “múltiplo de regularización” de 10, reclasificado con “todas las presencias”. Abreviaturas: Herpetofauna (1), avifauna (2), mastofauna (3), Aramberri (4), los rectángulos rojos indican los valores de precipitación de las zonas soportadas por la mayoría de las áreas potenciales de distribución, los rectángulos amarillos indican los valores de precipitación de la zona Norte, los rectángulos azules indican los valores de precipitación de las zonas CEU y OEU, los rectángulos verdes indican los valores de precipitación de las zonas EEU y Costas y, el rectángulo negro indica los valores de precipitación de la estación metereológica de Aramberri.

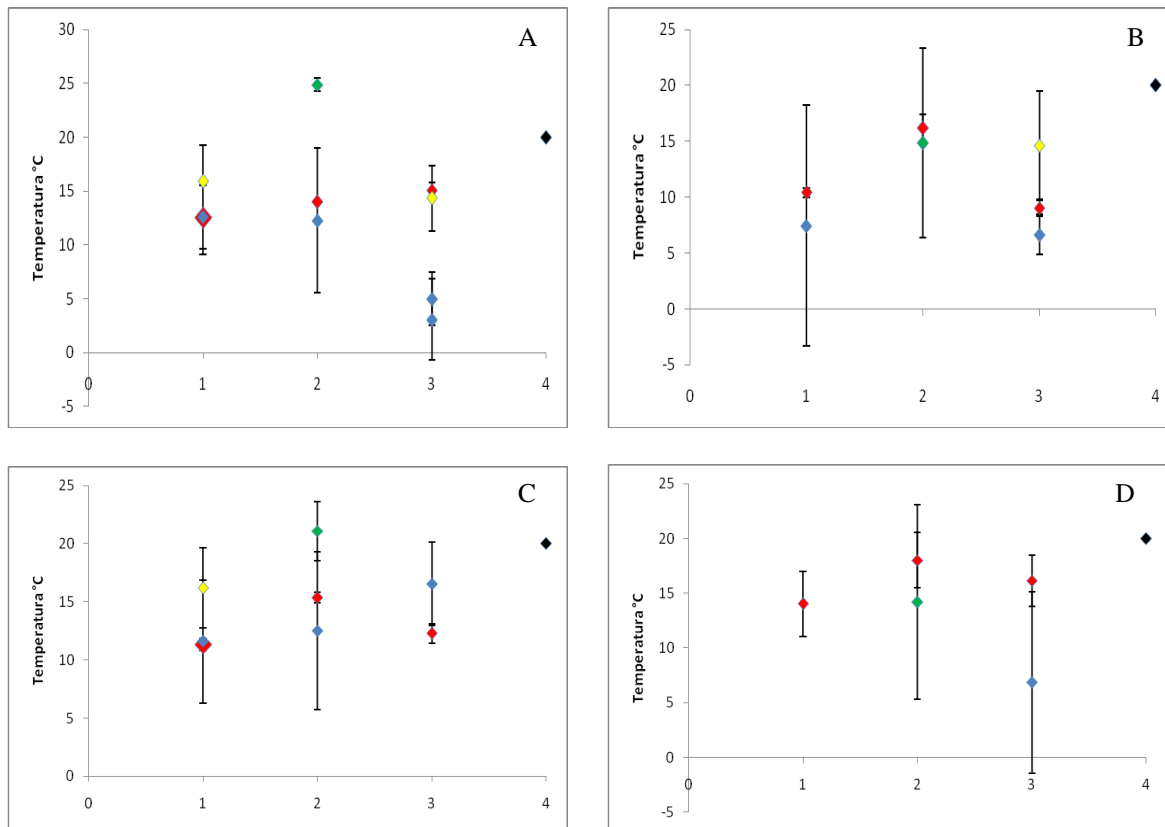


Figura A14. Temperatura promedio anual obtenida para los diferentes modelos: A) “múltiplo de regularización” de 1, reclasificado con el “10 por ciento de presencias erróneas”. B) “múltiplo de regularización” de 1, reclasificado con “todas las presencias”. C) “múltiplo de regularización” de 10, reclasificado con el “10 por ciento de presencias erróneas”. D) “múltiplo de regularización” de 10, reclasificado con “todas las presencias”. Abreviaturas: Herpetofauna (1), avifauna (2), mastofauna (3), Aramberri (4), los rectángulos rojos indican los valores de temperatura de las zonas soportadas por la mayoría de las áreas potenciales de distribución, los rectángulos amarillos indican los valores de temperatura de la zona Norte, los rectángulos verdes indican los valores de temperatura de la zona Costas, los rectángulos azules indican los valores de temperatura de las zonas EEU, FVTM y OEU y, el rectángulo negro indica los valores de temperatura de la estación meteorológica de Aramberri.

La elección del modelo más relajado realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificados con “todas las presencias” fue elegido por la ausencia de la zona Norte. Debido a que en las de zonas Norte, Arizona y California, en cualquiera de los grupos de vertebrados aquí analizados, los valores de precipitación promedio anual son menores a los valores de precipitación promedio anual actuales para el sitio de estudio, contrario al aumento de la precipitación promedio anual durante el Pleistoceno final del norte del país

predicho por otros proxies (Metcalf *et al.*, 2000; Metcalfe, 2006). La avifauna tiene representadas las zonas Norte, Arizona y/o California en todos los modelos y estas zonas son las que están soportadas por la mayoría de las distribuciones potenciales de las especies de aves. La mastofauna presenta la zona Norte en tres de los cuatro modelos, se encontró ausente en el modelo más relajado realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificados con “todas las presencias”. La herpetofauna presenta la zona Norte en los modelos realizados con la opción de “múltiplo de regularización” de 1 y 10, reclasificados “10 por ciento de presencias erróneas”. Sin embargo, en la herpetofauna y la mastofauna la zona Norte se encuentra soportada por pocas distribuciones potenciales, ya que la mayoría se concentra en las zonas FVTM, SMOr y AS. Así mismo, en los anfibios y reptiles y la mastofauna el modelo más relajado realizado con la opción de “múltiplo de regularización” de 10, reclasificados con “todas las presencias” tiene a la zona Norte ausente. Para la reconstrucción de la precipitación del Pleistoceno el modelo más relajado infiere valores climáticos similares a otros proxies seguramente por la ausencia de la zona Norte. Por lo que se escoge el modelo más relajado para la reconstrucción paleoclimática del presente estudio.

LITERATURA CITADA

- Metcalfe, S. E. 2006. Late Quaternary environments of the northern deserts and Central Transvolcanic Belt of Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93:258-273.
- Metcalfe, S. E., S. L. O'Hara, M. Caballero y S. J. Davies. 2000. Records of Late Pleistocene-Holocene climatic change in Mexico – a review. *Quaternary Science Reviews*, 19:699-721.
- Richmond, O. M. W., J. P. McEntee, R. J. Hijmans, J. S. Brashares. 2010. Is the climate right for Pleistocene rewilding? Using species distribution models to extrapolate climatic suitability for mammals across continents. *PLoS ONE* 5: e12899.
doi:10.1371/journal.pone.0012899