



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

PALEOBIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN DEL
ZACATUCHE (*Romerolagus diazi*) Y SU USO EN LA
RECONSTRUCCIÓN PALEOCLIMÁTICA DEL
PLEISTOCENO EN VALSEQUILLO, PUEBLA

TESIS QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADA EN BIOLOGÍA

PRESENTA:
ANA KARINA TRACONIS LÓPEZ

DIRECTOR DE TESIS:
DR. JOSÉ ALBERTO CRUZ SILVA



NOVIEMBRE, 2019

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla y a la Facultad de Ciencias Biológicas por el apoyo académico.

Al Dr. José Alberto Cruz Silva por haberme aceptado y darme la oportunidad de desarrollar este trabajo, por creer en mí, por todo el conocimiento, por aclarar todas las dudas, por todos los consejos y los ánimos; en general por todo el apoyo brindado a lo largo de todo este tiempo.

Al M. en C. Carlos Castañeda por interesarse en mi tema de investigación, por tomarse el tiempo de corregir mi trabajo y sobre todo por el apoyo brindado durante el congreso de paleontología.

Al Dr. Jesús Martínez Vázquez por toda la paciencia que ha tenido con mi trabajo al corregirlo, por todas las sugerencias que me han servido mucho y por el tiempo que le ha dedicado

*Para Libertad, Gerardo y Edmundo,
por todo el amor y la paciencia...*

...y para Lottita por la inspiración.

ÍNDICE

1. Introducción	1
1.1 <i>Biología de la conservación</i>	1
1.2 <i>Paleobiología de la conservación</i>	2
1.3 <i>El Pleistoceno y su importancia en la paleobiología de la conservación</i>	3
2. Antecedentes	5
3. Objetivos	11
4. Área de estudio	12
5. Material y métodos	14
5.1 <i>Conocimiento actual de <u>Romerolagus diazi</u></i>	14
5.2 <i>Relación abundancia-centroide de nicho</i>	16
5.3 <i>Reconstrucción paleoclimática</i>	18
5.4 <i>Paleoecología de la conservación. Microvertebrados para el entendimiento del futuro</i>	20
6. Resultados	21
6.1 <i>DCN actual y modelo de distribución actual de <u>Romerolagus diazi</u></i>	21
6.2 <i>Reconstrucción paleoclimática</i>	23
6.3 <i>Paleobiología de la conservación</i>	24
7. Discusión	29
7.1 <i>Paleodistribución y reconstrucción paleoclimática y paleoambiental</i>	29
7.2 <i>Paleobiología de la conservación</i>	32
8. Conclusiones	35
9. Bibliografía	36

RESUMEN

La biología de la conservación está encaminada a conservar la diversidad y el mantenimiento de especies evitando su extinción derivado de las actividades antropogénicas y a efectos naturales (cambio climático). La paleobiología de la conservación se basa en estos principios utilizando datos geohistóricos, para analizar la información necesaria para comprender cómo los ecosistemas, comunidades, especies, poblaciones y estructuras genéticas responden a las perturbaciones a las que éstas se enfrentan a través del tiempo y el espacio. Un claro ejemplo de esfuerzos de la conservación en México es el caso del teporingo (*Romerolagus diazi*), especie endémica del país, hábitat restringido y está en peligro de extinción por la pérdida de su hábitat. En el presente estudio utilizamos la información paleobiológica de *Romerolagus diazi* para reconstruir el paleoambiente de Valsequillo, Puebla; y al conjuntar la información paleontológica y la actual, se modeló el riesgo de extinción a futuro de la especie. Para la reconstrucción paleoambiental de Valsequillo se utilizó los datos el nicho climático actual del teporingo. Se relacionó la abundancia actual con la Distancia al Centroide del Nicho Climático (DCN) de su distribución ($R^2= 0.0996$, $y=15.69x^{0.222}$). Se relacionó la DCN actual con la temperatura promedio anual ($R^2 = 0.922$, $y = 39.722x - 840.93x + 4393.3$) y con la precipitación anual ($R^2 = 0.7768$, $y = 0.0131x^2 - 30.349x + 17470$) presentes en el área de distribución de *Romerolagus diazi*. Se calculó la DCN-fósil utilizando la abundancia relativa fósil de los restos encontrados en Valsequillo. Con la DCN fósil se infirió el paleoclima de Valsequillo al proyectar la relación del DCN actual y las variables climáticas en el pasado, indicando temperaturas promedio anuales más frías (-4.64 °C) y una mayor precipitación anual con respecto a los actuales ($+612.3$ mm). Actualmente, los modelos de nicho ecológico nos permiten saber las condiciones ambientales bajo las cuales una especie puede llevar una población viable y su distribución potencial asociada, por lo que se realizó una proyección de la distribución potencial de *Romerolagus diazi* al Pleistoceno tardío (21.000 años antes del presente), que infiere un área aproximada de 959.5233 km² con las condiciones climáticas óptimas para el establecimiento de la especie, la distribución potencial en el presente infiere un área

de 347.4959 km² y la proyección al futuro (2050) predice un área de 87.4326km², indicando una disminución abrupta en el área climáticamente óptima desde el Pleistoceno hasta el futuro por el cambio climático. Mostrando que la información actual y la paleontológica indican que la temperatura es el factor que determina la distribución potencial de esta especie, lo que nos permiten tomar mejores decisiones en el aspecto de la conservación.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 *Biología de la Conservación*

La biología de la conservación es una síntesis de disciplinas científicas, que se ocupan de la actual crisis de la biodiversidad que emerge en la década de 1980, esta se apoya en conservar la diversidad de especies, evitar la extinción de especies por causa de actividades humanas, mantener la interacciones entre especies, permitir la evolución de nuevas especies y reconocer que la diversidad biológica tiene un valor intrínseco. Esta importancia significa que cada especie tiene un valor propio independientemente de los intereses que los seres humanos le atribuyan, proporcionando el sentido de responsabilidad moral y ética para proteger la biodiversidad independientemente de si tal acción beneficia a las personas o no (Primack y Ros, 2002; Dietl, 2016).

Esta disciplina combina tanto enfoques de investigación básica como de ciencia aplicada, a diferencia de la ciencia básica ésta se apoya de áreas como la economía, derecho, educación, política, filosofía y otras materias para operar la conservación e impedir la pérdida de biodiversidad (Hunter y Gibbs, 2007).

Los objetivos de la biología de la conservación no solamente están guiados a especies en peligro de extinción sino también a preocupaciones antropogénicas, particularmente como el valor utilitario de la biodiversidad o de los servicios ecosistémicos como lo sería el seguro abastecimiento de alimentos, el suministro de agua potable y de otros recursos (Dietl, 2016).

Hoy en día presenciamos los cambios ambientales, el efecto del cambio climático, el cual se ha llevado a un ritmo dramáticamente acelerado durante los últimos 50 años, gran parte debido a la actividad antropogénica donde hemos llevado a los hábitats fuera de sus límites naturales, por lo que se ha tenido que voltear al pasado para entender cómo reaccionaron las especies a cambios climáticos anteriormente, usando como campo de estudio la paleobiología de la conservación (Barnosky *et al.*, 2017).

1.2 Paleobiología de la conservación

La paleobiología de la conservación es una rama de la biología que emerge desde la última década y la cual ha ido en rápido crecimiento, se basa en los principios de la ecología moderna y utiliza registros geohistóricos para abordar problemas actuales dentro de la conservación y restauración de ecosistemas. La paleobiología ha sido la fuente principal de información que guarda el mayor número de registros de la historia de los organismos, poblaciones, comunidades y ecosistemas a través de millones de años y de cómo es que la evolución se ha llevado a cabo (Louys, 2012; Bottjer, 2016; Dietl, 2016).

Los objetivos de la paleobiología son el de suministrar datos, ideas y técnicas utilizados para recabar y analizar información física, química y biológica necesarias para comprender cómo los ecosistemas, comunidades, especies, poblaciones y estructuras genéticas varían naturalmente a través del tiempo y el espacio y cómo responden a las principales perturbaciones a las que éstas se enfrentan. Este tipo de estudios paleobiológicos nos permite realizar estrategias para la conservación de la diversidad biológica a largo plazo, ya que la profundidad del tiempo nos permite comprender componentes geológicos e históricos de la estructura de una comunidad (Behrensmeyer y Miller, 2012; Barnosky *et al.*, 2017; Dietl y Flessa, 2017).

Los trabajos realizados con un enfoque de estudio de tiempo geológico a corto plazo son denominados paleobiología del Cuaternario (Dietl y Flessa, 2017), que abarca desde el Pleistoceno (2.6 millones de años [Ma]) hasta el Presente. La ventaja de la paleobiología del Cuaternario se da en la calidad y riqueza de los datos geohistóricos disponibles provenientes de sedimentos, restos bióticos, permafrost, anillos de árboles y sitios arqueológicos, así como el hecho de que muchas de las especies que existieron durante el Pleistoceno son especies actuales o muy parecidas a las actuales, lo que nos permite el desarrollo de proxys como bioindicadores de condiciones ambientales y de generar un contexto geohistórico para las condiciones ambientales actuales (Dietl y Flessa, 2017). Así como el presente nos ayuda a entender cómo es que las especies, comunidades y

ecosistemas respondieron a presiones ambientales en el pasado, lo que nos ayudaría a entender y predecir cómo es que los organismos podrían responder a futuro (Terry, 2009).

Al igual que la biología de la conservación, la paleobiología de la conservación es una ciencia aplicada en la cual se pretende utilizar la información geohistórica para la toma de decisiones acerca de la preservación de la biodiversidad, de los hábitats y de los servicios ecosistémicos (Dietl, 2016). Lo importante del enfoque de la paleobiología de la conservación no solo debe limitarse a traducir la información paleobiológica para poder llevar a cabo acciones en la aplicación de la conservación, sino también el de requerir colaboraciones con organizaciones ambientales, así como de expandir en el conocimiento en legislación y política ambiental (Flessa, 2017).

1.3 El Pleistoceno y su importancia en la paleobiología de la conservación

Durante el Pleistoceno (2.58 Ma – 11700 años AP [antes del Presente], International Commission on Stratigraphy, 2018) las oscilaciones climáticas ocurridas fueron drásticas, las diferencias de los biomas entre las provincias llegaron a ser más acentuadas que en cualquier otra época (Cruz-Muñoz, 2006).

Se presenciaron eventos cíclicos donde la temperatura llegó a descender de manera tan drástica que produjo glaciaciones continentales, durante estas etapas la temperatura llegó a ser 8°C menor a la temperatura actual, también hubo ciertos lapsos donde se presentó un aumento de temperatura, a estos lapsos se les designó como periodos interglaciares, donde la temperatura osciló entre 2° C y 3°C más que la temperatura actual; asimismo hubo una extensiva regresión y transgresión del océano. El registro de estos acontecimientos nos brinda información para medir el tiempo y la tasa de cambios biológicos, por lo que uno esperaría que estas condiciones dieran una respuesta por parte de los organismos en forma de dispersión, adaptación fisiológica o cambio evolutivo (Carroll, 1997; Contreras-López, 2015).

Una de las grandes ventajas en la investigación de este periodo es que la mayor parte de las especies que se encuentran actualmente existieron durante el Pleistoceno (Carroll, 1997), por lo que los fósiles del Cuaternario (Pleistoceno y Holoceno) han demostrado ser de gran apoyo al momento de abordar preguntas dentro de la conservación de la biodiversidad (Louys, 2012).

Sin embargo, los registros paleoambientales generalmente han sido realizados con polen fósil, anillos de árboles, registros glaciares, corales, análisis de isotopos, foraminíferos y ostrácodos como proxies (Farmer y Cook, 2013), no obstante, los micromamíferos son de gran ayuda al momento de hacer reconstrucciones paleoclimáticas, esto debido a que son indicadores sensibles a los cambios climáticos a través de escalas de tiempo cortas o paleontológicas, asimismo estos organismo representan características funcionales que reflejan las interacciones entre estos y el ambiente biótico que los rodea (Terry, 2009; Polly *et al.*, 2011).

Por lo que en este trabajo utilizaremos información biológica actual y los registros fósiles de *Romerolagus diazi* para inferir los cambios en la distribución de esta especie desde el Pleistoceno hasta la actualidad y cómo responderá ante el cambio climático actual.

2. ANTECEDENTES

Valsequillo es una localidad fosilífera con la fauna pleistocénica más representativa en el estado de Puebla. En esta localidad se han llevado a cabo diversos trabajos de los cuales el fechamiento de la zona han sido los más recurrentes, debido a la importancia de este sitio por la presencia de evidencia antropogénica (González *et al.*, 2006b). Pichardo (2000) realizó una datación por radiocarbono de secuencias de tefra y un análisis estratigráfico en la zona arqueológica de Hueyatlaco ubicada en la cuenca de Valsequillo. Debido al grado de permineralización del material fósil estudiado, estos no pudieron ser directamente datados por ^{14}C , sin embargo, la presencia de *Bison antiquus* (Leidy, 1852) establece la existencia de al menos dos cronofaunas, con edad aproximada de 14,000 - 16,000 años AP. Asimismo, las fallas en la datación del material fósil, y el no tener una definición tanto de la paleontología como de la estratigrafía, son el resultado de la falta de comunicación interdisciplinaria que hay sobre esta zona.

González *et al.* (2006a) realizaron una revisión bibliográfica sobre los hallazgos arqueológicos en Valsequillo. Se revisaron citas originales con técnicas de datación de series de Uranio, así como técnicas de datación relativa como el uso de diatomeas, huesos y huellas humanas. De acuerdo con los artefactos arqueológicos, las huellas humanas y la estratigrafía dada por estos, los autores consideran una fecha de hasta al menos 22 000 años AP

González *et al.* (2006b), estudiaron huellas humanas conservadas en cenizas volcánicas induradas las cuales fueron formadas en las partes bajas y a lo largo del lago, en el lugar se presenciaron también huellas de ciervos, cánidos, grandes felinos, y probablemente camellos y bóvidos, lo que sugiere que la cuenca del Valsequillo fue habitada por estas especies desde hace 40,000 años AP durante el Pleistoceno tardío.

VanLandingham (2010), determinó la edad y el paleoambiente de la zona arqueológica de Hueyatlaco, en Valsequillo, utilizando secuencias de diatomeas sugiriendo que el sitio tiene una edad mínima aproximada de 80,000 a 220,000 años AP y un máximo de 220,000 a 430,000 años AP.

Los estudios paleontológicos de vertebrados fósiles en la zona se han enfocado principalmente en megafauna. Contreras-López (2015) estudió 11 ejemplares fósiles pertenecientes a la cuenca de Valsequillo y Río de Dientes ubicados en los municipios de Puebla y Cuautinchán, respectivamente. Dicho material fue depositado en el laboratorio de paleontología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, donde identificó dos órdenes (Artiodactyla y Proboscidea), dos familias (Camelidae y Elephantidae), dos géneros (*Camelops* y *Mammuthus*) y una especie (*Mammuthus columbi*) gracias a las características diagnósticas de los ejemplares. Contreras-López (2015) propone a Río de Dientes como una nueva localidad fosilífera dentro de la cuenca de Valsequillo, además de obtener el primer registro de *Camelops* en esta localidad.

Bravo-Cuevas y Jiménez-Hidalgo (2015), realizaron el primer registro de *Paleolama mirifica* perteneciente al Pleistoceno tardío (Rancholabreano) en la barranca Xocoa en Puebla, siendo este el registro más actual que se tiene de la especie en Norteamérica además de Costa Rica.

Bravo-Cuevas *et al.* (2016) compararon el material fósil postcaraneal y dental de camélidos pertenecientes al Pleistoceno tardío en la cuenca de Valsequillo, en el estudio comparativo las muestras estudiadas pertenecen a dos especies de camélidos (*Hemiauchenia macrocephala* y *Camelops hesternus*). Así mismo caracterizaron el tipo de dieta de las especies descritas, con el fin de explicar reparto de recursos debido a las diferencias de tamaño entre las especies y sus regímenes tróficos.

Carbot-Chanona *et al.* (2017) describieron dos ejemplares de *Mammuthus columbi* procedentes de dos localidades del Pleistoceno en la parte centro-oeste de Puebla, con los cuales pudieron caracterizar la dieta y el hábitat, concluyendo que estas especies tenían hábitos paseadores teniendo como principal alimento pastos lo que sugiere la existencia de hábitats abiertos en esta zona durante el Pleistoceno.

Debido a que el estudio de micromamíferos fósiles necesita de técnicas más minuciosas en campo, los estudios con estos fósiles han sido muy escasos. Cruz-Muñoz (2006) realizó un estudio de microfósiles del Pleistoceno tardío de

Valsequillo, donde menciona que el estudio de estos es escaso en México, sugiere que las especies fósiles estudiadas pertenecen al Rancholabreano y que la vegetación pudo haberse conformado por matorral xerófilo y bosque de coníferas.

Cruz-Muñoz (2009) sugiere la presencia de dos o más tipos de comunidades con dos posibles arreglos en la región; la primera, dos comunidades contemporáneas fueron mezcladas; y segundo, dos o más comunidades existieron en diferentes momentos cada una con condiciones ambientales diferentes. Señala que en la región ha habido una falta de control estratigráfica; sin embargo, es posible evaluar las condiciones paleoambientales utilizando el método de área de simpatria.

En cuanto a la reconstrucción del paleoambiente en Valsequillo, los trabajos son muy escasos, los cuales han utilizado diversos tipos proxys que nos permiten correlacionarlos con parámetros climáticos, ambientales y ecológicos y reconstruirlos en el pasado. Stevens *et al.* (2012) reconstruyeron las condiciones climáticas y ambientales de la cuenca de Valsequillo durante la deposición de gravas hace 40 000 a 8 000 años AP cuando había la presencia de megafauna y seres humanos en la región. Utilizó fósiles de caracol de agua (*Fossaria* sp. y familia Sphaeriidae) y terrestres (*Polygyra couloni*, *Holospira* sp. y la familia Cerionidae), para analizarlos con isótopos estables de oxígeno y carbono. Los resultados obtenidos demostraron que hace 35 000 años el clima de la cuenca de Valsequillo es similar al actual, la precipitación varió estacionalmente durante el Pleistoceno tardío, por lo que las especies que habitaron en esta zona experimentaron cambios a largo plazo y condiciones climáticas estacionales.

Metcalf *et al.* (2016) realizaron la reconstrucción ambiental del Pleistoceno usando isótopos estables, diatomeas, tefra y polen, así como un análisis estratigráfico usando como marcador la ceniza de Xalnene con una edad de 1.3 Ma, como resultados obtuvieron que la cuenca de Valsequillo a principios del Pleistoceno presentó eventos volcánicos importantes, fue ocupado por lagos de aguas poco profundas alimentadas por manantiales, con periodos de desecación intermitentes; de acuerdo al polen encontrado, indican la presencia de pinos y arbustos leñosos.

Los microvertebrados fósiles pueden darnos información más detallada del hábitat debido a que en conjunto con modelos bioclimáticos estos pueden utilizarse como indicadores paleoambientales y paleogeológicos (Martínez-Meyer *et al.*, 2004), sin embargo, los trabajos de reconstrucción paleoambiental o paleoclimática con microvertebrados fósiles en México siguen siendo escasos y el área de Valsequillo, Puebla, no cuenta con algún trabajo de este tipo. Los pocos trabajos paleoambientales en México utilizando microvertebrados fósiles son el de Pérez-Crespo *et al.* (2013), quienes realizaron un modelo bioclimático utilizando mamíferos fósiles actuales y extintos en la zona arqueológica de Guilá Naquitz, Oaxaca. Por medio de estimación por radio carbono, infirieron que el tipo de vegetación existente en el lugar a finales del Pleistoceno hasta los 6.700 años se dividió en tres etapas: una vegetación abierta con escasa cobertura arbórea y con condiciones áridas y escasa lluvia (antes de los 12,000 años AP), seguida de bosques de pino y condiciones más húmedas (12,000 – 9,000 años AP) y por último un bosque tropical caducifolio con lluvias en verano (9,000 a 4,500 años AP), coincidiendo con el registro palinológico del lugar.

Cruz *et al.* (2016), realizaron la reconstrucción paleoambiental y paleoclimática de la cueva de Loltún, Yucatán, utilizando la comunidad fósil de anfibios y reptiles del lugar del Pleistoceno tardío. Por medio del método de ponderación del hábitat para la comunidad de herpetofauna fósil, se pudo inferir que en el lugar existió un mosaico de vegetación, constituido de selva perennifolia, bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo. Por el método de intervalo ecogeográfico mútuo se infirió una temperatura promedio anual de 25.33°C y una precipitación anual de 1,183.74 mm para el Pleistoceno de la cueva.

En México no se cuenta aún con trabajos de paleobiología de la conservación, a pesar de tener un conocimiento importante del Pleistoceno de México, lo cual posiblemente se deba a que esta área de investigación es relativamente nueva, teniendo un mayor auge durante los últimos años principalmente en Norte América (Dietl, 2016). A nivel mundial el objetivo que tiene la paleobiología de la conservación es el de proveer las técnicas y recursos que puedan ser utilizados

para recaudar y analizar información física, química y biológica derivada de registros geohistóricos y como estos pueden ser aplicados para abordar problemas de conservación (Dietl y Flessa, 2017). Louys (2012), realizó una recopilación de trabajos que utilizan datos paleontológicos y paleoecológicos y como estos se pueden manejar dentro de la biología de la conservación, además de ejemplificar como estos datos pueden proveer de nuevas ideas para el desarrollo de esta disciplina ahora y sus direcciones futuras.

Dietl (2016), realizó un análisis sobre la paleobiología en la conservación y el futuro de esta, dando la importancia de movilizar la experiencia colectiva en las ciencias paleontológicas en torno a un propósito en común: la conservación y restauración de la biodiversidad y los servicios de los ecosistemas, así como tener una introspectiva inclusiva de las dimensiones normativas de la paleobiología de la conservación como una prioridad.

Barnosky *et al.* (2017), proponen que la biología de la conservación requiere de un cambio de paradigma, sugiriendo la intersección de la ecología y la paleobiología. Esto permitiría, entre otros objetivos, caracterizar a los ecosistemas de miles a millones de años independientemente de las especies que los ocupan, obtener el rango de variación compositiva y funcional que los ecosistemas han exhibido a lo largo de su historia, siendo necesario para reconocer que cambios actuales causarán o no una pérdida sustancial de la función o servicios del ecosistema, ya que en un mundo en constante y rápido cambio es necesario tener una perspectiva a largo plazo, para especificar y seleccionar objetivos y planes de construcción a futuro.

Louys (2012) y Dietl y Flessa (2017), realizaron una recopilación de trabajos los cuales permitan estimular el desarrollo de esta nueva disciplina en donde los paleontólogos puedan manejar los resultados de sus investigaciones en políticas administrativas prácticas y efectivas. Hadly y Barnosky (2017), realizaron un resumen en el que muestran las diferentes maneras en las que los vertebrados fósiles ayudan a la definición de un rango normal en la variación que los ecosistemas experimentan; así como, de proveer métricas que permitan monitorear

los ecosistemas en la práctica de la conservación. Por otra parte, cómo la composición, abundancia y riqueza de especies en ecosistemas modernos pueden ser comparadas con el registro fósil para evaluar cuando un ecosistema presenta cambios inusuales.

En México hasta la fecha no se han encontrado trabajo con el enfoque de la paleobiología de la conservación, siendo este el primer trabajo con este enfoque realizando ecología predictiva para la distribución de *Romerolagus diazi*.

3. OBJETIVOS

3.1 *Objetivo General*

Por medio del estudio paleobiológico de teporingo (*Romerolagus diazi*), reconstruir el paleoclima de Valsequillo, Puebla, durante el Pleistoceno y analizar cómo ha cambiado su distribución desde el Cuaternario y la repercusión en su conservación ante el cambio climático actual.

3.2 *Objetivos Particulares*

- Relacionar el nicho climático y la abundancia actual de *Romerolagus diazi*.
- Reconstruir el paleoclima y plaeoambiente durante el Pleistoceno del área de Valsequillo utilizando como proxy a *Romerolagus diazi*
- Con el conocimiento biogeográfico del pasado, presente y futuro predecir los cambios en la distribución geográfica de *Romerolagus diazi* y como esto afecta en su conservación.

4. AREA DE ESTUDIO

La cuenca del Valsequillo se localiza en la parte central del Estado de Puebla, ocupado por el valle Puebla-Tlaxcala (Solis-Torres, 2015), a unos 15 km de la ciudad de Puebla. Se ubica a una altitud de 2040 a 2056 msnm (Cruz-Muñoz, 2006), actualmente presenta un clima templado, con una temperatura media anual entre 12° y 18° con lluvias en verano, muestra una vegetación de bosque de encino, bosque tropical caducifolio, bosque de coníferas, matorral xerófilo, bosque de galería, palmar y pastizales (Contreras-López, 2015).

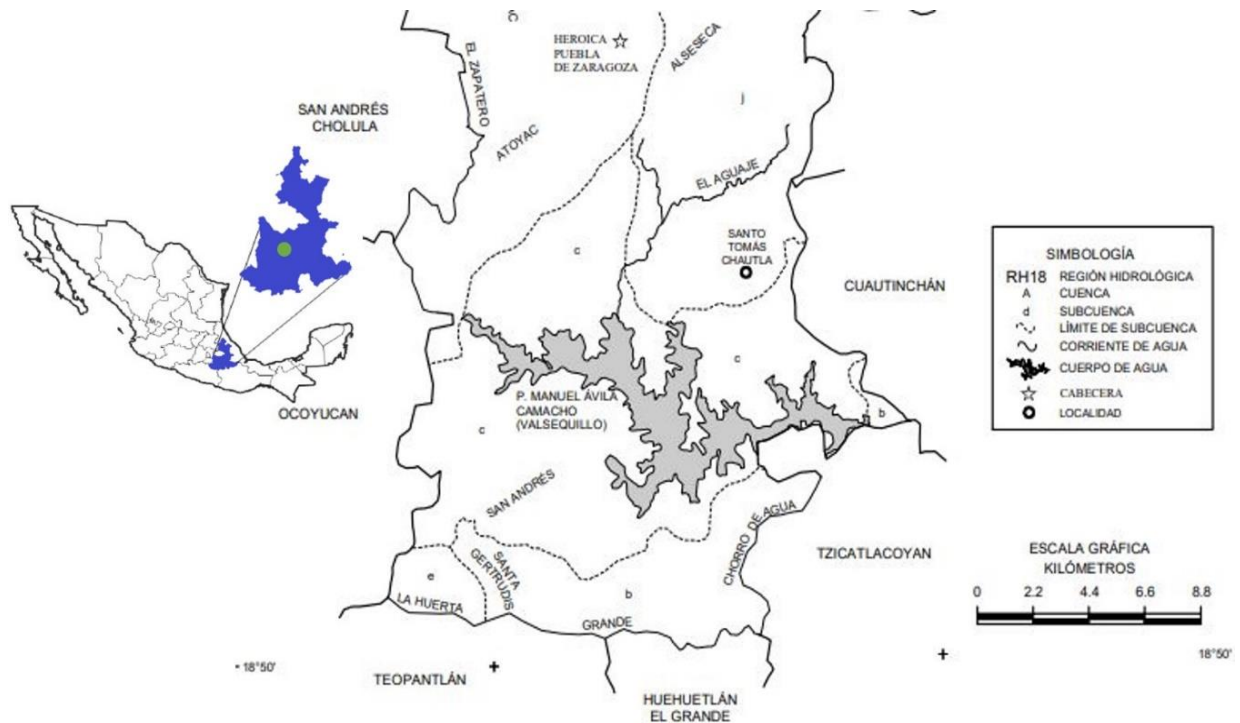


Fig. 1 Ubicación de la cuenca de Valsequillo, Puebla (INEGI, 2005).

La estratigrafía de Valsequillo (Figura 2) comienza en su base con sedimentos del Cretácico Temprano con presencia de calizas marinas. Posteriormente, le continúa la secuencia del Grupo Balsas rocas sedimentarias de color rojo, de edad Eoceno-Oligoceno, estos estratos están compuestas por tobas basálticas y derrames de lava (*Zacachimalpa* o *Caulapan tuffs & lakes beds*, *Ixcusco lava*), sin embargo, la

mayor parte de estos sedimentos consisten en depósitos volcánicos de arcilla-arenosa-carbonatada y en menor proporción limo-carbonatado depositados en grandes cuencas (Castañeda *et al.*, 2015). Posteriormente en los estratos superiores existe la presencia de rocas ígneas (tobas intermedias y ácidas, andesitas, basalto y otros volcanoclásticos) y rocas sedimentarias (calizas, arenisca-conglomerado, conglomerado y limolita-arenisca) de edad pleistocénica (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2015), en la cual se han encontrado varios fósiles de mamíferos y artefactos humanos (González *et al.*, 2006).

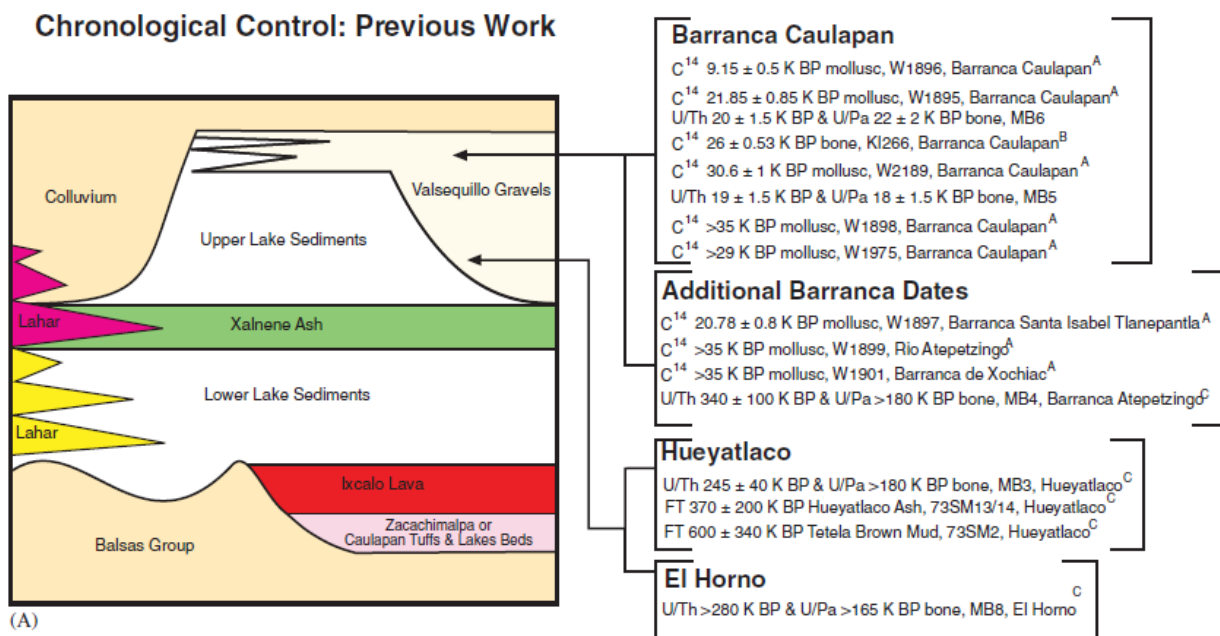


Fig. 2 Estratigrafía del área de Valsequillo, Puebla con edades isotópicas para cada una de las localidades alrededor de Valsequillo (González *et al.*, 2006b).

5. MATERIAL Y MÉTODOS

5.1 Conocimiento actual de *Romerolagus diazi*.

Los lagomorfos verdaderos aparecieron en el Paleoceno tardío, hace aproximadamente 56 Ma., dentro de este orden, encontramos una familia completamente fósil, Eurymylidae que pertenece al Plioceno tardío (2.58 Ma AP), y dos familias actuales, Ochotonidae con un solo género viviente, *Ochotona* (pikas); y Leporidae, esta familia tiene una amplia distribución en diversos tipos de vegetación, en América se desarrolló principalmente durante el Oligoceno y el Mioceno (33.9 Ma) (Arroyo-Cabrales y Polaco, 2004). No se sabe con precisión el origen de *Romerolagus* debido a la falta de registros fósiles, no obstante Robinson y Matthee (2005) y Smith *et al.* (2018) proponen a este género como el grupo más primitivo dentro de los lepóridos, con una diversificación en el Eoceno tardío aproximadamente entre 35 y 38 Ma. Sin embargo, Ge *et al.* (2013) proponen que la divergencia de este género fue hace 5.68 Ma.

El teporingo (*Romerolagus diazi*) es un género monoespecífico, relictivo y endémico de México (Cervantes y Martínez, 1992), su rango de distribución se limita a la Faja Volcánica Transmexicana, restringido en los volcanes El Pelado, Tláloc, Popocatepetl e Iztacihualt, con una distribución cerca de 386 km², encontrándose a una elevación de entre 2800 a 4250 msnm dentro del Corredor Biológico Chichinautzin (Figura 3). Es una especie especialista y depende de pastizales subalpinos amacollados para su supervivencia, por lo que habita principalmente en hábitats compuestos principalmente por bosques de pino con un subpiso de zacatón, bosques de oyamel y además presencia de gramíneas amacolladas (SEMARNAT, 2018).

De acuerdo con la CONANP (Área de Protección de Flora y Fauna Corredor Biológico Chichinautzin, 2011), *Romerolagus diazi* se encuentra en 16 áreas potenciales de distribución, de las cuales cuatro son áreas núcleo (volcanes) y 12 en zonas periféricas ubicadas en los márgenes de los volcanes Pelado y Tláloc, estimándose actualmente una población total de entre 2 500 y 120 individuos. En

este hábitat el verano es templado y lluvioso y el invierno seco, la TMA (temperatura media anual) es de 9.6 °C y la PA (precipitación anual) es de 1 334 mm.

Actualmente se encuentra registrada en categoría de especie en peligro de extinción en la Red Data Book de la UICN, así como en la NOM-059 SEMARNAT-2010 en categoría de peligro de extinción (SEMARNAT, 2010), esto debido a la destrucción de su hábitat por la acción antropogénica como la agricultura, la ganadería, la tala clandestina, incendios, sobrepastoreo, monocultivos y la urbanización, además de ser presa potencial de varios depredadores (comadreja, lince, coyote, halcón, búho, etc.) ya que es parte importante dentro de las cadenas tróficas (Ceballos y Oliva, 2005; Rizo-Aguilar *et al.*, 2014).

Los estudios realizados anteriormente con *Romerolagus diazi* han sido acerca de su dieta (Martínez-Vázquez, 1987; Cervantes y Martínez, 1992; Núñez-García, 2010; González-Santana, 2017), comportamiento (Sauter-Bindel. 1988; Olvera-Ramírez, 1994; Zedillo-Avelleyra, 2013), fisiología (Mata-Castro, 1995; Ambriz-García, 2004; Trillanes-Flores, 2008; Vega-Arnaud, 2010; Ramos-Garduño, 2011), análisis genéticos (González-Cozatl, 1992; Ramírez-Silva, 2009) y distribución y abundancia (Hoth *et al.*, 1987; Velázquez *et al.*, 1994; Rizo-Aguilar *et al.*, 2014; Rizo Aguilar *et al.*, 2016), por lo que este será el primer trabajo en realizar una reconstrucción paleoclimática y paleoambiental con material fósil de esta especie.

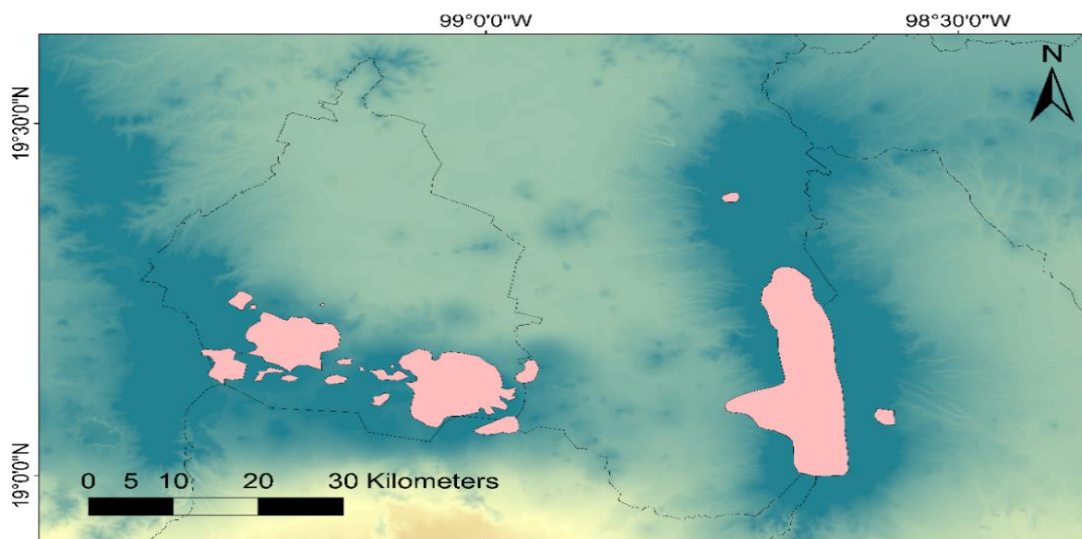


Fig. 3 Distribución actual de acuerdo con la IUCN Red List de *Romerolagus diazi*.

El material fósil estudiado se encuentra depositado en el Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticúl Álvarez Solórzano”, del Instituto Nacional de Antropología e Historia (DP), el número de piezas del material fósil se refieren a los datos encontrados en el trabajo de Cruz-Muñoz (2006), refiriéndose a este como el primer trabajo al registrar material fósil de *Romerolagus diazi* en la cuenca de Valsequillo, Puebla.

5.2 Relación abundancia-centroide de nicho

Para el manejo y conservación de especies se requiere conocer algunos aspectos de su información básica, más específicamente de su distribución geográfica y su abundancia. Actualmente, una de las herramientas que nos permite conocer la distribución geográfica de una especie tanto en el presente, el pasado y el futuro son los Modelos de Nicho Ecológico (Yáñez-Arenas *et al.*, 2012). Para estudios en el pasado, el modelo de nicho ecológico nos ayuda a interpretar como fueron los procesos de extinción de especies, mecanismos de especiación, distribución pasada de taxones, la localización de refugios pleistocénicos y rutas de migración históricas (Cruz-Silva, 2012).

Como primera parte se modelará la distancia al centro del nicho climático de *Romerolagus diazi*, para un tiempo de periodo en particular, en este caso el periodo actual, el cual se basará en los parámetros climáticos de temperatura y precipitación, con las ocurrencias históricas y actuales de la especie. Para obtener la distribución de las poblaciones de *Romerolagus diazi*, se realizó una búsqueda exhaustiva en las bases de datos: Global Biodiversity Information Facility (www.gbif.org), Integrated Digitized Biocollections (www.idigbio.org), IUCN Red List (www.iucnredlist.org), CONABIO (www.enciclovida.mx), CONANP (www.conanp.gob.mx) y literatura especializada (Velázquez *et al.*, 1994; *Área de Protección de Flora y Fauna Corredor Biológico Chichinautzin*, 2011; Hunter y Cresswell, 2015, Rizo-Aguilar *et al.*, 2014, 2016; Uriostegui-Velarde *et al.*, 2018). Los registros de presencia se limpiaron revisando las bases de datos electrónicas, eliminando los registros que no encajaban con la distribución conocida, los duplicados y los registros con una distancia menor a 1 km entre ellos.

Con los registros obtenidos, se realizaron modelos de nicho ecológico (MNE) utilizando el algoritmo MaxEnt v3.3.4, el cual nos permite usar el MNE para estimar la distribución potencial de la especie en el presente y poderla proyectar a otros periodos de tiempo como el Pleistoceno, aun cuando se cuente con un número pequeño de registros (Cruz *et al.*, 2016); para poder desarrollar estos modelos se utilizaron 19 variables bioclimáticas provenientes de la base de datos de WorldClim (www.worldclim.org/bioclim) (Hijmans *et al.*, 2005; Fick y Hijmans, 2017) con una resolución de ~1 km, todas estas variables se encuentran en coordenadas geográficas (datum WGS84). Se generaron 5 modelos para la especie usando el muestreo bootstrap. Las predicciones obtenidas de MaxEnt se evaluaron utilizando el área bajo la curva (AUC), el cual evalúa la capacidad del modelo entre ubicaciones donde las observaciones están presentes o ausentes estándar (Yañez-Arenas *et al.*, 2012). Para obtener la distribución potencial se reclasificó utilizando el umbral *10 percentil training presence*, obteniendo un mapa binario indicando las condiciones climáticas óptimas para *R. diazi*.

A la par, se utilizó el programa Wallace v1.0.6 (wallaceecomod.github.io), que permite realizar el modelaje de nichos de especies y distribuciones geográficas, ya que estiman la respuesta de una especie con el medio ambiente (Kass *et al.*, 2018). Para el desarrollo del modelo, primero, por medio de un algoritmo de adelgazamiento espacial, se eliminaron localidades con ocurrencias que estuvieran repetidas o fuera del mapa ya que este es un modelo de solo presencia, estas ocurrencias se relacionaron con variables bioclimáticas de WorldClim (www.worldclim.org/bioclim) (Hijmans *et al.*, 2005; Fick y Hijmans, 2017) para la predicción espacial, las cuales tiene una resolución de ~1 km. Se realizó un polígono convexo mínimo alrededor de los puntos de ocurrencia que nos permite recortar las cuadrículas de predicción, las cuales por medio de un modelo espacial (k-fold cross-validation) dividen en cuatro partes la ocurrencia en grupos de validación. Para evaluar el modelo se utilizó el algoritmo de fondo de presencia Maxent que nos permite estimar la respuesta de la especie al medio ambiente restringida lo más uniforme posible al área de estudio, de manera que se caracteriza esta área mediante una extracción de muestra aleatoria; para poder determinar la forma de

las relaciones disponibles en el espacio ambiental y la complejidad del se utilizó el modelo que tuvo mejor ajuste fue el “L” (lineal), también se utilizó el área bajo la curva (AUC) que juzga la capacidad discriminativa del modelo, la tasa de omisión (OR) que evalúa la capacidad de un clasificador binario para predecir localidades y el criterio de información de Akaike (AIC) evalúa al modelo cuando este está basado en una regresión.

Para caracterizar el nicho climático, se utilizaron las 19 variables bioclimáticas obtenidas de WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005; Fick y Hijmans, 2017) con la predicción de los modelos de distribución obtenidos en Maxent, ya que los modelos resultaron mejor que los realizados en Wallace. Estos fueron analizados en ArcMap 10.2 (<http://desktop.arcgis.com>) produciendo una cuadrícula con una tabla de atributos que contiene valores climáticos únicos por pixel, los cuales se transformaron en variables normales estandarizadas, utilizando la *z-normal*, de tal forma que a cada valor se le sustrajo su promedio y se le dividió sobre su desviación estándar (Yañez-Arenas *et al.*, 2012; Martínez-Meyer *et al.*, 2013). Así, el centroide de nicho será el punto en el que el valor de todas las variables sea igual a cero, lo que representa que las condiciones ambientales óptimas, donde se debe comprobar si la abundancia máxima de la especie ocurre en los sitios más cercanos a su centroide de nicho ecológico (Yañez-Arenas *et al.*, 2014).

A continuación, se identificaron las celdas de la cuadrícula correspondiente a los puntos donde se tenían los datos de abundancia relativa actual del zacatuche. Se calculó la distancia del centroide de nicho (DCN) con el valor de los pixeles adecuados a cada dimensión ambiental utilizando la distancia de Mahalanobis (Yañez-Arenas *et al.*, 2014), para relacionar la abundancia observada con las medidas de distancia al centroide de nicho mediante una regresión que tenga el mayor ajuste (Martínez-Meyer *et al.*, 2013) y así obtener una variación de la densidad de la población relacionada con las variables bioclimáticas utilizadas.

5.3 Reconstrucción paleoclimática

Para caracterizar el paleoclima en la cuenca de Valsequillo, Puebla, se utilizó la abundancia relativa fósil, dada por el Número Total de Restos (NTR) de ejemplares

pleistocénicos de *Romerolagus diazi*, que nos permitiera calcular el valor de la Distancia de Centroide de Nicho fósil (DCNf). Esto se realizó despejando la variable x de la ecuación dada de la regresión de mayor ajuste obtenida entre la abundancia actual y la DCN actual. Posteriormente se relacionó la DCN actual con la temperatura promedio anual (TMA) y la precipitación anual (PA) actuales, por medio de la regresión con mayor ajuste, y se identificó la relación entre las variables climáticas y el centroide de nicho actuales. Para obtener los datos paleoclimáticos se despejó la variable x de cada una de las regresiones con mayor ajuste utilizadas para la relación entre la DCN y las variables bioclimáticas. El valor de DNCf se reemplazó en la variable x y se obtuvieron los valores de la TMA y la PA en el pasado (Cuadro 1).

Cuadro 1. Relación entre la abundancia con la Distancia de Centroide de Nicho la DNC con respecto a la TMA y PA actual, dentro de la distribución de Romerolagus diazi.

Relación		Formula	R ²	Descripción
DCN	Abundancia	$y = 12.119x^{0.195}$	0.1386	Relación de la abundancia de nicho respecto a la abundancia
NTR	DCN	$x = \sqrt[0.222]{y/15.69}$	-	Despeje de la variable x para inferir la DCN fósil
TMA	DCN	$y = 39.722x^2 - 840.93x + 4393.3$	0.922	Relación entre la DCN respecto a la TMA
PA	DCN	$y = 0.0131x^2 - 30.349x + 17470$	0.7768	Relación entre la DCN respecto a la PA
TMA	DCNf	$x = \frac{-(-841.1) - \sqrt{y}}{2(39.762)} + \frac{(-841.1)^2 - 4(39.762)(4393)}{4(39.762^2)}$	-	Despeje de la variable x con el DCNf para inferir la paleotemperatura
P	DCNf	$x = \frac{-(-30.349) - \sqrt{y}}{2(0.0131)} + \frac{(-30.349)^2 - 4(0.0131)(17470)}{4(0.0131^2)}$	-	Despeje de la variable x con el DCNf para inferir la paleoprecipitación

5.4 Paleobiología de la conservación. Microvertebrados fósiles para el entendimiento del futuro.

Actualmente el Modelado de Nicho Ecológico (MNE) ha sido ampliamente utilizado para realizar mapeos de distribución de especies a diferentes escalas con propósitos de conservación (Yáñez-Arenas *et al.*, 2012). El modelado de nicho ecológico nos permite saber las condiciones ambientales bajo las cuales una especie puede llevar una población viable y su distribución potencial asociada, particularmente cuando sólo se tiene como información la abundancia de la especie, y nos ayudará a predecir patrones geográficos de abundancia (Yáñez-Arenas *et al.*, 2014).

Se realizó una proyección de la distribución potencial de *Romerolagus diazi* al pasado, específicamente el Pleistoceno tardío, y una proyección al futuro, representando el escenario más drástico al año 2050. Para esto, se siguió el mismo procedimiento para evaluar la predicción de distribución potencial en el presente, utilizando las variables bioclimáticas de WorldClim (<http://www.worldclim.org/bioclim>) (Hijmans *et al.*, 2005; Fick y Hijmans, 2017) que nos ayudarán a predecir la distribución potencial de *Romerolagus diazi* tanto al pasado como al futuro.

Las distribuciones potenciales obtenidas de los modelos de nicho ecológico permitirán comparar cuánto ha cambiado el área de distribución desde el Pleistoceno hasta la actualidad y la probabilidad de que cambie en el futuro. Las áreas de distribución potencial se compararon en ArcMap por medio de la regresión con mayor ajuste para observar si hay una tendencia positiva o negativa en la conservación de *Romerolagus diazi* desde el Pleistoceno y cuál será la tendencia hacia el futuro en un evento de cambio climático.

6. RESULTADOS

6.1 DCN actual y modelo de distribución potencial de *Romerolagus diazi*

De acuerdo con las bases de datos y literatura consultadas, se obtuvieron un total de 173 puntos de ocurrencia actuales únicos (Figura 4). El MNE reclasificado mostró que la distribución de *Romerolagus diazi* se encuentra principalmente en montañas de la Faja Volcánica Transmexicana a altas elevaciones en zonas de bosques de pino, roble y abetos, y matorrales de zacatón.

La regresión con mayor ajuste entre la abundancia relativa y la Distancia de Centroide de Nicho (DCN) actual, fue una regresión exponencial ($R^2= 0.0996$, $y=15.69x^{0.222}$) la cual demuestra que la mayor abundancia de *R. diazi* se encuentra en la parte más cercana al centro de su nicho climático (Figura 5).

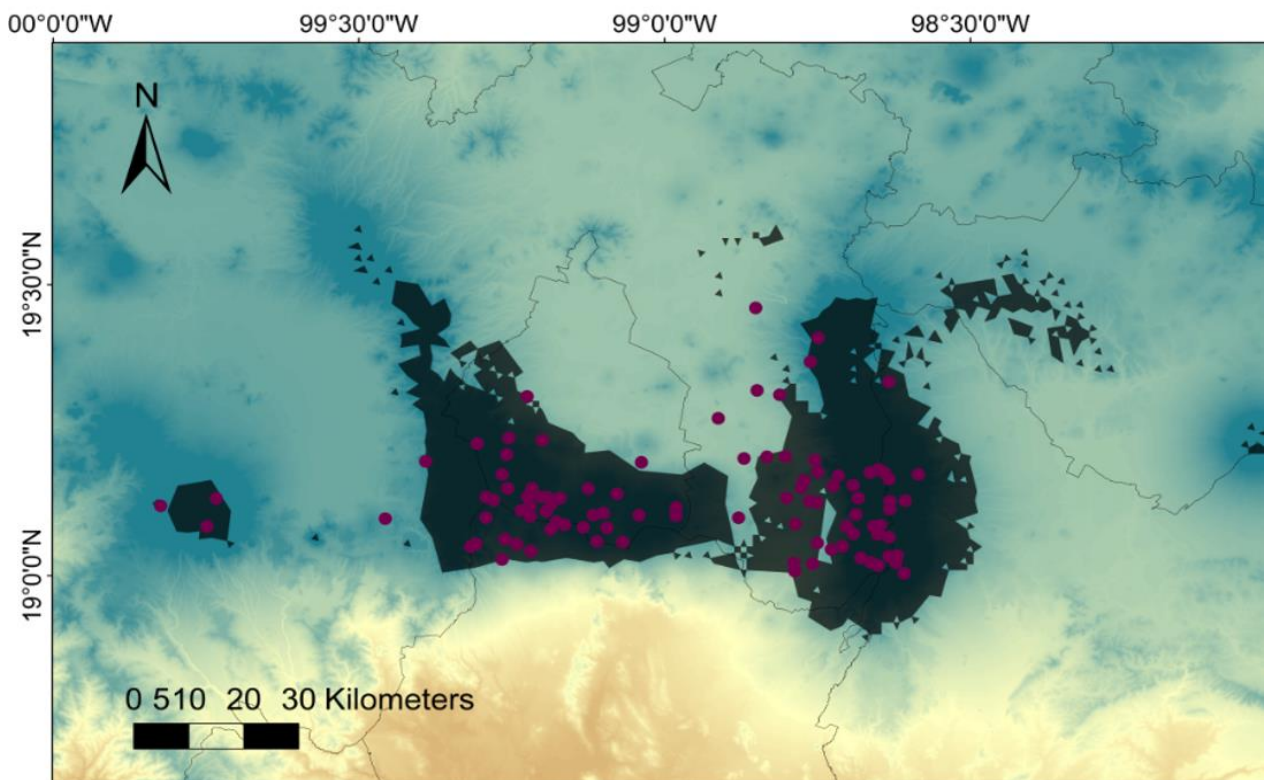


Fig. 4 Modelo de distribución actual. La zona gris representa la distribución potencial que presenta actualmente *Romerolagus diazi*. Los puntos violetas representan los 173 puntos de ocurrencia actual.

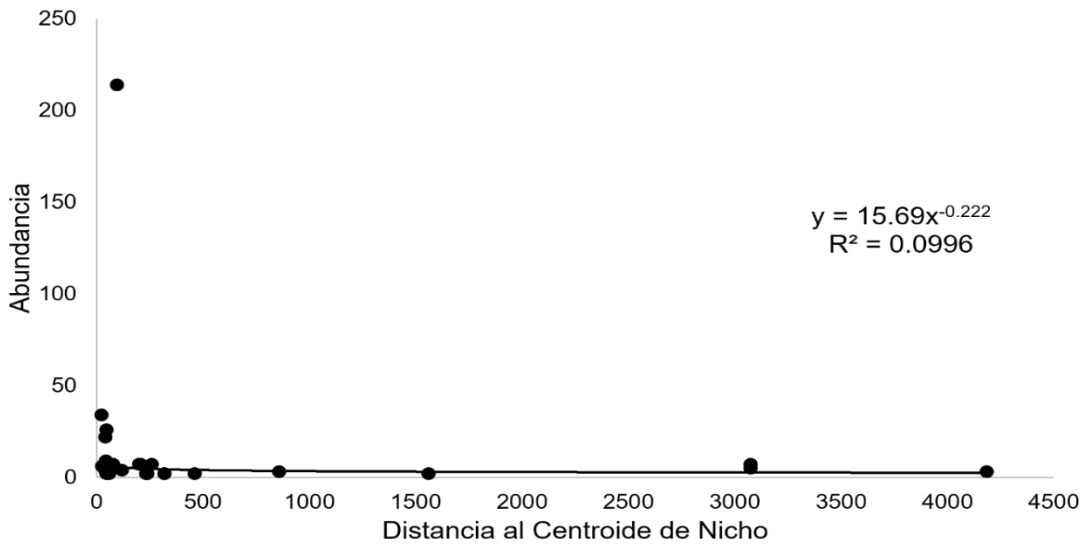
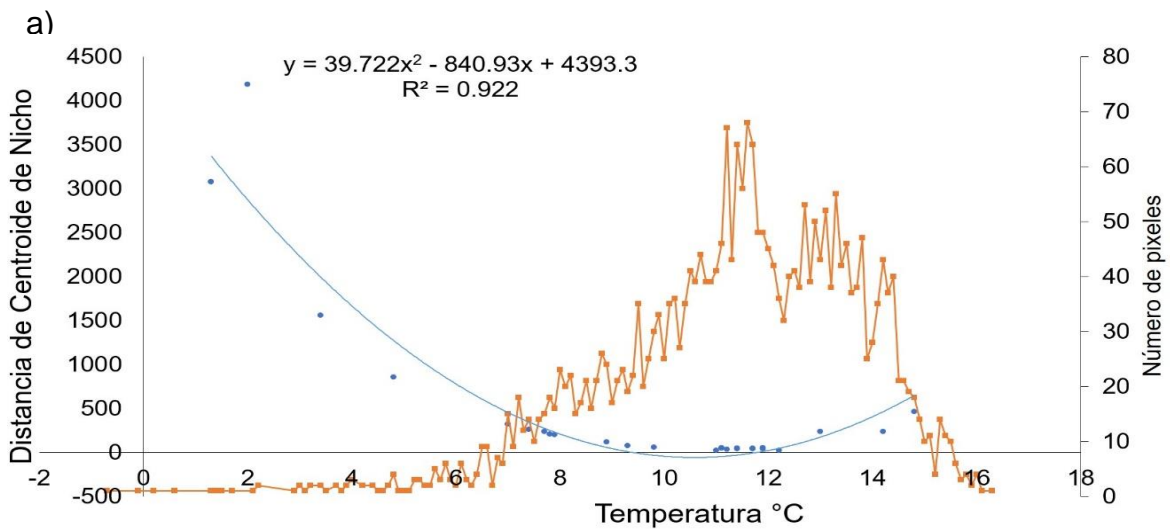


Fig. 5 Relación entre la abundancia y la distancia de centrode de nicho (DCN) para *Romerolagus diazi*.

Al relacionar la DCN con la M actual, la regresión con mayor ajuste fue de tipo polinómica de segundo grado ($R^2= 0.922$, $y= 39.722x^2-840.93x+4393.3$) y se obtiene que la menor DCN, se encuentran en los 11.32°C (Figura 6a). En el caso de la relación entra la DCN y la PA actual, al igual que con la TMA la regresión que tuvo mayor ajuste fue de tipo polinómica de segundo grado ($R^2 = 0.7768$, $y= 0.0131x^2 30.349x+ 17470$) en la cual la menor DCN se encuentra cerca de los 1110.71 mm (Figura 6b).



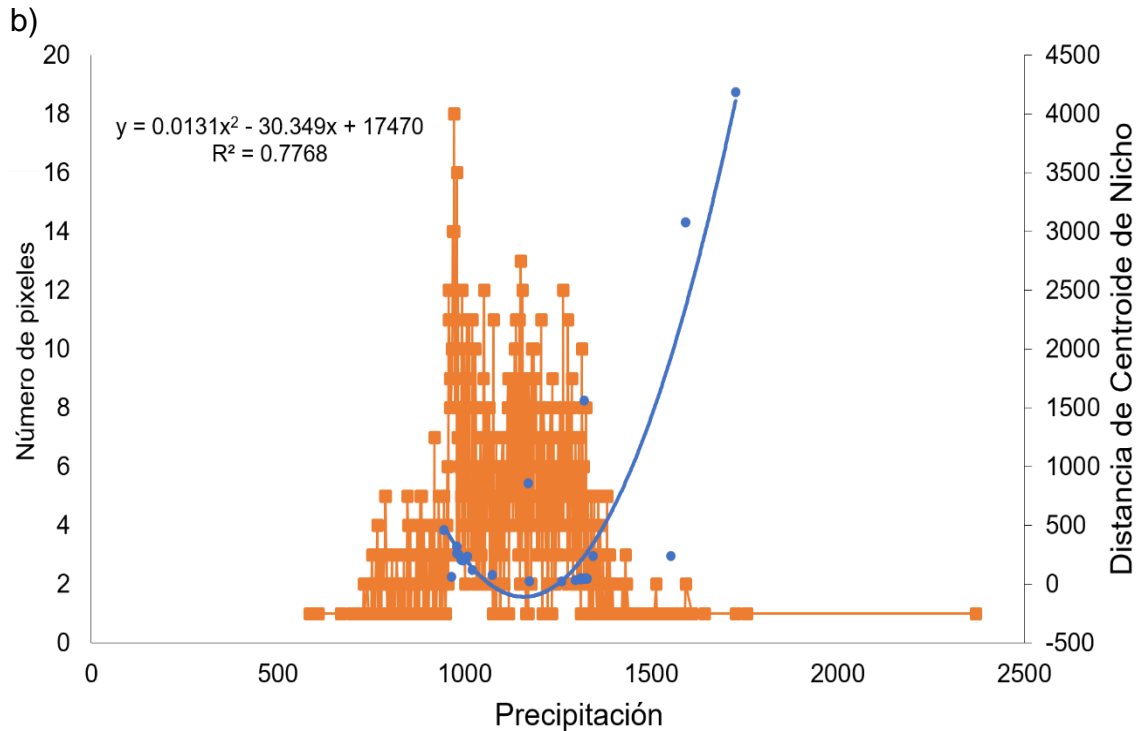


Fig. 6a Regresión entre la Distancia al Centroide de Nicho (DCN) con respecto a la distribución (a) la Temperatura Media Anual (TMA) y (b) la precipitación anual (PA) en el área de distribución potencial actual de *R. diazi*

6.2 Reconstrucción paleoclimática

Sustituyendo los valores obtenidos entre la abundancia relativa fósil (NTR) y la regresión exponencial de la DCN actual se calculó la DCN fósil ($x=75.9456$). La reconstrucción paleoclimática para la zona de Valsequillo infieren valores climáticos de TMA pleistocénica de 12.39 °C indicando temperaturas promedio anuales más frías (-4.64 °C). En cuanto a la PA pleistocénica se infieren valores de 1234.50 mm siendo estos valores más alto que los actuales (Cuadro 2), al compararlos con los valores de la estación meteorológica de San Baltazar Tétela (smn.cna.gob.mx), que se encuentra dentro del área de Valsequillo.

Cuadro 2. Comparación de los valores de la TMA y la PA para el presente y el Pleistoceno, así como la diferencia. Los valores del presente se obtuvieron de la estación meteorológica de San Baltazar Tetela, dentro del área de Valsequillo.

	Presente	Pleistoceno	Diferencia
Temperatura	17°C	12.39 °C	-4.64 °C
Precipitación	622.2 mm	1234.50 mm	612.3 mm

6.3 Paleobiología de la conservación

Se compararon las áreas de distribución potencial de *R. diazi* desde el Pleistoceno hasta la actualidad y su posible distribución al año 2050 (Figura 7-9). Se utilizó una regresión de mayor ajuste logarítmica ($R^2= 0.9938$, $Y = - 8034\ln(x) + 9446.6$) para observar la pérdida de área con las condiciones climáticas propicias desde el Pleistoceno hasta el futuro (Figura 10). La regresión muestra una disminución del área de distribución desde el Pleistoceno a la actualidad y la posible pérdida en el futuro, lo cual se observa cuando solapamos las tres distribuciones en el tiempo (Figura 11), mostrando una tendencia clara y pronunciada de la pérdida de áreas climáticamente óptimas para la presencia de *R. diazi*.

Durante el Pleistoceno tardío el área óptima con las condiciones climáticas para que viviera el teporingo era casi tres veces mayores a las actuales con un área de 959.523 km² (Cuadro 3). Incluso se puede observar en el modelo de distribución que parte del área de distribución de *Romerolagus diazi* se encuentra en la parte sureste de lo que hoy es el estado de Puebla, lugar donde se encuentra el área de Valsequillo, apoyando la presencia fósil de la especie con los MNE (Figura 7).

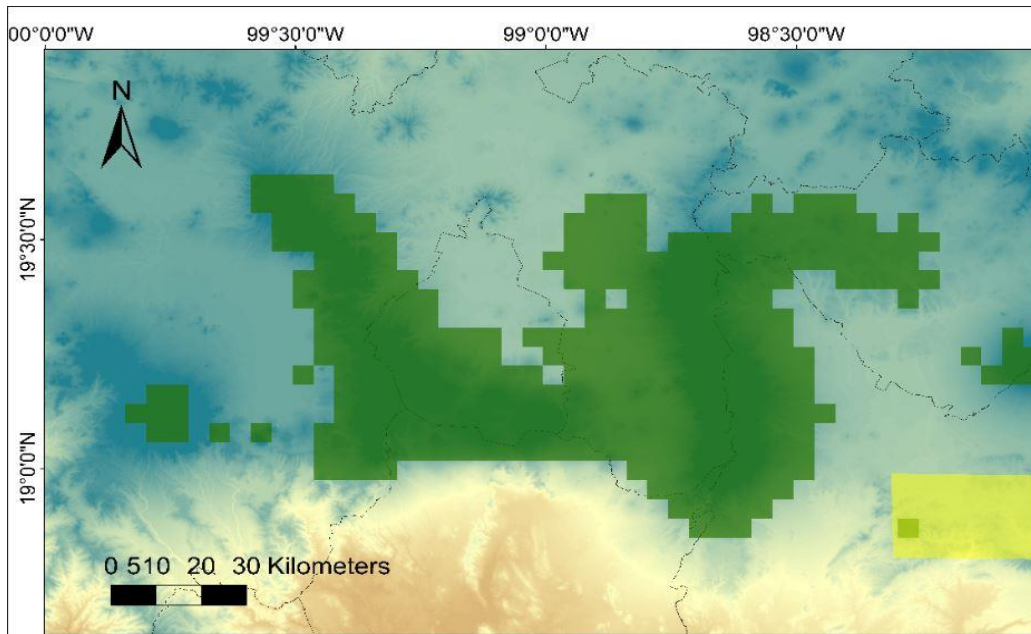


Fig.7 Distribución potencial de *Romerolagus diazi* durante el Pleistoceno (verde). Se puede observar un cuadro en la parte sureste que se corresponde con el área de Valsequillo, Puebla (amarillo). Colores hacia el azul oscuro indican elevaciones más altas y hacia el café elevaciones más bajas.

La distribución potencial de *R. diazi* en el presente abarca 347.495 km² (Cuadro 3) de área, ubicándose en zonas altas y alrededor de los volcanes Tlaloc, Iztacihuatl y Popocatepetl, abarcando el sur de estado de México y el Norte del estado de Morelos, donde las condiciones climáticas son las ideales para su distribución (Figura 8).

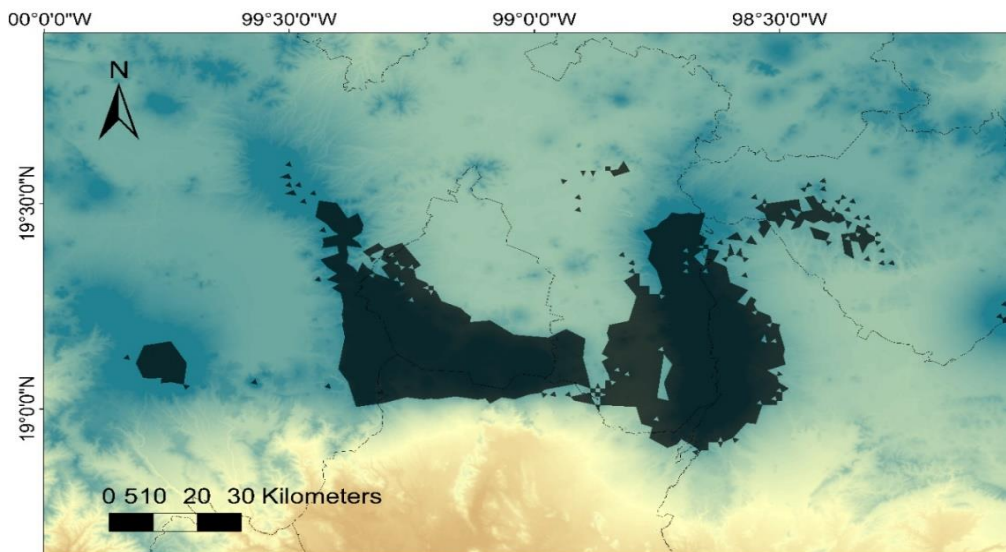


Fig.8 Distribución potencial actual (negro) de *Romerolagus diazi*. Colores hacia el azul oscuro indican elevaciones más altas y hacia el café elevaciones más bajas.

Para el futuro en el año 2050 se infiere que la distribución de los valores climáticos en los cuales puede habitar *R. diazi* disminuye casi 3 veces la distribución potencial actual, con un área de 87.432 km² (Cuadro 3). La distribución obtenida para el futuro (Figura 9) es muy similar a la reportada por la IUCN (Figura 3), lo cual indica que la deforestación y el cambio de uso de suelo del hábitat del teporingo afecta ampliamente a la especie.

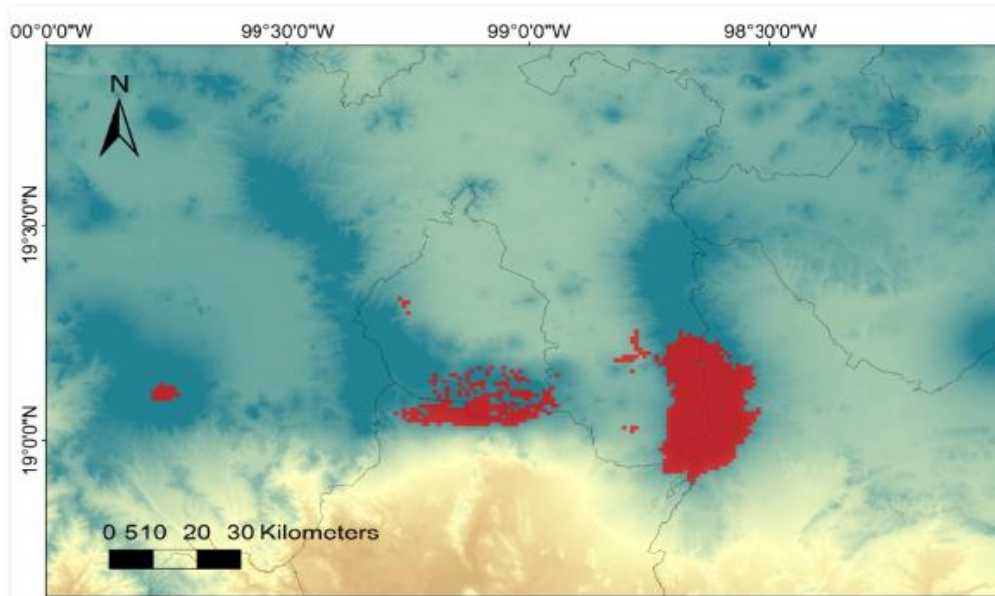


Fig. 9 Distribución potencial al año 2050 (rojo) de *Romerolagus diazi*. Colores hacia el azul oscuro indican elevaciones más altas y hacia el café elevaciones más bajas.

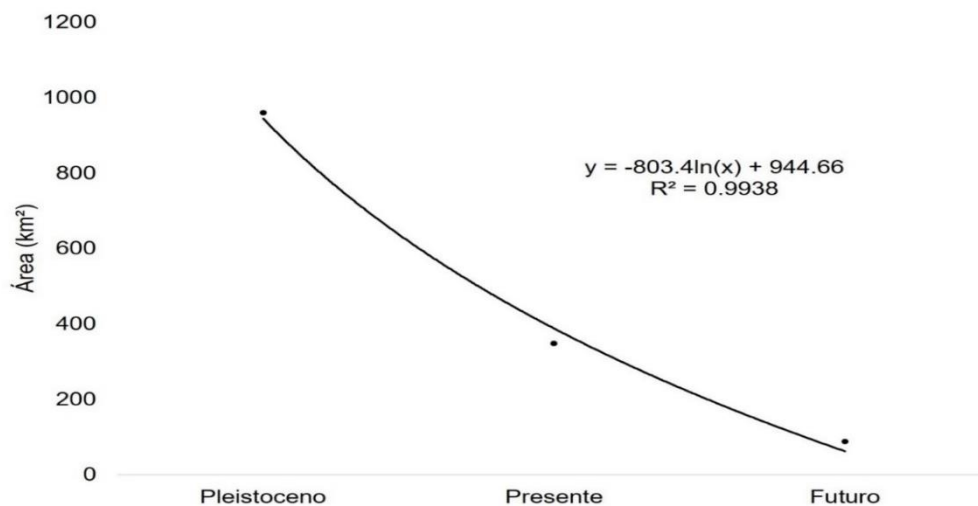


Fig. 10 Pérdida del área de distribución potencial de *Romerolagus diazi*.

Cuadro 3. Rangos predictivos de distribución de *Romerolagus diazi* en km², de acuerdo con el pleistoceno, presente y futuro

Tiempo	Área km ²
Pleistoceno	959.523224
Presente	347.495888
Futuro	87.43266

Al comparar la TMA en los tres periodos de tiempo (Pleistoceno, actual y futuro), se tiene que la preferencia que tiene *Romerolagus diazi* se encuentra en los 12.39 ± 8.76 °C, la cual puede visualizarse con un amplio rango en la distribución tanto para el Pleistoceno como para la actualidad; sin embargo, para el futuro la disponibilidad de esta temperatura óptima se reduce ampliamente (Figura 12). En cuanto a la PA, la preferencia de *Romerolagus diazi* es de 1234.50 ± 1082.21 mm, la cual está presente y es óptima en los tres periodos de tiempo (Figura 13).

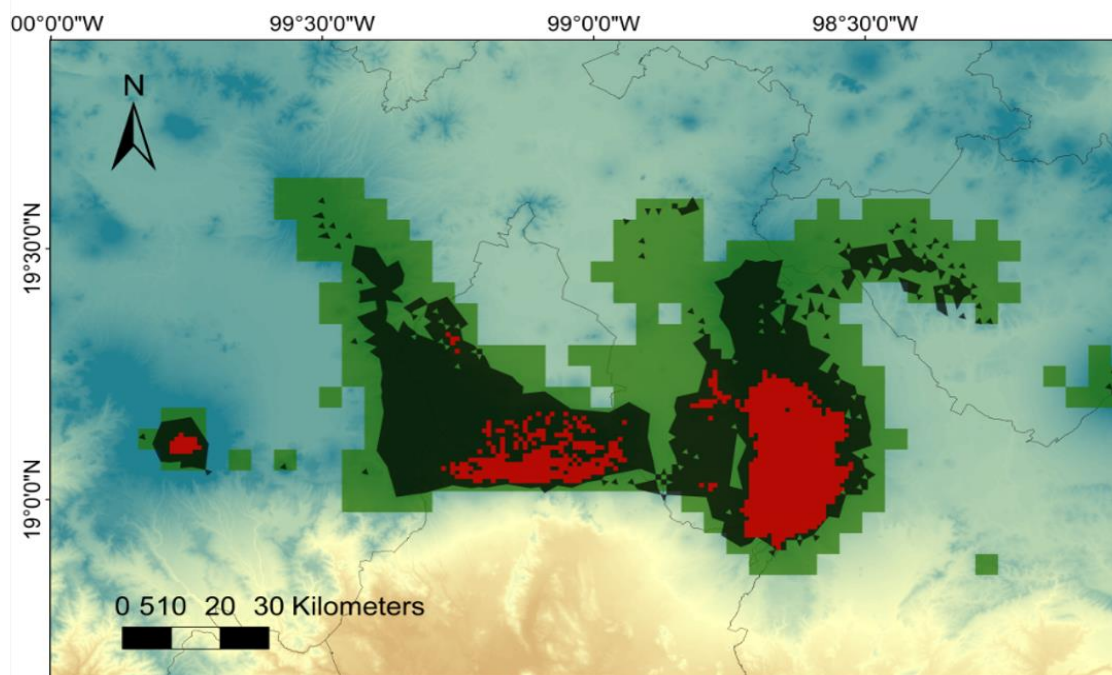


Fig. 11 Comparación de los modelos de distribución en los 3 tiempos: Pleistoceno (verde), presente (negro) y futuro año 2050 (rojo)

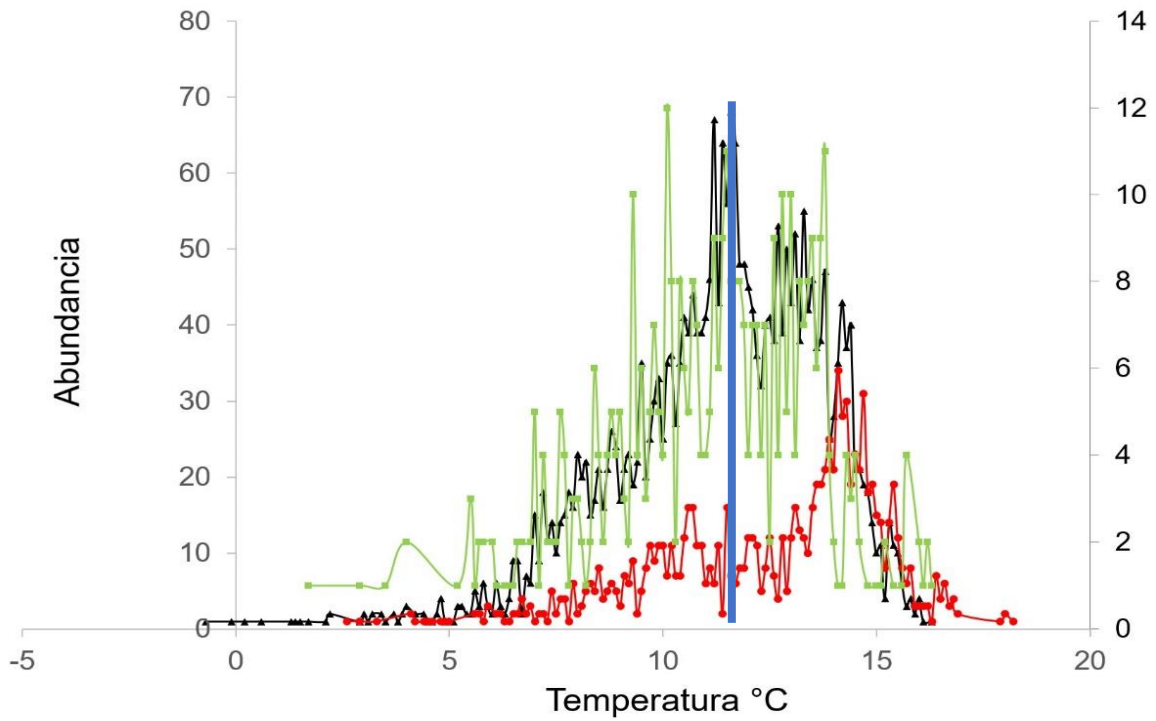


Fig. 12 Comparación de la TMA entre el Pleistoceno (verde), actual (negro) y futuro (rojo). La línea azul indica el promedio de la TMA donde habita actualmente el tepalcingo.

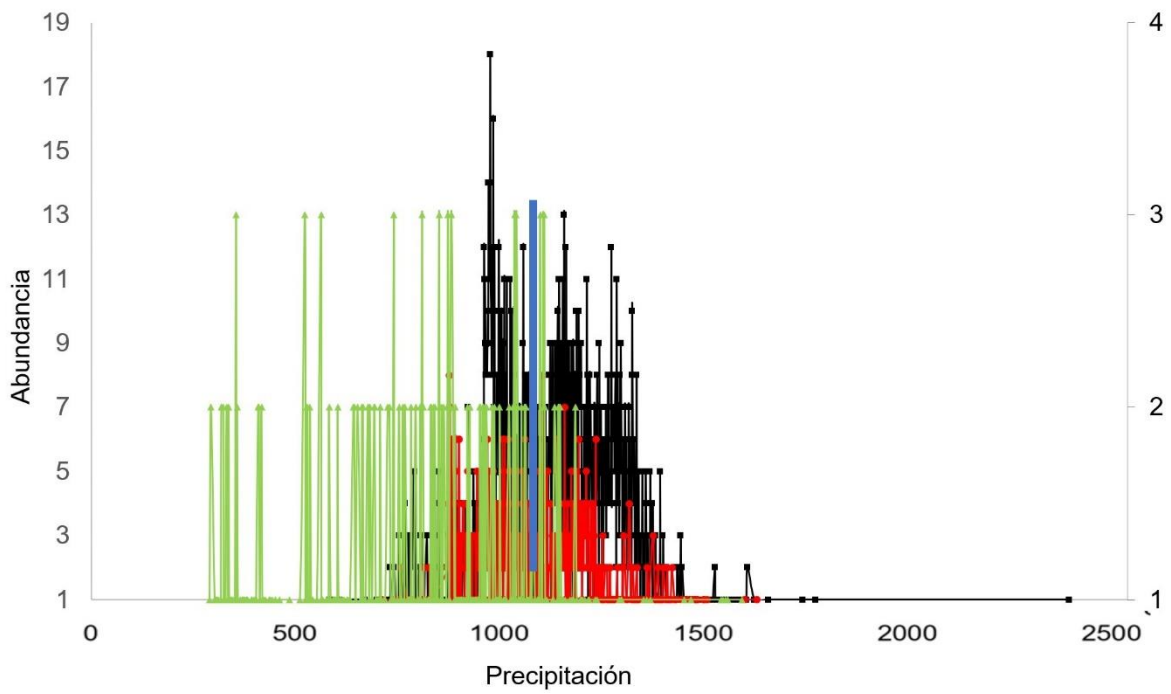


Fig. 13 Comparación de la PA entre el Pleistoceno (verde), actual (negro) y futuro (rojo). La línea azul indica el promedio de la PA donde habita actualmente el tepalcingo.

7. DISCUSIÓN

La paleobiología al utilizar el registro geológico preserva la historia de organismos individuales, poblaciones, comunidades, ecosistemas y sistemas terrestres a través de millones de años, lo que nos permite comprender las dinámicas de los ecosistemas actuales y elaborar estrategias para la conservación de la diversidad. Así como, modelos basados en evidencia que nos permitirán predecir cómo responderán los organismos a cambios futuros en el hábitat, el clima y a las actividades antropogénicas dentro de las comunidades y ecosistemas (Louys, 2012; Barnosky *et al.*, 2017). En la actualidad, encontramos diversos estudios respecto a la distribución y conservación de *R. diazi*, la mayoría basados en su distribución y ecología actual (Velázquez, 1987; Velázquez 1994; Rizo-Aguilar, 2014; Rizo Aguilar, 2016), incluso esta especie lleva programas de monitoreo al ser esta una especie en peligro de extinción ubicado dentro de una ANP-Corredor Biológico Chichinautzin (Área de Protección de Flora y Fauna Corredor Biológico Chichinautzin, 2011; SEMARNAT, 2018) pero hasta la fecha no se ha utilizado información paleontológica que ayude a elaborar estrategias de conservación de esta especie. Por lo que nuestro estudio es el primero en generar información paleontológica y combinarla con la actual para ser utilizada en la conservación de la especie.

7.1 Paleodistribución y reconstrucción paleoclimática y paleoambiental

El primer registro fósil para *Romerolagus diazi* (Cruz-Muñoz, 2006) se encuentra en Valsequillo; sin embargo, en la actualidad no se encuentra en esta zona, lo que indica un cambio de su distribución desde Valsequillo en el pasado hasta las altas montañas de la Faja Volcánica Transmexicana en la actualidad. Este cambio es posible que se haya dado debido al cambio de vegetación, que fue inducido por el cambio climático (Ge *et al.*, 2013). Para Koch y Barnosky (2006) los efectos ecológicos del cambio climático durante el Pleistoceno condujeron a la pérdida o fragmentación de diversos hábitats, de los cual se puede sugerir que efectos del cambio climático extinguieron por completo las áreas habitables ya fragmentadas para *R. diazi* en Valsequillo (Figura 8).

De acuerdo con la paleodistribución durante el Pleistoceno, se obtuvo que parte de la distribución potencial de *R. diazi* se encuentra dentro del área de Valsequillo (Figura 8). Cruz-Muñoz (2006), no especifica la zona donde fue recuperado el material fósil, aunque de acuerdo con nuestra proyección, la probabilidad es que se haya encontrado en la zona occidente de Valsequillo. Velázquez *et al.* (1996) propusieron un mapa de distribución potencial al pasado comparando una distribución histórica de la especie basándose en la temperatura predominante entre los años de 1893 y 1981, siendo muy parecido a los modelos obtenidos para distribución potencial durante el Pleistoceno, cuando la deforestación era menor a la que se presenta actualmente (Figura 8 y 14).

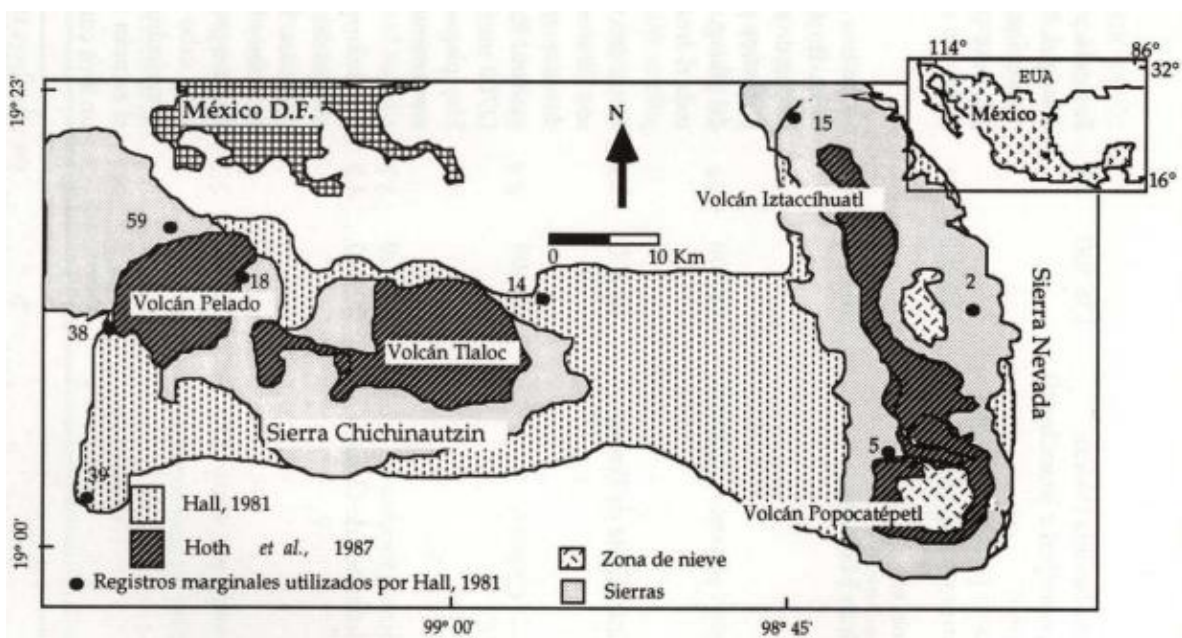


Fig. 14 Distribución histórica reportada por Hall (1981) y Hoth (1987) citado por Velázquez *et al.* (1996).

R. diazi al ser una especie relictiva y endémica tiene un rango de distribución limitado a los volcanes El Pelado, Tlaloc, Popocatepetl e Iztacihuatl y una alta relación con el ambiente, a diferencia de la megafauna, *R. diazi* puede utilizarse como proxy en la reconstrucción del paleoclima. Diversos trabajos utilizan como ecométricos características morfológicas de un ejemplar como la venación y densidad de los estomas de las hojas, la temperatura corporal de algunos vertebrados así como la talla y la masa corporal (Eronen *et al.*, 2010; Polly *et al.*, 2011). En este caso nosotros

utilizamos como ecométrico la abundancia del teporingo y la relación con su nicho climático, permitiéndonos modelar distribuciones en espacio y tiempo.

El hacer predicciones con patrones de abundancia de especies nos da información sobre la dinámica de las poblaciones y su interacción con el ecosistema, varios estudios al utilizar datos de solo presencia/ausencia se puede modelar la abundancia de manera efectiva siempre y cuando los datos de presencia estén ligados al nicho climático de la especie (Van Couwenberghe *et al.* 2013; Bradley, 2016). De acuerdo con VanDerWal *et al.* (2009) y Van Couwenberghe *et al.* (2013) la abundancia de una especie es mayor cuando las condiciones climáticas son la óptimas, si estas condiciones son malas o desfavorables esta se verá disminuida hasta el grado de la extinción si estas siguen igual, esto se demuestra en nuestros resultados ya que *R. diazi* se encuentra en su centro geográfico ideal (Figura 5).

Por lo que se trabajó con la abundancia de una especie que está restringida a una zona geográfica y que se encuentra relacionada con las condiciones climáticas. Se encontró una relación entre la abundancia actual de *R. diazi* con respecto a la distancia de centroide de nicho, de la misma forma que en trabajos que soportan esta teoría del centro climático en distintas especies como en aves, ratones, venados y reptiles (Martínez-Meyer *et al.*, 2013; Yañez-Arenas *et al.*, 2014; Manthey *et al.*, 2015; Cruz *et al.* 2016). De la ecuación obtenida resulto eficiente el calcular la DCN fósil al pasado utilizando solo teniendo como dato la abundancia actual de la especie junto con la abundancia relativa fósil, y así reconstruir el paleoclima (Yañez-Arenas *et al.*, 2012; Martínez-Meyer *et al.*, 2013).

La reconstrucción paleoclimática nos indica un valor de TMA -4°C menor a la actual, lo que coincide con los resultados obtenidos por Correa-Metrio *et al.* (2013), en el que por medio de polen actual y polen fósil estima la temperatura del Pleistoceno en México, en el lago de Chalco (Figura 15), muy cercano a la zona de Valsequillo, esto ayudaría a la presencia de *R. diazi* en Valsequillo debido a la preferencia de esta especie a las bajas temperaturas. Esto coincide con lo registrado por Stevens *et al.* (2012) en el cual dice que hace aproximadamente 20 000 años AP el clima en la cuenca de Valsequillo era más frío y tal vez las condiciones climáticas eran más

secas a comparación de las condiciones actuales, la cantidad de precipitación varió estacionalmente durante el Pleistoceno tardío, y debido los cambios en las condiciones climáticas las especies habrían tenido que adaptarse. Metcalfe *et al.* (2016) de acuerdo con polen encontrado, indican la presencia de pinos y arbustos leñosos, así como la presencia de lagos pocos profundos, asociándose a la vegetación actual de bosque de pino- encino en la que habita *R. diazi*.

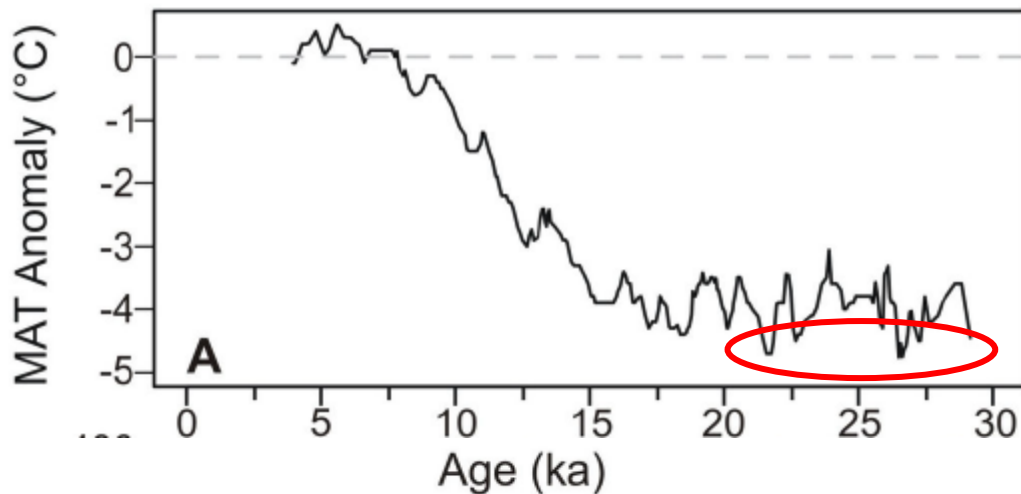


Fig. 15 TMA de la Cuenca de Chalco durante el Cuaternario tomado de Correa-Metrio *et al.* (2013). En rojo la zona con la anomalía de la TMA (4.6 4°C) inferida para el Pleistoceno de Valsequillo, Puebla con la abundancia y la DCN de *R. diazi*.

7.2 Paleobiología de la conservación

Actualmente nos encontramos en una época en la cual el cambio climático se encuentra a la vista de todos, desde el nivel académico y científico hasta niveles políticos, a nivel nacional como internacional, con esto, hacer modelos utilizando como base variables bioclimáticas nos ayuda a responder cuales serían las consecuencias del cambio climático a futuro, el tipo de clima o los cambios físicos o biológicos a los que se enfrentara la diversidad biológica, pero para esto necesitamos conocer y analizar los cambios geológicos, paleontológicos y

evolutivos de las especies y ecosistemas y así poder integrar el conocimiento del cambio climático y biológico actuales (Eronen *et al.*, 2010).

De acuerdo con el modelo de distribución potencial actual de *R. diazi*, el área de distribución actual es de 347.495 km², lo que concuerda con lo registrado en estudios de distribución históricas de *R. diazi* (Velázquez *et al.*, 1994; Velázquez *et al.*, 1996, SEMARNAT, 2018); sin embargo, en estudios recientes se tiene que el área de distribución es de aproximadamente 75.44 km² (Uriostegui-Velarde *et al.*, 2018), lo cual puede deberse que a lo largo del tiempo su área de distribución se encuentra actualmente fragmentado debido a las actividades antropogénicas que se desarrollan en esta zona. Utilizando el registro fósil con datos actuales de *R. diazi*, encontramos que de seguir habiendo un aumento en la temperatura global, la tendencia sería su extinción, a menos que el clima cambie.

Los factores climáticos como la temperatura y la precipitación son factores que limitan el área de distribución de *R. diazi*. La temperatura media anual ideal que se obtiene al relacionarla a la DCN se encuentra entre los 11°C y 12°C, siendo que en las áreas en las que se distribuye actualmente es de 9.6 °C (Pace, 2018). Para la precipitación la menor DCN se encuentra cerca de los 1200 mm (Figura 6b), los registros actuales para PA son de 1334 mm, estas áreas cuentan con un clima semifrío subhúmedo con abundantes lluvias en verano. Para *R. diazi* el cambio de precipitación a lo largo del tiempo pareciera no afectarle, debido en parte, porque es común encontrar a ejemplares de la especie desarrollando sus actividades diarias como la búsqueda de alimento e interacción con sus congéneres aún bajo la lluvia (Velázquez *et al.*, 1996).

Nuestros análisis mostraron que las velocidades de cambio de temperatura en Mesoamérica durante el Cuaternario tardío fueron al menos cuatro veces más lentas que los valores reportados en los últimos 50 años. Para el 2050, se proyecta que la población humana crezca en 3 billones el rápido crecimiento de la población humana, el aumento del consumo per cápita, especialmente en los países desarrollados, y el cambio climático antropogénico que está empujando

rápidamente los hábitats fuera de los límites experimentados por las especies actuales (Barnosky *et al.*, 2017).

En la mayoría de los paisajes, los humanos han simplificado los paisajes modernos, eliminando así los posibles microrrefugios para las especies actuales, por lo que es necesario maximizar el éxito de la conservación de estas áreas ayudándose de la integración de la paleobiología y la biología de la conservación ya que de seguir en un mundo en el que el clima cambia rápidamente, es necesaria una perspectiva a largo plazo para plantear objetivos y planes de conservación.

8. CONCLUSIONES

La abundancia actual de *Romerolagus diazi* es mayor conforme se acerca al centroide de su nicho climático y es un buen proxy para las reconstrucciones paleoclimáticas.

La reconstrucción paleoclimática utilizando la DCN actual infiere que durante el Pleistoceno tardío la temperatura fue de -4.64°C más fría que la actual y la precipitación anual fue de 612.3 mm menos que la actual, lo que concuerda con otros proxis para la reconstrucción paleoambiental del área de Valsequillo. Siendo la temperatura el factor climático que más afecta en el rango de distribución de *R. diazi*.

La biología de la Conservación necesita de un cambio de paradigma en el cual se apoye de la paleobiología que nos permita conocer el pasado de las especies y tener una perspectiva a largo plazo para realizar planes de manejo con mejores resultados.

Se necesitan nuevos estudios en el área de la paleobiología de conservación, además de la implementación de nuevos enfoques de conservación para abordar las crisis actuales de cambio de climático y el mantenimiento de los recursos naturales.

9. BIBLIOGRAFÍA

Ambriz-García, D. (2004). *Estudio comparativo de los testículos, epididimos, glándulas sexuales accesorias y características de los espermatozoides en tres especies de lagomorfos: Romerolagus diazi, Lepus californicus y Oryctolagus cuniculus*. Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. 269 p.

Área de Protección de Flora y Fauna Corredor Biológico Chichinautzin. (2011). *Monitoreo del zacatuche (Romerolagus diazi) en el Área de Protección de Flora y Fauna Corredor Biológico Chichinautzin*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. <http://www.conanp.gob.mx/acciones/fichas/zacatuche/zacatuche.pdf>

Arroyo-Cabrales, J. y Polaco, O.J. (2004). *Los lagomorfos fósiles de México. Homenaje a la Trayectoria Mastozoologica de José Ramírez Pulido*. UAM-I, México. 248 pp.

Barnosky, A.D., Hadly, E.A., González, P., Head, J., Polly, P.D., Lawing, A.M., Eronen, J.T., Ackerly, D., Alex, K., Biber, E., Blois, J., Brashares, J., Ceballos, G., Davis, E., Dietl, G.P., Dirzo, R., Doremus, H., Fortelius, M., Greene, H.W., Hellmann, J., Hickler, T., Jackson, S.T., Kemp, M., Koch, P.L., Kremen, C., Lindsey, E.L., Looy, C., Marshall, C.R., Mendenhall, C., Mulch A., Mychajliw, A.M., Nowak, C., Ramakrishnan, U., Schnitzler, J., Shrestha, K.D., Solari, K., Stegner, L., Stegner, M.A., Stenseth, N.C., Wake, M.H. y Zhang, Z. (2017). *Merging paleobiology with conservation biology to guide the future of terrestrial ecosystems*. Science, 355. [doi: 10.1126/science.aah4787](https://doi.org/10.1126/science.aah4787)

Behrensmeyer, A.K. y Miller J.H. (2012). *Building Links Between Ecology and Paleontology Using Taphonomic Studies of Recent Vertebrate Communities*. In: Louys J. (eds) *Paleontology in Ecology and Conservation*. Springer Earth System Sciences. Springer, Berlin, Heidelberg

Bottjer, J. (2016). *Paleoecology: past, present, and future*. Chichester, West Sussex: John Wiley & Sons. 222 pp.

Bradley, B.A. (2016). *Predicting abundance with presence-only models: Landscape Ecol.* 31: 19. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0303-4>

- Bravo-Cuevas, V.M., Arroyo-Cabrales, J. y Priego-Vargas, J. (2016). *The record of camelids (Artiodactyla, Camelidae) from the Valsequillo basin, Late Pleistocene of Puebla State, central México: Taxonomy, diet, and geographic distribution*. Sociedade Brasileira de Paleontologia. 19(2):243-258
- Carbot-Chanona, G, Lagunas-Rodríguez, Z., Jiménez-Moreno, F.J. y Suárez, S. (2017). *Aspectos paleobiológicos de dos ejemplares de Mammuthus columbi (Mammalia, Proboscidea, Elephantidae) del Pleistoceno de Puebla, centro de México*. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana. 69(3):591-609.
- Carroll, R. (1997). *Patterns and Processes of Vertebrate Evolution*, Cambridge Paleobiology Series. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Ceballos, G. y Oliva, G. (2005). *Los mamíferos Silvestres de México*. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad, Fondo de Cultura Económico. México, D.F.
- Cervantes, F.A. y Martínez, J. (1992). *Foods habits of the rabbit Romerolagus diazi (Leporidae) in central Mexico*. Journal of Mammalogy, 73:830-834.
- Contreras-López, M. (2015). *Descripción de mamíferos del pleistoceno de la cuenca de Valsequillo y Cuautinchán, Puebla, México*: Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Tesis de licenciatura, 64 p.
- Correa-Metrio, A., Bush, M., Lozano-García, S. y Sosa-Nájera, S. (2013). *Millennial-scale temperature change velocity in the continental northern neotropics*. PLoS ONE 8:e81958. doi:10.1371/journal.pone.0081958
- Cruz-Muñoz, V. (2006). *Micromamíferos del Pleistoceno tardío en Valsequillo, Puebla, México*: D.F., México, Universidad Autónoma Nacional de México. Tesis de maestría, 96 p.
- Cruz-Muñoz, V., Arroyo-Cabrales, J. y Graham, R.W. (2009). *Rodents and lagomorphs from the Late Pleistocene deposits at Valsequillo, Puebla, México*. Current Research in the Pleistocene 26, 147–149.

Cruz-Silva, J.A. (2012). *Reconstrucción paleoambiental del Pleistoceno final usando modelos de nicho ecológico inferidos con vertebrados: el caso de la Cueva de San Josecito, Nuevo León*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 129 p.

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

INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). Cuaderno estadístico municipal de Puebla, Puebla. Ed. 2005.

Dietl, G.P. (2016). *Brave New World of Conservation Paleobiology*. *Frontiers in Ecology and Evolution* 4:21. doi: 10.3389/fevo.2016.00021

Dietl, G.P. y Flessa, K.W. (2017). *Conservation paleobiology: science and practice*. University of Chicago Press.

Eronen, J.T., Polly, P.D., Fred, M., Damuth, J., Frank, D.C., Mosbrugger, V., Scheidegger, C., Stenseth, N.C. y Fortelius, M. (2010). *Ecometrics: The traits that bind the past and present together*. *Integrative Zoology*, 5:88-101.

Farmer, G.T. y Cook, J. (2013). *Climate change science: a modern synthesis*. Volume 1: The physical climate. Springer Science, Dordrecht, 564 pp.

Fick, S.E. y Hijmans, R.J. (2017). *WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas*. *International Journal of Climatology*. 37:4302-4315.

Flessa, K.W. (2017). *Putting the dead to work: Translational work*. *Conservation paleobiology: science and practice*. University of Chicago Press. 283-290.

Ge, D., Wen, Z., Xia, L., Zhang, Z., Erbaeva, M., Huang, C. y Yang, Q. (2013). *Evolutionary History of Lagomorphs in Response to Global Environmental Change*. *PLoS ONE* 8(4): e59668. doi:10.1371/journal.pone.0059668

Gonzalez-Cozatl, F. (1992). *Comparación cromosómica entre el conejo Zacatuche, Romerolagus diazi y la liebre torda, Lepus callotis (Mammalia: Lagomorpha)*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 33 p.

Gonzalez, S., Huddart, D. y Bennett, M. (2006a). *Valsequillo Pleistocene archaeology and dating: ongoing controversy in Central Mexico*, World Archaeology, 38(4), 611-627.

Gonzalez, S., Huddart, D., Bennett, M. y Gonzalez-Huesca, A. (2006b). *Human footprints in Central Mexico older than 40,000 years*. Quaternary Science Reviews, 25: 201-202.

González-Santana, O. (2017). *El zacatón (Muhlenbergia macroura) como recurso forrajero dentro de la dieta del teporingo (Romerolagus diazi) en cautiverio*. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 36 p.

Hadly, E. A. y Barnosky, A.D. (2017). *Vertebrate fossils and the future of conservation biology* en Dietl, G.P. y Flessa, K. W. Conservation paleobiology: science and practice. University of Chicago Press.45-66

Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. y Jarvis, A. (2005). *Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas*. International Journal of Climatology. 25:1965-1978.

Hoth, J., Velázquez, A., Romero, F., Leon, L., Aranda, M. y Bell, D. (1987). *The volcano rabbit-a shrinking distribution and threadened habitat*. Oryx, 21(2), 85-91.

Hunter, M.L. Jr y Gibbs J. (2007). *Fundamentals of Conservation Biology*. 3 ed. Malden, MA: Blackwell Pub.

Hunter, M. y Cresswell, W. (2015). *Factors affecting the distribution and abundance of the Endangered volcano rabbit Romerolagus diazi on the Iztaccihuatl volcano, México*. Oryx, 49(2), 366-375.

International Commission on Stratigraphy. (2017). International Stratigraphic Chart.

Jiménez-Hidalgo, E., Carbot-Chanona, G., Castañeda-Posadas, C. (2015). *El registró paleobiológico del estado de Puebla: Puebla de Zaragoza, México*. Castañeda-Posadas, C. (coord.), Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Escuela de Biología, 271 pp.

Kass, J.M., Vilela, B., Aiello-Lammens, M.E, Muscarella, R., Merow, C. y Anderson, R.P. (2018). *Wallace: A flexible platform for reproducible modeling of species niches and distributions built for community expansion*. *Methods in Ecology and Evolution*. 9:1151–1156. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12945>

Koch, P.L. y Barnosky, A.D. (2006). *Late Quaternary Extinctions: State of the Debate*. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 37(1):215-250.

Leidy, J. (1873). *Contributions to the extinct vertebrate fauna of the western Territories: United States geological and geographical survey of the Territories*, 1, 14–358

Louys J. (2012). *Paleontology in Ecology and Conservation: An Introduction*. Springer Earth System Sciences. Springer, Berlin, Heidelberg

Manthey, J.D., Campbell, L.P., Saupe, E.E., Soberón, J., Hensz, C.M., Myers, C.E., Owens, H.L., Ingenloff, K., Peterson, A.T., Barve, N., Lira-Noriega, A. y Barve, V. (2015). *A test of niche centrality as a determinant of population trends and conservation status in threatened and endangered North American birds*. *Endangered Species Research*, 26:201-208.

Martínez-Meyer, E., Peterson, A.T. y Hargrove, W.W. (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.

Martínez-Meyer, E., Díaz-Porras, D., Peterson, A.T., Yáñez-Arenas, C. (2013). *Ecological niche structure and range wide abundance patterns of species*. *Biol Lett* 9:20120637. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2012.0637>

- Martinez-Vázquez, J. (1987). *Estudio sobre la variación estacional de la dieta del zacatuche o teporingo, Romerolagus diazi, (Mammalia: Lagomorpha)*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 56 p
- Mata-Castro, F. (1995). *Frecuencia e identificación de las especies de Eimeria en conejos Zacatuches (Romerolagus diazi)*. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 33 p.
- Metcalfe, S.E., Leng, M.J., Kirby, J.R., Huddart, Vane C.H. y Gonzalez S. (2016). *Early–Mid Pleistocene environments in the Valsequillo Basin, Central Mexico: a reassessment*. Journal Of Quaternary Science. 31(4) 325–336
- Núñez-Gracia, C. (2010). *Evaluación nutricional, consumo y digestibilidad aparente de la dieta proporcionada al conejo de los volcanes (Romerolagus diazi) en cautiverio*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 45 p.
- Olvera Ramírez, F. (1994). *Catalogo de comportamiento, presupuestos de tiempo y organización social de Romerolagus diazi en semicautiverio*. Tesis de maestria. Universidad Nacional Autónoma de México. 30 p.
- Pérez-Crespo, V.A., Rodríguez, J., Arroyo-Cabrales, J. y Alva-Valdivia, L.M. (2013). *Variación ambiental durante el Pleistoceno tardío y Holoceno temprano en Guilá Naquitz (Oaxaca, Mexico)*. Revista Brasileira de Paleontologia. 16(3):487-494.
- Pichardo M. (2000). *Redating Iztapan and Valsequillo, México*. RADIOCARBON, 42(2):305–310.
- Polly, D.A., Eronen, J.T., Fred, M., Dietl, G.P., Mosbrugger, V., Scheidegger, C., Frank, D.C., Damuth, J., Stenseth, N.C., y Fortelius, M. (2011). *History matters: ecometrics and integrative climate change biology*. Proceedings of The Royal Society B, 278:1131-1140.
- Primack, R. y Ros, J. (2002). *Introducción a la biología de la conservación*. Barcelona: Arel

Ramírez-Silva, J. (2009). *Diversidad genética entre las poblaciones de conejo zacatuche (Romerolagus diazi)*. Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. 68 pp.

Ramos-Garduño, L. (2011). *Caracterización del ciclo reproductivo de la hembra de Zacatuche (Romerolagus diazi) a través de la utilización de métodos no invasivos: niveles de progesterona y estrógenos fecales y citología vaginal*. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 74 p.

Rizo-Aguilar, A., Guerrero, J., Hidalgo-Mihart, M. y González-Romero, A. (2014). *Relationship between the abundance of the Endangered volcano rabbit *Romerolagus diazi* and vegetation structure in the Sierra Chichinautzin mountain range, Mexico*. *Oryx*. 49(2):360-365. doi:10.1017/S0030605313000975

Rizo-Aguilar, A., Delfín-Alfonso, C., González-Romero, A. y Guerrero, J.A. (2016). *Distribution and density of the zacatuche rabbit (*Romerolagus diazi*) at the Protected Natural Area "Corredor Biológico Chichinautzin"*. *Therya*, 7(2):333-342

Robinson, T. J. y Matthee, C. A. (2005). *Phylogeny and evolutionary origins of the Leporidae: a review of cytogenetics, molecular analyses and a supermatrix análisis*. *Mammal Rev.* 35(3):231–247.

Sauter-Bindel, M. (1988). *Estudio del comportamiento del conejo de los volcanes (*Romerolagus diazi*) en el Zoológico de Chapultepec México D.F. repertorio conductual aspectos sociales y presupuestos de tiempo*. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 79 p.

SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales) (2010). *Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio*. Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. Jueves 30 de diciembre de 2010. Segunda Sección, pp.1-77.

SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales) (2018). *Programa de Acción para la Conservación de la Especie Zacatuche (*Romerolagus diazi*)*, SEMARNAT/ CONANP, México. Primera edición.

Smith, A. T., Johnston, C. H., Alves, P. C. y Hackländer, K. (2018). *Lagomorphs: Pikas, Rabbits, and Hares of the World*. JHU Press. 280 pp.

Solís-Torres, O. (2015). *Análisis Arqueozoológico de los Restos de Animales del Pleistoceno superior de Valsequillo, Puebla, México*. Universitat Rovira i Virgili. Tesis de Maestría. 119 p.

Stevens, R.E., Metcalfe, S.E., Leng, M.J., Lamb, A.L., Sloane H.J., Naranjo E. y Gonzalez S. (2012). *Reconstruction of late Pleistocene climate in the Valsequillo Basin (Central Mexico) through isotopic analysis of terrestrial and freshwater snails*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 319-320, pp. 16-27.

Terry, R. (2009). *The dead do not lie: using skeletal remains for rapid assessment of historical small-mammal community baselines*. *Proc R Soc B* 277:1193–1201

Trillanes-Flores, C. (2008). *Elementos minerales esenciales en tejidos y alimento del teporingo (*Romerolagus diazi*) en el Zoológico de Chapultepec*. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 70 p.

Uriostegui-Velarde, J.M., González-Romero, A., Pineda, E., Reyna-Hurtado, R., Rizo-Aguilar, A. y Guerrero, J.A. (2018). *Configuration of the volcano rabbit (*Romerolagus diazi*) landscape in the Ajusco-Chichinautzin Mountain Range*. *Journal of Mammalogy*. 99(1): 263–272.

<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx174>

Van Couwenberghe, R., Collet, C., Pierrat, J., Verheyen, K. y Gégout, J. (2013). *Can species distribution models be used to describe plant abundance patterns?* *Ecography*, 36:665-674.

VanDerWal, J., Shoo, L.P., Johnson, C.N. y Williams, S. E. (2009). *Abundance and the environmental niche: Environmental suitability estimated from niche models predicts the upper limit of local abundance*. *The American Naturalist*, 174:282-291.

VanLandingham, S.L. (2010). *Use of diatoms in determining age and paleoenvironment of the Valsequillo (Hueyatenco) early man site, Puebla, Mexico*,

with corroboration by Chrysophyta cysts for a maximum Yarmouthian (430,000-500,000 yr BP) age of the artifacts. *Nova Hedwigia*, Beiheft136, 127-138.

Vega-Arnaud, M. (2010). *Evaluación de las características seminales del conejo de los volcanes (Romerolagus diazi) en el Zoológico de Chapultepec*. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 40 p.

Velázquez, A., Cervantes, F. y Galindo-Leal, C. (1994). *The volcano rabbit (Romerolagus diazi) a peculiar lagomorph*, *Lutra*. 36:62-70.

Velázquez, A., Romero, F. y López-Paniagua, J. (1996). *Ecología conservación del conejo zacatuche y su hábitat*. Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México. 205pp.

Yáñez-Arenas, C., Martínez-Meyer, E., Mandujano, S. y Rojas-Soto, O. (2012). *Modelling geographic patterns of population density of the white-tailed deer in central Mexico by implementing ecological niche theory*. *Oikos* 121: 2081–2089.

Yáñez-Arenas, C., Guevara, R., Martínez-Meyer, E., Mandujano, S. y Lobo, J. M. (2014). *Predicting species abundances from occurrence data: Effects of sample size and bias*. *Ecological Modelling*, 294:36-41

Zedillo-Avelleyra, P. (2013). *Conducta agonística del conejo zacatuche (Romerolagus diazi)*, Ferrari-Pérez, 1893, en cautiverio. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 46 p.