



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE GEOLOGÍA
BIOLOGÍA EVOLUTIVA Y SISTEMÁTICA

APLICACIÓN DE LOS MARCADORES BIOGEOQUÍMICOS $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ y $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$
EN LA DIETA Y LOS HÁBITOS DE LOS MEGAHERBÍVOROS DEL PLEISTOCENO
TARDÍO DE MÉXICO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

Víctor Adrián Pérez Crespo

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Luis Manuel Alva Valdivia
INSTITUTO DE GEOFÍSICA

COMITÉ TUTOR: Dr. Joaquín Arroyo Cabrales
INSTITUTO NACIONAL DE ANTROPOLOGÍA E HISTORIA

Dr. Peter Schaaf
INSTITUTO DE GEOFÍSICA

MÉXICO, D.F. ENERO, 2013



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
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión del subcomité de Biología Evolutiva y Sistemática, celebrada el día 3 de septiembre del presente, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del alumno **PÉREZ CRESPO VÍCTOR ADRIÁN** con número de cuenta **509021146** con la tesis titulada **"APLICACIÓN DE LOS MARCADORES BIOGEOQUÍMICOS $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ y $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ EN LA DIETA Y LOS HÁBITOS DE LOS MEGAHERBÍVOROS DEL PLEISTOCENO TARDÍO DE MÉXICO"**, realizada bajo la dirección del **DR. LUIS MANUEL ALVA VALDIVIA:**

Presidente: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET
Vocal: DR. JOSÉ RAMÓN TORRES HERNÁNDEZ
Secretario: DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES
Suplente: DR. LUIS GERARDO HERRERA MONTALVO
Suplente: DR. PETER ERNST GEORG SCHAAF

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

A T E N T A M E N T E
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 27 de noviembre de 2012.

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del interesado.

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por haberme permitido realizar mis estudios de doctorado.

Al CONACYT por la beca otorgada durante los estudios de doctorado (#200441) y por el apoyo a este proyecto (#132620). Así como a PAEP por los apoyos otorgados para realizar una estancia en la Universidad Autónoma de San Luis Potosí durante Agosto del 2010 y al Centro Nacional sobre la Evolución Humana en Burgos, España de Octubre a Diciembre del 2011 y para poder asistir a la Reunión Anual de la Unión Geofísica Mexicana en 2012.

Al Dr. Luis Manuel Alva Valdivia por haberme permitido realizar mi tesis doctoral con su laboratorio.

Al Dr. Joaquín Arroyo Cabrales por su apoyo con el material usado en la presente tesis doctoral.

Al Dr. Peter Schaaf por su apoyo para la realización de los análisis de estroncio.

A los Drs. Alfonso Valiente Banuet, Luis Gerardo Herrera Montalvo y José Ramón Torres por sus comentarios que enriquecieron el presente trabajo.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Al Consejo de Arqueología del INAH por los permisos otorgados para usar el material de la Colección Paleontológica del Laboratorio de Arqueozoología "M en C. Ticul Álvarez Solórzano", Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH).

A todo el personal del Laboratorio de Arqueozoología "M en C. Ticul Álvarez Solórzano" del INAH por permitirme usar el material de la Colección Paleontológica y por su apoyo otorgado durante estos cuatro años que fue fundamental para la realización de esta tesis.

Al personal del Laboratorio de Isótopos Estables del Instituto de Geología de la UNAM, los M en C. Pedro Morales Puente, M. en C. Edith Cienfuegos Alvarado, Q. F. B. Francisco Javier Otero y al Sr. Rafael Puentes por su apoyo para realizar los análisis isotópicos de carbono y oxígeno. Sin su apoyo gran parte de esta tesis no se hubiera realizar.

A la M en C. Gabriela Solís Pichardo, a los Ing. Teodoro Hernández Treviño y Vianney Meza García del Laboratorio Universitario de Geoquímica Isotópica-Isótopos Pesados del Instituto de Geofísica de la UNAM por haber realizado los análisis isotópicos de estroncio.

Al Dr. Moloud Bennami por haber enseñado las técnicas de preparación de muestras.

A la M en C. Zaneli Gómez Ocampo por su apoyo para conseguir algunos de los artículos que forman parte de esta tesis así como de los artículos que de ella han salido.

Al Dr. Jesús Rodríguez del CENIEH por haberme permitido realizar una estancia con él.

A la M en C. Felisa Aguilar y al Dr. Guillermo Acosta Ochoa por haberme permitido tomar las muestras de esmalte dental del tapir de la Sierra de Menchaca y el caballo de los Grifos.

A todas las personas que han convivido conmigo en estos cuatro años tanto en el laboratorio de Arqueozoología, como en el Instituto de Geofísica de la UNAM y en Burgos, por el apoyo que me brindaron

INDICE

Capítulo	Página
INDICE DE FIGURAS	8
INDICE DE CUADROS	9
RESUMEN	11
ABSTRACT	12
1. INTRODUCCIÓN	13
1.6. Objetivos	18
1. 6. 1. General	18
1. 6. 2. Particulares	18
1. 2. 3. Organización de la tesis	19
2. FUNDAMENTOS PARA LA COMPRENSIÓN DE LOS MARCADORES BIOGEOQUÍMICOS $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ Y $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	20
2.1. Fundamentos para la comprensión de la fotosíntesis	21
2.2. Oxígeno	23
2. 3.Estroncio	27
2.4. Esmalte, colágeno, dieta, hábitat, clima y migración	28
3. DIETA Y HÁBITAT DE 14 ESPECIES DE HERBÍVOROS ENCONTRADOS EN 12 LOCALIDADES RANCHOLABREANAS MEXICANAS USANDO $\delta^{13}\text{C}$ Y $\delta^{18}\text{O}$	33
3.1 Introducción	33
3. 2. Materiales y métodos	35

INDICE. Continuación

Capítulo	Página
<i>3. 2. 1. Localidades de estudio</i>	35
<i>3. 2. 2. Material estudiado</i>	38
<i>3. 2. 3. Extracción de muestras</i>	44
<i>3. 2. 3. Análisis estadístico</i>	46
3. 2. Resultados	51
<i>3. 2. 1. A nivel especie, género o familia</i>	51
<i>3. 2. 2. Especies analizadas por localidad</i>	54
<i>3. 3. 2.. A nivel localidad</i>	63
3. 3. Discusión	72
<i>3. 3. 1. Dieta y hábitat por especie</i>	72
<i>3. 3. 2. Variación en la dieta y el hábitat</i>	81
3. 4. Conclusiones	87
4. MOVIMIENTOS DE UNA POBLACIÓN DE MAMUTES DE LAS PRADERAS (MAMMUTHUS COLUMBI) DE LA LAGUNA DE LAS CRUCES	89
4. 1. Introducción	89
4. 2. Materiales y métodos	92
<i>4. 2. 1. Lugar de estudio</i>	92
<i>4. 2. 2. Localidades donde se colectaron las muestras de plantas y suelos</i>	96
<i>4. 2. 3. Preparación de las muestras de esmalte dental</i>	101
<i>4. 2. 4. Preparación de las muestras de suelos y plantas</i>	102

INDICE. Continuación

Capítulo	Página
<i>3. 2. 5. Procesado químico de las muestras</i>	103
<i>3. 2. 5. 1. Pesado y Skipe</i>	103
<i>3. 2. 5. 2. Digestión de las muestras</i>	103
<i>3. 2. 5. 3. Separación de estroncio (Sr)</i>	104
<i>3. 2. 9. Análisis estadístico</i>	105
3. 3. Resultados	105
<i>3. 3. 1. $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ presentes en el esmalte dental</i>	105
<i>3. 3. 2. Valores isotópicos en suelos y plantas</i>	107
<i>3. 3. 3. Comparación de los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ del esmalte dental vs suelos y plantas</i>	108
3. 4. Discusión	110
<i>3. 4. 1. Plantas</i>	110
<i>3. 4. 2. Mamutes vs suelos y plantas</i>	111
3. 5. Conclusiones	115
4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES	116
4. 1. Discusión	116
4. 2. Conclusiones	120
5. LITERATURA CITADA	122
ANEXOS	157

INDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Efecto de temperatura	25
Figura 2. Efecto altitudinal, latitudinal, de continentalidad, estacional y de cantidad	26
Figura 3. Localidades de estudio	39
Figura 4. Modelo usado para determinar el tipo de hábitat	50
Figura 5. Comparación de los valores isotópicos de carbono y oxígeno de los herbívoros	54
Figura 6. Comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de los bisontes	55
Figura 7. Comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de los camellos	56
Figura 8. Comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de los caballos	57
Figura 9. Comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de los perezosos gigantes	58
Figura 10. Comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de los perezosos terrestres	59
Figura 11. Comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de los gliptodontes	60
Figura 12. Comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de los mamutes	61
Figura 13. Comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de los tapires	62
Figura 14. Comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de la fauna del Cedral	65
Figura 15. Comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de Coconá	66
Figura 16. Comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de Laguna de las Cruces	67
Figura 17. Comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de La Presita	68

INDICE DE FIGURAS. Continuación

	Página
Figura 18. Comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de Loltún	69
Figura 19. Comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de Tequixquiac	70
Figura 20. Comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de Valsequillo	72
Figura 21. Localización de la Laguna de las Cruces	93
Figura 22. Columna estratigráfica de la Laguna de las Cruces	94
Figura 23. Estratigrafía del suelo del deposito pleistoceno de Laguna de las Cruces	95
Figura 24. Mapa con los polígonos de 100 y 250 km	96
Figura 25. Vista panorámica de Laguna de las Cruces	97
Figura 26. Mapa geológico de Laguna de las Cruces	98
Figura 27. Vista panorámica del Cedral	99
Figura 28. Vista panorámica de la Mina de San Antonio	100
Figura 29. Colecta de suelos en el Paso del Águila	100
Figura 30. Vista panorámica del Tepetate	101
Figura 31. Comparación de los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ del esmalte dental	107
Figura 32. Comparación de los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ del esmalte dental, plantas y suelos.	110

INDICE DE CUADROS

	Página
Cuadro 1. Estándares de las relaciones isotópicas más usadas	21
Cuadro 2. Comparación de las vías fotosintéticas	23
Cuadro 3. Localidades con fechamiento	40
Cuadro 4. Resumen de resultados	51
Cuadro 5. Resultados de las comparaciones	53
Cuadro 6. Resultados de la prueba de Tukey-Krammer de la fauna del Cedral	64
Cuadro 7. Resultados de la prueba de Tukey-Krammer de la fauna de Valsequillo	71
Cuadro 8. Resultados de los análisis de ^{87}Sr del esmalte dental	106
Cuadro 9. Resultados de los análisis de ^{87}Sr de las plantas y los suelos	108
Cuadro 10. Comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ y ^{87}Sr del esmalte dental	113

RESUMEN

La dieta y el hábitat de 14 especies de mamíferos herbívoros procedentes de 12 localidades mexicanas del Pleistoceno Tardío y la distancia a la que se desplazaban una población de mamutes de las praderas fue inferida usando los marcadores biogeoquímicos de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ y $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$. A nivel general, los análisis isotópicos de carbono y oxígeno indican que las especies muestreadas se dividen en tres categorías alimentarias y dos de hábitat, las cuales son: 1) ramoneadores de zonas cerradas compuesto por los tapires, algunos gonfoterios y los perezosos gigantes, 2) animales de dieta mixta de zonas cerradas, representados por los mastodontes, las llamas y el gonfoterio *Cuvieronius*, 3) especies de dieta mixta de zonas abiertas tales como los caballos, los camellos, el capibara, los gliptodontes, los mamutes, los perezosos terrestres y el gonfoterio *Stegomastodon*, y 4) pacedores de zonas abiertas representado solo por los bisontes. Sin embargo, aunque existen pequeñas variaciones en la dieta y el hábitat de algunas especies, estas no son debidas a la altitud, la latitud y la longitud sino a las características particulares de cada sitio. En contraste, los análisis de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ realizados en los mamutes de Laguna de las Cruces (S.L.P.), sugieren que solo un individuo era nativo del sitio, otro procedía del sur de esta localidad y para los dos restantes los valores no concuerdan con los exhibidos en las plantas y los suelos de los sitios muestreados. Esto indica que la mayor parte de estos individuos se desplazaban en busca de comida y agua en la parte central de México tal como se ha propuesto en otros estudios.

ABSTRACT

Diet and habitat for 14 mammal herbivores from 12 localities in the Mexican Late Pleistocene, and the distance at which a population of Columbian mammoths moved were inferred using $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ and $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ biogeochemical markers. In general, the isotopic analyses of carbon and oxygen indicate that the sampled species are divided into three food-eating categories and two for habitats, which are: 1) browsers from closed areas including tapirs, some gomphotheres and giant sloths, 2) mixed diet animals at closed areas represented by mastodons, llamas, and the gomphothere *Cuvieronius*, 3) species' mixed diet from open areas such as horses, camels, capybara, glyptodonts, mammoths, ground sloths and the gomphothere *Stegomastodon*, and 4) open areas grazers represented only by the bison. However, although there are slight variations in diet and habitat of some species, those are not due to the altitude, latitude and longitude, but to the particular characteristics of each site. In contrast, $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ analyzes made to mammoths from Laguna de las Cruces, suggest that only one individual was a native from the place, another came from the south, and for the remaining two values they do not agree with those values shown by plants or by site soil sampling. This indicates that most of these individuals moved in search for food and water in central Mexico, as proposed in other studies.

1. INTRODUCCIÓN

El Pleistoceno (2.5 millones de años-10,000 años antes del presente) fue una época de grandes cambios ambientales, durante este lapso de tiempo, diversos ciclos glaciares e interglaciares ocurrieron, modificando el clima del planeta (Graham, 1998; Head *et al.*, 2008). Así, durante el Pleistoceno Tardío (120, 000 a 10, 500 años antes del presente) tuvo lugar el Último Máximo Glaciar (23, 000-18,000 años antes del presente), durante el cual, una gran extensión de Canadá y Estados Unidos de América (EUA) estaba cubierto por una capa de hielo de 3, 000 m de grosor, producto de la fusión de los centros glaciares que se ubicaban en la parte norte de Canadá, el Laurentia y el de la Cordillera (Clark *et al.*, 2009).

Esto provocó un descenso en el nivel del mar estimado en 120 m, pero además la presencia de esta masa de hielo afectó los patrones de circulación atmosférica modificando las condiciones ambientales en Norteamérica; así en las partes de EUA que no estaban cubiertas por el hielo y se hallaban cercanas a los glaciares, se desarrollaron condiciones frías y áridas con una vegetación tipo tundra, la cual actualmente se desarrolla en el norte de Canadá y Alaska (Ferrera *et al.*, 1999; Loehle, 2006). Más al sur, las condiciones eran distintas, en el caso de México, donde el frío no era tan extremo como EUA, solo las partes más altas de algunas montañas se hallaban cubiertas y la temperatura descendió aproximadamente 6°C (Lachniet y Vázquez-Selem, 2005; Vázquez-Selem, 2011) y en el norte de México, se vio cubierto por bosque de coníferas y condiciones más húmedas que las actuales, mientras en que en el Centro del país, las condiciones climáticas fueron más frías y secas que las actuales y estuvo cubierto por bosques de Pino y de Pino-Encino con un importante componente herbáceo y en el sur de México las condiciones fueron secas (Leyden, 1984; Metcalfe *et al.*, 2002; Correa-Metrio *et al.*, 2012).

Posteriormente, la temperatura del país empezó a incrementarse paulatinamente y las condiciones húmedas del norte del país comienzan gradualmente a volverse más cálidas y con ello los bosques templados empezaron gradualmente a disminuir y empezaron a aparecer especies de plantas adaptadas a condiciones xerófilas (Metcalf, 2006). Mientras que en el Centro del país, las condiciones frías y secas comenzaron gradualmente a ser sustituidas por condiciones ambientales más templadas y húmedas, al igual que en el sur de México, aunque en el caso del centro del país, entre la transición del Pleistoceno Tardío al Holoceno Temprano las condiciones comenzaron a hacerse menos húmedas (Metcalf, 2006; Lozano-García y Sosa, 2011)

Todos estos cambios impactaron en la biota, provocando la aparición de una gran variedad de ecosistemas, mismos que fueron el hábitat de una multitud de especies (Lambert y Holling, 1998; Polaco y Arroyo-Cabrales, 2001). Sin embargo, los cambios en el clima ocurridos durante el Pleistoceno Tardío, afectaron de diversas formas a todos estos animales, así algunos en respuesta a estas fluctuaciones pudieron expandir su área de distribución a zonas que les eran favorables y después contraerlas cuando las condiciones les eran adversas (Graham, 1986; Lyons, 2003). Otros sencillamente expandieron sus áreas de distribución y cuando las condiciones ambientales no les fueron favorables, terminaron refugiándose en algunos sitios, quedando posteriormente aisladas de otras poblaciones mostrando distribuciones disjuntas (Smith *et al.*, 2000). Algunos más se adaptaron a las nuevas condiciones ambientales y no modificaron sus zonas de distribución y otros, incapaces de adaptarse, se extinguieron (Brown, 1995; Wolverton *et al.*, 2009).

Sin embargo, para comprender mejor como fue que las condiciones ambientales afectaron de manera distinta a las especies durante el Pleistoceno Tardío en México, en

especial los mamíferos, se hace necesario comprender la estructura de estas comunidades, pero también algunos aspectos ecológicos de los organismos tales como la dieta, el hábitat e inclusive su ámbito hogareño y la existencia de patrones de migración (Wing *et al.*, 1992; Andrews, 1995). En el caso de la dieta y el hábitat, si una especie se encontraba especializada en ambos aspectos, los cambios ambientales que ocurrieron en esta época la pudieron llevar a la extinción, al no ser capaz de adaptarse completamente a las nuevas condiciones; sin embargo, si fue capaz de adaptarse, modificando sus hábitos alimentarios y de hábitat, pudo haber sobrevivido a estos cambios (Koch y Barnosky, 2006; Brook y Barnosky, 2012). De la misma manera, los cambios ambientales pudieron obligar a una especie a disminuir las distancias a las que se desplazaba o aumentarlas en búsqueda de alimento, o a comenzar a migrar a otros sitios en búsqueda de condiciones más favorables o sencillamente a modificar su patrón de migración (Inouye *et al.*, 2000).

En el caso de la mastofauna, se ha considerado que las comunidades de mamíferos del Pleistoceno Tardío de México fueron mas diversas que las actuales (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2008). Esta diferencia entre la riqueza de la mastofauna actual con respecto a la del Pleistoceno Tardío es debida a que en esta época, existió un grupo de animales, carnívoros y herbívoros, que aportaban un gran número de especies a esta diversidad, la megafauna (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2010). Bajo este concepto, se han agrupado aquellos animales que medían entre 0.5 y 4 m de altura y pesaban más de 45 kg (Bravo *et al.*, 2003). Así, mientras que actualmente solo existen 19 especies de mamíferos que se agrupan bajo este concepto en México, en el Pleistoceno Tardío existieron 86 especies (Ceballos *et al.*, 2010). En el caso de la megafauna herbívora mexicana del Pleistoceno, esta se agrupado, con base en su dieta en dos grandes categorías: pacedores (animales que solo se alimentan de pastos) y

ramoneadores (animales que solo consumen hojas de árboles y arbustos) (Johnson *et al.*, 2006).

Esta clasificación esta basada en comparar solo los hábitos alimentarios o las estructuras óseas, como los molares, que se hallan presentes en las especies actuales y asumir que estas mismas características se encontraban en sus contrapartes pleistocénicas, con las que se hallan emparentadas (Kurten y Anderson, 1980; Anderson, 1984). Así, por ejemplo, en el caso de los bisontes pleistocénicos, dado que sus contrapartes actuales poseen molares del tipo hipsodonto (poseen coronas altas) y se alimentan principalmente de pastos y habitan en pastizales, se asume que los ejemplares del Pleistoceno Tardío también tendrían los mismos tipo de dieta y hábitat y por esta razón, en el caso de México, ha sido usado como un indicador de la presencia de pastizales en el Centro de México (Johnson, 2001; Johnson *et al.*, 2006).

Pero este supuesto omite que, dada la gran variabilidad geográfica que existe en México, las condiciones ambientales y climáticas en el país son muy heterogéneas, tanto en la actualidad como en el Pleistoceno Tardío (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010) y esto pudo influir en los hábitos alimentarios y el hábitat de los megaherbívoros, modificándolos de acuerdo al sitio donde habitaban, es decir, que en realidad los herbívoros no fueran especialistas en su dieta y hábitat, sino generalistas (DeSantis *et al.*, 2012). Esto último ha sido comprobado usando otras aproximaciones como son los estudios morfofuncionales y los marcadores biogeoquímicos en algunas de las especies de megaherbívoros pleistocénicos de EUA, los cuales demuestran que los hábitos alimentarios de estos son diferentes al de sus contrapartes actuales con los cuales han sido comparados (Ripple y Van Valkerburgh, 2010).

Existen tres técnicas para determinar la dieta, el hábitat, los patrones de migración y el ámbito hogareño de los mamíferos cuaternarios, principalmente: el actualismo biológico, los estudios morfofuncionales y los marcadores biogeoquímicos (Andrews, 1992, 1995; Nieto y Rodríguez, 2003) y en México, la mayor parte de los estudios que infieren la dieta y el hábitat de las especies de mamíferos herbívoros del Pleistoceno Tardío han usado el actualismo biológico (Ferrusquía-Villafranca 1978; Tovar-Liceaga, 2005; Johnson *et al.*, 2006; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010). Montellano-Ballesteros y Jiménez-Hidalgo (2006) indicaron la necesidad de comenzar a realizar principalmente estudios isotópicos en la mastofauna mexicana, a la vista de los resultados que se habían obtenido usando esta aproximación diversas especies de mamíferos del Pleistoceno Tardío de Estados Unidos de América, los cuales han mostrando que existen pocas especies especialistas en su dieta y su hábitat; además estos autores presentaron una serie de preguntas que consideraban que esta técnica podría responder, como: ¿Qué resultados se obtendrían con la fauna mexicana si esta técnica fuese aplicada?, ¿las especies mantendrán su hábitos alimentarios independientemente del lugar donde ellos vivían o estos cambiaran de acuerdo a la latitud?, ¿qué tipos de vegetación se inferirán usando los isótopos estables en diferentes regiones de México?.

Debido a que en México son pocos los estudios que han usado los análisis morfofuncionales (Bravo-Cuevas *et al.*, 2011; Marín, 2011) y los marcadores biogeoquímicos $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ (Nunez *et al.*, 2010; Pérez-Crespo *et al* 2009, 2010a, 2010b) y limitados a pocas especies, el propósito de la presente tesis doctoral es usar las relaciones isotópicas de carbono y oxígeno presente en el esmalte dental de 14 especies de mamíferos herbívoros del Pleistoceno Tardío procedentes de 12 localidades con la finalidad de

determinar su dieta y el hábitat en el cual vivieron y emplear las relaciones de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ en una población de cuatro mamutes de la Laguna de las Cruces (San Luis Potosí) para determinar si eran nativos del sitio o provenían de otras partes y inferir se desplazaban a distancias similares a las encontradas en sus contrapartes estadounidenses.

1. 2. Objetivos

1. 2.1. General

Inferir algunas características ecológicas usando las relaciones isotópicas de carbono y oxígeno presentes en el esmalte dental de las especies de mamíferos herbívoros mayores representadas en el Pleistoceno Tardío de 12 localidades de México y de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ proveniente del esmalte dental de una población de *Mammuthus columbi* de la Laguna de las Cruces.

1. 2. 2. Particulares

- Deducir la dieta de las especies de herbívoros grandes extintas encontradas en la zona.
- Determinar el tipo de hábitat de estas y con ello deducir el tipo de vegetación de la zona.
- Evaluar si existen cambios en la dieta y el tipo de hábitat de estas especies debido a la altitud y la latitud.
- Determinar si la población de mamutes encontradas en Laguna de las Cruces era nativa del sitio o provenía de otro lugar.

1. 2. 3. Organización de la tesis

La presente tesis esta organizada en los siguientes capítulos: en el capítulo 2, se muestra el marco teórico de los marcadores biogeoquímicos usados, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ Y $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$. En el capítulo 3, se infiere la dieta y el hábitat de 14 especies de herbívoros procedentes de 12 localidades del Pleistoceno Tardío de México, mientras que en el capítulo 4 se usan las relaciones isotópicas de estroncio para determinar la distancia a las cuales se desplazaba un grupo de mamutes de las praderas procedentes de la Laguna de las Cruces, San Luis Potosí. Finalmente se presenta un capítulo final de discusiones y conclusiones generales.

CAPITULO 2. FUNDAMENTOS PARA LA COMPRESIÓN DE LOS MARCADORES BIOGEOQUÍMICOS $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ Y $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$.

En las últimas décadas el uso de marcadores biogeoquímicos ha mostrado ser una herramienta importante en la comprensión de la fisiología de las especies extintas (Barrick y Showers, 1995), en inferencias paleoclimáticas (Fricke y O'Neil, 1996), en los procesos tafonómicos (MacFadden y Hulbert, 2009) y, especialmente en la paleoecología de los vertebrados (MacFadden y Shockey, 1997; Hoppe y Koch, 2006). En esta última, se emplean los isótopos radiogénicos (Hoppe, 2004), elementos traza (Sealy, 2001) e isótopos estables ligeros (Alberdi *et al.*, 2008); en el caso de los radiogénicos nos referimos a las relaciones isotópicas de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$; en cambio para los isótopos estables ligeros, es a las relaciones isotópicas de $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ y $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ (Hoefs, 1997). Estos últimos se miden con un espectrómetro de masas y la composición de la muestra se describe por la siguiente ecuación general: $\delta = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}}) - 1] / 1000$ donde R_{muestra} es la razón del isótopo menos abundante entre el más abundante en la muestra a medir y $R_{\text{estándar}}$ es la misma razón pero esta es la de un estándar ya establecido (Ehleringer y Rudel, 1989; cuadro 1) y δ (delta) se expresa en partes por mil (‰) (McKinney *et al.*, 1950; Allégre, 2005; Fry, 2006). Dependiendo del tipo de estudio paleoecológico a realizar, es el elemento y el isótopo estable a usar; así las relaciones isotópicas de carbono son usadas ampliamente para conocer la dieta de los mamíferos herbívoros y carnívoros, permitiendo contrastar las hipótesis previas sobre dicha dieta, basadas en los datos morfológicos (MacFadden, 1997; MacFadden *et al.*, 2004), mientras que la $\delta^{18}\text{O}$ es usada para inferir las condiciones ambientales que existieron en un sitio en el pasado, el tipo de hábitat y la fisiología de los

organismos (Feranec, 2003; MacFadden y Higgins, 2004; Sánchez *et al.*, 2006). En cambio el $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ se emplea para determinar patrones de migración o el ámbito hogareño de especies extintas (Fricke, 2007; Koch, 2007)

Cuadro 1. Estándares de las relaciones isotópicas más usadas (tomado de Squeo y Ehleringer, 2004). SMOW: Standard Mean Ocean Water, PDB: Pee Dee Belemnite, AIR: Atmospheric air.

Relación isotópica	Estándar	Valor
$^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$	VPDB	0.0112372
$^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$	AIR	0.00036765
$^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$	VPDB	0.0112372
	VSMOW	0.0020052

2. 1. Fundamentos para la interpretación de la fotosíntesis

El carbono se encuentra presente en la atmósfera en forma de CO_2 , sin embargo, éste no es usado directamente por los animales, sino que ingresa a los seres vivos a través de la fotosíntesis, de la cual existen tres vías: C_3 (Calvin-Benson), C_4 (Hatch-Slack) y CAM (Metabolismo del Ácido Crasuláceo) (O'Leary, 1988). Las plantas que presentan la vía fotosintética C_3 son árboles y arbustos principalmente, así como algunos pastos de zonas frías, representando el 85% de las plantas a nivel mundial (Medrano y Flexas, 2000); en estas plantas la primera molécula que se crea en la fotosíntesis es la ribulosa-1-5-bifosfato (Rubisco). Al ser cuantificadas por un análisis de isótopos estables de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, las plantas C_3 exhibirán valores en un intervalo de $\delta^{13}\text{C}$ de -22‰ a -35‰, con un valor medio de -26‰, encontrándose los valores un poco más negativos en el dosel, debido a que los

organismos que viven en el suelo liberan CO₂, (Högberg y Read, 2006), el cual es usado junto con el CO₂ atmosférico, por parte de las plantas y hojas que se encuentran en el dosel, (efecto dosel) (van der Merwe y Medina, 1989 y 1991; Cerling *et al.*, 1997; Squeo y Ehleringer, 2004).

La vía fotosintética C₄, está presente en plantas monocotiledóneas, principalmente en los pastos y algunos árboles y arbustos de zonas cálidas (Stowe y Teeri, 1978); la primera molécula obtenida tiene cuatro carbonos, la fosfoenol-piruvato-carboxilasa (PEPC), la cual posteriormente se convierte en una molécula de tres carbonos. Este proceso se da en dos tejidos foliares, los parénquima esponjoso y empalizado, lo cual se denomina anatomía Kranz (Keeley y Rundel, 2003) y sus valores de δ¹³C que presentan son de -10‰ a -14‰, con un promedio de -12‰ (Smith y Epstein, 1971; Cerling, 1999; Medrano y Flexas, 2000).

La vía la CAM, presente en las familias Cactácea, Orquidácea, Agavácea y Crassulaceae entre otras, tiene como característica especial que pueden formar en el mismo sitio a la rubisco y la PEPC, pero esto no ocurre simultáneamente, ya que durante la noche el CO₂ es fijado por la PEPC y durante el día por la rubisco (Andrade *et al.*, 2007; Decker y de Wit, 2005) y muestran valores de δ¹³C que se sobrelapan a los exhibidos por las plantas C₃ y C₄. Sin embargo, aunque estas plantas en la actualidad representan el 10% de las especies mundiales, son responsables de más del 80% de la fotosíntesis de los ecosistemas, especialmente en las regiones de climas más secos y de alta temperatura (cuadro 2).

Cuadro 2. Comparaciones entre las tres vías fotosintéticas (tomado de Medrano y Flexas, 2000).

Vía	C ₃	C ₄	CAM
Enzima responsable de la carboxilación inicial	Rubisco	Fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPC)	Rubisco y PEPC
Anatomía	Normal	Kranz	Suculenta
Tasa de fotosíntesis	Media	Alta	Baja
Inhibición de la fotosíntesis para el oxígeno	Sí	No	Sí, durante el día; no, durante la noche (caso de fijación oscura de CO ₂)
Eficiencia en el uso de agua	Baja	Media	Alta
Distribución geográfica	Amplía	Áreas tropicales	Regiones y hábitats áridos

2. 2. Oxígeno

El agua es el principal elemento para los seres vivos, encontrándose en la Tierra en tres estados: sólido, líquido y gaseoso. El principal reservorio de este elemento se encuentra en los océanos y no menos importante, en los hielos de ambos polos, aunque estos últimos se encuentran en estado sólido. El agua de los océanos, al evaporarse, forma las nubes, las cuales por las diferencias en las temperaturas, vuelven a condensarse y se precipitan,

formando lluvia, la cual de nueva cuenta se acumula en los océanos. Otra parte es transportada hacia el interior de los continentes donde, si se topa con una masa de aire frío o una cadena montañosa, ello provocará, la condensación del agua y su precipitación a la superficie terrestre en forma líquida o sólida. Al caer, una parte de ella se infiltra en el subsuelo, se almacena y, en ocasiones, vuelve a surgir a la superficie, formando manantiales y ríos. Otra parte, se drena en la superficie alimentando diversos cursos de agua. En todos los casos, esta agua vuelve a los océanos.

Dado, que el agua está formada por hidrógeno y oxígeno, estos elementos registran en parte este proceso; así en la caso del oxígeno, la composición isotópica de este elemento presente en el del agua de los océanos presenta un valor de $\delta^{18}\text{O}$ de 0‰. Sin embargo, debido a la evaporación, este valor del agua se va modificando, existiendo varios factores que tienden a alterar el valor de $\delta^{18}\text{O}$ de la precipitación.

El primero cambio y el más importante está dado por la temperatura, ya que a mayor temperatura el valor de $\delta^{18}\text{O}$ será más positivo que a temperaturas menores, al existir un empobrecimiento de ^{16}O en el agua y un enriquecimiento de ^{18}O y viceversa, a menor temperatura, el valor isotópico del oxígeno será mas negativo (Figura 1). De la misma manera, conforme aumenta la latitud y la altitud, el valor de $\delta^{18}\text{O}$ tiende a disminuir, al igual que aumenta la distancia entre la tierra firme y el mar (Figura 2). Estos efectos han sido denominados por Dansgaard (1964) como efectos latitudinal, altitudinal y continental, respectivamente.

Existen otros dos factores que también afectan la relación $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ del agua. El primero, denominado efecto estacional se produce en latitudes medias y altas donde el agua de las lluvias invernales alcanza los valores de $\delta^{18}\text{O}$ más negativos. Sin embargo en zonas

tropicales, las lluvias de verano pueden ser de gran intensidad por ejemplo, los monzones del sureste asiático, ocasiona que los valores de $\delta^{18}\text{O}$ del agua de estas zonas tienden a hacerse más negativos que durante el resto del año, lo que se ha denominado efecto cantidad y en estas regiones, este factor tiende a ser de mayor influencia en la composición isotópica del oxígeno que la temperatura (Castillo *et al.*, 1985; Lachniet y Patterson, 2009).

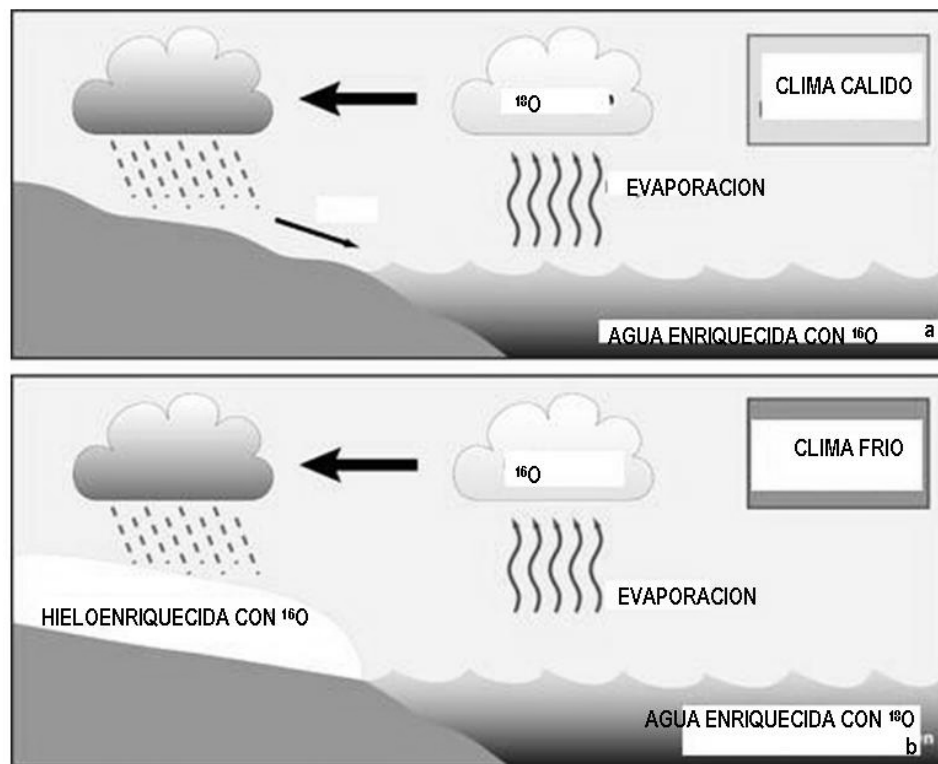


Figura 1. Efecto de la temperatura en la composición isotópica del oxígeno del agua. a). Cuando el clima es cálido hay un enriquecimiento de ^{16}O del agua del mar debido a que la alta temperatura provoca una mayor evaporación de ^{18}O . b). Si el clima es frío y la temperatura baja hay un enriquecimiento del ^{18}O del agua del mar debido a la menor evaporación de este isótopo por la baja temperatura. Modificado de:

<http://www.climantica.org/climanticaFront/es/page/unidad?u=01&c=03>

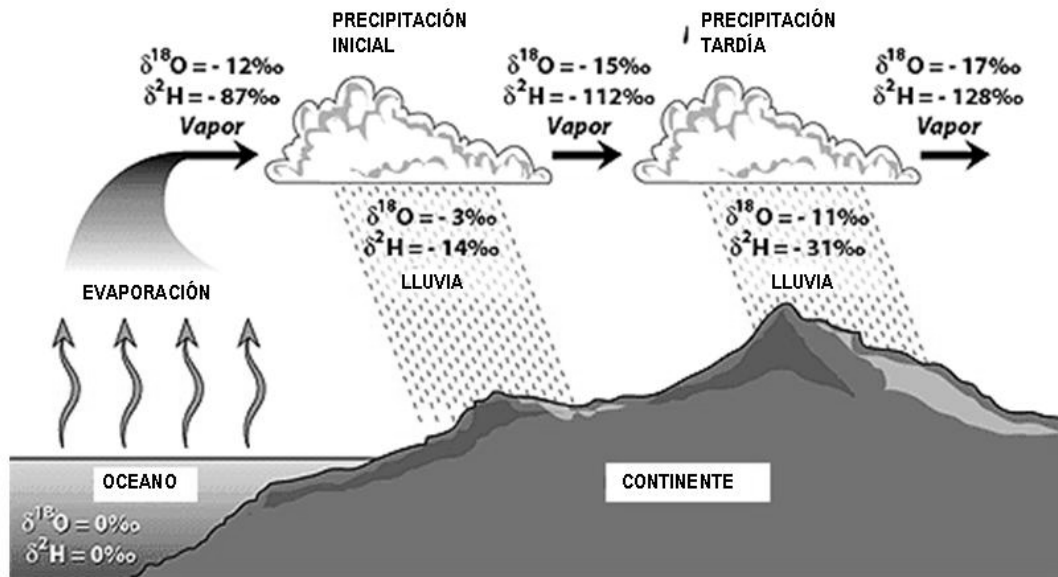


Figura 2. Efectos altitudinal, latitudinal, de continentalidad, estacional y de cantidad.

Modificado de: http://suvratk.blogspot.mx/2009_11_01_archive.html

En las plantas, al incrementarse la temperatura, van a perder agua por transpiración, y su cuerpo estará enriquecido con ^{18}O pero empobrecidas con ^{16}O y al contrario, las plantas que vivan a temperaturas relativamente bajas, su transpiración será menor y tendrán sus fluidos corporales, enriquecidos con ^{16}O y empobrecidos con ^{18}O (Yakir, 1992; Wang *et al.*, 2008). En el caso de las plantas C_4 que viven en zonas cálidas, estarán mas enriquecidas con ^{18}O que las C_3 que prefieren las zonas templadas (Schoeninger *et al.*, 2000).

2. 3. Estroncio

Existen en la naturaleza cuatro isótopos de estroncio ^{84}Sr , ^{86}Sr , ^{88}Sr y ^{87}Sr , de los cuales solo el ^{87}Sr es radiogénico y este es producto del decaimiento del ^{87}Rb , con una vida media de 4.88×10^{10} años (Faure, 1977). La relación de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ presente en una roca va a depender principalmente de su edad, así como de su contenido inicial de Rb por lo que las rocas jóvenes tendrán una menor aumento isotópico de ^{87}Sr que aquellas que son más antiguas (Sealy, 2001; Slovak y Paytan, 2011). Asimismo, dado que el estroncio tiene un radio iónico similar al del calcio, tiende a presentarse en diversas concentraciones en minerales ricos en calcio, como en las apatitas y las plagioclastas (Faure, 1977).

Las rocas al sufrir los procesos de alteración química, física e inclusive biológica tienden a formar suelos; sin embargo estos procesos no afectan la firma isotópica original por lo que el suelo va a tener valores de estroncio similares a los de la roca que lo formó (Beard y Johnson, 2000). Sin embargo, en ocasiones, los suelos de una misma región pueden tener diferentes valores isotópicos de estroncio, debido a que las rocas que le dieron origen pudieron estar formadas por varios tipos de minerales, los cuales tienen diferentes relaciones de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ (Ericson, 1985; Lailson, 2009). Por ejemplo, el granito contiene dos tipos de feldespatos, la plagioclasta que posee una baja relación $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ y la ortoclasta con una alta relación $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$; cuando el granito se erosiona y con el paso del tiempo este forma parte del suelo, la aportación individual de estroncio de ambos tipos de feldespatos se verá reflejada en los diferentes valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ que un suelo de una misma zona puede tener (Price *et al.*, 2002). Asimismo, el suelo puede recibir una aportación de estroncio por parte del polvo, lo cual también puede contribuir a esta variación (Cope *et al.*, 1998).

2. 4. Esmalte, colágeno, dieta, hábitat, clima y migración

Los mamíferos herbívoros van a incorporar el carbono a través del consumo de plantas a sus tejidos, como son el colágeno de los huesos y el esmalte dental. En el caso del colágeno, este se encuentra compuesto de un 6% de agua, 24% de materia orgánica y 70% de mineral de apatita (Pasteris *et al.*, 2008) y este último es parte integrante tanto de hueso como la dentina. La apatita es una hidroxiapatita (Nielsen-Marsh *et al.*, 2002), cuya fórmula es $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$ y en la cual el fosfato es substituido por CO_3^{2-} . En el caso del esmalte dental, este tiene la misma composición química que el colágeno, pero el agua compone el 3%, la materia orgánica el 1% y la apatita el 96% (Esponda, 1978). No obstante, existen diferencias entre la apatita del hueso con la del esmalte dental; en el caso del primero los cristales que la integran son más grandes, además de que el tejido que lo presenta tiene mayor cantidad de agua y es más poroso (Nelson *et al.*, 1986; Hoppe *et al.*, 2003; Hedges *et al.*, 2005). En el caso de la apatita presente en el esmalte dental, esta es más resistente a la diagénesis, ya que sus cristales son más pequeños y el esmalte dental es menos poroso y tiene menor cantidad de agua que el colágeno, siendo esta la estructura favorita para realizar los estudios de isótopos estables (Bocherens *et al.*, 1996; Koch, 1998). A pesar que al esmalte se le considera como el tejido óptimo por su resistencia al paso del tiempo, para obtener el $\delta^{13}\text{C}$ y la composición isotópica de otros elementos, Koch (2007) señala que no es un sistema cerrado y puede, en ocasiones, sufrir alteraciones e intercambio de iones con el medio. Sin embargo, Gotha *et al.* (2005), quienes analizan la dieta de los cinodontos *Diademodon* y *Cynognathus*, no encuentran alteración alguna que indique que los valores que obtuvieron no son confiables. Kohn y Cerling (2002) discuten una serie de pruebas realizadas en el esmalte, el colágeno y la dentina y concluyen que con el esmalte de

las muestras cenozoicas, principalmente del Holoceno y Pleistoceno, no existe problema alguno, mientras que en muestras más antiguas es posible que tengan algún grado alteración, pero esta es mínima, en comparación a los otros tejidos, dentina y colágeno, los cuales en muchas ocasiones se encuentran alterados. Hedges *et al.* (2005), Koch (2007) y Domingo (2008), con el objeto de detectar estas alteraciones, recomiendan el uso de los análisis diagenéticos.

La incorporación del $\delta^{13}\text{C}$ a la apatita del esmalte y del hueso se da a través del HCO_3 de la sangre derivado a su vez del CO_2 generado por los procesos de la digestión animal que reacciona con el agua corporal siguiendo la siguiente ecuación: $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \leftrightarrow \text{H}_2\text{CO}_3 \leftrightarrow \text{H}^+ + \text{HCO}_3^-$ (Martínez del Río y Wolf, 2005). El paso del CO_2 a HCO_3 , está controlado por la temperatura corporal y ocasiona que exista un enriquecimiento en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de +3‰ a +5‰ en el caso de la apatita del hueso, mientras que el caso del esmalte dental este enriquecimiento será de +14‰ (Cerling y Harris, 1999). Esto es debido a que el ^{13}C del colágeno proviene principalmente de las proteínas, mientras que el de la apatita del esmalte dental procede de los aminoácidos, carbohidratos y lípidos (Barrick, 1998).

Así, tanto el colágeno como el esmalte tendrán valores derivados de la $\delta^{13}\text{C}$ de las plantas consumidas, por lo que tomando como base la clasificación de la dieta de los herbívoros hecha por Hofmann y Stewart (1972), se tiene que para los herbívoros que se alimentan de plantas C_3 o ramoneadores, tendrán valores de $\delta^{13}\text{C}$ en el colágeno de -30‰ a -17‰ y en el carbonato del esmalte de -9‰ a -19‰; en los que consuman plantas C_4 o pazedores, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ serán -11‰ a -3‰ en el colágeno y -2‰ a +2‰ para el carbonato del esmalte; mientras que los que se alimenten de ambos tipos de plantas,

dependiendo de cada tipo de plantas la $\delta^{13}\text{C}$ puede tomar valores de -17‰ a -3‰ en el colágeno y -2‰ a -9‰ en el esmalte dental (Gröcke, 1997; MacFadden y Cerling, 1996). En el caso de los animales carnívoros, el $\delta^{13}\text{C}$ proviene de las proteínas y lípidos de la carne que se consume, por lo que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ tendrán un incremento de entre -1‰ a -2‰ en el esmalte (Sánchez, 2005; Palmqvist *et al.*, 2003), de modo que aquellos carnívoros que se alimenten de ramoneadores tendrán valores de -17‰ , mientras que aquellos que se alimenten de herbívoros C_4 presentarán valores de -3‰ (Gröcke, 1997; Palmqvist *et al.*, 2003). En los mamíferos pequeños, el enriquecimiento es de -9‰ en el colágeno (Smith *et al.*, 2002), en cambio en los mamíferos marinos y acuáticos los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en el esmalte van de -5‰ a -14‰ (Clementz *et al.*, 2006), debido esto a los distintos valores que exhiben las plantas acuáticas y marinas. Así, el kelp tiene valores de $\delta^{13}\text{C}$ de -17‰ , el pasto marino de -10‰ , el fitoplancton litoral de -20‰ , el fitoplancton oceánico de -23‰ y la vegetación dulceacuícola de -26‰ (Clementz *et al.*, 2003). En las aves el enriquecimiento es de -6‰ en el colágeno (Kelly, 2000) y de -16‰ en los cascarones de los huevos (Johnson *et al.*, 1998).

El oxígeno, en cambio, ingresa a los organismos principalmente por el agua que es bebida y en menor medida por el agua de los alimentos, así como el que es inhalado y se encuentra en equilibrio con el oxígeno que es perdido por el sudor, la orina, las heces y la exhalación (Koch *et al.*, 1994; Bryan y Froelich, 1996; Kohn, 1996; Kohn *et al.*, 1996, 1998). Este equilibrio está influenciado por la fisiología del organismo, el clima y el hábitat (Fricke y O'Neil, 1996; Grimes *et al.*, 2008; Zanazzi y Kohn, 2008). En el caso de la apatita del esmalte dental, existen dos moléculas donde los isótopos de oxígeno pueden formar parte, el fosfato (PO_4^{3-}) y el carbonato (CO_3^{2-}) (Hoffman, 2007).

En el caso del PO_4^{3-} , que es más resistente a los procesos diagenéticos, la composición del $\delta^{18}\text{O}$ proviene principalmente del oxígeno del agua que es ingerida y que es incorporado al fosfato o al carbonato de la apatita del esmalte dental por medio de la sangre (Bocherens *et al.*, 1996). Hay que hacer notar que el $\delta^{18}\text{O}$ refleja principalmente la temperatura del ambiente y los efectos de la altitud, la cantidad de lluvia, la latitud y la longitud. Por esta razón la composición isotópica del oxígeno presente en el fosfato es usado principalmente para inferir las condiciones climáticas que existieron en una zona particular en el pasado (Ayliffe *et al.*, 1992; Iacumin *et al.*, 1996; Sánchez *et al.*, 1994; Domingo *et al.*, 2009). Por su parte la $\delta^{18}\text{O}$ del carbonato al tener una resistencia menor a los procesos diagenéticos que el PO_4^{3-} , se usa principalmente para deducir los aspectos ecológicos de las especies (Sponheimer y Lee-Thorp, 1999; Schoeninger *et al.*, 2000; Sánchez, 2005).

Considerando que la $\delta^{18}\text{O}$ del carbonato y del fosfato provienen principalmente del agua ingerida, la composición isotópica del oxígeno va estar controlada por la temperatura corporal de los organismos y dado que en las aves y en los mamíferos la temperatura corporal es constante, los valores de $\delta^{18}\text{O}$ en cualquier elemento óseo o dental serán similares y reflejarán los valores de $\delta^{18}\text{O}$ del agua ingerida, razón por la cual este isótopo ha sido usado en ocasiones para inferir la temperatura ambiente usando estos dos grupos de animales. Sin embargo en los reptiles, que no mantienen su temperatura corporal constante, los valores de $\delta^{18}\text{O}$ que se encuentran en sus distintos elementos óseos son diferentes (Barrick y Showers, 1995), por lo que el $\delta^{18}\text{O}$ ha sido usado para inferir aspectos fisiológicos, especialmente en los dinosaurios.

En cambio, el estroncio al igual que el carbono, se incorpora a los animales cuando estos consumen plantas, las cuales lo incorporan principalmente del existente del suelo y en menor cantidad del polvo; sin embargo al contrario del carbono que es un elemento esencial para la síntesis de muchos compuestos orgánicos, el estroncio no es un elemento importante para los organismos. El estroncio, cuyo radio iónico es similar al del calcio, lo sustituye en los huesos y dientes (Shoeninger, 1979). Sin embargo, el sistema digestivo de los animales tiende a discriminar al estroncio en comparación al calcio, lo que Elias *et al.* (1982) han denominado biopurificación, ya que existe una asimilación de 1/5 en la relación Sr/Ca de la planta hacia los herbívoros y la misma proporción se da cuando se pasa de los herbívoros a los carnívoros, lo que ocasiona que la proporción de estroncio disminuya en relación con la del calcio (Tornero, 2008). Por tal motivo la relación Sr/Ca es usada en los estudios que infieren la posición trófica de un mamífero (Gilbert *et al.*, 1994; Sillen y Lee-Throp, 1994).

Sin embargo, mientras que la relación Sr/Ca tiende a modificarse al pasar de un nivel trófico a otro, la relación $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ permanece igual, ya que no existe algún proceso que tienda a fraccionar los isótopos de ^{86}Sr y ^{87}Sr (Rubenstein y Hobson, 2004). Por ello los valores isotópicos de estroncio de un carnívoro van a ser semejantes a los presentados por el herbívoro del cual se alimentó, que a su vez serán similares a los de las plantas, los cuales serán semejantes a los del suelo y estos a su vez al de la roca que los formó (Koch *et al.*, 1995; Ábelová, 2006; Radloff *et al.*, 2010).

Por este motivo el $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ es usado en los estudios que tratan de inferir el desplazamiento o los patrones de migración en mamíferos tanto extintos como vivos (Arppe, 2009; Fenner y Frost, 2009; Feranec *et al.*, 2008, 2009).

3. DIETA Y HÁBITAT DE 14 ESPECIES DE HERBÍVOROS ENCONTRADOS EN 12 LOCALIDADES RANCHOLABREANAS MEXICANAS USANDO $\delta^{13}\text{C}$ Y $\delta^{18}\text{O}$.

3. 1. Introducción

En México, las localidades que tienen restos fósiles de mamíferos herbívoros de tallas medianas y grandes pertenecientes al Rancholabreano (120,000 a 10,500 años antes del presente), se encuentran ampliamente distribuidas en todo el país (Arroyo-Cabrales *et al.* 2002, 2007a; Bell *et al.*, 2004). De manera general, la dieta y el hábitat de estas especies han sido inferidos usando el actualismo biológico por ejemplo, se ha asumido que los caballos pleistocénicos se alimentaban de pastos y habitaban pastizales, tal como sus contrapartes actuales, y que las cebras y en el caso de restos fósiles de tapires, los cuales viven en las selvas perennifolias o en bosques muy húmedos, al encontrar sus restos en alguna localidad se asume que en el pasado, en el sitio existía dicho tipo de vegetación (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2010).

Sin embargo, en ocasiones se omite, que la dieta y el hábitat de los animales pueden variar debido a los factores geográficos como la altitud, la latitud y la longitud, los cuales influyen en el clima y por ende, en la distribución de plantas y animales y sus preferencias alimentarias y de hábitat (Smith y Smith, 2001). Por ejemplo, en las altitudes mayores, las temperaturas son más frías que en zonas bajas, por lo que el tipo de vegetación y los seres vivos serán distintos de aquellos que vivan en zonas bajas. En el caso de los animales, aquellos habiten en zonas cercanas al ecuador van a presentar características distintas de aquellos que viven cerca de los polos.

En el caso de las plantas, los pastos se encuentran formado pastizales o sabanas en las zonas cálidas y tropicales principalmente, cercanas al Ecuador (Cerling, 1999). Sin embargo, al aumentar la latitud, este tipo de vegetación comienza a disminuir y los bosques templados comienzan a abundar, hasta que finalmente cerca de los polos, los pastizales y sabanas desaparecen y el tipo de vegetación dominante es boscoso, empezando a aparecer los pastizales alpinos en los picos de las montañas. Esto es debido a que los pastos son plantas C_4 y cuando la temperatura es menor a $25^{\circ}C$, disminuyen su abundancia, mientras que las plantas C_3 aumentan en abundancia (Medrano y Flexas, 2000)

En los animales, Nowak (1999) y Fulbright y Ortega (2007) reportan que el venado cola blanca en los bosques se alimentan de hojas de árboles, mientras que aquellos que viven en zonas semidesérticas consumen hojas de arbustos, corteza y frutos de cactáceas. Para los taxa extintos, MacFadden *et al.* (1999) tomaron muestras de esmalte dental de diversos équidos pleistocénicos, desde Canadá hasta Argentina y los analizaron isotópicamente, encontrando que la dieta de estos animales variaba: se comportaban como ramoneadores en las poblaciones que se encontraron después de los 40° de latitud norte o sur del continente y, como pacedores conforme se acercaban al Ecuador. En los toxodontes, MacFadden (2005) encuentra que los ejemplares que habitaron en Honduras fueron organismos de hábitos ramoneadores y habitaban en zonas boscosas, mientras que aquellos que habitaban en Bolivia eran pacedores y habitaban en zonas abiertas.

Dado que en México, actualmente las condiciones ambientales y climáticas son muy heterogéneas y que se asume que esto fue similar en el Pleistoceno Tardío (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010), Pérez-Crespo *et al.* (2010a) determinaron la dieta y el hábitat del mamut de las praderas, asumiendo que estos hábitos iban a modificarse dependiendo del

sitio donde se encontraran viviendo los ejemplares que muestrearon. Sin embargo, los autores encontraron que esta especie mantenía una dieta mixta C₃/C₄, forrajeando en zonas abiertas, independientemente del lugar donde se encontraba habitando.

Para el caso de México, sólo se analizó una sola especie, por ello no es posible inferir que el patrón encontrado para esta taxa sea similar en las demás especies de mesoherbívoros y megaherbívoros rancholabreanos. Por ello en este capítulo se determinara la dieta y el hábitat, y si estos sufren cambios debido a factores geográficos de 14 especies de mesoherbívoros y megaherbívoros procedentes de 12 localidades mexicanas.

3. 2. Materiales y métodos

3. 2. 1. Localidades de estudio

Se describen a continuación las localidades de estudio; es importante aclarar que con excepción del Cedral, la Cueva de Loltún, la Cueva de San Josecito y Valsequillo, la mayor parte de las localidades carecen de fechamiento, siendo asignadas a la Edad de Mamíferos Rancholabreana (Pleistoceno Tardío) acotada entre 120, 000 y 10, 500 antes del presente (A. P.) (Bell *et al.*, 2004; Arroyo-Cabrales *et al.*, 2010; figura 3).

Cedral: (23° 49' N, 100° 43' O) se encuentra en San Luis Potosí, México, a 1,700 msnm. En este sitio se han encontrado restos de gliptodontes (*Glyptotherium* sp.), perezosos terrestres (*Glossotherium harlanii*), tapires (*Tapirus haysii*), lobos del Pleistoceno (*Canis dirus*), leones (*Panthera atrox*), camellos (*Camelops hesternus*), mastodontes (*Mammut americanum*), mamutes (*Mammuthus columbi*), caballos (*Equus* sp.), así como micromamíferos y otros vertebrados (Álvarez S. y Polaco, 1982). La localidad ha sido fechada entre los 33,300 a 2480 A. P.

Cueva de San Jocesito: (23° 57'21" N, 99° 54'45" O) se localiza a 8 km al suroeste de Arrambari, Nuevo León, a 2250 msnm. En este sitio se han hallado restos de perezosos de Jefferson, (*Megalonyx* sp.), perezosos de Shasta (*Nothrotherium shastensis*), carnívoros, caballos, tapires, bóvidos (*Oreamos* cf. *O. harrington*), camellos, cérvidos (*Navahaceros fricki*), jabalíes, pequeños mamíferos así como anfibios, aves, moluscos y reptiles y ha sido fechado entre los 16, 000 y 44, 500 A. P. (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1995, 2003)

Gruta de Coconá: (17° 32', 92° 57'O) se ubica en Teapa, Tabasco, a 72 msnm; en encontraron en esta localidad restos de una tortuga, gonfoterios (Gomphotheriidae) y perezosos gigantes (*Eremotherium lauridillardi*); esta localidad carece de fechamiento alguno (Polaco-Ramos, 1981).

Gruta de Loltún: (20° 15'N, 89° 28'O) este sitio se localiza a 7 km al sureste de Oxkutzcab, Yucatán, a 40 msnm. Se han encontrado restos de murciélagos, armadillos, roedores, carnívoros, pecaríes (*Tayassu tajacu*), venados (*Odocoileus virginianus*), temazates (*Mazama* sp.), gonfoterios (*Cuvieronius* sp.), caballos, llamas (*Hemiauchenia* sp.), bisontes y tlacuaches. Este sitio ha sido fechado entre 1805 a 12,720 A. P. (Morales-Mejía *et al.*, 2009)

Laguna de las Cruces: (22° 43' N, 102° 01' O) se encuentra al oeste del poblado de Salinas en el estado de San Luis Potosí, México a 1700 msnm (Mirambell, 1982). En este sitio se han hallado restos de bisontes, caballos, camellos y mamutes, sin embargo no existe datación alguna que permita determinar con exactitud la edad a la que perteneció.

La Presita: (23° 29'37" N, 100° 37'16" O) se halla a 21.4 km al sur de Matehuala, en San Luis Potosí a 1540 msnm. En este sitio se hallaron restos de perezosos de Shasta (*Nothrotheriops* cf. *shastensis*), llamas, berrendos del Pleistoceno (*Capromeryx* sp. y

Stockoceros conklingi), camellos, coyotes (*Canis latrans*), venados, así como pequeños carnívoros, roedores, lagomorfos, murciélagos moluscos, anfibios, aves y reptiles, careciendo de fechamiento alguno (Polaco y Butrón-M, 1997)

Los Grifos: (18° 48'52" N, 93° 23'29" O) se halla en el Rancho Morelos, en el municipio de Ocozocoautla, Chiapas a 900 msnm. En este sitio se han hallado restos de équidos así como rastros de actividad humana (Acosta, 2011)

Sierra de Menchaca: (27° 10'60"N, 102° 2'60" O) este sitio se ubica en el estado de Coahuila a 1118 msnm. Se han hallado restos de tapires y caballos (Aguilar, comunicación personal, 2012).

Tlatlaya: (18° 40'37"N, 100° 4'7" O) se localiza en el Estado de México, a 1840 msnm. En este sitio se encontraron restos de perezosos gigantes (Polaco-Ramos, 1981).

Tequesquinahua: (19° 32'20" N, 99° 11'39") se encuentra entre a 3.2 km al noroeste de Tlalnepantla, Estado de México, a 2238 msnm. En esta localidad se han encontrado restos de gliptodontes, équidos, proboscidos, roedores, insectívoros y peces. Álvarez (1966) la asigna al Pleistoceno Tardío por los restos de los animales hallados, pero carece de fechamiento alguno.

Tequixquiac: (19° 32'20" N, 99° 3'33" O) se ubica en el Estado de México, a 2460 msnm. En el sitio se han hallado restos de anfibios, aves, reptiles y especialmente mamíferos entre los que destacan pampaterios (*Holmesina septentrionalis*), gliptodontes, ratones, canidos, osos de cara corta (*Arctodus simus*), mamutes, caballos, camellos y bóvidos (*Bison* sp. y *Euceratherium collinum*) (Hibbard, 1955).

Valsequillo: (18° 54'N, 98° 10'O) se encuentra 15 km. al sur de la ciudad de Puebla, a 2040 msnm (Cruz-Muñoz, 2006). En la zona se han encontrado rastros de actividad

humana y restos fósiles de berrendos pleistocénicos (*Tetrameryx* sp.), bisontes, carpinchos (*Nechoerus* sp.), caballos, camellos, coyotes, gonfoterios (*Stegomastodon* sp.), gliptodontes, jabalíes (*Platygonus compressus*), lobos (*Canis lupus*), lobos del Pleistoceno, llamas, mamutes, osos de cara corta, pampaterios, perezosos, tigres dientes de sable (*Smilodon gracilis*), así como diversas especies de lagomorfos y roedores, y la localidad ha sido fechada en 20,780 A. P. (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2010).

3. 2. 2. *Material estudiado*

Para este estudio, se eligieron 76 molares correspondientes a (en paréntesis el número de ejemplares muestreados): *Bison* sp. (9), *Camelops hesternus* (8), *Cuvieronius* sp. (1), *Equus* sp. (23), *Eremotherium laurillardi* (1), *Glossotherium harlani* (4), *Glyptotherium* sp. (6), Gomphotheriidae (2), *Hemiauchenia* sp. (2), *Mammut americanum* (3), *Mammuthus columbi* (5), *Nechoerus* sp. (1), *Stegomastodon* sp. (6) y *Tapirus* sp. (5) (cuadro 3; anexo 1).

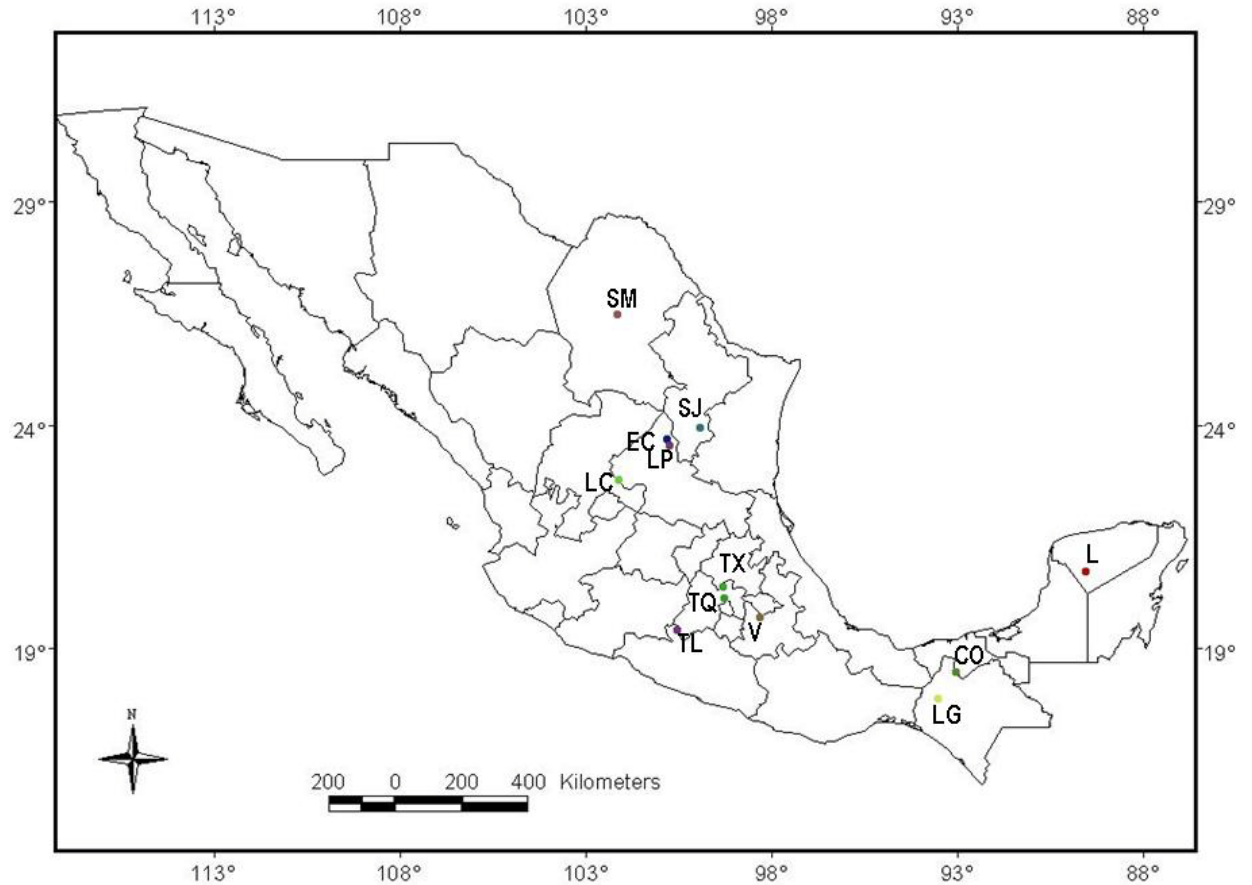


Figura 3. Localidades de procedencia de los ejemplares. M: Sierra de Menchaca, J: Cueva de San Josecito, EC: El Cedral, LP: La Presita, LC: Laguna de las Cruces, TX: Tequixquiac, TQ: Tequesquinahua, TL: Tlatlaya, V: Valsequillo, G: Los Grifos, CO: Gruta de Coconá y LO: Gruta de Loltún.

Adicionalmente se usaron los datos isotópicos de carbono y oxígeno procedentes del esmalte dental de un mamut y de 14 caballos del Cedral y cuatro mamutes de Laguna de las Cruces, ambas localidades del estado de San Luis Potosí, obtenidos de los estudios realizados por Pérez-Crespo (2007) y Pérez-Crespo *et al.* (2009).

La mayor parte del material se encuentra albergado en la Colección Paleontológica de la Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico del Instituto Nacional de Antropología e Historia, con las siglas de catálogo DP o CODPIA, incluyendo a los ejemplares procedentes de Coconá, La Presita, Loltún y Valsequillo, que carecen del número de catálogo y, con la excepción de los que provienen de Los Grifos y la Sierra de Menchaca que no pertenecen a la colección, sino al Instituto de Investigaciones Antropológicas del UNAM (Los Grifos) y a la colección del Centro INAH-Coahuila (Sierra de Menchaca).

Cuadro 3. Procedencia de los molares analizados.

No. de catalogo	Taxa	Sitio
DP2358	<i>Bison</i> sp.	Cedral
DP2359	<i>Bison</i> sp.	Cedral
DP2490	<i>Bison</i> sp.	Cedral
DP4311	<i>Bison</i> sp.	Cedral
CODPIA159	<i>Bison</i> sp.	Tequixquiac
CODPIA332	<i>Bison</i> sp.	Tequixquiac
CODPIA338	<i>Bison</i> sp.	Tequixquiac
CODPIA163	<i>Bison</i> sp.	Tequixquiac

Cuadro 3. Continuación

No. de catalogo	Taxa	Sitio
CODPIA314	<i>Bison</i> sp.	Tequixquiac
DP2030	<i>Camelops hesternus</i>	Laguna de las Cruces
DP2027	<i>Camelops hesternus</i>	Laguna de las Cruces
DP2024	<i>Camelops hesternus</i>	Laguna de las Cruces
DP2028	<i>Camelops hesternus</i>	Laguna de las Cruces
DP2029	<i>Camelops hesternus</i>	Laguna de las Cruces
CODPIA103	<i>Camelops hesternus</i>	Tequixquiac
DP62	<i>Camelops hesternus</i>	Tequixquiac
CODPIA226	<i>Camelops hesternus</i>	Tequixquiac
328	<i>Cuvieronius</i> sp.	Loltún
DP2106	<i>Equus</i> sp.	Laguna de las Cruces
DP2100	<i>Equus</i> sp	Laguna de las Cruces
DP2125	<i>Equus</i> sp	Laguna de las Cruces
DP2121	<i>Equus</i> sp	Laguna de las Cruces
DP2131	<i>Equus</i> sp	Laguna de las Cruces
EL254	<i>Equus</i> sp	Loltún
EL146	<i>Equus</i> sp	Loltún
P1	<i>Equus</i> sp	La Presita
P2	<i>Equus</i> sp	La Presita
149	<i>Equus</i> sp.	Loltún

Cuadro 3. Continuación.

No. de catalogo	Taxa	Sitio
EL67 (El Toro)	<i>Equus sp.</i>	Loltún
EL68(El Toro)	<i>Equus sp.</i>	Loltún
EL160	<i>Equus sp.</i>	Loltún
EL157	<i>Equus sp.</i>	Loltún
EL156	<i>Equus sp.</i>	Loltún
EL167	<i>Equus sp.</i>	Loltún
EL34	<i>Equus sp.</i>	Loltún
EL110	<i>Equus sp.</i>	Loltún
M11	<i>Equus sp.</i>	Loltún
LG10927	<i>Equus sp</i>	Los Grifos
DP315	<i>Equus sp.</i>	Tequixquiac
64-1, X-2(23)	<i>Equus sp</i>	Valsequillo
66-R-22-1	<i>Equus sp</i>	Valsequillo
CN1	<i>Eremotherium laurillardi</i>	Coconá
DP4387	<i>Glossotherium harlani</i>	Cedral
CODPIA114	<i>Glossotherium harlani</i>	Tequesquinahua
DP1232	<i>Glossotherium harlani</i>	Tlatlaya
66-R-25-1	<i>Glossotherium harlani</i>	Valsequillo
DP2490	<i>Glyphotherium sp</i>	Cedral
DP2489	<i>Glyphotherium sp</i>	Cedral

Cuadro 3. Continuación.

No. de catalogo	Taxa	Sitio
DP2491	<i>Glypthotherium</i> sp	Cedral
G1	<i>Glypthotherium</i> sp	Tequixquiac
DP173	<i>Glypthotherium</i> sp	Tequixquiac
CODPIA	<i>Glypthotherium</i> sp.	Tequixquiac
CO1	Gomphoteridae	Coconá
CO2	Gomphoteridae	Coconá
P3	<i>Hemiuachenia</i> sp.	La Presita
P5	<i>Hemiuachenia</i> sp.	La Presita
DP2299	<i>Mammut americanum</i>	Cedral
DP3737	<i>Mammut americanum</i>	Cedral
DP5247	<i>Mammut americanum</i>	Cedral
DP2299	<i>Mammuthus columbi</i>	Cedral
DP2298	<i>Mammuthus columbi</i>	Cedral
DP2383	<i>Mammuthus columbi</i>	Cedral
64-R-1	<i>Mammuthus columbi</i>	Valsequillo
VA9	<i>Mammuthus columbi</i>	Valsequillo
V-1	<i>Nechoerus</i> sp.	Valsequillo
64-1, Y-	<i>Stegomastodon</i> sp.	Valsequillo
64-1, Y-5	<i>Stegomastodon</i> sp.	Valsequillo
64-1, Y-5-1	<i>Stegomastodon</i> sp.	Valsequillo

Cuadro 3. Continuación.

No. de catalogo	Taxa	Sitio
64-1, Y-4	<i>Stegomastodon</i> sp.	Valsequillo
64-1, X-4	<i>Stegomastodon</i> sp.	Valsequillo
62-2	<i>Stegomastodon</i> sp.	Valsequillo
T-1	<i>Tapirus</i> sp.	San Josecito
DP3182	<i>Tapirus</i> sp.	Cedral
DP3184	<i>Tapirus</i> sp.	Cedral
DP3190	<i>Tapirus</i> sp.	Cedral
C-1	<i>Tapirus</i> sp.	Sierra de Menchaca

3. 2. 3. Extracción de muestras

Por medio de un taladro Dremel provisto de una fresa de dentista de carburo, se extrajo una pequeña muestra (10 mg) cerca de la parte inferior de los molares (raíz), siguiendo el método propuesto por Feranec y MacFadden (2000). Previo a la extracción del esmalte o la osteodentina (gliptodontes y perezosos), los molares fueron limpiados con alcohol y una espátula.

Es importante indicar que en el caso de la osteodentina, misma que se encuentra presente en los molares de los gliptodontes y los perezosos (Ferigolo, 1985), ésta posee una composición similar al esmalte dental solo que la proporción es diferente, ya que mientras que el esmalte posee 3 % agua, 1% de materia orgánica (colágeno) y 96 % de hidroxapatita (Hillson, 1986), la dentina tiene entre 4 a 20% de agua , de 18 a 21% de materia orgánica y 75% de hidroxapatita (Hillson, 1986; MacFadden *et al.*, 2010), por lo que es más susceptible a sufrir diagénesis que el esmalte dental. Sin embargo, los análisis de

MacFadden *et al.* (2010) realizados en molares de diferentes especies de xenarthros extintos sugieren que su osteodentina de estos, proporcionan señales de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ lo suficientemente fiable para interpretar hábitos alimentarios y paleoclimáticos usando este elemento.

Las muestras se prepararon con la técnica descrita por Koch *et al.* (1997). Una vez colectada la muestra, ésta se pulverizó en un mortero de ágata con pistilo y se tamizó para obtener un polvo fino. Se le agregaron 10 ml de agua oxigenada al 30% y se mantuvo allí por dos horas; posteriormente el agua se descartó y la muestra se enjuagó tres veces con agua destilada. Una vez concluido el enjuague, se agregó una solución de ácido acético cuatro molar y acetato de sodio, dejándose reposar durante nueve horas. Posteriormente la solución se descartó y las muestras volvieron a ser enjuagadas con agua destilada tres veces. Finalmente, se les agregó alcohol etílico y se dejaron secar a 90°C durante 12 horas en un horno. Las muestras fueron enviadas al Laboratorio Universitario de Geoquímica Isotópica del Instituto de Geología de la UNAM (LUGIS) y medidas en un espectrómetro de Masas Finnigan MAT 253, con un sistema dual de introducción de muestras y un equipo auxiliar Gas Bench con un automuestreador GC Pal y una plancha de aluminio con termostato acoplado al espectrómetro de masas.

Las mediciones de $\delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}}$ y $\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$ en los carbonatos se tomaron de acuerdo al procedimiento descrito por Révész y Landwehr (2002) a 25°C, utilizando el *Gas Bench*. Se pesaron 0.6 mg de carbonato en tubos *exentainer* utilizando una microbalanza Mettler Toledo MX5 con resolución de 0.000001g y fueron colocados en una plancha de aluminio a 25°C; a cada tubo se le inyectó helio con 99.995% de pureza durante 10 minutos para eliminar el aire,

utilizando una aguja de doble vía. Posteriormente se inyectaron 15 gotas de ácido ortofosfórico al 100% con una jeringa con llave. Con ello los carbonatos se convirtieron en CO₂ (mediante su reacción con el ácido ortofosfórico) para determinar la composición isotópica tanto de δ¹³C como de δ¹⁸O. La unidad empleada fue δ¹³C_{VPDB}, la cual es la medida usada para determinar las relaciones isotópicas de carbono ¹³C/¹²C y de ¹⁸O/¹⁶O del CO₂ proveniente de una muestra por Espectrometría de Masas de Isótopos Estables con respecto del estándar internacional PDB (*Pee Dee Belemnite Limestone*), el cual es un carbonato de origen marino de la formación Cretácica *Peedee* en Carolina del Sur (Craig, 1957). Los cálculos de la δ¹³C_{VPDB} y la δ¹⁸O_{VPDB} fueron obtenidos de acuerdo a las siguientes expresiones:

$$\delta^{13}\text{C} = \left[\left(\frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{muestra}}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{VPDB}}} \right) - 1 \right] \times 1000 \text{ y } \delta^{18}\text{O} = \left[\left(\frac{^{18}\text{O}/^{16}\text{O}_{\text{muestra}}}{^{18}\text{O}/^{16}\text{O}_{\text{VPDB}}} \right) - 1 \right] \times 1000.$$

Como patrón de trabajo se utilizó un tanque de CO₂ con una pureza de 99.998% y los resultados de δ¹⁸O_{VPDB} y δ¹³C_{VPDB} de los carbonatos se normalizaron utilizando NBS-19, NBS-18 y LSVEC, a la escala VPDB de acuerdo con las correcciones descritas por Coplen (1988) y Werner y Brand (2001). Para esta técnica se tiene una desviación estándar de 0.2 ‰ para oxígeno y para el carbono.

3. 2. 4. Análisis estadístico

Se obtuvo la media y los valores máximos y mínimos de δ¹³C y δ¹⁸O de cada uno de los taxa bajo estudio. Los valores de δ¹³C fueron comparados con la propuesta de MacFadden y Cerling (1996) para determinar el tipo de dieta, la cual esta basada en la clasificación de la dieta de los mesoherbívoros y megaherbívoros africanos, pacedor, dieta mixta y ramoneador, de Hoffman y Stewart (1972) y asimismo, se procedió a determinar el

porcentaje de plantas C₄ consumido (%C₄) usando la ecuación propuesta por Koch *et al.* (2004):

$$(100)\delta^{13}\text{C}_{\text{muestra}}=(100-x)\delta^{13}\text{C}_{100\%\text{C}_3\text{esmalte}}+(X)\delta^{13}\text{C}_{100\%\text{C}_4\text{esmalte}},$$

donde el valor de $\delta^{13}\text{C}_{100\%\text{C}_3\text{esmalte}}$ es de -12.5‰ y $\delta^{13}\text{C}_{100\%\text{C}_4\text{esmalte}}$ de 2.5‰, que corresponden a los estimados para el Pleistoceno Tardío (Koch, 2007). Posteriormente los valores isotópicos de carbono fueron comparados por medio de un Análisis de Varianza (ANOVA) y la prueba de Tukey-Kramer con el objeto de detectar diferencias o similitudes (Hamer y Harper, 2006), de la siguiente manera:

- a) Comparación entre los valores isotópicos de carbono de todos los taxa sin considerar las localidades respectivas
- b) Comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de aquellos taxa que se compartían entre dos o más localidades con la finalidad de observar si los valores de este isótopo variaban o no. Sin embargo en el caso de los perezosos gigantes, los perezosos terrestres y los tapires dado su pequeño tamaño muestral, sus valores de $\delta^{13}\text{C}$ solo se graficaron y compararon entre ellos.
- c) Comparación entre los taxa de la misma localidad: en este punto es importante subrayar que para este análisis, se omitieron las siguientes localidades: los Grifos, Tatlaya, Tequesquinahua y Sierra de Menchaca, ya que disponen de un único registro. Asimismo en el caso de Coconá, La Presita y Loltún dado el pequeño número de ejemplares que tienen, solo se graficaron y compararon sus valores isotópicos de carbono.

Posteriormente, para determinar el tipo de hábitat de todos los taxones bajo estudio, se procedió a comparar los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ siguiendo la propuesta de White *et al.*

(2009) que consiste en graficar los valores isotópicos de carbono y oxígeno de los taxa analizados y observar como se agrupan estos; así los animales que hayan vivido en zonas abiertas se agruparan a la derecha y los que habitaron en zonas cerradas a la izquierda (figura 4). Las comparaciones se realizaron de la forma:

- a) Comparación entre las medias de $\delta^{13}\text{C}$ y del $\delta^{18}\text{O}$ de todos los taxones sin considerar las localidades con la finalidad de obtener el hábitat promedio en que estos habitaban.
- b) Comparación entre aquellas localidades que poseían un taxa en común, usando los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ individuales. Esto fue con el objetivo de ver si el hábitat de estos cambiaba de un sitio a otro.
- c) Comparación a nivel localidad: para realizar esto, sólo se escogieron las localidades que poseían dos o más especies presentes. La finalidad de este análisis fue la de observar cómo se comportaban las especies de estas localidades cuando estaban juntas y ver si su hábitat se modificaba o no.

Es importante señalar dos cosas al respecto: dado que muchas de las localidades de este estudio carecen de fechamiento alguno, no se realizaron comparaciones a escala temporal. Asimismo, el modelo de hábitat de White *et al.* (2009) solo indica si la vegetación es abierta o cerrada, pero no es capaz de señalar si esta fue una pradera o matorral xerófilo o diferenciar un bosque con respecto a una selva. DeSantis *et al.* (2008) han indicado que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ más negativos se encuentran en zonas con una importante cobertura arbórea, pero al disminuir esta, los valores isotópicos de carbono se van a haciendo más negativos. Quade *et al.* (1995) señalan que las plantas que viven en zonas de vegetación abierta experimentan una evapotranspiración más alta que aquellas que

viven en zonas cerradas, por lo que sus $\delta^{18}\text{O}$ son más positivos que las otras. Sin embargo, los valores de ambos isótopos no pueden discriminar entre dos tipos de vegetación con una cobertura arbórea similar o que carezca de esta, o indicar el grado o porcentaje de cobertura arbórea de un sitio.

Por tanto, para esta tesis solo se indicara si la vegetación en la cual los animales preferían vivir era cerrada o abierta, infiriéndose con base al registro palinológico de cada lugar o sitios cercanos a este. El software usado fue *NCCS and PASS* y el nivel de significancia empleado fue de $p < 0.05$ (Hintze, 2004).

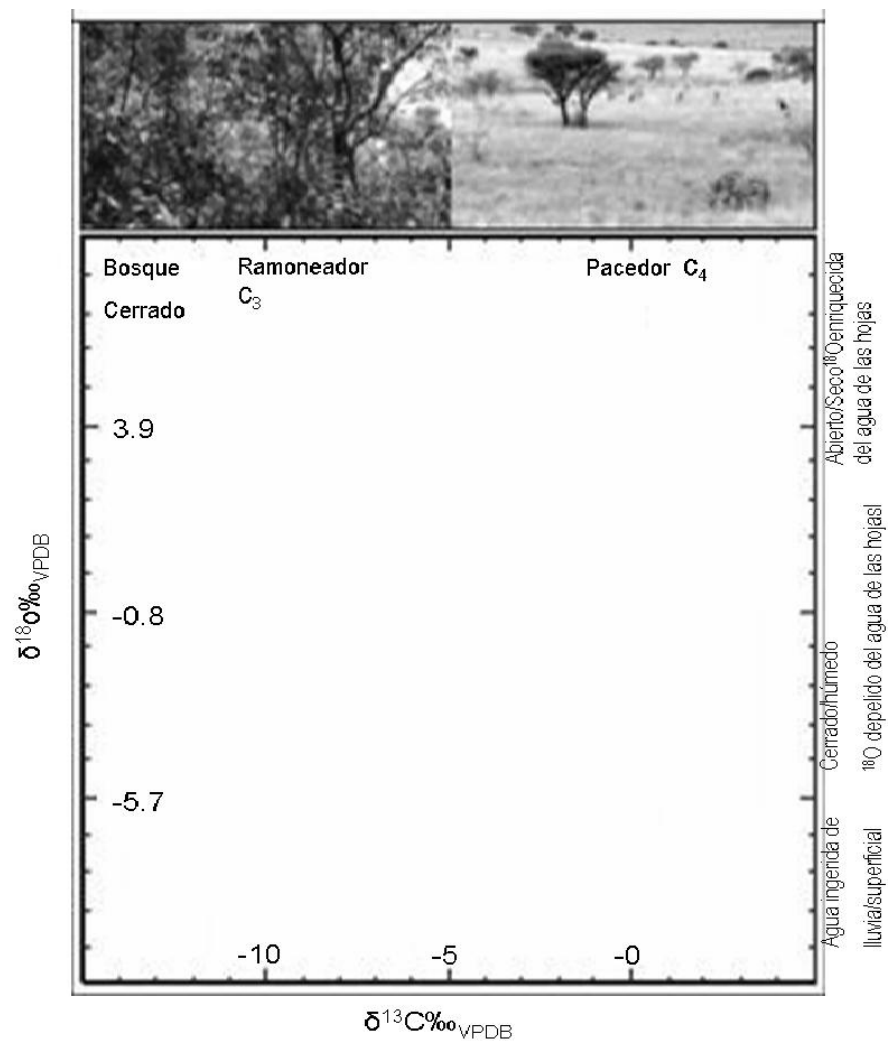


Figura 4. Modelo usado para determinar el tipo de dieta usando isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ en el esmalte dental. Modificado de White *et al.* (2009).

3. 3. Resultados

3. 3. 1. A nivel especie, género o familia

En el cuadro 4 se observan las medias y valores máximos y mínimos para cada taxa bajo estudio. En el mismo se observa que el valor mas alto de carbono es de -1.03‰ (%C₄: 76.76%) el cual pertenece a *Bison* sp., mientras que el más bajo es del Gomphotheriidae, -15.31‰ (%C₄:0); mientras que para oxígeno el valor más bajo es de -7.52‰ perteneciente a *Glyptotherium* sp. y el más alto es el que muestra *Cuvieronius* sp. de 0.09‰. El ANOVA indica que existen diferencias entre los taxa analizados (g. l: 75, F: 12.84, p<0.000000*). En el cuadro 5 se pueden observar los resultados de la prueba de Tukey-Kramer (cuadro 5).

Cuadro 4. Resumen de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ (este último en negritas). Las abreviaturas significan: n: número de individuos; μ : media ; %C₄: porcentaje de plantas C₄ consumido. Los valores están expresados en VPDB‰

Especie	n	M	Máximo	Mínimo
<i>Bison</i> sp.	9	-1.03 (%C ₄ :76.46) -6.10	2.09 (%C ₄ :97.26) -3.6	-7.65 (%C ₄ : 32.32) -7.45
<i>Camelops hesternus</i>	5	-3.27 (%C ₄ :61.53) -4.15	0.31 (%C ₄ : 85.4) -2.55	-6.84 (%C ₄ : 37.73) -5.19
<i>Cuvieronius</i> sp.	1	-7.33 (%C ₄ : 34.48) 0.09		
<i>Equus</i> sp.	37	-3.40 (%C ₄ : 60.66) -2.23	0.89 (%C ₄ : 89.26) 2.97	-7.88 (%C ₄ : 30.8) -8.13
<i>Eremotherium laurillardi</i>	2	-12.28 (%C ₄ : 1.46) -6.15	-10.55 (%C ₄ : 13) -5.45	-14.02 (%C ₄ : 0) -6.82
<i>Glossotherium harlanii</i>	3	-4.39 (%C ₄ : 59.06) -6.49	-1.8 (%C ₄ : 71.33) -4.7	-6.58 (%C ₄ :39.46) -7.75
<i>Glyptotherium</i> sp.	6	-3.93 (%C ₄ : 57.13) -7.52	-1.54(%C ₄ : 73.06) -5.86	-4.65 (%C ₄ : 52.33) -9.27
Gomphotheriidae	2	-15.31 (%C ₄ : 0) -5.27	-14.92 (%C ₄ : 0) -5.27	-15.7 (%C ₄ : 0) -5.28
<i>Hemiauchenia</i> sp.	2	-6.87 (%C ₄ : 37.53) -2.76	-6.32 (%C ₄ : 41.2) -2.35	-7.43 (%C ₄ : 33.8) -3.17

Cuadro 4. Continuación

Especie	n	M	Máximo	Mínimo
<i>Mammut americanum</i>	3	-8.38 (%C ₄ : 27.46) -4.42	-7.23 (%C ₄ : 35.33) -3.9	-9.21 (%C ₄ : 21.93) -4.75
<i>Mammuthus columbi</i>	10	-2.59 (%C ₄ : 68.08) -7.68	-0.91 (%C ₄ : 72.26) -7.53	-3.8 (%C ₄ : 58) -7.84
<i>Nechoerus</i> sp.	1	-2.11 (%C ₄ : 69.26) -6.5		
<i>Stegomastodon</i> sp.	6	-4.25 (%C ₄ : 55) -7.75	-3.28 (%C ₄ : 61.46) -4.79	-4.8 (%C ₄ : 51.33) -9.53
<i>Tapirus</i> sp.	5	-10.55 (%C ₄ : 13) -4.91	-9.39 (%C ₄ : 20.73) -3.44	-11.39 (%C ₄ : 7.4) -5.97

En cuanto a la comparación de los valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ entre las especies, se puede observar que existe una separación entre las especies pasedoras de zonas abiertas respecto de las ramoneadoras de zonas con un importante grado de cobertura arbórea y las especies ramoneadoras de zonas muy cerradas (figura 5).

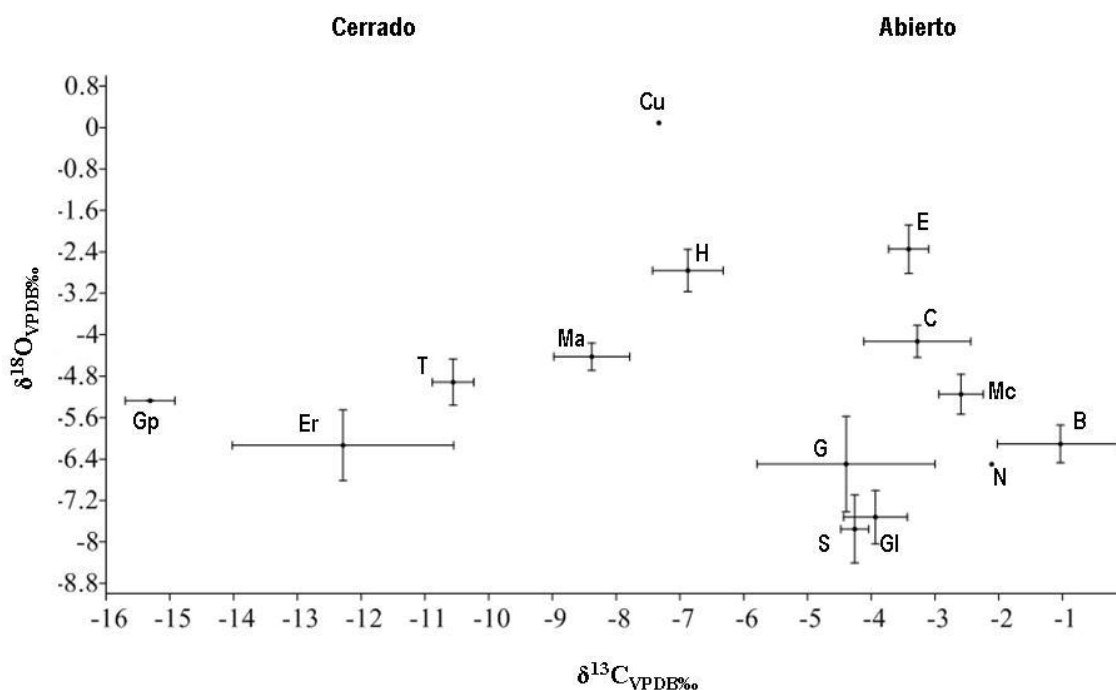


Figura. 5. Comparación entre los valores promedio y desviaciones estándares de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de los taxa en este estudio. B: *Bison* sp., C: *Camelops hesternus*, Cu: *Cuvieronius* sp., E: *Equus* sp., Er: *Eremotherium laurillardi*, G: *Glosotherium harlani*, GI: *Glyptotherium* sp., Gp Gomphotheriidae, H: *Hemiauchenia* sp., Ma: *Mammuth americanum*, Mc: *Mammuthus columbi*, N: *Neochoerus* sp., S: *Stegomastodon* sp. y T: *Tapirus* sp.

3. 3. 2. Especies analizadas por localidad

Bison sp.: los individuos analizados provienen de Cedral y Tequixquiac y exhiben una $\delta^{13}\text{C}$ promedio de -1.03‰ ($\%C_4$: 76.76) con un intervalo que va de -7.65‰ ($\%C_4$:

32.33) a 2.09‰ (%C₄: 97.26); mientras que los valores de oxígeno muestran un intervalo de -3.06‰ a -7.45‰ con un promedio de -6.10‰. El ANOVA realizado entre los bisontes de ambos sitios indican que no existen diferencias significativas en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (g.l: 8, F: 0.02, $p < 0.893453$ y el gráfico realizado entre $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de ambas poblaciones muestra que la mayor parte de los bisontes de Tequixquiac, junto con los de Cedral, se agrupan en la parte del gráfico que corresponde a las zonas abiertas y sólo un ejemplar de Tequixquiac se coloca en la zonas cerradas (figura 6).

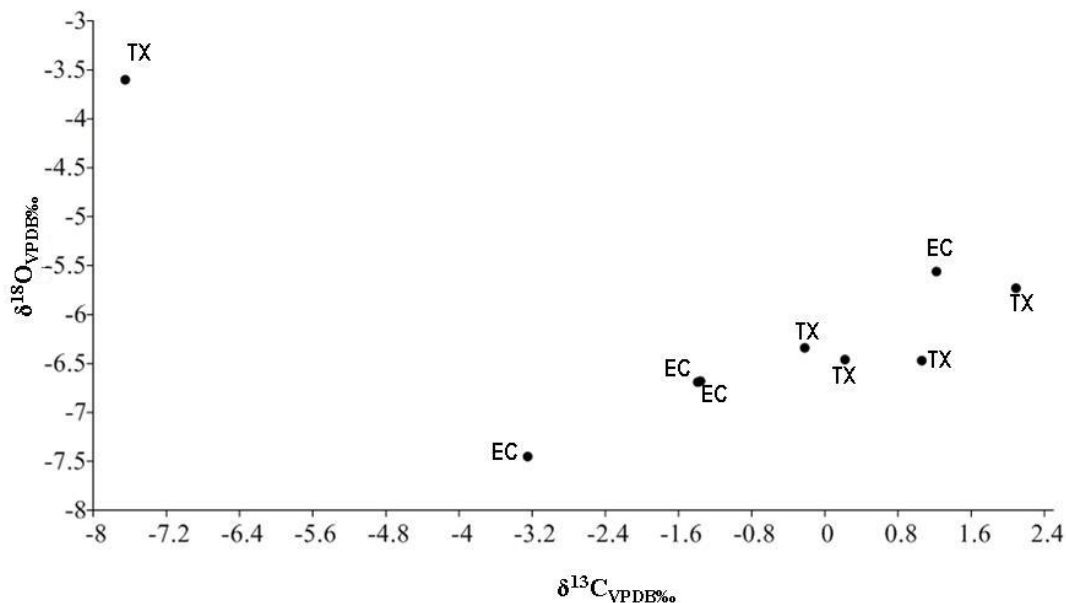


Figura 6. Comparación de los valores isotópicos de carbono y oxígeno de cada uno de los bisontes del Cedral y Tequixquiac. EC. Cedral, TX: Tequixquiac.

Camelops hesternus: el promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de esta especie es de -3.27‰ (%C₄: 61.53), con un valor mínimo de -6.84‰ (%C₄: 40.13) y un máximo de 0.31‰ (%C₄: 85.4); el ANOVA indica que existen diferencias significativas entre ambos conjuntos (g.l: 7; F: 6.21; $p < 0.047012^*$). El valor promedio de $\delta^{18}\text{O}$ es de -4.51‰ y exhibe un intervalo que va de -5.19‰ a -2.55‰. Todos los individuos analizados provienen de la Laguna de las

Cruces y Tequixquiac, los cuales se agrupan en las zonas abiertas y uno solo se ubica en la parte del gráfico que indica la presencia de zonas cerradas (fig. 7).

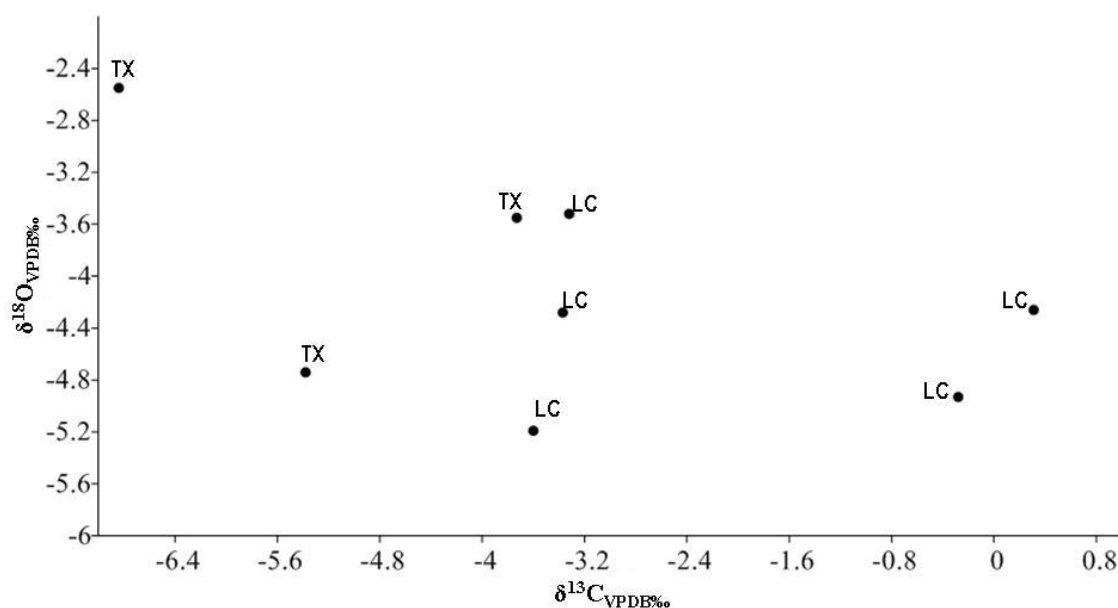


Figura 7. Gráfico de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de cada uno de los camellos de la Laguna de las Cruces (LC) y Tequixquiac (TX)

Cuvieronius sp.: este individuo procedente de Loltún, mostró valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de -7.33‰ (%C₄: 34.46) y 0.09‰, respectivamente.

Equus sp.: los individuos analizados provienen del Cedral, Laguna de las Cruces, La Presita, Los Grifos, Loltún, Tequixquiac y Valsequillo. El valor promedio de $\delta^{13}\text{C}$ para estos individuos fue de -3.40‰ (%C₄: 60.66) con un intervalo que va de 0-89‰ (%C₄: 89.26) a -7.88‰ (%C₄: 308) y la comparación realizada entre los ocho sitios muestran que no existen diferencias significativas entre ellos (g.l: 36, F: 0.63, p< 0.706494). En cambio el promedio de $\delta^{18}\text{O}$ es de -2.23‰ y el intervalo fue de 2.97‰ a -8.13‰; el gráfico de ambos

isótopos muestra que los caballos tienden a distribuirse desde las zonas abiertas hasta las zonas cerradas (fig. 8).

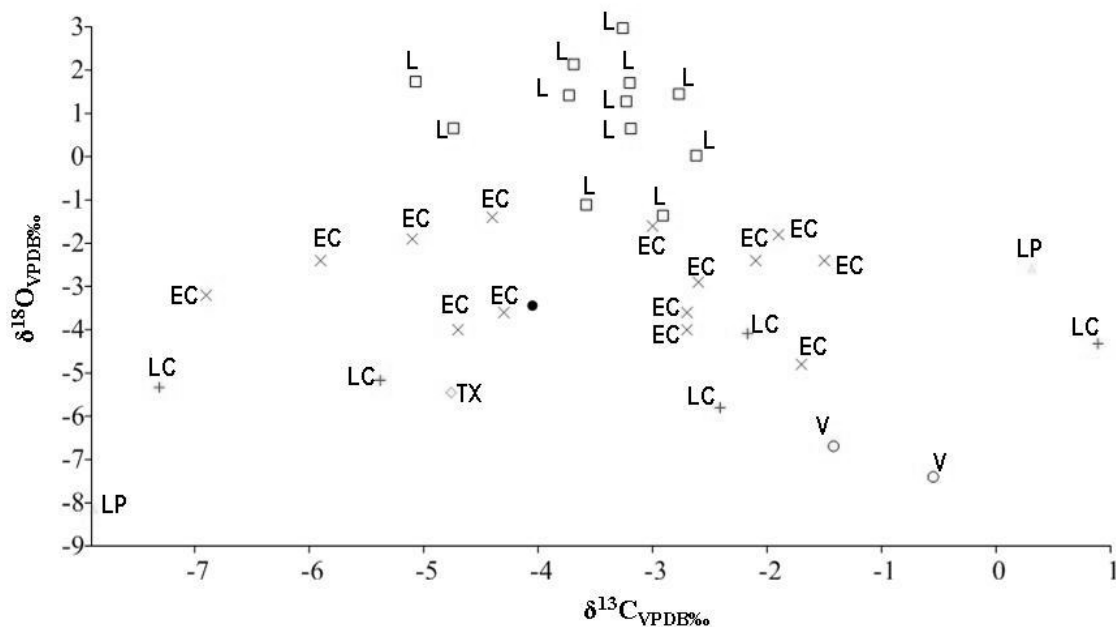


Figura 8. Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ entre los caballos. EC: Cedral, L: Loltún, LC: Laguna de las Cruces, LP: La Presita, TX: Tequixquiatic y V: Valsequillo. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ son de cada individuo muestreado.

Eremotherium laurillardi: la media de los valores isotópicos de carbono de los individuos de Coconá y Tlaltaya es de -12.28‰ (‰C_4 : 1.46) con un valor máximo de -10.55‰ (‰C_4 : 13) y mínimo de -14.02‰ (‰C_4 : 0) y para el oxígeno el intervalo va de -5.45‰ a -6.82‰ , con un promedio de -6.15‰ . El gráfico con los valores de ambos isótopos indica que esta especie habitó en zonas cerradas (fig. 9).

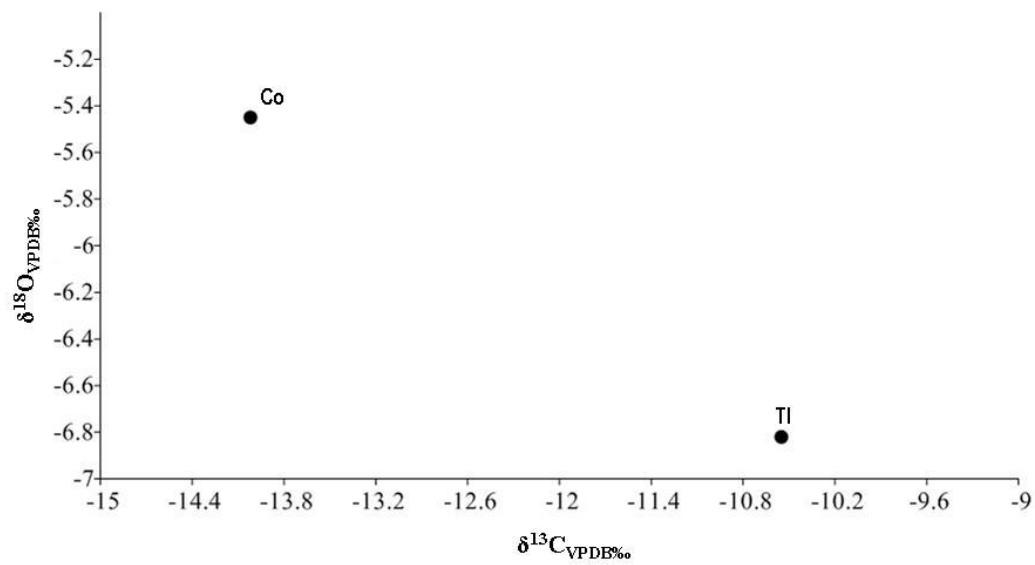


Figura 9. Gráfico de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de los perezosos gigantes de Coconá (Co) y Tlatlaya (Tl). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ son de cada individuo muestreado.

Glossotherium harlani: los ejemplares analizados proceden de Cedral, Tequesquinahua y Valsequillo. El promedio de $\delta^{13}\text{C}$ fue de -4.39‰ ($\%C_4$: 54.06) con un intervalo que va de -1.8‰ ($\%C_4$: 71.33) a -6.58‰ ($\%C_4$: 39.46). Por otro lado, el promedio de $\delta^{18}\text{O}$ fue de -6.49‰ y el intervalo de valores va de -4.7‰ a -7.75‰ y la comparación entre los valores de este isótopo junto con el $\delta^{13}\text{C}$ muestra que el hábitat de estos perezosos terrestres era desde zonas abiertas a zonas cerradas (fig.10).

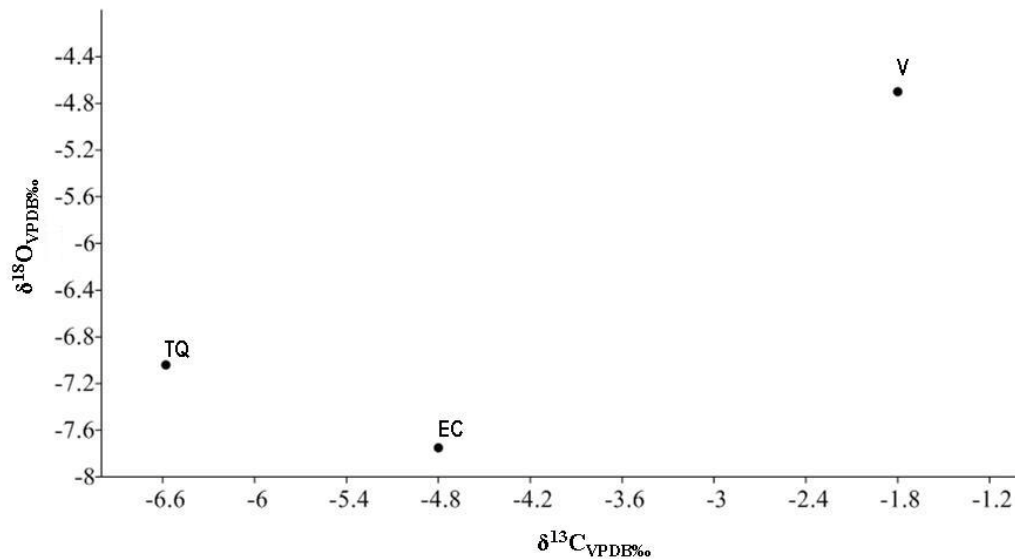


Figura 10. Resultado de la comparación entre los valores isotópicos de carbono y oxígeno de los perezosos terrestres del Cedral (EC), Tequesquinahua (TQ) y Valsequillo (V). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ son de cada individuo muestreado.

Glyptotherium sp.: el intervalo de $\delta^{13}\text{C}$ es de -1.54‰ ($\%C_4$: 73.06) a -4.65‰ ($\%C_4$: 52.33) con un promedio de -3.93‰ ($\%C_4$: 57.13); la comparación realizada entre los ejemplares de Cedral y Tequixquiac muestra que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ son estadísticamente indistinguibles (g.l: 4, F: 0.56, $p < 0.496905$); mientras que para el $\delta^{18}\text{O}$ el promedio fue -7.52‰ con intervalo de valores que va de -5.82‰ a -9.27‰ . El hábitat de esta especie fueron zonas abiertas como lo indican los valores isotópicos de carbono y oxígeno de todos los gliptodontes de Cedral y Tequixquiac (fig. 11).

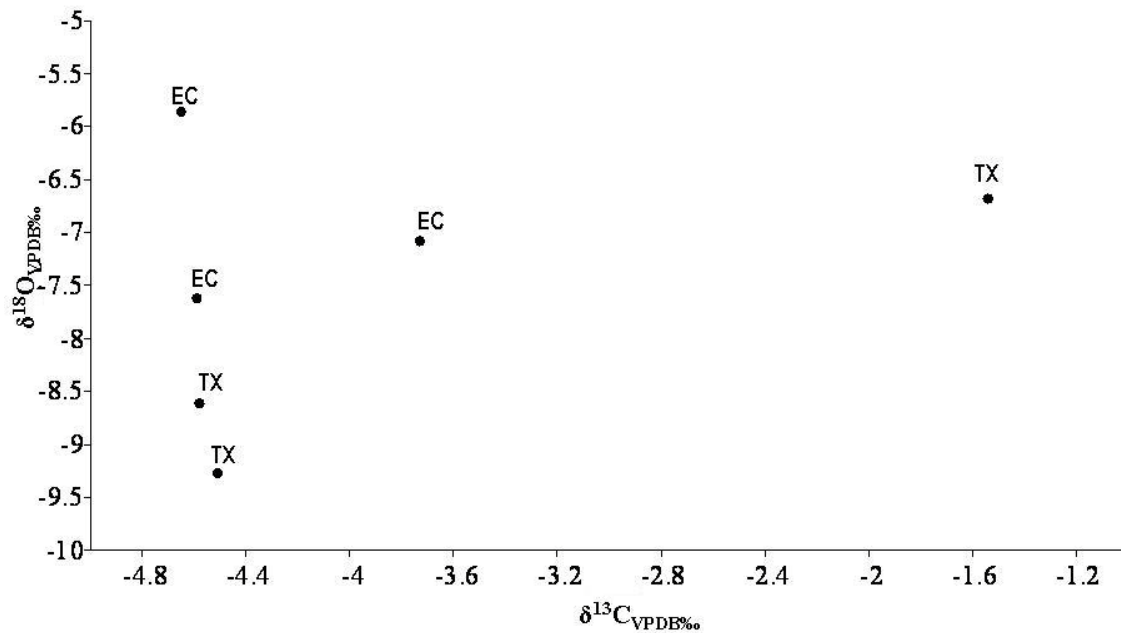


Figura 11. Gráfico de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de los gliptodontes. EC: Cedral y TX: Tequixquiac. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ son de cada individuo muestreado.

Gomphotheriidae: los dos individuos procedentes de Coconá mostraron valores de $\delta^{13}\text{C}$ -14.92‰ (%C₄: 0) a -15.7‰ (%C₄: 0) respectivamente, mientras que los de oxígeno van desde -5.27‰ a -5.28‰.

Hemiauchenia sp.: el valor promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de estos ejemplares procedentes de La Presita, es de -6.87‰ (%C₄: 37.53) con un intervalo que va de -6.32‰ (%C₄: 41.2) a -7.43‰ (%C₄: 33.8), mientras que para el $\delta^{18}\text{O}$ fue de -2.76‰ con un rango de valores que va -2.35‰ a -3.17‰.

Mammuth americanum: los individuos proceden del Cedral y sus valores promedios de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ son de -8.38‰ (%C₄: 27.46) y -4.42‰ respectivamente, con intervalos que

van de -7.23‰ (%C₄: 35.13) a -9.21‰ (%C₄: 21.93) para carbono y de -3.9‰ a -4.75‰ para oxígeno.

Mammuthus columbi: el promedio del $\delta^{13}\text{C}$ fue de -2.59‰ (%C₄: 66.66), con un intervalo que va de -0.91‰ (%C₄: 77.26) a -3.8‰ (%C₄: 58), no existiendo diferencias entre los individuos de Cedral, Laguna de las Cruces y Valsequillo (g.l:9, F: 0.87, p< 0.459680). En cambio, para el $\delta^{18}\text{O}$ el intervalo fue de -3.5‰ a -7.53‰ con un promedio de -5.146. El gráfico realizado entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ indica que los ejemplares de los sitios analizados preferían zonas abiertas (fig. 12).

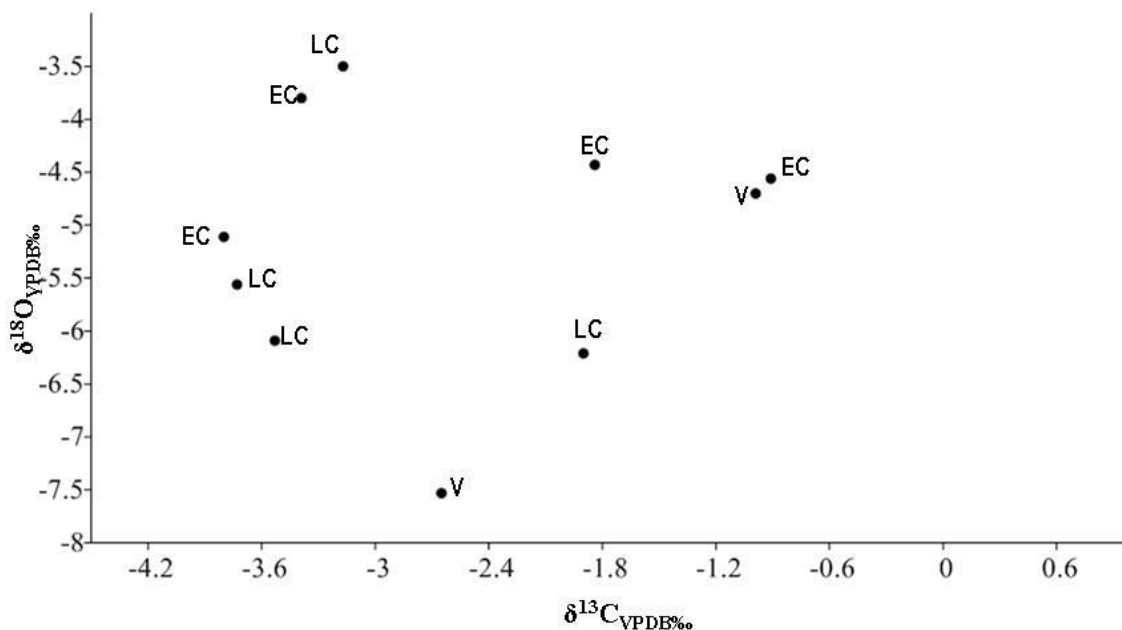


Figura 12. Resultado de la comparación de la $\delta^{13}\text{C}$ y la $\delta^{18}\text{O}$ de los mamutes. EC: Cedral, LC: Laguna de las Cruces y V: Valsequillo. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ son de cada individuo muestreado.

Neochoerus sp.: solo un ejemplar de carpincho de Valsequillo fue analizado y sus valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ fueron de -2.11‰ ($\%C_4$: 69.26) y -6.5‰ .

Stegomastodon sp.: el valor promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de los individuos de Valsequillo fue de -4.25‰ ($\%C_4$: 55) con un intervalo que va de -3.28‰ ($\%C_4$: 61.46) a -4.8‰ ($\%C_4$: 51.33), mientras que para el $\delta^{18}\text{O}$ el intervalo va de -4.79‰ a -9.53‰ con un promedio de -7.75‰ .

Tapirus sp.: el intervalo de $\delta^{13}\text{C}$ va de -9.39‰ ($\%C_4$: 20.73) a 11.39‰ ($\%C_4$: 7.4), con un promedio de -10.5‰ ($\%C_4$: 13.33), mientras que para el oxígeno el valor promedio fue de -4.91‰ con un intervalo que va de -3.44‰ a -5.97‰ . Los individuos analizados provienen de Cedral, Sierra de Menchaca y la Cueva de San Josecito, los cuales habitaron en zonas cerradas, como lo indica la figura 13.

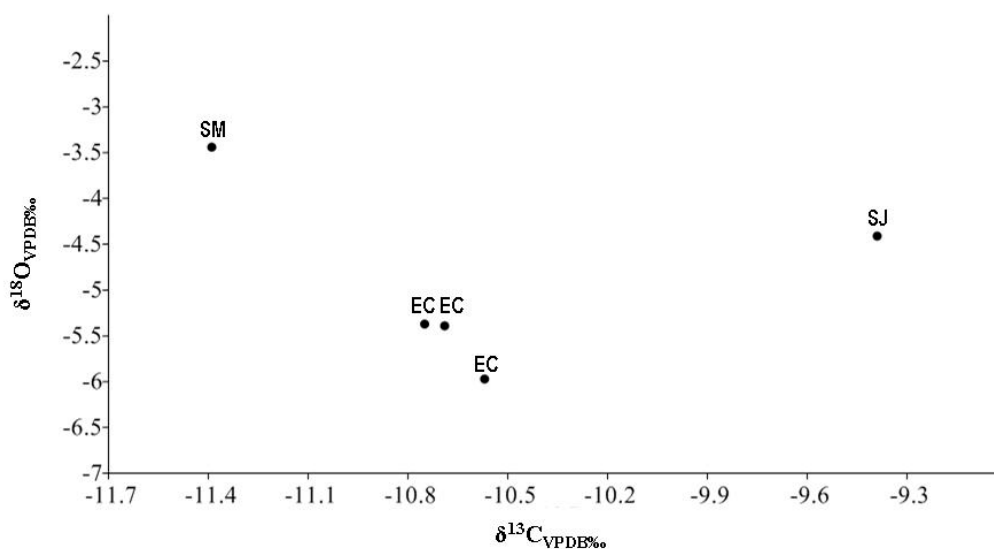


Figura 13. Comparación de la $\delta^{13}\text{C}$ y la $\delta^{18}\text{O}$ de los tapires de Cedral (EC), la Cueva de San Josecito (SJ) y la Sierra de Menchaca (SM). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ son de cada individuo muestreado.

3. 3. 3. A nivel localidad

Cedral

En el cuadro 2 se pueden ver los valores promedios de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de los taxa analizados. Los bisontes muestran un valor promedio de -1.19‰ ($\%C_4$: 75.4), mismo que indica un consumo exclusivo de plantas C_4 aunque su intervalo de valores va de -3.25‰ ($\%C_4$: 61.66) a -1.22‰ ($\%C_4$: 75.2). En cambio los valores isotópicos de carbono de los tapires van de -10.75‰ ($\%C_4$: 11.66) a -10.57‰ ($\%C_4$: 12.86) con una media de -10.67‰ ($\%C_4$: 12.2), señalando una dieta basada exclusivamente con plantas C_3 .

Las demás especies exhiben un valor promedio que indican un consumo variable de plantas C_3 y C_4 en sus respectivas dietas, así para los mamutes los valores van de -0.91‰ ($\%C_4$: 77.26) a -3.8‰ ($\%C_4$: 61.46) con una media de -3.53‰ ($\%C_4$: 59.8); para los caballos, el promedio es de -3.53‰ ($\%C_4$: 59.8) y su rango de valores va de -6.9‰ ($\%C_4$: 37.33) a -1.5‰ ($\%C_4$: 73.33). La $\delta^{13}\text{C}$ de los gliptodontes varía de -4.65‰ ($\%C_4$: 52.33) a -3.73‰ ($\%C_4$: 58.46) con un promedio de -4.32‰ ($\%C_4$: 54.53), mientras que para el perezoso terrestre su $\delta^{13}\text{C}$ es de -4.8‰ ($\%C_4$: 51.33), y para los mastodontes su rango va de -9.21‰ ($\%C_4$: 21.93) a -7.23‰ ($\%C_4$: 65.13) con una media de -8.38‰ ($\%C_4$: 27.46). El análisis de varianza realizado entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ indica que existen diferencias significativas entre las especies de herbívoros del Cedral (D.F: 31, F:17.54, $p < 0.00000*$) y la prueba de Tukey-Kramer señala que los valores de los tapires son semejantes a los mastodontes y diferentes a los de las demás especies; mientras que los mastodontes son semejantes estadísticamente a los tapires y al perezoso terrestre, y distintos al resto de los herbívoros (cuadro 6). La comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ (figura 14) muestra

que los tapires se ubican en las zonas de vegetación cerrada, mientras que las demás especies se distribuyen en el gráfico mostrando diferentes preferencias de hábitat.

Cuadro 6. Resultados de la comparación de la Prueba de Tukey entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de la fauna del Cedral. * grupos que son diferentes. B: *Bison* sp., E: *Equus* sp., G: *Glossotherium harlani* Gl: *Glossotherium harlani*, Gl: *Glyptotherium* sp., Ma: *Mammuth americanum*, Mc: *Mammuthus columbi* y T: *Tapirus* sp. Los valores que se muestran son las medias de los valores de $\delta^{13}\text{C}$. $p < 0.05$

	B	E.	Gl.	Ma	Mc	G	T
B	-	-1.19	-1.19	-1.19*	-1.19	-1.19	-1.19*
	1.19						
E		-3.53	-3.53	-3.53*	-3.53	-3.53	-3.53*
G			-4.32	-4.32*	-4.32	-4.32	-4.32*
Ma				-8.38	-8.38*	-8.38	-8.38
Mc					-2.48	-2.48	-2.48*
P						-4.8	-4.8*
T							-10.67

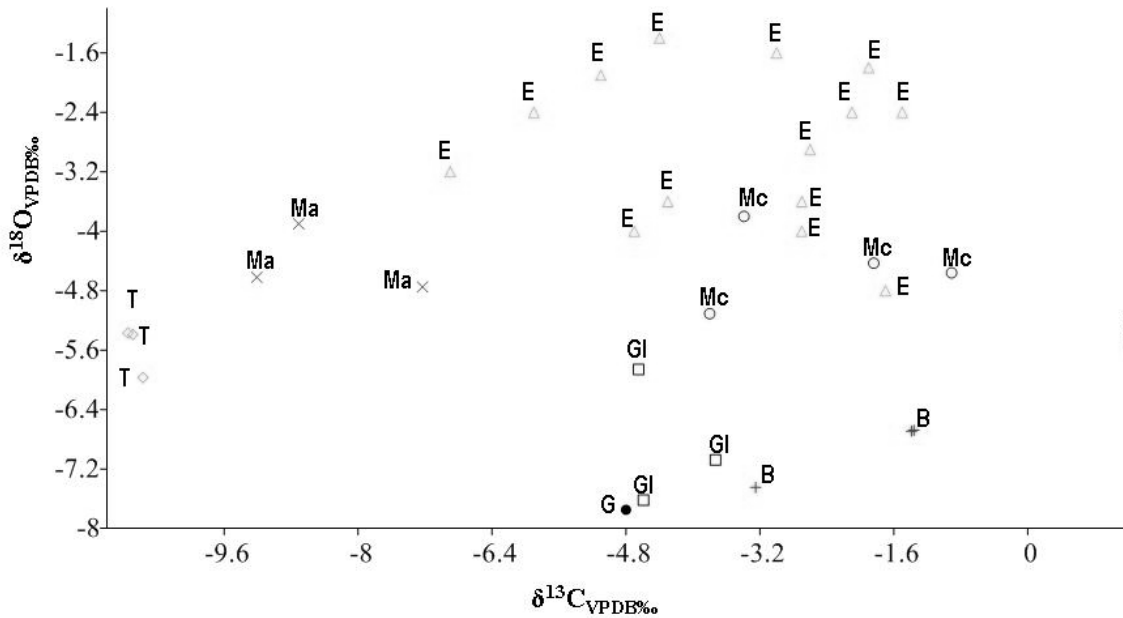


Figura 14. Comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ entre los taxa del Cedral. B: *Bison* sp., E: *Equus* sp., G: *Glossotherium harlani*, Gl: *Glyptotherium* sp., Ma: *Mammuthus americanum*, Mc: *Mammuthus columbi* y T: *Tapirus* sp. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ son de cada individuo muestreado.

Coconá

En la figura 15 se puede observar la comparación efectuada entre la $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de los taxa del sitio, la cual revela que ambas especies tuvieron una dieta ramoneadora y habitaron en zonas cerradas. El valor de $\delta^{13}\text{C}$ del perezo terrestre es de -14.02‰ ($\text{‰C}_4: 0$) y el de $\delta^{18}\text{O}$ de -5.45‰ . Mientras que los dos gonfoterios muestran valores isotópicos de carbono de -15.70‰ ($\text{‰C}_4: 0$) y -14.92‰ ($\text{‰C}_4: 0$), mientras que los oxígeno son de -5.28‰ y -5.27‰ .

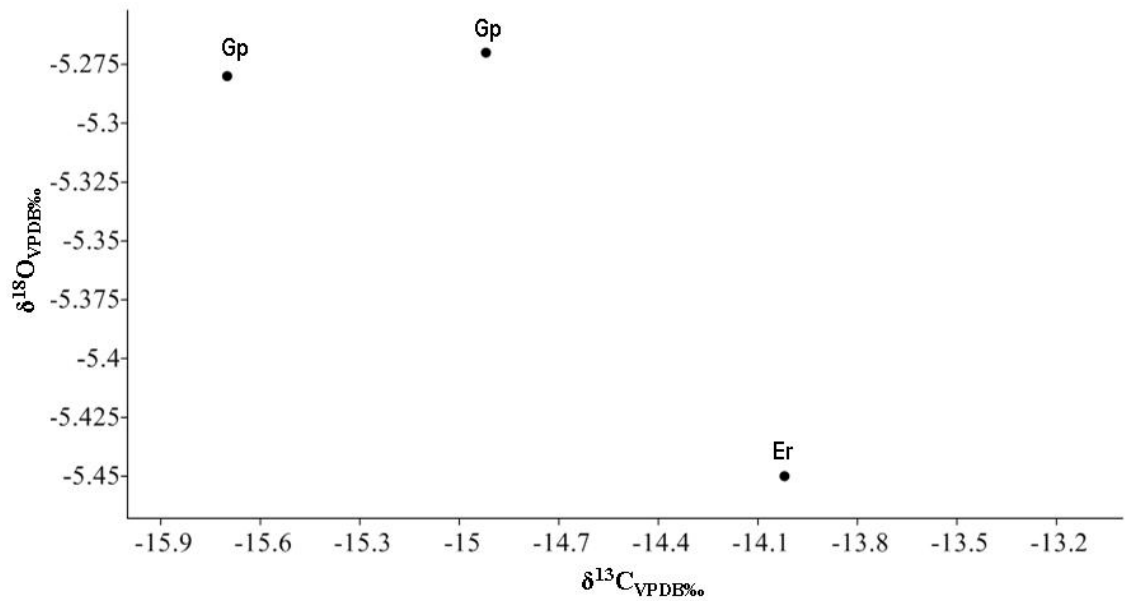


Figura 15. Gráfico de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de los gonfoterio (Gomphoteriidae Gp) y el perezoso gigante (*Eremotherium laurdillardi*: Er) de Coconá. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ son de cada individuo muestreado.

Laguna de las Cruces

El promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de *Camelops hesternus* es de -2.05‰ (%C₄: 69.66), con un valor mínimo de -3.6‰ (%C₄: 59.33) a un máximo de 0.31‰ (%C₄: 85.4), mientras que el valor promedio de $\delta^{18}\text{O}$ es de -4.47‰ y exhibe un intervalo que va de -5.19‰ a -3.52‰ .

Mammuthus columbi exhibe un valor promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de -3.08‰ (%C₄: 62.8) con un intervalo de valores que va de -3.73‰ (%C₄: 58.46) a -1.9‰ (%C₄: 70.66), mientras que los valores isotópicos de oxígeno muestran un promedio de -5.34‰ y un intervalo de -6.21‰ a -3.5‰ .

Para *Equus* sp., los valores de $\delta^{13}\text{C}$ muestran un intervalo de -7.31‰ (%C₄: 34.6) a 0.89‰ (%C₄: 77.4) con un promedio de -3.27‰ (%C₄: 61.53) y el promedio para el $\delta^{18}\text{O}$ es

de -4.94‰ con un valor mínimo de -5.8‰ y máximo de -4.09‰: La comparación realizada con los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre los taxa de Laguna de las Cruces, muestran que no existen diferencias significativas entre ellos ($p < 0.671379$, $df: 13$, $F: 1.20$) y el gráfico realizado entre los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ entre los taxa, muestra que estos se dispersan a lo largo del gráfico (fig. 16).

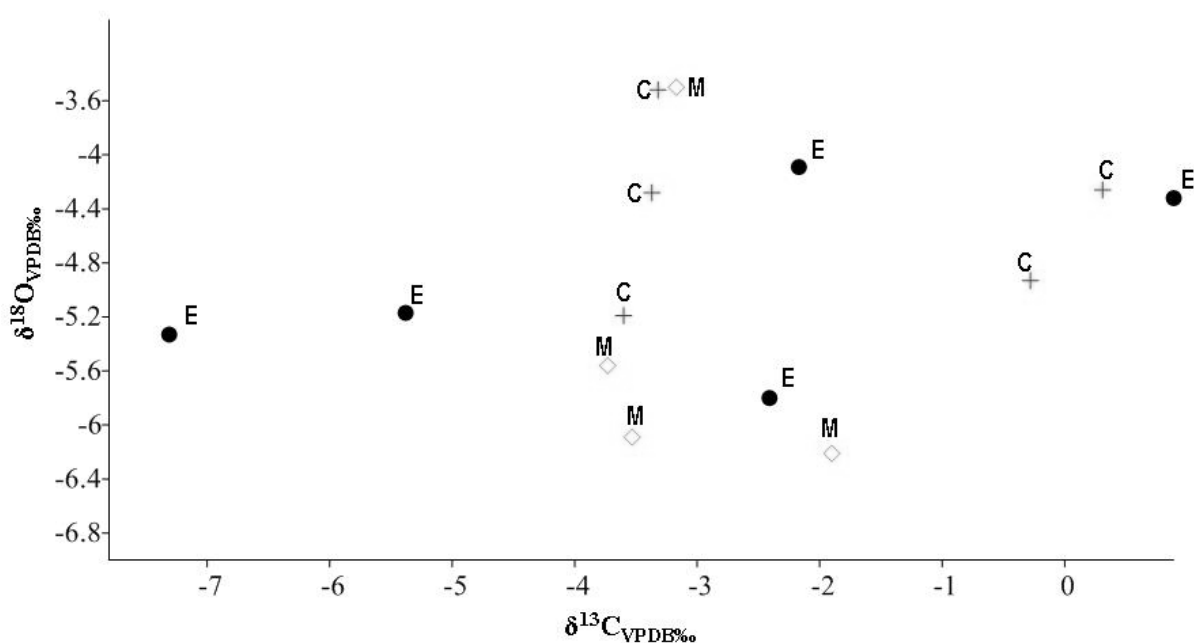


Figura 16: Comparación entre el conjunto faunístico de Laguna de las Cruces. E: *Equus* sp., C. *Camelops hesternus*, M. *Mammuthus columbi*. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ son de cada individuo muestreado.

La Presita

En esta localidad, las llamas muestran un promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de -6.87‰ (%C₄: 37.53), con un intervalo que va de -7.43‰ (%C₄: 33.8) a -6.32‰ (%C₄: 41.2) y para los caballos su media es de -3.78‰ (%C₄: 58.13) con un valor máximo de 0.31‰ (%C₄: 85.4) y uno mínimo de -7.88‰ (%C₄: 30.8). Los valores isotópicos de oxígeno para los caballos

van de -8.13‰ a -2.57‰ con una media de -5.35‰, mientras que para las llamas su promedio es de -2.76‰ con un intervalo que va de -3.17‰ a -2.35‰. El hábitat de los caballos variaba, ya que un individuo prefería las zonas abiertas y otro las cerradas, mientras que las llamas habitaban en zonas cerradas (Fig. 17).

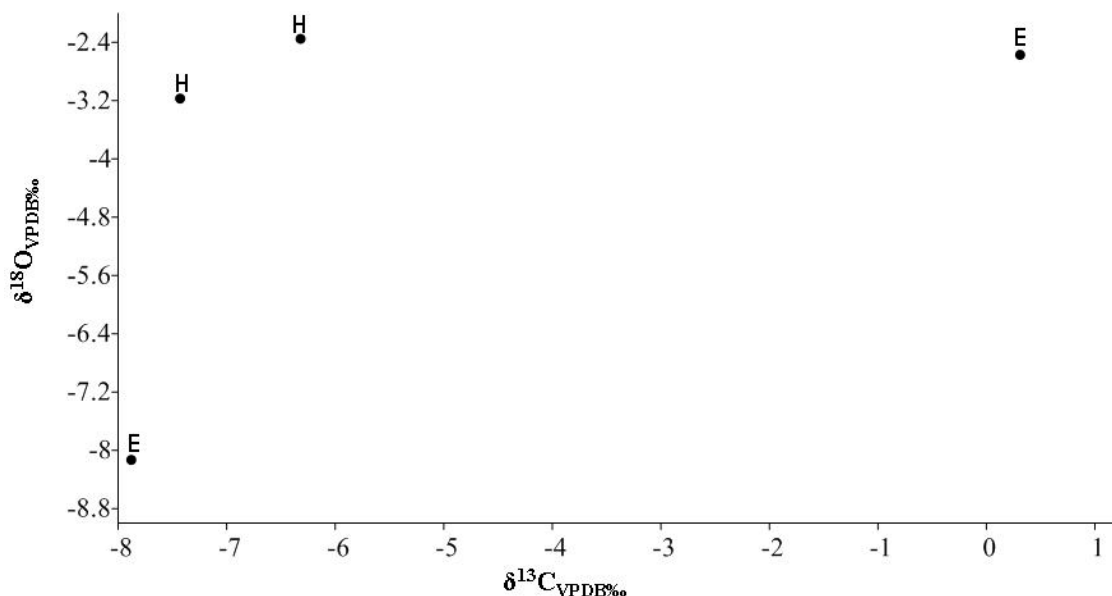


Figura 17. Gráfico de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de la fauna de La Presita. E: *Equus* sp., H: *Hemiauchenia* sp. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ son de cada individuo muestreado.

Loltún

La media del $\delta^{13}\text{C}$ para los caballos es de -3.46‰ (%C₄: 60.26) y el intervalo de valores va de -5.07‰ (%C₄: 49.53) a -2.62‰ (%C₄: 65.86), mientras que para el gonfoterio su $\delta^{13}\text{C}$ es de -7.33‰ (%C₄: 34.46) En cambio, el $\delta^{18}\text{O}$ del gonfoterio es de 0.09‰, mientras que el intervalo de este isótopo en los caballos va de -1.36‰ a 2.97 con un promedio de 1.12‰. En la figura 18 se puede observar que el gonfoterio se ubicaba en una zona cerrada pero cerca de las abiertas y los caballos se localizan en las zonas abiertas.

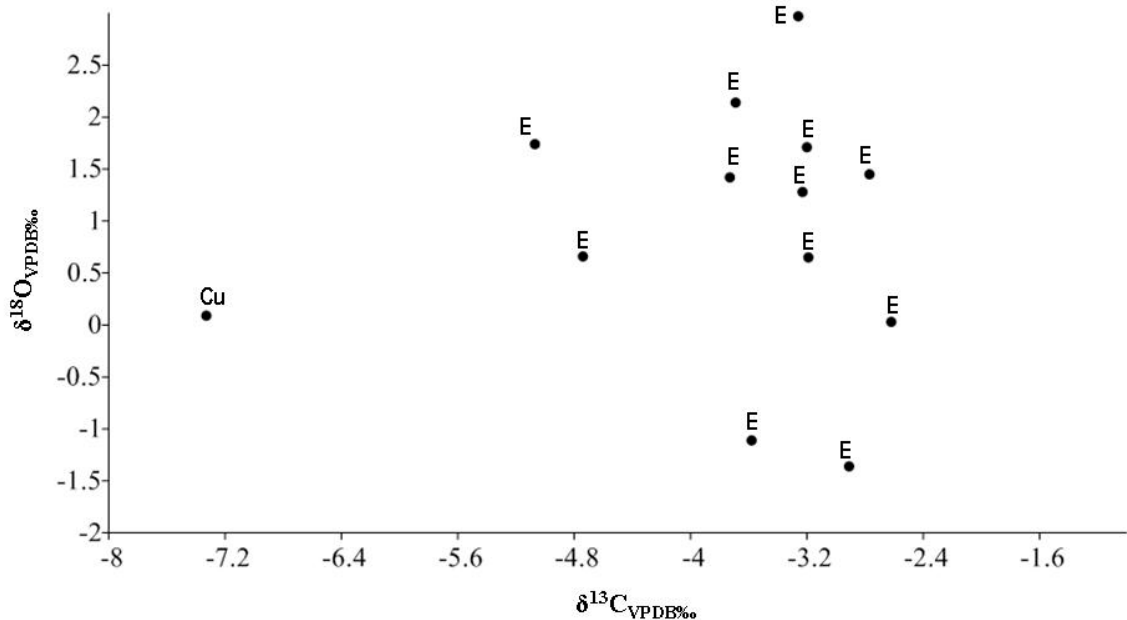


Figura 18. Gráfico donde se comparan los valores isotópicos de carbono y oxígeno de los caballos (E) y el *Cuvieronius* (Cu) de Loltún. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ son de cada individuo muestreado.

Tequixquiac

El promedio de $\delta^{13}\text{C}$ para *Bison* sp., es de -0.9‰ (%C₄: 733.33) con un valor máximo de 2.09‰ (%C₄: 97.26) y mínimo de -7.65‰ (%C₄: 32.33), mientras que para la $\delta^{18}\text{O}$ el intervalo va de -3.6‰ a -6.47‰ con un promedio de -5.72‰ ; para los caballos la media para el $\delta^{13}\text{C}$ es de -5.31‰ (%C₄: 47.93) y la del $\delta^{18}\text{O}$ es de -5.45‰ . En cambio, para los camellos el intervalo de sus valores isotópicos de oxígeno van de -4.74‰ a -2.55‰ con un promedio de -3.61‰ y la media del $\delta^{13}\text{C}$ es de -5.31‰ (%C₄: 47.93) con un intervalo de -6.84‰ (%C₄: 37.73) a -3.73‰ (%C₄: 58.46) y, finalmente, los gliptodontes exhiben valores de $\delta^{13}\text{C}$ que van de -4.58‰ (%C₄: 52.8) a -1.54‰ (%C₄: 73.06), con un promedio

de -3.54‰ (%C₄: 59.73), mientras que la media del $\delta^{18}\text{O}$ es de -8.18‰ con un intervalo que va de -9.27‰ a -6.68‰. La comparación efectuada indica que no existen diferencias significativas entre la $\delta^{13}\text{C}$ de las especies de Tequixquiac (g. l: 11, F: 1.58 y $p < 0.267698$). La comparación de la $\delta^{13}\text{C}$ y la $\delta^{18}\text{O}$ indica que los bisontes en su mayoría se ubican en las zonas abiertas junto con un gliptodonte, mientras que un camello y un bisonte preferían las zonas cerradas. En cambio la mayoría de los camellos y los gliptodontes se ubican en zonas con algún grado de cobertura arbórea.

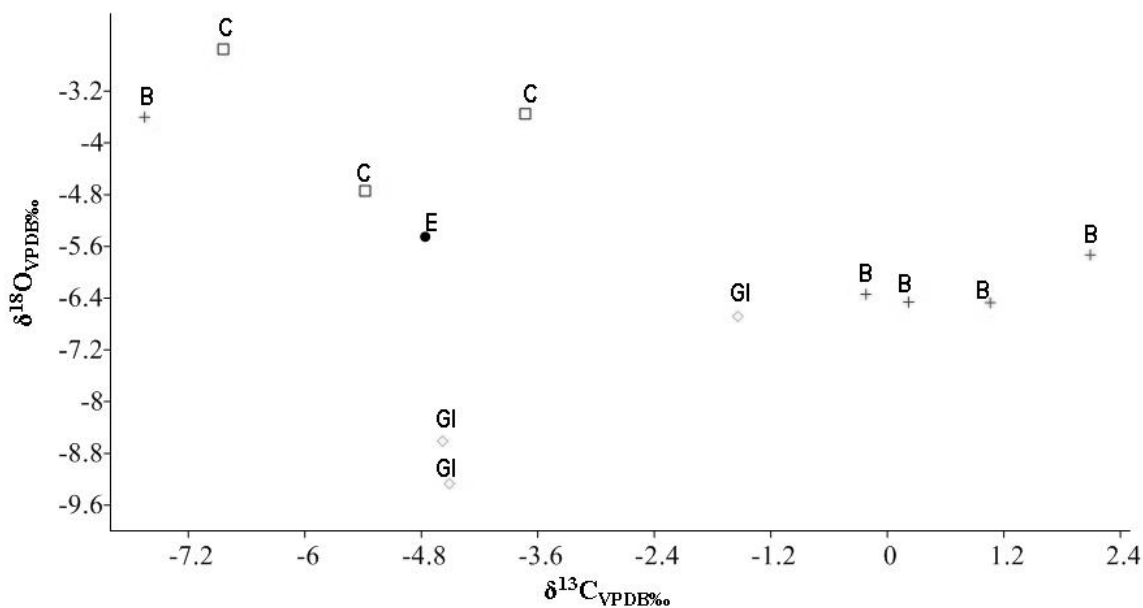


Figura 19. Comparación de la $\delta^{13}\text{C}$ y la $\delta^{18}\text{O}$ de los herbívoros de Tequixquiac.: *Bison* sp., *C*: *Camelops hesternus*, *E*: *Equus* sp. y *Gl*: *Glyptotherium* sp. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ son de cada individuo muestreado.

Valsequillo

Se puede observar que en el caso de los caballos su promedio de $\delta^{13}\text{C}$ es de -0.98‰ (%C₄: 76.8), mientras que para la $\delta^{18}\text{O}$ la media es de -7.04‰ . Para los gonfoterios los valores promedios de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ son de -4.25‰ (%C₄: 55) y -7.75‰ respectivamente; en cambio la media de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de los mamutes es de -1.82‰ (%C₄:71.2) y -6.11‰ . El carpincho, representado por un solo individuo muestra valores isotópicos de carbono de -2.11‰ (%C₄: 69.26) y de oxígeno de -6.5‰ , mientras que para el único individuo de perezoso terrestre muestreado su $\delta^{13}\text{C}$ es de -4.7‰ (%C₄: 52) y de $\delta^{18}\text{O}$ -6.5‰ (cuadro 7).

Cuadro 7. Resultados de la prueba de Tukey-Kramer realizado entre las especies de Valsequillo. * grupos que son diferentes. $p < 0.05$. E: *Equus* sp., G: *Glossotherium harlani*, M: *Mammuthus columbi*, N: *Neochoerus* sp. y S: *Stegomastodon* sp. Los valores que se muestran son las medias de los valores de $\delta^{13}\text{C}$. $p < 0.05$

	E.	G	M	N	S
E	-0.98	-0.98	-0.98	-0.98	-0.98*
G		-1.8	-1.8	-1.8	-1.8
M			-1.82	-1.82	-1.82*
N				-2.11	-2.11
S					-4.25

El ANOVA indica que existen diferencias entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (g.l: 11, F: 12.43 y $p < 0.002684^*$) y la prueba de Tukey-Kramer señala que los gonfoterios son

estadísticamente diferentes a los caballos y los mamutes (cuadro 3). El gráfico realizado con los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ muestra que la mayor parte de los gonfoterios forman un grupo, mientras el resto de las especies y un gonfoterio se distribuyen en la mitad del gráfico (figura 20).

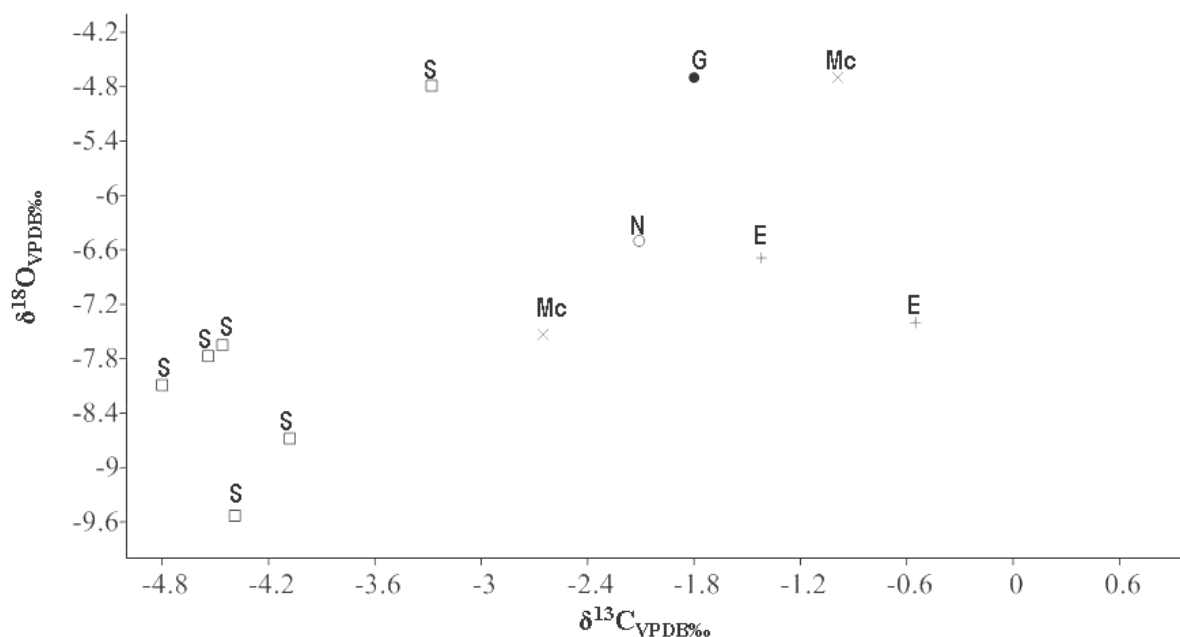


Figura 20. Gráfico que muestra los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de la fauna de Valsequillo. E: *Equus* sp., G: *Glosotherium harlani*, Mc: *Mammuthus columbi*, N: *Nechoerus* sp. y S: *Stegomastodon* sp. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ son de cada individuo muestreado.

3. 4. Discusión

3. 4. 1. Dieta y hábitat por especie

Se puede observar por los resultados antes mencionados que, los taxa bajo estudio se agrupan en las tres categorías alimentarias propuestas por MacFadden y Cerling (1996):

pacedor, dieta mixta C₃/C₄ y ramoneador, mientras que el tipo de hábitat se puede dividir en cerrado y abierto. A continuación se discuten los resultados de los taxa analizados:

Bison sp.: El valor promedio isotópico de carbono de los bisontes analizados, indica que esta especie tuvo un hábito alimentario del tipo pacedor; sin embargo, existe un individuo que puede catalogarse como un organismo de dieta mixta C₃/C₄ con un importante consumo de plantas C₃ (%C₄: 32.33) que procede de Tequixquiac, pero en el mismo sitio existe otro individuo que posee una dieta exclusivamente basada en plantas C₄ (%C₄: 97.26). Johnson *et al.* (2006) indican que esta especie en México tuvo una dieta del tipo pacedor basándose en el tipo de molar que esta especie presenta, que es hipsodonto. Sin embargo, las observaciones realizadas con los bisontes actuales en Estados Unidos de America (EUA) y Canadá han revelado que esta especie es capaz, en ocasiones, de consumir hojas de árboles o arbustos, cactáceas y pastos C₃ (Peden *et al.*, 1974; McDonald, 1981; Cannon, 2001), siendo esto similar a lo hallado por Rivals *et al.* (2007a), quienes usan técnicas de microdesgaste y mesodesgaste en ejemplares fósiles provenientes de EUA y proponen que esta especie durante el Pleistoceno Tardío era más flexible en su dieta. Además, los datos de $\delta^{13}\text{C}$ obtenidos para esta especie por Chisholm *et al.* (1986), Connin *et al.* (1998), Gadbury *et al.* (2000), Leyden y Oetelaar (2001), Koch *et al.* (2004) y Feranec (2007) en EUA. y Canadá, han revelado que, en promedio los bisontes fueron organismos con hábitos alimentarios pacedores, pero también hubo algunos individuos con valores isotópicos propios de organismos con dieta mixta y ramoneadores. Esto último, se debe al consumo de pastos C₃ y no a una ingesta exclusiva de hojas de árboles o arbustos y se ha observado en ejemplares que habitan en el norte de EUA, y en Canadá, donde los pastos C₃ abundan más que los pastos C₄, por lo que en estos casos se habla de un pacedor

C₃ por el tipo de fotosíntesis de los pastos que consumen estos ejemplares (Guthier, 1982; Lewis *et al.*, 2007). Dado que en México, los pastos C₃ son escasos y solo se encuentran en pastizales alpinos, mismos que se ubican en las zonas altas de las montañas (McDonald, 1998), los individuos que muestran un importante consumo de plantas C₃ los pudieron obtener de las hojas de árboles y arbustos en los sitios donde habitaban, los cuales se localizan en medio de valles y no de la ingesta de pastos C₃. El hábitat de este taxon fue una zona abierta, pastizal, pudiéndose observar esto en los ejemplares del Cedral, mientras que en Tequixquiac, la mayor parte de estos organismos se agrupan en la zona que representa la vegetación abierta y solo uno se ubica en una zona con cierto grado de cobertura arbórea, lo cual es similar a lo propuesto por Guthier (1982) y Larson *et al.* (2001) para este género en el Pleistoceno Tardío en Canadá y el norte de EUA.

Camelops hesternus: En promedio la dieta de los camellos, procedentes de Laguna de las Cruces y Tequixquiac, entra en la categoría de dieta mixta C₃/C₄ (%C₄: 61.53%), existiendo un individuo con una dieta mixta C₃/C₄ y un importante consumo de plantas C₃ (%C₄: 37.73%) y otro exclusivamente pacedor (%C₄: 85.4). Johnson *et al.* (2006) señalan que la dieta de esta especie en México iba de pacedor a ramoneador, pero prefería las zonas abiertas exclusivamente para vivir y los análisis morfológicos realizados por Dompierre (1995) y Semprebon y Rivals (2010) indican que los camellos eran una especie cuya alimentación era de tipo dieta mixta, pero con algunos individuos o poblaciones que presentaban dietas ramoneadoras y pacedoras; esta variación en los hábitos alimentarios se puede observar en los ejemplares analizados. Así, los individuos de Laguna de las Cruces consumían una gran cantidad de plantas C₄ (%C₄: 69.65%), en contraste con los que habitaban en Tequixquiac que incluían en su dieta un alto porcentaje de plantas C₃ (%C₄:

47.88%). El hábitat promedio que estos animales preferían era un pastizal o pradera, observado por la figura 7, efectuado a nivel especie, con algunos individuos habitando en zonas cerradas y algunos viviendo en zonas con algún grado de cobertura arbórea como lo muestran algunos individuos de Laguna de las Cruces y Tequixquiac, distinto a lo propuesto por Johnson *et al.* (2006)

Cuvieronius sp., *Stegomastodon* sp. y Gomphotheriidae: Los gonfoterios de México han sido tratados por Johnson *et al.* (2006) como habitantes de zonas boscosas y ramoneadores. Sin embargo, los resultados obtenidos para el *Stegomastodon* de Valsequillo indican lo contrario, ya que el tipo de dieta es en promedio mixta C₃/C₄ (%C₄: 55%) y con preferencia por las zonas abiertas como pastizales o praderas. En contraste los Gomphotheriidae procedentes de Coconá son estrictamente ramoneadores (%C₄: -18.77%) de zonas cerradas, en comparación con el de Loltún cuya dieta fue mixta C₃/C₄, (%C₄: 34.46) pero con preferencias por zonas cerradas. En este último punto, en el gráfico donde se analiza el tipo de hábitat de los taxa bajo estudio, se puede observar que los gonfoterios de Coconá en particular forman, junto con los *Eremotherium laurillardii*, un conjunto separado de los otras especies ramoneadores de zonas cerradas. Esto podría indicar que el ambiente donde ambas especies habitaron era una zona boscosa muy cerrada, tal vez una selva alta perennifolia, debido a que los valores más negativos de $\delta^{13}\text{C}$ se encuentran en estos ambientes en la actualidad (van der Merwe y Medina, 1989). Los estudios usando isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ realizados por Sánchez *et al.* (2004) con los gonfoterios sudamericanos revelan que, aunque los molares presentes en este grupo son braquidontos y, por lo tanto, se les ha catalogado como individuos ramoneadores y propios de zonas cerradas, las especies como *Stegomastodon waringi* en realidad habitaban en zonas abiertas

y el tipo de dieta era mixta C₃/C₄, en comparación con *Cuvieronius hyodon*, que era ramoneador y de zonas cerradas. Asimismo, Arroyo-Cabrales *et al.* (2010), a la luz de los resultados obtenidos en los ejemplares sudamericanos, han sugerido que los *Stegomastodon* de México tenían dietas mixtas con preferencia por pastizales con condiciones cálidas o templadas, mientras que *Cuvieronius* era un organismo de dieta mixta pero adaptado a pastizales de zonas altas y frías o templadas. Los resultados aquí obtenidos apoyan lo señalado por Arroyo-Cabrales *et al.* (2010) para los *Stegomastodon*, pero no para el tipo de hábitat de *Cuvieronius* sp. de Loltún, el cual indica que vivió en una zona cerrada.

Equus sp.: En el caso de los caballos, estos también entran en la categoría dieta mixta C₃/C₄, (%C₄: 60.66%), con un individuo con una dieta pasedora estricta (%C₄: 89.26) y otro con una dieta mixta C₃/C₄, incluyendo uno con un importante consumo de plantas C₃ (%C₄: 30.80) y habitando la mayor parte en zonas abiertas, aunque en el caso de un individuo de la Presita, este parece que habitó en una zona cerrada. Los resultados obtenidos con estudios isotópicos en caballos del Pleistoceno Tardío de EUA (MacFadden y Cerling, 1996; MacFadden *et al.*, 1999; Hoppe *et al.*, 2004) y para Cedral (Pérez-Crespo *et al.*, 2009), muestran la misma tendencia de un taxon cuya dieta no es exclusivamente pasedora, sino que abarcaba desde dieta mixta hasta pasedor estricto. Esto también es apoyado por los análisis de microdesgaste y mesodesgaste realizados en los caballos pleistocénicos del estado de Hidalgo, por Bravo-Cuevas *et al.* (2011), indican que la alimentación del tipo mixto era más común en los équidos, que la especialización en un sólo tipo de dieta.

Eremotherium laurillardi: Este perezoso debió ser un organismo de hábitos alimentarios del tipo ramoneador estricto (%C₄: 1.46) y debió habitar en zonas cerradas.

Kurtén y Anderson (1980) sugieren que esta especie tenía hábitos alimentarios ramoneadores, pero habitando en sabanas; sin embargo, Johnson *et al.* (2006) han señalado que esta especie fue ramoneadora y habitante de zonas boscosas, por la forma de los molares; asimismo, los estudios usando técnicas de microdesgaste dentario, morfométricos y de isótopos estables de carbono realizados en ejemplares sudamericanos por de Fátima *et al.* (2004), Vizcaíno *et al.* (2008) y Campos *et al.* (2009) señalan que esta especie estaba adaptada más al consumo de hojas de árboles que a la ingesta de pastos. MacDonald (2005) señala que *Eremotherium laurdillardi* era un "ramoneador alto", refiriéndose con este concepto al consumo de hojas de las copas de árboles, similar a la conducta alimentaria de las jirafas actuales. Esto explica el valor alto de $\delta^{13}\text{C}$ observado en los ejemplares mexicanos, lo cual además indicaría que la zona donde vivieron estos organismos era un bosque y no una zona de vegetación abierta, como una sabana o un pastizal, lo cual queda corroborado por el gráfico de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ obtenido para esta especie.

Glossotherium harlani: El promedio de $\delta^{13}\text{C}$ para esta especie indica que su hábito alimentario es del tipo dieta mixta C_3/C_4 , (% C_4 : 54.06%), con un individuo que presenta una dieta estrictamente pasedora de Valsequillo (% C_4 : 71.33). Para Kurtén y Anderson (1980), esta especie se alimentaba de pastos, pequeños arbustos y raíces y Johnson *et al.* (2006) han señalado que estos animales en México tuvieron una dieta mixta C_3/C_4 . En cambio los análisis morfométricos llevados a cabo por, McDonald (2005), McDonald y Pelikan (2006) y Bargo y Vizcaíno (2008), han sugerido que esta especie se alimentaba principalmente de pastos y otras herbáceas principalmente, mientras que los análisis isotópicos realizados por Reuz (2005) con ejemplares de Texas, muestran que tuvieron hábitos alimentarios semejantes, dieta mixta, a los encontrados en los perezosos mexicanos.

Aunque en promedio esta especie habitaba en zonas abiertas, existen también algunos individuos que habitaban en zonas con algún grado de cobertura arbórea, lo cual es diferente a lo que proponen Johnson *et al.* (2006), que era un organismo exclusivo de pastizales.

Glyptotherium sp.: Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de los gliptodontes indican una dieta mixta C_3/C_4 , consumiendo una importante cantidad de plantas C_4 (% C_4 : 57.33%), con un individuo estrictamente pecedor (% C_4 : 73.06); para los demás ejemplares su alimentación fue dieta mixta C_3/C_4 . Gillete y Ray (1981) propusieron que esta especie tenía una alimentación del tipo ramoneador. Por otro lado, Fariña y Vizcaíno (2001) cuestionan dicha propuesta al indicar que los molares de estos animales son del tipo hipsodonto, además que sus molares presentan anillos de osteodentina, la cual suple la función del esmalte, así como las adaptaciones morfofuncionales en el cráneo (Vizcaíno *et al.*, 1998, 2004), apoyando la sugerencia de que esta especie consumía pastos principalmente. Johnson *et al.* (2006) se han inclinado más por el tipo de dieta propuesta por Gillete y Ray (1981); sin embargo, los datos isotópicos obtenidos en este estudio apoyan la propuesta de Vizcaíno (2000) y Fariña y Vizcaíno (2001) al indicar que los tres individuos muestreados tenían una dieta mixta, con un consumo alto de plantas C_4 . En cuanto al tipo de hábitat, Gillete y Ray (1981) han indicado, con base en los hallazgos de restos de estos organismos en sedimentos lacustres, que los gliptodontes habitaban en las orillas de los ríos, lagos y otras fuentes de agua semejantes a los carpinchos actuales, hábitat que Johnson *et al.* (2006) han propuesto para los ejemplares mexicanos. La comparación realizada entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de los taxones en este estudio muestra que los gliptodontes se agrupan con los animales de zonas abiertas como los mamutes y caballos. Los sitios donde habitaron estos animales fue

en una zona abierta cerca de las riberas de los cursos de agua, tal como lo propusieron Fariña y Vizcaíno (2001).

Hemiauchenia sp.: Para esta especie el valor de $\delta^{13}\text{C}$ indica que en promedio tuvo hábitos alimentarios del tipo dieta mixta C_3/C_4 (% C_4 : 37.53%) con un importante consumo de plantas C_3 y la comparación entre $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ muestra un hábitat del tipo cerrado. Los estudios realizados con este taxón por Feranec (2003) usando isótopos estables y los estudios morfológicos de Seprebom y Rivals (2010), han mostrado esta misma tendencia para las llamas de EUA.

Mammuth americanus: La dieta de los ejemplares muestreados indica una tendencia mayoritariamente del tipo mixta C_3/C_4 , (% C_4 : 27.46%), con solo un individuo con dieta ramoneadora (% C_4 : 21.93%), pero viviendo todos en una zona cerrada. Los estudios isotópicos realizados por Koch *et al.* (1998) y Metcalfe (2011) con los mastodontes de Ontario, New York y Florida, han señalado que esta especie es ramoneadora, lo cual ha sido confirmado por los estudios de microdesgaste dental efectuados por Green y Hulbert (2005), Green *et al.* (2005), Green (2006) y Rivals *et al.* (2012) en los especímenes de Carolina del Sur, Florida y Texas. Sin embargo, el análisis de los coprolitos de esta especie efectuados por Leeper *et al.* (1991) y Newson y Muhlbachler (2006), han revelado la presencia de pequeñas cantidades de herbáceas en los ejemplares de Aucilla River, Florida. En el caso de los ejemplares mexicanos, poseen una dieta mixta pero sesgada hacia un consumo de plantas C_3 en su mayoría, significando que podrían haber consumido pequeñas cantidades de pastos o los frutos de algunas cactáceas, como nopales o cactus, cuyas firmas isotópicas son parecidas a las de las plantas C_4 , mismas que se han encontrado en el registro palinológico de Cedral (Sánchez-Martínez y Alvarado, en prensa).

Mammuthus columbi: Los estudios efectuados por Pérez-Crespo (2007) y Pérez-Crespo *et al.* (2009, 2010a, 2010b) y Rivals *et al.* (2012) con ejemplares de esta especie, han revelado que en México y EUA, la especie poseía una dieta mixta y no completamente pasedora, como en muchas ocasiones se ha indicado basándose únicamente en la morfología dental (Johnson *et al.*, 2006), pero viviendo en zonas abiertas. Los datos obtenidos con los ejemplares de este estudio siguen la misma tendencia alimentaría, dieta mixta en promedio (%C₄: 66.06%) y su hábitat fue una zona abierta.

Neochoerus sp: El valor de $\delta^{13}\text{C}$ indica que este individuo fue un organismo con una dieta pasedora (%C₄: 69.26%) y habitando en una zona abierta. Las observaciones realizadas con los carpinchos actuales, han revelado que esta especie vive en los márgenes de los ríos o corrientes de agua y se alimenta principalmente de Poaceas (Quintana *et al.*, 1998; Forero-Montaña *et al.*, 2003). El estudio realizado por MacFadden y Shockey (1997) con ejemplares de Tarija, Bolivia, muestran valores isotópicos similares a los exhibidos por el ejemplar de Valsequillo.

Tapirus sp.: Los valores isotópicos obtenidos para esta especie indican que era ramoneador (%C₄: 13%), viviendo en zonas cerradas. Los tapires actuales viven en zonas de vegetación cerrada, como bosques mesófilos, selvas altas y páramos de alta montaña por encima de los 3000 msnm y se alimentan principalmente de hojas, frutos, tallos, cortezas y flores (Naranjo, 2009; Talamoni y Assi, 2009), reflejado esto en los análisis isotópicos realizados por DeSantis (2011) en tapires actuales. Asimismo, los análisis isotópicos y morfológicos llevados a cabo por Koch *et al.* (1998) y DeSantis y MacFadden (2007) con ejemplares de Florida del Pleistoceno, han demostrado que esta especie mantiene este tipo

de alimentación y de hábitat, como en los ejemplares de Cedral, Sierra de Menchaca y Cueva de San Josecito.

3. 4. 2 .Variación en la dieta y el hábitat

La mayor parte de los taxa, en los cuales se realizaron las comparaciones de sus valores de $\delta^{13}\text{C}$ por medio del análisis de varianza o de gráficos así como los gráficos de comparación entre $\delta^{13}\text{C}$ y la $\delta^{18}\text{O}$, no muestran cambios importantes en la dieta y el hábitat. Así, en el caso de los bisontes, las poblaciones de Cedral y Tequixquiac muestran hábitos alimentarios del tipo pacedor, mientras que el hábitat de la mayor parte de los individuos es una zona abierta, con la excepción de un individuo de Tequixquiac, que habitaba cerca de una zona cerrada. Rivals *et al.* (2007) han señalado que en el pasado, los bisontes pudieron haber vivido en diversos hábitats y que los actuales hábitos alimentarios y de hábitat de los bisontes que habitan en EUA son recientes.

En los caballos, los individuos comparados de Cedral, Laguna de las Cruces, La Presita, Loltún, Los Grifos, Tequixquiac y Valsequillo, muestran dietas que van de mixtas a pacedoras, mostrando una flexibilidad en sus hábitats, ya que existen individuos que habitan desde zonas cerradas a zonas con algún grado de vegetación arbórea. En este caso, podría asumirse que esto se debe posiblemente a factores geográficos, como la altitud, la latitud y la longitud, pero se observa (figura 6), que en el caso de la Presita, existe un individuo que habitó en zonas abiertas y otro en zonas cerradas, por lo que los factores geográficos no parecen explicar esta diferencias en el hábitat de ambos individuos. Marin-Leyva (2011) quien estudia a los équidos del estado de Michoacán, propone que los caballos habitaron en diversos hábitats, basado esto en los análisis de sus extremidades y en la propuesta de Alberdi *et al.* (2003), quienes proponen tres especies de caballos con base a

su talla: *Equus* sp. para la talla pequeña, *E. conversidens* para la mediana y *E. mexicanus* para la grande. Así, *Equus* sp. habitaba en zonas abiertas, como sabanas o pastizales, *E. mexicanus* en zonas boscosas, mientras que *E. conversidens* podría vivir en una amplia gama de hábitats. El que cada especie pudiera vivir en hábitats distintos, puede explicar el porque hay algunos individuos como en el caso de la Presita, vivan en zonas cerradas y el otro en zonas abiertas sin embargo el carecer de la identificación taxonómica hasta el nivel especie hace difícil comprobar lo anterior.

Las poblaciones de los gliptodontes del Cedral y Tequixquiac mantienen su alimentación de tipo mixta C₃/C₄ y habitan en zonas abiertas, pero cercanas a fuentes de agua; los mamutes del Cedral, Laguna de la Cruces y Valsequillo mantienen sus hábitos alimentarios y de hábitat. Por su parte los *Eremotherium laurillardi* de Cocona y Tlatlaya , muestran una dieta exclusivamente ramoneadora viviendo en una zona de vegetación cerrada, aunque en el caso del individuo de Coconá , esta pareció ser una selva o un bosque muy cerrado.

Los gonfoterios muestran hábitos alimentarios y de hábitat diferentes dependiendo más de la especie que de otros factores, de la misma manera que los gonfoterios Sudamericanos (Sánchez *et al.*, 2004; Prado *et al.*, 2005; Pérez-Crespo *et al.*, 2010b). Así, los *Stegomastodon* de Valsequillo tenían dietas mixtas con un importante consumo de plantas C₄ y el *Cuvieronius* de Loltún una dieta mixta con un mayor consumo de plantas C₃. En ambos casos, estos géneros habitaban en zonas con algún grado de cobertura arbórea; en cambio, los gonfoterios de Coconá eran ramoneadores estrictos, habitando en zonas cerradas.

Los tapires del Cedral, la Cueva de San Josecito y la Sierra de Menchaca tienen una dieta exclusivamente ramoneadora, viviendo en zonas cerradas; en cambio, los *Glossotherium harlani* del Cedral, Tequesquinahua y Valsequillo muestran una dieta completamente pacedora (Valsequillo) a dietas mixtas C₃/C₄ (Cedral y Tequesquinahua), al igual que el tipo de hábitat que prefería cada individuo. El ejemplar de Valsequillo habitó en una zona abierta, mientras que el de Tequesquinahua prefirió una zona con más árboles que el anterior. Bargo *et al.* (2006) y Vizcaíno *et al.* (2008) han señalado que esta especie, durante el Pleistoceno Temprano, habitaba en zonas cerradas, posteriormente en el Pleistoceno Tardío en zonas abiertas, esto con base al incremento en el nivel de hipsodoncia mostrado en los molares de esta especie. Dado lo anterior, es de suponerse que este animal pudo conservar la capacidad de habitar en zonas arboladas sin ningún problema.

Por todo lo arriba señalado, se puede considerar que los factores como la altitud, la latitud y la longitud no influyen en los hábitos alimentarios de los taxa de este estudio; esto es similar a lo encontrado por Pérez-Crespo *et al.* (2010) para los mamutes de México, los cuales mantienen sus hábitos independientemente del sitio donde vivían. Las pequeñas variaciones en la dieta y el hábitat que muestran algunos individuos, deben estar dadas más por la topografía, la humedad y la temperatura que cada sitio exhibía, las cuales influían en la vegetación de cada localidad, algo propuesto por Caballero *et al.* (2010) para explicar las diferencias en la distribución y la composición de la vegetación observadas en el registro palinológico del Centro de México. En el caso de los camellos, la comparación realizada entre los valores isotópicos de carbono de las poblaciones de Laguna de las Cruces y Tequixquiac muestra que la población de Laguna de las Cruces es diferente a la de

Tequixquiac; aún cuando ambas poblaciones exhiben una dieta mixta, los individuos de Laguna consumen más plantas C₄ que los de Tequixquiac. Dompierre (1995) explica que la dieta mixta que esta especie presentaba era debida a cambios estacionales donde estos individuos vivían, pero también que esta especie podría habitar en bosques abiertos. Los gráficos muestran que tanto en Tequixquiac como en Laguna de las Cruces, existió una zona abierta con algún grado de cobertura arbórea; sin embargo existen diferencias topográficas entre ambos sitios, así Laguna de las Cruces es un sitio que carece de lomeríos mientras en Tequixquiac, existen pequeños lomeríos. Lozano-García *et al.* (2005) y Lozano-García y Vazquez-Selem (2005) han señalado que durante el Pleistoceno Tardío se presentaron condiciones más húmedas que en la actualidad en la Faja Volcánica Transmexicana. Esto propició el establecimiento de los bosques mesófilos en las serranías y las cañadas, aunque en las partes más bajas se desarrollaron bosques de pino-encino y pino, pero con un importante componente herbáceo, formando pastizales y bosques abiertos. Dado que Tequixquiac se encuentra en la Faja Volcánica y tiene pequeños lomeríos, es probable que se establecieran bosques abiertos, mientras que en la orilla del cuerpo de agua localizado en la Laguna de las Cruces ubicada en el Altiplano mexicano, se estableciera vegetación riparia. El mayor grado de cobertura arbórea favorecía un mayor consumo de hojas de árboles y arbustos por parte de los camellos de Tequixquiac, en comparación a los que habitaban en Laguna de las Cruces.

En Valsequillo, Cruz-Muñoz *et al.* (2009) infieren que se desarrolló un bosque de pino con un matorral xerófilo, los cuales se expandían y contraían como respuesta a las fluctuaciones climáticas que existieron durante el Pleistoceno Tardío (Stevens *et al.*, 2012); los resultados isotópicos obtenidos con los herbívoros de este sitio, concuerdan con la

reconstrucción de la vegetación propuesta por Cruz-Muñoz *et al.* (2009); así la mayoría de los *Stegomastodon* pudieron habitar en la zona del bosque de pino, mientras que los caballos, los mamutes, el carpincho y el perezoso terrestre vivieron en el matorral. Para Cedral, los análisis isotópicos de los bisontes, los caballos, los gliptodontes, los mastodontes, los mamutes, los tapires y el perezoso terrestre indican la presencia de una zona abierta con algún grado de cobertura arbórea, lo cual es similar a lo observado en el registro palinológico de la zona (Sánchez y Alvarado, 2012), mientras que en la Cueva de la Presita, que carece de registro palinológico, los resultados isotópicos obtenidos de los caballos y las llamas, indican que se desarrolló el mismo tipo de vegetación observada en Cedral, un bosque abierto cerca del sitio y que fue sustituido por un matorral xerófilo mismo que existe en la actualidad.

En cambio, la reconstrucción paleoambiental realizada por Arroyo-Cabrales y Álvarez (2003), y Morales-Mejía (2009) y Morales-Mejía *et al.* (2009) para la Cueva de Loltún, sugieren que en la zona se desarrolló un bosque tropical caducifolio limitado por un bosque espinoso y pastizales. El gonfoterio pudo habitar en el bosque tropical o en el espinoso y los caballos en la zona de pastizales. En Coconá, Tabasco, la información obtenida a partir del análisis isotópico de los gonfoterios y el perezoso, indica que la zona donde estos animales habitaban fue boscosa muy cerrada, posiblemente una selva. Para el sur de México, Toledo (1976, 1982) afirma que durante los periodos glaciares/interglaciares del Pleistoceno, la selva alta perennifolia fue desplazada hacia el sur o se mantenía en sitios propicios para su establecimiento. Piperno (2006), quien hace una revisión del registro palinológico del sur de México y Centroamérica, sugiriendo que en el Pleistoceno Tardío los bosques lluviosos se encontraban en zonas altas o en sitios donde la precipitación era

abundante, mientras que en las zonas bajas se desarrollaban bosques secos, bosques espinosos y sábanas arboladas. Es probable que los animales estudiados de Coconá hayan habitado en una de las zonas con bosques lluviosos que se desarrollaban cerca del lugar o que procedieran de una zona alta; mientras que en los Grifos, Chiapas, los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ indican la existencia de una zona abierta. Sin embargo, dado que es solo un individuo muestreado y de una sola especie, no es posible generalizar que en este sitio se haya desarrollado una vegetación abierta, como un pastizal o sabana.

Para las dos localidades del norte de país, la Sierra de Menchaca y la Cueva de San Josecito, los tapires muestreados señalan la existencia de una zona de vegetación cerrada; durante el Pleistoceno Tardío, la temperatura descendió y hubo un incremento en la precipitación. Esto ocasionó que la vegetación xerófila, que actualmente se desarrolla en la zona, viera reducida su área de distribución, estableciéndose bosques de pinos, de cedros y encino (Van Devender, 1977; Lanner y Van Devender, 1980; Miller y Wigand, 1994; Van Devender *et al.*, 1994). Martín y Harrell (1957) y Ceballos *et al.* (2010) han señalado que en las zonas altas de las montañas del norte de México se desarrollaron bosques mesófilos, los cuales sirvieron como corredores que facilitaron la dispersión entre México y Estados Unidos de América de algunas especies como *Glaucomys volans*, *Microtus quasiater*, entre otras. Los datos isotópicos de los tapires confirman la presencia de bosques mesófilos en estas dos localidades al igual que en Tlatlaya señalado estos por los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ del perezoso gigante de esta localidad.

Así, de manera general, los valores isotópicos de carbono y oxígeno indican que estos herbívoros entran en las tres categorías alimentarias propuestas por MacFadden y Cerling (1996): pacedor, dieta mixta y ramoneador que habitaron en zonas abiertas o

cerradas, dependiendo de cada taxa, manteniéndose independiente de la altitud, la latitud y la longitud del sitio donde se encontraban viviendo.

3. 5. Conclusiones

Las especies estudiadas se agrupan en tres categorías alimentarias y dos de hábitat: 1) ramoneadores de zonas cerradas como son los tapires, gonfoterios y perezosos (*Eremotherium laurdillardi*); 2) dieta mixta de zonas cerradas en el caso de los mastodontes, las llamas y el gonfoterio *Cuvieronius*; 3) organismos de zonas abiertas pero con dieta mixta tales como los caballos, los camellos, el capibara, los gliptodontes, los mamutes, el perezoso *Glossotherium harlani* y el gonfoterio *Stegomastodon* sp.; y 4) solo los bisontes fueron una especie de hábitos alimentarios pacedores y de zonas abiertas.

Las comparaciones realizadas entre las especies que compartían entre dos o más localidades no muestran diferencias en sus dietas y hábitat. La única excepción fueron los camellos; sin embargo, esta diferencia es debida al porcentaje de plantas C₃ consumidas, ya que aunque las dos poblaciones estudiadas exhiben una dieta mixta C₃/C₄, la población de Tequixquiac consumía más plantas C₃ que la de Laguna de las Cruces. Esto se debe a que en Tequixquiac, al tener pequeñas elevaciones, era probable que hubieran a fines del Pleistoceno Tardío algunos bosques, mientras que en Laguna de las Cruces, el consumo de las plantas C₃ provenía de la vegetación riparia que se hallaba presente en la orilla del cuerpo de agua.

Lo anterior indica que la altitud, la latitud y la longitud no influían significativamente en los hábitos alimentarios y de hábitat de estas especies y que, las pequeñas variaciones en estos dos rasgos encontrados en individuos de algunas localidades,

se debe más a la orografía y el clima de cada lugar que a los factores geográficos antes mencionados.

4. MOVIMIENTOS DE UNA POBLACIÓN DE MAMUTES DE LAS PRADERAS (*MAMMUTHUS COLUMBI*) DE LA LAGUNA DE LAS CRUCES

4. 1. Introducción

En México los restos de fósiles del mamut de las praderas (*Mammuthus columbi*) se hallan prácticamente en todo el territorio nacional, salvo en Campeche, Quintana Roo y Yucatán (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2007b). Estos hallazgos van desde unos cuantos restos óseos pertenecientes a un sólo o varios individuos, como en el caso de Tocuila, Estado de México, donde se han hallado restos pertenecientes a cinco individuos (cuatro adultos y un infantil) interpretados como una pequeña manada (Morret *et al.*, 1998; Siebe *et al.*, 1999).

Esta inferencia se ha basado en la conducta de los elefantes africanos y asiáticos actuales, para los cuales Haynes y Klimowicz (2003) han propuesto que tienen la misma conducta y hábitos alimentarios que presentaban los mamutes. Así, se conoce que los grupos familiares en los elefantes se encuentran integrados por hembras adultas, hembras jóvenes y machos en edad no reproductiva (Sukumar, 2003).

En contraste, los elefantes machos en edad reproductiva vagan solos o formando pequeños grupos con otros elefantes machos, alejados de los grupos formados por las hembras y sólo tienen contacto con éstas en las épocas de reproducción (Greyling, 2004). Ambos grupos, machos y hembras son capaces de desplazarse hasta 100 km en busca de comida y agua, por lo que en ocasiones, varias manadas de elefantes pueden hacer uso de manera temporal de las mismas fuentes alimentarias y de agua (Haynes, 1991).

Haynes (1987, 1990) ha observado que en las épocas de sequías, las manadas enteras de elefantes pueden perecer, por lo que los restos óseos que se encuentran en algunos sitios son una mezcla de individuos emparentados y no emparentados.

En el caso de los mamutes, cuando se encuentran sus restos formando pequeños o grandes grupos, el método usado para inferir si estos pertenecen a un mismo grupo familiar es determinar su edad y los sexos de los individuos hallados (Haynes, 1985). Sin embargo, Hoppe (2004) usando las relaciones $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ y $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, del esmalte dental de los mamutes hallados en Blackwater Draw y Dent, EUA, y encuentra diferencias en los valores presentes en esos individuos, proponiendo que estas localidades no eran sitios donde los cazadores Clovis habían aniquilado manadas enteras, sino mezcla de individuos que murieron en épocas distintas y por lo tanto, pueden estar no emparentados. Además, observa que los mamutes de Blackwater Draw se movían en dos direcciones, algunos grupos hacia el este, en dirección a Texas y otros al noroeste, a las montañas Rocallosas. En Florida, Hoppe *et al.* (1999) analizaron diversas poblaciones de mastodontes y mamutes, encontrando que los mastodontes se desplazaban cerca de 250 km hacia el norte y los mamutes solo 150 km.

En México, los estudios realizados en los mamutes se han enfocado a resolver cuestiones taxonómicas (Arroyo-Cabrales, 2007b), aspectos tafonómicos (Morett *et al.*, 1998; Johnson *et al.*, en prensa), a inferir la dieta y el hábitat de esta especie usando isótopos estables (Pérez-Crespo *et al.*, 2010a) y a determinar posibles rutas de migración usando modelos geomorfológicos (García-Zepeda *et al.*, 2007). En este último trabajo para inferir tales rutas de migración, se usaban los sitios donde se habían encontrado restos de mamutes y las características geomorfológicas del país, proponiendo en base a esto, que los

mamutes se desplazaban entre los valles del Centro del país, así como en las planicies de costeras del Pacífico y el Golfo de México. Sin embargo, no indicaba la distancia a la cual esta especie se desplazaba de un punto a otro.

En Laguna de las Cruces, se han encontrado restos de cuatro individuos de mamutes, mismos que fueron analizados previamente usando isótopos estables de carbono y oxígeno presentes en el esmalte dental, encontrándose diferencias entre los valores de carbono y oxígeno de los individuos analizados (Pérez-Crespo, 2007). Se asumió que las diferencias halladas en los valores isotópicos de carbono eran debidas a diferencias en la edad ya que dos individuos, DP-1975 y DP-1976 eran adultos cuya dieta era del tipo mixta C₃/C₄ y los otros dos, DP-1978 y DP-1979, juveniles, donde el último individuo poseía una dieta completamente pacedora. Sukumar y Ramesh (1982) y Sukumar *et al.* (1987) han observado que en las poblaciones actuales de elefantes, los adultos tienden a consumir más hojas de árboles que los juveniles, por lo que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ exhibidos en la población de mamutes de Laguna de las Cruces parecen mostrar esta misma tendencia.

En el caso de las relaciones de $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$, el agua ingerida tendrá diferentes valores de $\delta^{18}\text{O}$ dependiendo de la altitud, la latitud y la temperatura del sitio donde se halle presente en forma líquida, ya sea como lago, río, manantial u otra fuente de agua (Castillo *et al.*, 1985). Por lo que los animales que ingieran agua en diversos sitios al moverse en busca de alimento tendrán valores isotópicos de oxígeno distintos entre ellos (Hoppe, 2004). En el caso de los mamutes de Laguna, la diferencia mostrada en los valores de $\delta^{18}\text{O}$ pudieron ser debida a esta causa; sin embargo, este isótopo por sí solo no es capaz de indicar la distancia y el área donde los animales pudieron ingerir el agua ya que la temperatura pudo haber sido diferente en el pasado, por lo que el valor de $\delta^{18}\text{O}$ pudo variar con respecto al agua actual.

Por tal motivo se decidió analizar las relaciones de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, las cuales a diferencia de la $\delta^{13}\text{C}$ y la $\delta^{18}\text{O}$, no sufren algún proceso de enriquecimiento y permanece constante en el tiempo, para inferir la distancia que los mamutes de Laguna de las Cruces se desplazaban y su posible lugar de procedencia.

4. 2. Materiales y métodos

4. 2. 1. Lugar de estudio

Laguna de las Cruces se encuentra al oeste del poblado de Salinas en el estado de San Luis Potosí, México (22° 43' N, 102° 01' W) (Mirambell, 1982; Figura 21). Se realizaron excavaciones arqueológicas controladas, encontrándose restos óseos de *M. columbi*, el caballo *Equus* sp., el camello *Camelops hesternus* y el bisonte *Bison bison*, infiriéndose que dicho conjunto faunístico perteneció a la Edad de Mamíferos Norteamericana RanchoLabreana (Pleistoceno Tardío) por la presencia del bisonte, acotada entre 120,000 y 10,500 años antes del presente (Bell *et al.*, 2004). Sin embargo, no existe datación alguna que permita determinar con exactitud la edad a la que pertenecen. La estratigrafía local de los sedimentos se encuentra representada por calizas y lutitas del Cretácico y, sobre éstas, rocas ígneas, suelos rojos, turbas y sedimentos lacustres (figs. 22 y 23), siendo en estos últimos donde fueron encontrados los restos fósiles (Flores, 1982; Reyes, 1982).

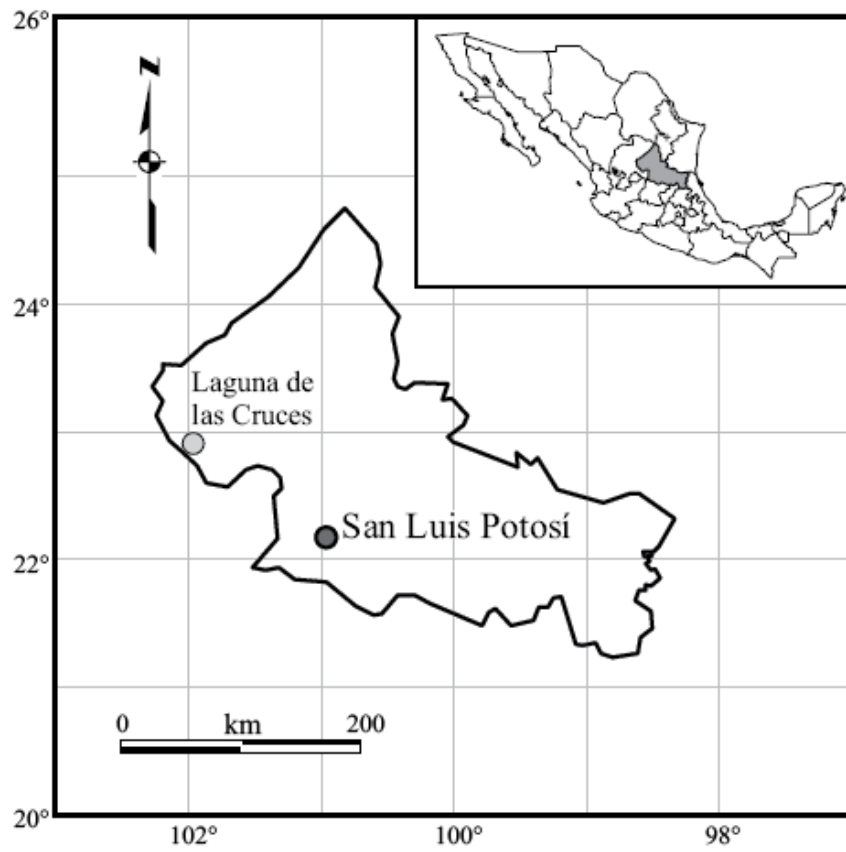


Figura 21. Localización de Laguna de las Cruces. Tomado de Pérez-Crespo *et al.* (2012)

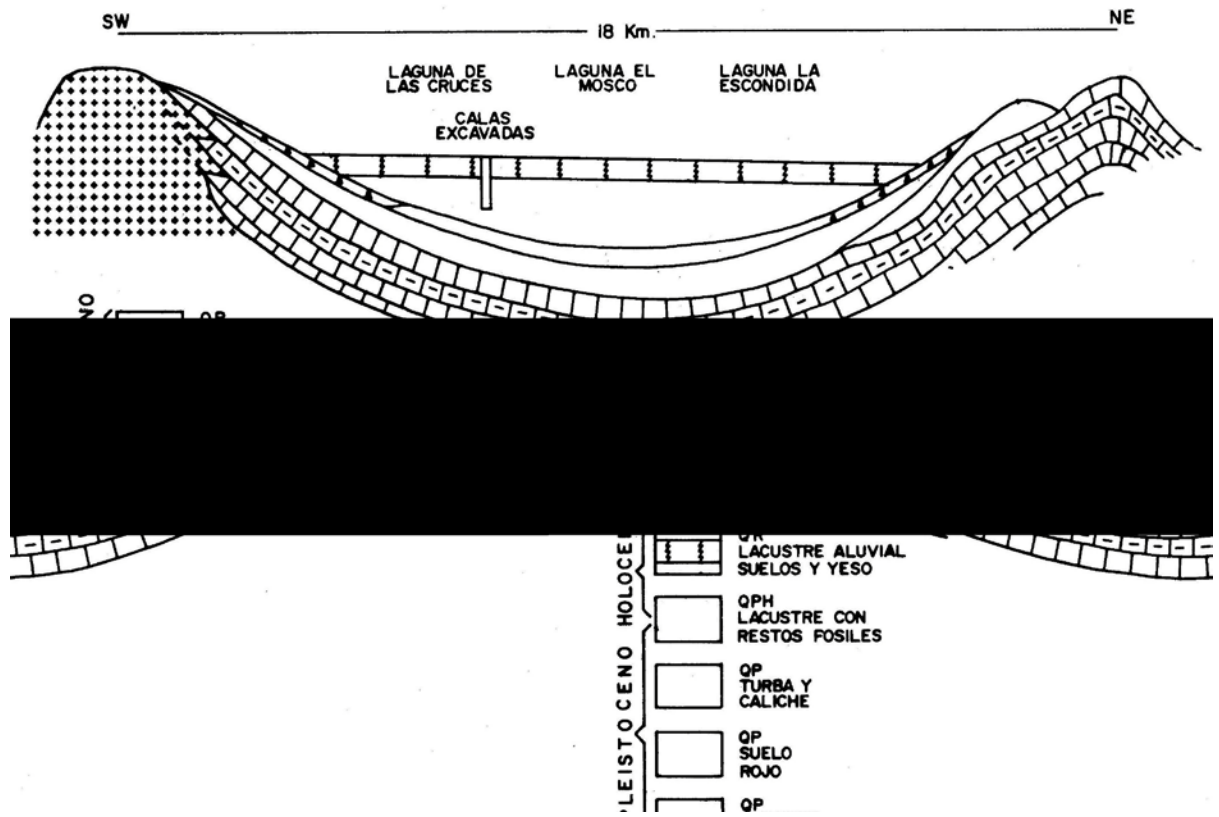


Figura 22. Columna estratigráfica de la Laguna de las Cruces. Modificado de Reyes (1982).

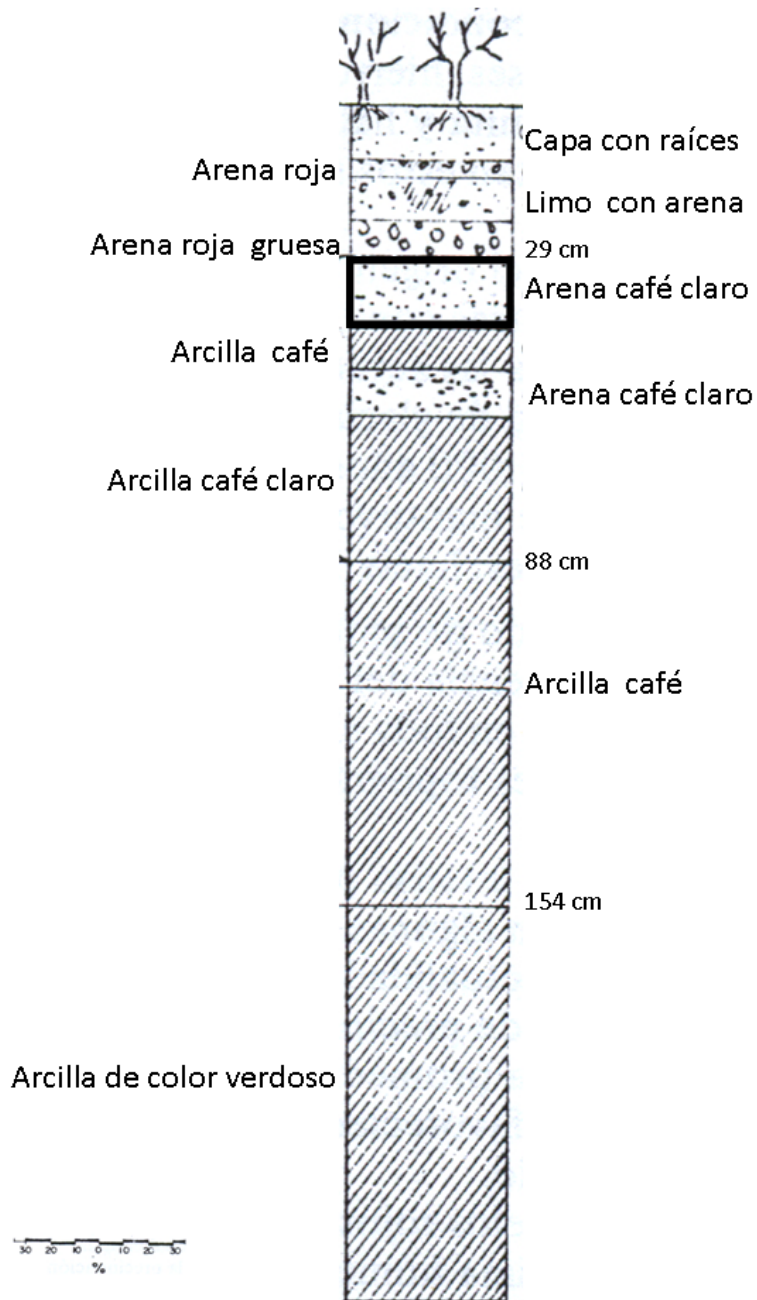


Figura 23. Estratigrafía del suelo del depósito del Pleistoceno Tardío de Laguna de las Cruces. En el cuadro negro se muestra el horizonte donde los restos fósiles fueron encontrados. Modificada de Flores (1982).

4. 2. 2. Localidades donde se colectaron muestras de suelo y plantas

Dado que para establecer la procedencia de los mamutes en estudio consideré necesario tener valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de suelos y plantas de diferentes localidades, se trazaron dos círculos tomando como centro las coordenadas de la Laguna de las Cruces de 100 y 250 km de radio (fig. 24). Esto fue realizado con base en los trabajos de Haynes (1991), quien ha indicado que los elefantes se mueven en un radio de 100 km, así como Hoppe y Koch (2007) quienes han aplicado la isotopía de estroncio en los mastodontes (*Mammuth americanum*) y mamutes de las praderas de Florida, encontrando que los primeros se desplazaban hasta 250 km y los segundos 150 km.

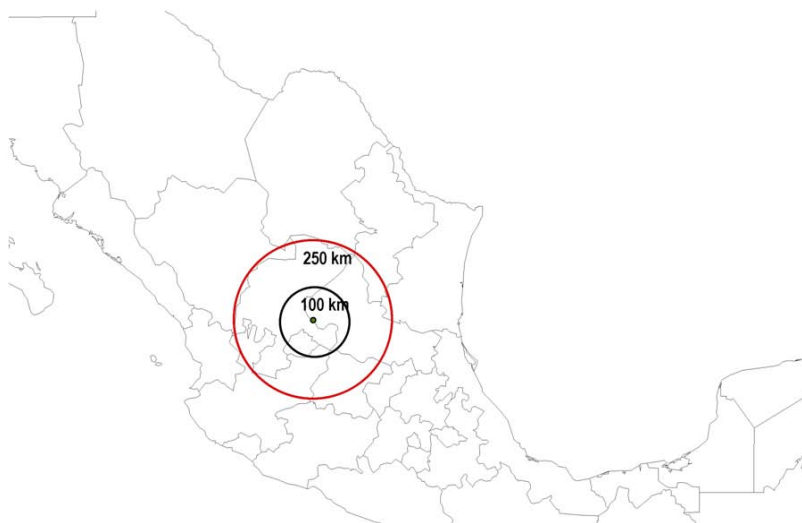


Figura 24. Mapa con los círculos de 100 y 250 km de radio, tomando como centro de referencia la Laguna de las Cruces.

Una vez trazados ambos círculos, se eligieron cinco puntos de colecta de suelo y plantas en San Luis Potosí; la elección de los puntos de colecta se hizo tratando que estos

lugares tuvieran una geología distinta entre ellos y con ello mostraran valores isotópicos de estroncio diferentes. En cada uno de los puntos de muestreo se obtuvieron dos kilogramos de suelo y de dos a cuatro muestras de plantas; uno de los puntos fue Laguna de las Cruces, del cual se colectaron dos muestras de suelo y dos de plantas; los otros cuatro puntos se mencionan a continuación (figs. 25 y 26):

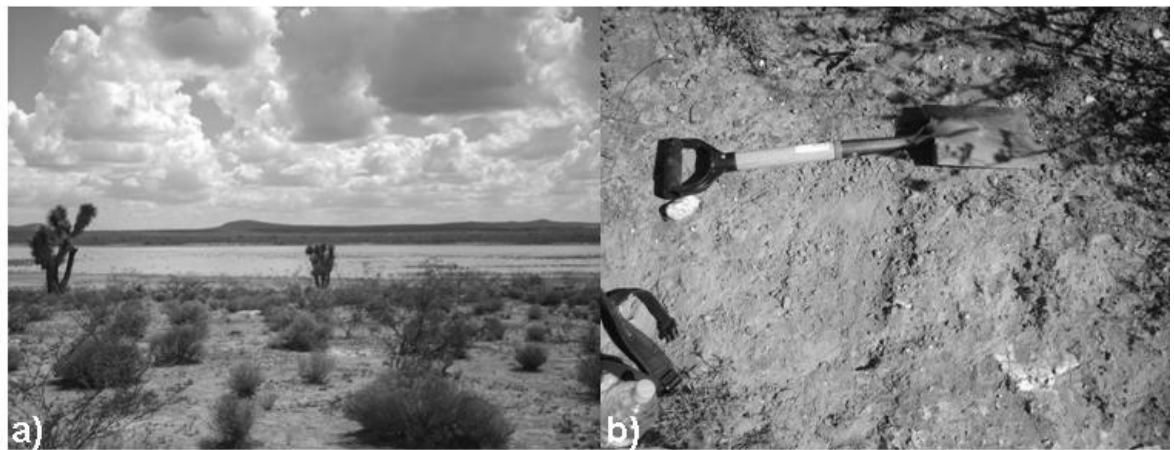


Figura 25. Vista panorámica de Laguna de las Cruces. A la izquierda, punto de colecta de suelo del sitio.

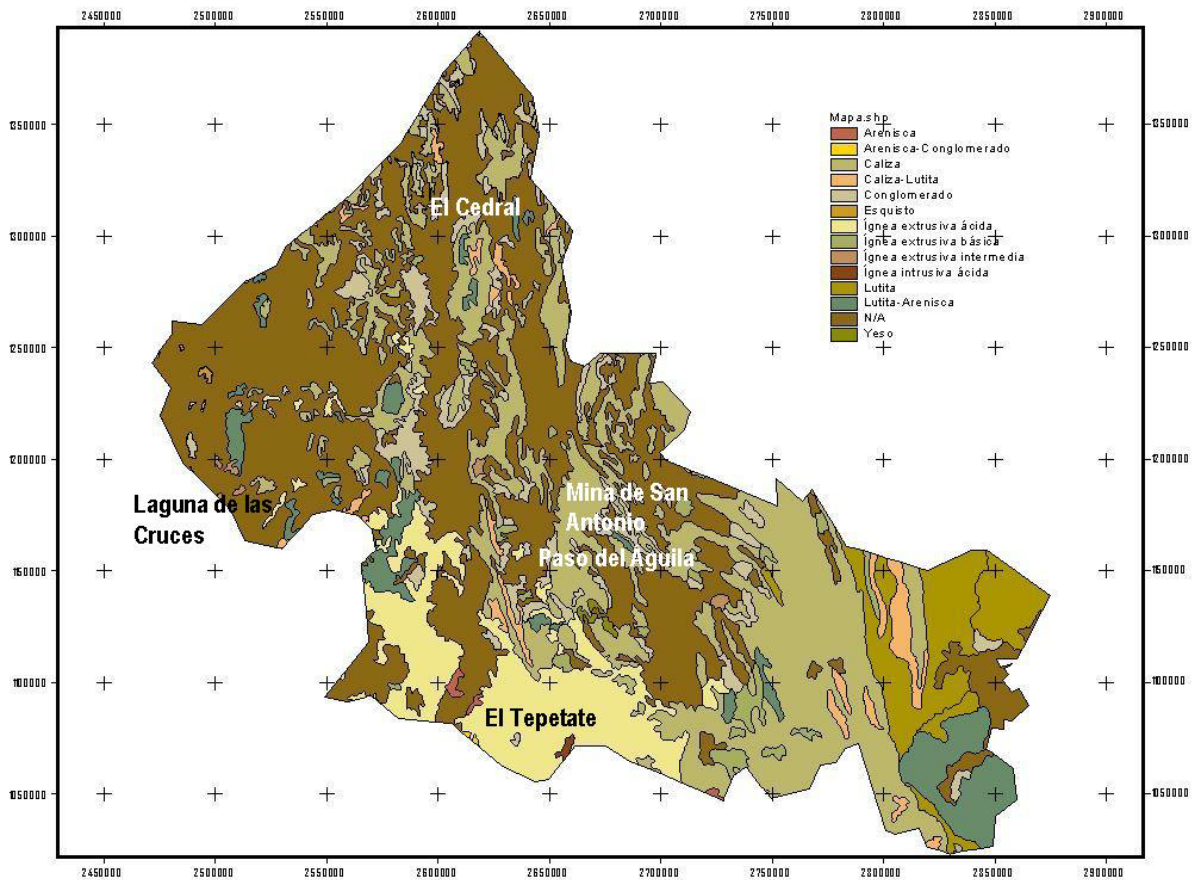
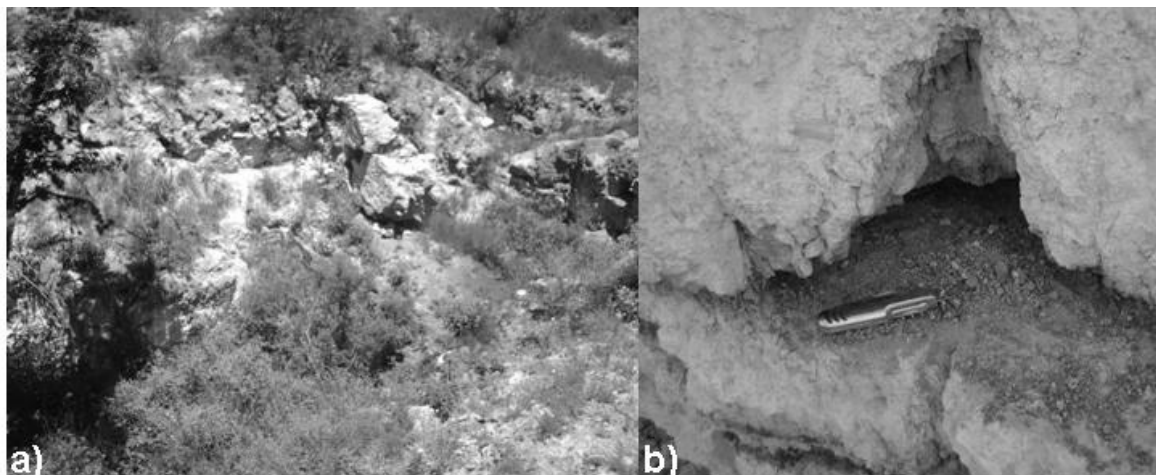


Figura 26. Mapa geológico de San Luis Potosí con los puntos de colecta Modificado <http://www.inegi.gob.mx>

Cedral: (23° 49' N, 100° 43' O) se encuentra en San Luis Potosí, México a 1,700 msnm. En este sitio se encontró evidencia de la presencia de varios manantiales, los cuales debieron de haber servido como abrevaderos para la mastofauna del Pleistoceno Tardío, la cual incluía gliptodontes, *Glyptotherium* sp.; perezosos, *Glossotherium harlani*; tapires, *Tapirus* sp.; lobos, *Canis dirus*; leones, *Panthera atrox*; camellos, *Camelops hesternus*; mastodontes, *Mammut americanum*; mamutes, *Mammuthus columbi*; caballos, *Equus mexicanus*, *E._conversidens* y *Equus* sp., así como micromamíferos y otros vertebrados (Álvarez S. y Polaco, 1982; Lorenzo y Mirambell, 1986; Fig. 27). La vegetación que se

desarrolla actualmente en esta localidad es un matorral xerófilo y se colectaron dos muestras de suelo y dos de plantas.



Figuras 27. a). Vista panorámica de Cedral. b) La navaja señala el sitio donde se colectó una de las muestras de suelo en el sitio. La navaja mide 9 cm.

Mina de San Antonio: (22° 38'55" N, 100° 27'3" O) se ubica en San Luis Potosí a 1,930 msnm. La estratigrafía de la zona consiste en una secuencia sedimentaria del Cretácico, la cual subyace a una secuencia de rocas Cenozoicas constituida por brechas calcáreas, intrusivos graníticos y afloramientos aislados de una toba cuaternaria y aluvión y material residual. Ambas secuencias se encuentran intrusionadas por un cuerpo granítico del Oligoceno (de Anda, 2009; fig. 28). Se colectaron tres muestras de plantas y suelos en este sitio cuya vegetación es un matorral xerófilo.

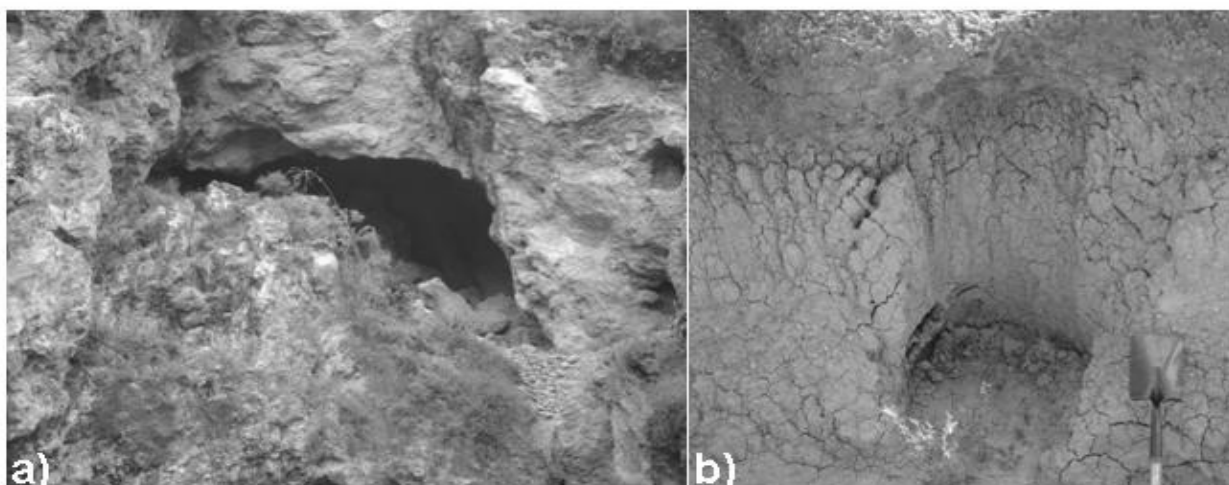


Figura 28. a) Foto panorámica de la Mina de San Antonio, S. L. P. b). Punto de colecta de suelo del sitio.

Paso del Águila: ($22^{\circ} 16'39''$ N y $94^{\circ} 34'55''$ O) se encuentra en San Luis Potosi a 1821 msnm. El sitio está conformado por conglomerados, basaltos, intrusivos ácidos y suelos aluviales del Cenozoico (INEGI, 1984) (Fig. 29). En el sitio se desarrolla actualmente un matorral xerófilo y una muestra de suelo y cuatro de plantas fueron colectadas en esta localidad (Rzedowski, 1957).



Figura 29. Colecta de suelo en Paso del Águila

El Tepetate: (21° 45 N, 100° 54' O) se localiza al sur de la ciudad de San Luis Potosí en el campo volcánico de San Luis Potosí. El Tepetate se halla formado por diversos domos volcánicos cuyas margas son de origen riolítico y están fechados por K-Ar entre los 33 y 21 millones de años (Tristan-González *et al.*, 2009). El tipo de vegetación que se desarrolla en la zona es matorral xerófilo. Se colectó una muestra de suelo y una de planta en este sitio (fig. 30).

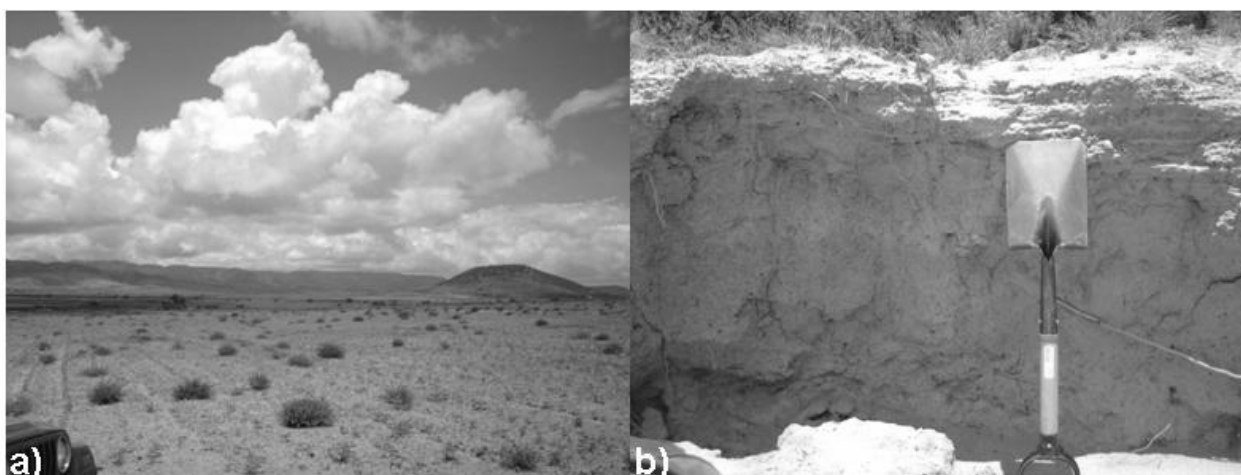


Figura 30. Panorámica de El Tepetate. A la izquierda, punto de colecta de suelo en El Tepetate.

4. 2. 3. Preparación de las muestras de esmalte dental

Las muestras de esmalte empleados fueron las usadas por Pérez-Crespo (2007) en los análisis de isótopos estables, por lo cual se encontraban debidamente pulverizadas. Las muestras se prepararon siguiendo la metodología de Schaaf *et al.* (2012) la cual se describe a continuación: primero se les agrego H_2O_2 al 30 % y dejándose reposar 3 minutos en baño ultrasónico (B-US). Después se lavaron durante 2 minutos en H_2O miliquero (MQ) y se colocaron en el B-US durante 3 minutos en NH_4Cl 1N, dejándose reposar por 24 horas;

después de este tiempo sólo se limpiaron en el ultrasónico mediante cinco lavados de cinco minutos cada uno en H₂O MQ. Posteriormente, éstos fueron tratados con una serie de lixiviados con ácido acético a diferentes porcentajes, esto con el fin de eliminar cualquier tipo de contaminante secundario como caries o cualquier agente externo postmortem que pueda alterar el resultado del análisis.

Lixiviados: las muestras fueron colocadas en el B-US por 30 minutos con ácido acético CH₃COOH 0.1N, se decantaron y se evaporó el líquido; posteriormente se diluyó en ácido nítrico al 8N (HNO₃) (tratamiento de digestión). El residuo seco del primer lixiviado pasó por el segundo lixiviado donde se le agregó ácido acético 1N (CH₃COOH), dejándose 15 minutos en el B-US; el líquido se decantó y se evaporó, para diluirlo de nueva cuenta en HNO₃ 8N.

Finalmente el residuo obtenido del segundo lixiviado fue vuelto a diluir en HNO₃ 8N para su tratamiento de digestión durante 24 horas y, posteriormente se colocó en las columnas de intercambio iónico tipo *Sr Spec* (compañía EICHRON), y finalmente, el residuo de Sr fue colocado en el espectrómetro de masas, para su medición

4. 2. 4. Preparación de las muestras de plantas y suelos

Las muestras de suelos se secaron en una mufla a 90°C para después pulverizarlas utilizando un mortero de ágata y se cuartearon con el fin de obtener una muestra homogénea. En el caso de las plantas, se cortaron las hojas y colocaron 100 mg, y colocándose en un horno a 900° C por 24 horas aproximadamente. Una vez carbonizadas, se les agregó ácido nítrico 8N.

Posteriormente, las muestras de suelos y plantas fueron limpiadas con H₂O MQ, se decantaron y se secaron y se les adicionó unas gotas de ácido fluorhídrico (HF) y unas

gotas de ácido perclórico (HClO_4), en el caso de los suelos y ácido nítrico (HNO_3) 8N en el caso de las plantas. Los suelos se quedaron en digestión dentro de un vaso o bomba de teflón por 48 horas. Después se destaparon para evaporar el HF y el HClO_4 y al residuo se le adicionó ácido clorhídrico 6N (HCl) y se dejó reposar por 24 horas. Enseguida se evaporó y el residuo se paso también por el tratamiento de digestión en HNO_3 8N; finalmente se dejó evaporar por 24 horas. El residuo obtenido de los suelos y las plantas fue colocado en las columnas de intercambio iónico, columnas tipo *Sr Spec* (compañía EICHROM).

4. 2. 5. *Proceso químico de las muestras*

4. 2. 5. 1. Pesado y Spike

Cada muestra fue colocada dentro de una bomba de digestión de 15 ml. Se pesaron en una balanza digital de cinco dígitos. El primer peso que se obtiene es el de la bomba vacía (contenedor y tapa), después se añade la muestra y se obtiene el peso de la bomba tapada con la muestra; se hace de esta manera para evitar que el punto “0” de la balanza se desplace lo menos posible y para obtener el mejor peso de la muestra. Ya que se obtuvieron los pesos mencionados, se añadió a la bomba con la muestra un *spike* combinado de ^{84}Sr - ^{149}Sm - ^{145}Nd para determinar la concentración de estroncio, vía dilución isotópica. Para pesar el *spike* se empleó el mismo método, es decir, primero se pesó la bomba sin el *spike* y después que se añadió éste, se volvió a pesar. Durante el procedimiento del pesado de la muestra se tuvo que verificar que los pesos coincidan para evitar errores. También se procesó un estándar establecido ya sea interno o internacional, o un blanco o una muestra doble. Los registros de los pesos deben de ser precisos y claros para poder realizar los cálculos pertinentes de concentraciones de Sr.

4. 2. 5. 2. Digestión de las muestras

Las muestras pasaron por un proceso químico, el cual se lleva a cabo dentro del laboratorio de química ultrapura en el LUGIS (Isótopos pesados). En el caso de las muestras de suelos posteriormente a la obtención de los pesos de las mismas, se agregó de 5 a 7 ml de ácido fluorhídrico (HF) al 40%, se tapan las muestras y se calientan a 90° C en parillas de digestión con aire puro; esto se hace de manera constante en un lapso de tiempo de 2 a 3 días hasta que la muestra se disuelve completamente. Posteriormente se tiene que evaporar dejando la muestra destapada; esto es con el fin de liberar el contenido de sílice en forma de SiF₄; finalmente lo que queda es un residuo compuesto de varios fluoruros como: CaF, NaF y RbF, entre otros. Con el propósito de eliminar completamente el flúor (F) y se tienen que agregar una gota de gua desionizada junto con algunas gotas de ácido fluorhídrico (HF) y ácido perclórico (HClO₄) al 70%, dejándose evaporar en los hornos de digestión a 90°C. A continuación se adiciono unas gotas de HCl al 6N y nuevamente se dejan evaporar y finalmente se agrega unas gotas de HCl al 2N, volviéndose a secar para obtener finalmente un residuo compuesto de cloratos.

4. 2. 5. 3. Separación de estroncio (Sr)

Para los fines de este análisis, la importancia de separar el estroncio (Sr) de los otros elementos contenidos en la muestra radica en que algunos de ellos pueden afectar las mediciones. Por ejemplo, la presencia de Ca puede provocar que la intensidad de la señal se vea reducida, por lo que se debe separar todo el Ca posible contenido en la muestra. Asimismo, residuos de ⁸⁷Rb pueden interferir con la señal de ⁸⁷Sr, por esta razón se debe aplicar una corrección para evitar la interferencia isobárica del poco rubidio que queda posteriormente en la muestra. Finalmente, después de extraer el Sr de las muestras,

contenidas en pequeños vasos de teflón de 2 a 3 ml, y son secadas y colocadas en filamentos desgasificados de renio (Re). Finalmente la relación isotópica de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ es medida en el espectrómetro de masas Finnigan MAT 262 del LUGIS.

1. 2. 6. Análisis estadístico

Se obtuvo la media y la desviación estándar de los valores isotópicos de estroncio del esmalte dental de los individuos. Posteriormente estos valores fueron graficados con la finalidad de observar si existían diferencias entre ellos o eran similares (Hamer y Harper, 2006).

Después, los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de los individuos fueron graficados con aquellos valores de isotópicos de estroncio presentes en las muestras de plantas y suelo para observar si había semejanza entre los valores del esmalte de los individuos muestreados con los suelos y plantas. El software usado fue Excel 2010 (Microsoft, 2010).

4. 3. Resultados

1. 3. 1. $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ presente en el esmalte dental

En el cuadro 8 se muestran los resultados obtenidos del análisis isotópico de estroncio del esmalte dental de las mamutes

Cuadro 8. Resultados (media±DE) de los análisis isotópicos de las muestras de esmalte de los mamutes de Laguna de las Cruces. n: número de muestras procesadas por cada individuo.

Individuo	n	$^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$
DP-1975	1	0.705506 ± 0.000039
DP-1976	2	0.705615 ± 0.000073
DP-1978	2	0.705940 ± 0.000009
DP-1979	1	0.706270 ± 0.000031

La figura 31 indica que los individuos DP-1975 y DP-1976 son semejantes entre ellos, pero diferentes a los DP-1978 y DP-1979 y estos son diferentes entre ellos.

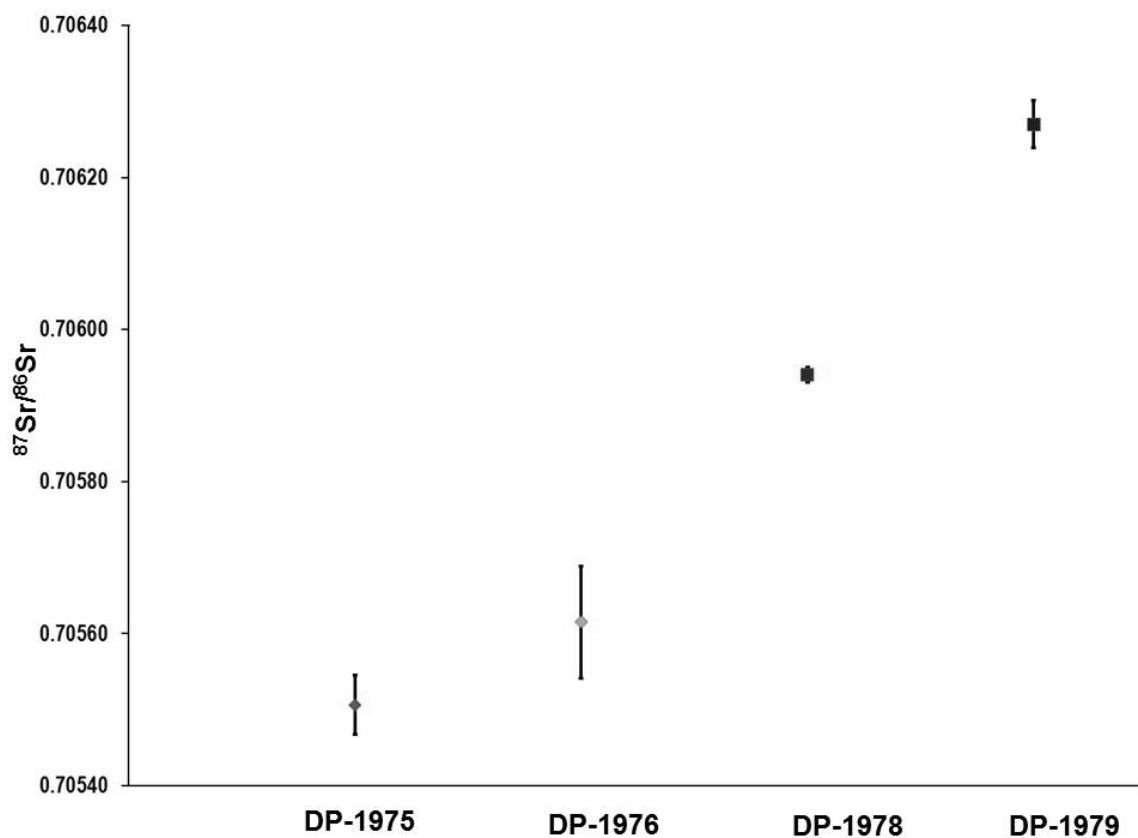


Figura 31. Comparación de los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ del esmalte dental de los individuos muestreados. La línea representa una desviación estándar.

4. 3. 2. Valores isotópicos de estroncio en suelos y plantas

En el cuadro 9 se pueden observar los resultados obtenidos en los análisis de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de los suelos y las plantas.

Cuadro 9. Resultados (media±DE) de los análisis de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de las plantas y los suelos. n: número de muestras procesadas por cada planta o suelo.

	n	$^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$
Cedral plantas	2	0.707112 ± 0.000038
Cedral suelo	2	0.707135 ± 0.000035
Lagunas plantas	2	0.706013 ± 0.000037
Lagunas suelo	2	0.705902 ± 0.000038
Mina de San Antonio plantas	3	0.707365 ± 0.000030
Mina de San Antonio suelo	4	0.707610 ± 0.000033
Paso del Águila plantas	1	0.706971 ± 0.000036
Paso del Águila suelo	1	0.707094 ± 0.000041
Tepetate plantas	1	0.705382 ± 0.000032
Tepetate suelo	1	0.706237 ± 0.000032

4. 3. 3. *Comparación de los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ del esmalte dental vs suelos y plantas*

En la figura 32 se observa que el valor isotópico de estroncio de la muestra del suelo del Tepetate es similar al que se halla en el individuo DP-1979, mientras que los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de las plantas y el suelo de Laguna de las Cruces son similares al que presenta el individuo DP-1978. En cambio los valores isotópicos de estroncio del esmalte de los individuos DP-1975 y DP-1976 son diferentes a los exhibidos por todos los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de las plantas y los suelos de los sitios muestreados. El gráfico, además

muestra que solo los valores de estroncio de los suelos y las plantas del Cedral son semejantes entre ellos, siendo esta tendencia idéntica para los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de los suelos y las plantas de la Laguna de las Cruces. En contraste, el valor isotópico de estroncio del suelo de la Mina de San Antonio es ligeramente diferente al de la planta del mismo sitio, siendo esto también observado con el valor de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de la planta con respecto al suelo en el Paso del Águila. Para el Tepetate la relación $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ del suelo es diferente al mostrado en la planta colectada en el mismo sitio.

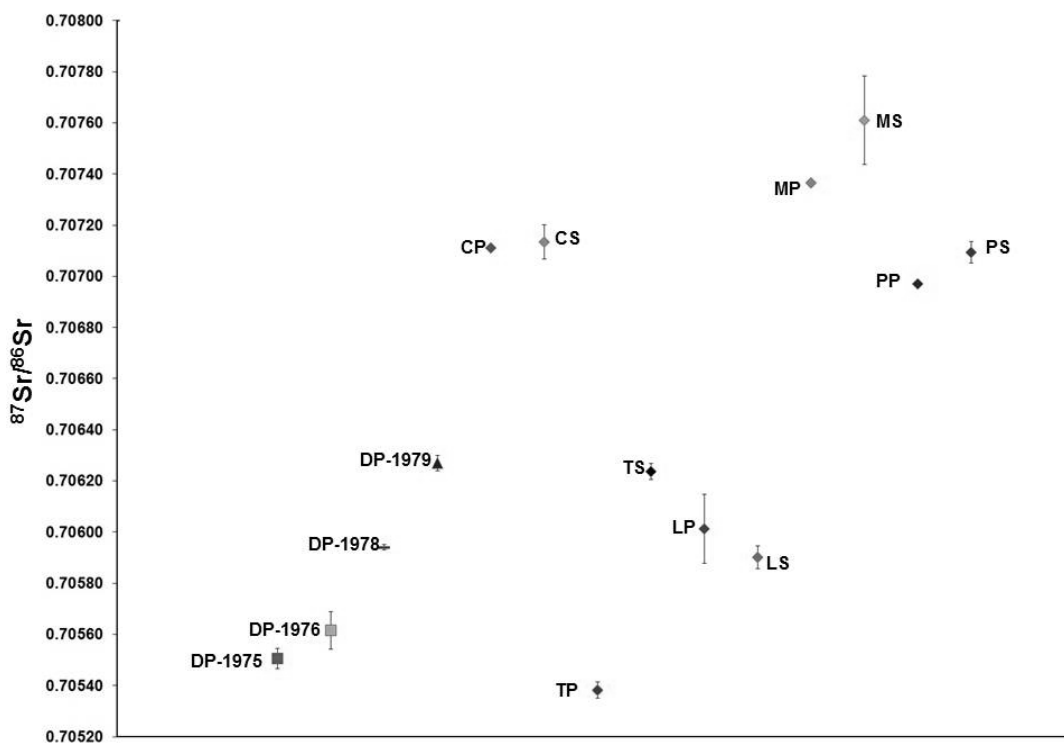


Figura 32. Gráfico comparando los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de los individuos de Laguna de las Cruces contra las plantas y suelos colectados. TP: Tepetate plantas, TS: Tepetate suelo, CP: Cedral planta, CS: Cedral suelo, LP: Lagunas de las Cruces plantas, LS: Laguna de las Cruces suelo, MP: Mina de San Antonio planta, MS: Mina de San Antonio suelo, PP: Paso del Águila planta y PS: Paso del Águila suelo.

4. 4. Discusión

4. 4. 1. Plantas

Los valores isotópicos de estroncio obtenidos para la planta del Tepetate es diferente al del suelo del mismo sitio, contrariamente a lo que sucede en los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de las plantas del Cedral y Laguna de las Cruces con respecto a sus suelos, que son semejantes y las de las plantas con los suelos de Mina de San Antonio y Paso del

Águila que tienen pequeñas diferencias en sus valores de estroncio. Price *et al.* (2002) y Bentley (2006) señalan que el estroncio del suelo puede ser removido por el intemperismo, así como recibir aportes de este elemento debido al viento o el polvo proveniente de otras fuentes, lo cual puede ser observado en los valores isotópicos estroncio de las plantas con respecto al suelo en el que habitan. En el caso del Tepetate se conoce que en el área hay una capa de ceniza volcánica de composición riolítica, depositada hace 100,000 años (Torres, comunicación personal, 2012), lo cual puede estar influyendo en que el valor de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de la planta sea diferente al del suelo de la misma área.

4. 4. 2 *Mamutes vs plantas y suelos*

Los resultados isotópicos de estroncio obtenidos en este trabajo sugieren que la población de Laguna de las Cruces está integrada por individuos que provenían de diferentes sitios. Sin embargo, los molares de los mamutes son una placa de esmalte rodeada de dentina y cemento (Maglio, 1973), los cuales se forman, emergen, se desgastan y son sustituidos por uno nuevo hasta el molar 6, el cual ya no es sustituido (Ferreti, 2003; Dirks *et al.*, 2012). Por lo tanto, es posible que los molares pudieron haberse formado en diferentes épocas del año así como en distintos sitios donde los mamutes se desplazaban, con lo cual, el valor de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ del esmalte dental puede ser diferente inclusive entre los individuos de una misma manada, lo cual hace difícil precisar si estos individuos pertenecen a la misma o a diferentes manadas (Hoppe, 2004; Fenner, 2008).

Así, los valores isotópicos de estroncio del individuo DP-1978 indican que este individuo era nativo de la zona de Laguna de las Cruces y el DP-1979 provenía del área del Tepetate, sitio ubicado aproximadamente a 157 km al sur de Laguna de las Cruces. En

contraste, la relación $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de los individuos DP-1975 y DP-1976 indican que estos individuos no provenían de alguno de los sitios presentes en las zonas muestreadas.

Esto puede ser contrastado con los valores isotópicos de carbono y oxígeno previamente obtenidos por Pérez-Crespo (2007), los cuales muestran las mismas diferencias que se observan en los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de los ejemplares analizados (cuadro 10).

Haynes (1992) ha sugerido que los mamutes, con base al comportamiento de los elefantes, no eran territoriales, por lo que se movían constantemente en búsqueda de alimento y agua. Con base en esto Hoppe *et al.* (1999), Hoppe y Koch (2006) y Hoppe y Koch (2007), realizaron estudios isotópicos de estroncio en los mastodontes y en los mamutes de Florida, encontrando que los mastodontes se desplazaban hasta 250 km del norte al sur y viceversa, en forma anual, por lo que ellos indican que los mastodontes migraban de Florida hacia Georgia; en cambio, algunos mamutes se movían hasta 150 km, pero en diferentes direcciones y no de forma anual, contrariamente a lo que proponía Churchell (1981) para los *Mammuthus columbi*, que esta especie se movía hasta 2400 km. Así estos autores indican que los mamutes de Florida poseían un comportamiento nómada, es decir, como los movimientos realizados por diferentes grupos de animales en diferentes temporadas y direcciones en busca de alimento y agua (Haynes, 1991; Britton, 2009).

Cuadro 10. Comparación entre los valores isotópicos de carbono, oxígeno y estroncio de los mamutes de Laguna de las Cruces. En letras normales los valores isotópicos de ^{13}C , en negritas los valores de $\delta^{18}\text{O}$ y subrayados los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$. * grupos que son diferentes. Los valores isotópicos de carbono y oxígeno fueron tomados de Pérez-Crespo (2007).

Individuo	DP-1975	DP-1976	DP-1978	DP-1979
DP-1975	-3.53	-3.53	-3.53	-3.53*
	-6.09	-6.09	-6.09*	-6.09
	<u>0.705506</u>	<u>0.705506</u>	<u>0.705506*</u>	<u>0.705506*</u>
DP-1976		-3.73	-3.73*	-3.73*
		-5.56	-5.56*	-5.56
		<u>0.705615</u>	<u>0.705615*</u>	<u>0.705615*</u>
DP-1978			-3.174615	-3.17*
			-3.5	-3.5*
			<u>0.705940</u>	<u>0.705940*</u>
DP-1979				-1.95
				-6.21
				<u>0.706270</u>

En el caso de Laguna de las Cruces, este sitio actualmente presenta un espejo de agua y en la zona existen otras pequeñas lagunas que no se encuentran conectadas, pero algunos estudios realizados han señalado que posiblemente, estos cuerpos de agua durante el Pleistoceno Tardío tuvieron una mayor extensión (Reyes, 1982). Asimismo, los estudios palinológicos realizados por Ortega-Ramírez *et al.* (1988), Castiglia y Fawcett (2006) y Metcalfe (2006) en el norte del país, han mostrado la existencia de diversas cuerpos de agua

permanentes durante dicho periodo de tiempo y que después se secaron en la transición hacia el Holoceno.

La presencia de estos cuerpos de agua ofrecía a los animales sitios donde abreviar y alimentarse (Johnson *et al.*, 2006). En el caso del individuo DP-1978, este pudo formar parte de una población residente de la zona la cual se desplazaba a las áreas cercanas al sitio; en cambio el individuo DP-1979, que probablemente provenía del área del Tepetate, acudía al sitio en búsqueda de agua y alimento (Haynes, 1991). Esto se explica porque en el Tepetate, dentro del Campo Volcánico de San Luis Potosí, a diferencia de otros sitios del estado, no se han encontrado evidencias de la presencia de cuerpos de agua durante el Pleistoceno Tardío (Torres, comunicación personal, 2011), por lo que la poca disponibilidad de este recurso en algunas épocas del año, era quizás, la principal causa de que el individuo se desplazara cerca de 157 Km. hacia la norte, a Laguna de las Cruces.

Esto es similar a lo que encuentran Hoppe *et al.* (1999), Hoppe y Koch (2006) y Hoppe y Koch (2007) con las poblaciones de mamutes de Florida, donde el 30% de los mamutes se desplazaban 150 km en búsqueda de alimento y agua y, el 70% no se movían grandes distancias. En el caso de los otros individuos DP-1975 y DP-1976, el no disponer de suficientes datos isotópicos de estroncio con el que se puedan comparar, hace imposible determinar su probable procedencia y la distancia a la cual se desplazaban; sin embargo, estos también pudieron acudir a la localidad, a beber agua y alimentarse de manera periódica

Ceballos *et al.* (2010) han propuesto la existencia de algunos corredores durante el Pleistoceno, para explicar la distribución de algunas especies actuales. Así uno de estos corredores se encuentra ubicado en el centro de México; García-Zepeda *et al.* (2007)

usando modelos digitales, estudios geomorfológicos y información fisiográfica de las localidades donde se han encontrado mamutes en México, han indicado que estos animales se desplazaban a lo largo de las planicies costeras del Pacífico y el Golfo de México, usando además los valles y las planicies del centro de México para moverse del noreste al sureste, del norte al sur y del este al oeste, aprovechando los recursos alimentarios presentes en las llanuras que se desarrollaron en estas zonas y los abundantes cuerpos de agua presentes en el Centro del país (Robles-Camacho *et al.*, 2010), lo que en este estudio, para la población de San Luis Potosí, apoya lo anterior.

4. 5. Conclusiones

La población de mamutes del Laguna de las Cruces está conformada por individuos de diferentes procedencias, indicado esto por los análisis isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ y $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ efectuados en el esmalte dental. Sin embargo, dada la manera que los molares se formaban, no es posible asegurar si estos individuos formaban parte de una misma manada o de diferentes.

Estos análisis sugieren que solo el individuo DP-1978 era nativo del sitio y el DP-1979 probablemente provenía del área Tepetate, mientras que los otros dos individuos, DP-1975 y DP-1976 no proceden de alguna de las zonas muestreadas.

El tipo de desplazamiento que el individuo DP-1979 y posiblemente de los individuos DP-1975 y DP-1976, puede calificarse como nómada, al moverse de un punto a otro en búsqueda de agua y alimentos, similar a lo propuesto para los mamutes de Florida.

5 .DISCUSION Y CONCLUSIONES GENERALES

5. 1. Discusión

Los resultados obtenidos por los isótopos estables de carbono y oxígeno en esta tesis revelan que existen pocas especies de herbívoros del Pleistoceno Tardío de México, que se especializaron en su dieta y hábitat, lo cual fue propuesto previamente por Bravo-Cuevas *et al.* (2011). Esto indica que la especialización en un solo tipo de dieta y de hábitat en los herbívoros del Pleistoceno Tardío de Norteamérica fue una tendencia poco común (Rivals *et al.*, 2007b; Rivals y Solounias, 2007; Rivals y Semprebon, 2011).

Los análisis isotópicos de los bisontes en México, que de manera tradicional han sido tratados como animales pacedores propios de pastizales (Johnson *et al.* 2006), indican que, aunque de manera general preferían las zonas abiertas para vivir y era un animal pacedor, existieron algunos individuos que poseían una dieta mixta C3/C4 y habitaban en zonas con algún grado de cobertura arbórea. Florent-Rivals *et al.* (2007a) encuentran el mismo patrón en ejemplares del rancholabreano estadounidense e indican que probablemente esto se deba a que en el pasado, estos animales eran más flexibles en su dieta lo que le permitía vivir en diversos hábitats en comparación con sus contrapartes actuales que viven en las grandes Planicies de EUA o simplemente tenían diferencias alimentarias dependiendo de la especie que se tratara.

Otro ejemplo son los caballos, donde se pueden observar tres categorías: la primera compuesta por individuos con una dieta completamente pacedora y habitando en zonas abiertas; la segunda integrada por individuos que habitaron en zonas abiertas pero con una dieta mixta, y el último grupo lo componen individuos de dieta mixta y viviendo en zonas

con algún grado de cobertura arbórea. Sin embargo, en este caso, se debe considerar que el análisis se efectuó a nivel género y no permite distinguir si estas diferencias son realmente debidas a la conducta alimentaria propia de cada especie, como lo hallado por Prado *et al.* (2011) con las diversas especies de caballos pleistocénicos o, estas son debidas a las condiciones ambientales, como el tipo de suelo, humedad, clima, etc., las cuales influían la disponibilidad de los recursos alimentarios en los sitios donde los caballos mexicanos vivieron, lo cual se ve reflejado en la dieta y el hábitat de estos animales.

Las demás especies, camellos, llamas, gonfoterios, capibaras, gliptodontes, mamutes y perezosos terrestres, muestran tener una flexibilidad en su dieta lo cual les permitía ocupar una amplia variedad de hábitats. Esto es importante, ya que en ocasiones al encontrar alguna de estas especies, se puede asumir, usando solo los datos morfológicos, que estos estaban confinados a un solo tipo de alimentación y de hábitat, cuando es posible que su alimentación variaba debido a las condiciones propias del sitio donde habitaron (Barrón y Guzmán, 2008).

Feranec (2004) encuentra que los bisontes, los caballos y los mamutes de Florida eran flexibles en su dieta y esto era debido al sitio donde se encontraban viviendo y las condiciones propias de cada lugar. Por lo que él indica que es importante usar diversas aproximaciones, como los estudios isotópicos, de microdesgaste, de mesodesgaste, etc. con la finalidad de obtener una aproximación más precisa sobre la dieta y el tipo de vegetación que existió en la zona donde se encontraban viviendo. En el caso de los mastodontes de Cedral, cuya dieta fue del tipo mixta C₃/C₄, pero inclinada al consumo de plantas C₃, los análisis de $\delta^{13}\text{C}$ no tienen la precisión para señalar si esto se debió realmente al consumo de plantas CAM o a la ingesta de plantas C₄, como pastos. En contraste, los análisis de micro y

mesodesgaste si poseen la capacidad de discriminar entre el consumo de frutos, hojas de árboles y pastos, lo que permitiría determinar si realmente eran organismos con dieta mixta o ramoneadores que consumieron algunas plantas CAM

Existe otro factor que puede explicar que muchos de los taxa bajo estudio son generalistas en sus dietas y hábitats; dado que el Pleistoceno Tardío fue una época donde hubo diversas fluctuaciones climáticas (Polaco y Arroyo-Cabrales, 2001), es posible que las especies modificaran sus hábitos alimentarios en respuesta a los cambios climáticos que estaban ocurriendo. Esto ha sido observado en los caballos y gonfoterios sudamericanos, los cuales muestran cambios en su dieta conforme pasa el tiempo (Sánchez, 2004, 2006). Sin embargo, el carecer de fechamientos en todas las localidades no permite realizar comparaciones a nivel detallado.

En contraste los perezosos gigantes y los tapires, son las únicas especies que fueron especialistas en su dieta y hábitat; en el caso de los tapires, los trabajos realizados isotópicos y morfológicos realizados por DeSantis y MacFadden (2007) con tapires del Eoceno hasta la actualidad, revelan que los hábitos ramoneadores y las preferencias por zonas boscosas o muy arboladas de este animal, no han cambiado con el tiempo y se han mantenido, por lo que este taxa ha sido propuesto como una especie indicadora de zonas boscosas en el pasado (DeSantis, 2009). En relación a los perezoso terrestres, los estudios que se han realizado con estos ejemplares en Sudamérica (de Fátima *et al.*, 2004; Vizcaíno *et al.*, 2008), también revelan que esta especie era un especialista en el consumo de hojas de arboles y arbustos y prefería vivir en zonas boscosas como lo observado en los ejemplares mexicanos.

En el caso del $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ aplicado a la población de mamutes de la Laguna de las Cruces, los resultados muestran que las diferencias halladas previamente en los datos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ fueron debidas a que los individuos analizados provenían de diversos sitios y por lo tanto, estuvieron en condiciones ambientales distintas, reflejadas en la composición isotópica de carbono y oxígeno del esmalte dental. Sin embargo, no se puede aseverar que estos individuos migraban dado que la migración, es definida como un movimiento estacional, hacia zonas que solo son usadas en una determinada época del año, el cual es realizado por todas o la mayoría de las poblaciones de una misma especie e implica el regreso del misma población al lugar de donde partieron (Berger, 2004; Noyce y Garshelis, 2011). Este concepto de migración es diferente a los movimientos nómadas, en los cuales los animales se mueven en varias direcciones en diferentes épocas del año. Por lo que los estudios realizados usando este enfoque, se emplean un número relativamente grande, de individuos de una misma localidad o de diferentes localidades con la finalidad de observar si en todos ellos existe algún tipo de patrón que indique un movimiento bidireccional de forma estacional (Hoppe *et al.*, 1999; Pellegrin *et al.*, 2008; Julien *et al.*, 2012).

Así que, para inferir las rutas donde esta especie se movía y confirmar los estudios previos basados en los rasgos geomorfológicos de México que han sugerido algunas rutas, se hace necesario muestrear una mayor cantidad de individuos de diversas zonas del país, con la finalidad de observar si el patrón de movimiento nómada se mantiene, como en sus contrapartes estadounidenses, o realmente migraban y las distancias que se desplazaban y, si estas se mantuvieron en el tiempo o se modificaron.

En el caso que estos animales hubieran podido modificar sus patrones, esto puede sugerir que los cambios ambientales que se dieron durante el Pleistoceno Tardío, afectaron

la disponibilidad de recursos y con ello obligaron a estos animales a incrementar o reducir las distancias que se desplazaban, modificando incluso su dieta, lo que pudo provocar en parte su extinción, no solamente de esta especie, además de la de las demás especies de herbívoros de tallas medianas y grandes que existieron en México. Esta propuesta podría probarse a través del uso de otros métodos como son los estudios de micro y mesodesgates o técnicas sinecológicas (Andrews, 1992, 1995) y así obtener un panorama más amplio de lo que sucedió en el Pleistoceno Tardío en México, un tópico abordado someramente en el país (Montellano-Ballesteros y Jiménez-Hidalgo, 2006).

5. 2. Conclusiones

El presente trabajo permitió determinar los hábitos alimentarios y el hábitat de algunas de las especies de herbívoros pleistocénicos mexicanos usando para ello una aproximación diferente a las técnicas morfológicas usadas tradicionalmente. Asimismo, se infirió la distancia a la cual se desplazaban algunos individuos de una población de mamutes de la Laguna de las Cruces, tópico que no había sido explorado en México.

En el caso de la dieta y el hábitat de los herbívoros analizados, estos se agrupan de manera general en tres categorías alimentarias y dos de hábitat, las cuales son: ramoneadores de zonas cerradas, representados por los tapires, algunos gonfoterios y los perezosos gigantes; animales con dieta mixta pero viviendo en zonas cerradas como los mastodontes, las llamas y el *Cuvieronius* sp.; organismos de dieta mixta de zonas abiertas como los caballos, los camellos, el capibara, los gliptodontes, los mamutes, el perezoso terrestre y los *Stegomastodon* sp. y pacedores de zonas abiertas representados por los bisontes.

Sin embargo, los análisis isotópicos de carbono y oxígeno muestran que solo los tapires, los mastodontes y los perezosos gigantes fueron especies especialistas en su dieta y hábitat, mientras que el resto de las especies eran más flexibles en sus hábitos. Esto indica que se debe tener cuidado al momento de determinar la dieta y el hábitat de los ejemplares de estas especies usando solo aproximaciones morfológicas, hallados en otras localidades, ya que pueden variar y se puede dar una incorrecta interpretación del ambiente del sitio en el pasado.

Los análisis isotópicos de estroncio efectuados en los mamutes de Laguna de las Cruces revelan la existencia de un individuo que era nativo del sitio, otro que provenía del sur de la localidad y los otros dos cuya procedencia es desconocida ya que sus valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ no corresponden al de los sitios que fueron muestreados. Esto indica que estos individuos quizás se desplazaban en búsqueda de agua y alimento entre los diferentes cuerpos de agua existentes en la parte centro de México, siendo Laguna de las Cruces una de ellos.

Por tanto, el uso de los marcadores biogeoquímicos, junto con otras metodologías ayudaría a comprender mejor la dieta, el hábitat, el ámbito hogareño o los patrones de migración no solo de las especies de mamíferos herbívoros de talla mediana y grande, sino de los carnívoros y los pequeños mamíferos, así como las condiciones ambientales que existieron en México durante el Pleistoceno Tardío.

6. LITERATURA CITADA

- Ábelova, M. 2006. Migration pattern inferred from *Ursus spaleus* Rosenmuller tooth from Tmavá Skala Cave (Slovak Republic) using strontium isotopes analyses. Scientific Annals, School of Geology Aristotle University of Thessaloniki, volumen especial 98:123-126.
- Acosta, G. 2011. Sitios y modelos del poblamiento de Chiapas. Prehistoria en México, un balance de quién hace y qué hace. Prehistoria en México: un balance de quién y qué se hace. Libro de Resúmenes. P. 51
- Alberdi, M. T., Arroyo-Cabrales, J. y Polaco, O. J. 2003. ¿Cuántas especies de caballo hubo en una sola localidad del Pleistoceno Mexicano? Revista Española de Paleontología, 18:205-212.
- Alberdi, M. T., Cerdeño, E., Prado, J. L., 2008. *Stegomastodon platensis* (Proboscidea, Gomphotheriidae) en el Pleistoceno de Santiago del Estero, Argentina. Ameghiniana, 45:257-271.
- Álvarez, T. 1966. Roedores fósiles del Pleistoceno de Tequesquinahua, Estado de México, México. Acta Zoologica Mexicana, 3:1-16.
- Álvarez, S. T. y Polaco, O. J. 1982. Restos pleistocénicos de dos especies de *Microtus* (Rodentia: Muridae), del norte de San Luís Potosí, México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas México, 26:47-53.
- Allégre, C. J. 2005. Isotope geology. Cambridge University Press, United Kingdom. 512 pp.
- Andrade, J. L., de la Barrera, E., Reyes-García, C., Ricalde, M. F., Vargas-Soto, G. y Cervera, C. J. 2007. El metabolismo ácido de las crasuláceas: diversidad, fisiología ambiental y productividad. Boletín de la Sociedad Botánica de México, 87:37-50.

- Anderson, E. 1984. Who's sho in the Pleistocene: A mammalian bestiary. En: Martin, P. S. y Klein, R. G. (Editores) Quaternary extinctions. A Prehistoric revolution. University Arizona Press, Tucson, U. S. A. Pp. 40-89.
- Andrews, P. 1992. Paleocology and homínid paleoenvironments. *Biological Review*, 71:257-300.
- Andrews, P. 1995. Mammals as palaeocological indicators. *Acta Zoologica Cracoviensis*, 38:59-72.
- Arppe, L. 2009. Isotopic records of terrestrial ice age environments in mammoth bioapatite. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, Universidad de Helsinki. 52 pp.
- Arppe, L. Karhu, J. A. y Vartanyan, S. L. 2009. Bioapatite $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ of the last wolly mammoths-implications for de insolation of Wrangle Island. *Geology*, 37:347-350.
- Arroyo-Cabrales, J. Johnson, E., Haas, H., de los Ros-Paredes, M., Ralph, R. W. y Hartwell, W. T. 1995. First radiocarbon dates for San Jocesito Cave, Nuevo León, México. *Quaternary Research*, 43:255-258.
- Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O. J. y Johnson, E. 2002. La mastofauna del Cuaternario tardío en México. En: Montellanos-Ballesteros, M. y Arroyo-Cabrales, J. (Editores). Avances en los estudios paleomastozoológicos en México. Colección Científica, 443, INAH, México, D. F. Pp. 103-123.
- Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O. J. 2003. Caves and the Pleistocene vertebrate paleontology of México. En: Schubert, B. W., Mead, J. I. y Graham, R. W. (editores). Ice age cave faunas of North America. Denver Museum of Nature and Science, V. series, Indiana University Press. Pp. 273-291.

Arroyo-Cabrales, J., Carreño, A. L. Lozano-García, S. Montellano-Ballesteros, M., Cevallos-Ferriz, S. R. S., Corona, E., Espinosa-Arrubarrena, L., Guzmán, A. F., Magallón-Puebla, S., Morán-Zenteno, D. J., Naranjo-García, E., Olivera, M. T., Polaco, O. J., Sosa, N. S., Téllez-Duarte, M., Tovar-Liceaga, R. E. y Vázquez-Selem, L. 2005. La diversidad en el pasado. En: Soberón, J., Halfter, G. y Llorente-Bousquest, J. (compiladores) Capital natural en México, Vol 1: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México. Pp. 227-262.

Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O. J. y Johnson, E. 2007a. An overview of the Quaternary mammals of México. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 259:131-203.

Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O. J., Laurito, C., Johnson, E., Alberdi, M. T., Valerio-Zamora, A. L. 2007b. The proboscidean (Mammalian) from Mesoamerica. *Quaternary International*, 169-170:17-23.

Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O. J., Johnson, E. y Ferrusquía-Villafranca, I. 2010. A perspective on mammalian biodiversity and zoogeography in the Late Pleistocene of México. *Quaternary International*, 212:187-197.

Ayliffe, L. K., Lister, A. M. y Chivas, A. R. 1992. The preservation of glacial-interglacial climatic signatures in the oxygen isotopes of elephant skeletal phosphate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 99:179-191.

Bargo, M. S. y Vizcaino, S. F. 2008. Paleobiology of Pleistocene ground sloths (*Xenarthra*, *Tardigrada*): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus. *Ameghiniana*, 95:175-196.

Barrick, R. E. 1998. Isotope paleobiology of the vertebrates: ecology, physiology, and diagenesis. En: Norris, R. D. y Corfield, R. M. (editores). *Isotope paleobiology and*

paleoecology. The Paleontological Society Papers, The Paleontological Society, Pittsburgh, United States of America. pp: 101-137.

Barrick, R. E. y Showers, W. J. 1995. Oxygen isotope variability in juvenile dinosaurs (*Hypacrosaurus*): Evidence for thermoregulation. *Paleobiology*, 21:552-560.

Barrón, O. C. R. y Guzmán, G. J. R. 2008. Hábitos alimenticios de los caballos *Dinohippus mexicanus* y *Neohipparion eurystyle* del Hemphiliano Tardío de Tecolotlán, Jalisco, México. *Investigación y Ciencia de la Universidad Autónoma de Aguascalientes*, 45:24-49.

Beard, B. L. y Johnson, C. M. 2000. Strontium isotope composition of skeletal material can determine the birth place and geography mobility of humans and animals. *Journal of Forensic Science*, 45:1049-1061.

Bell, C. J., Lundelius Jr., E. L., Barnosky, A. D., Graham, R. W., Lindsay, E. H., Ruez Jr., D. R., Semken Jr., H. A., Webb, S. D. y Zakrzewski, R. J. 2004. En: Woodburne, M. O. (Editor). *The Blancan, Irvingtonian, and Rancholabrean mammal ages, Late Cretaceous and Cenozoic mammals of North America*: New York, Columbia University Press, 232-314.

Bentley, R. A. 2006. Strontium isotopes from the Earth to the archaeological skeleton: a review. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 13:135-187.

Berger, J. 2004. The last mile: how to sustain long-distance migration in mammals. *Conservation Biology*, 320-331.

Bocherens, H., Koch, P. L., Mariotti, A., Geraads, D. y Jeager. J. J. 1996. Isotopic biogeochemistry (^{13}C , ^{18}O) of mammalian enamel from African Pleistocene hominid sites. *Palaios*, 11:306-318.

Bravo-Cuevas, V. M., Cabral, M. A. y Castillo-Cerón, J. M. 2003. ¿Cumplira su destino la megafauna de México? *Especies. Revista sobre Conservación y Biodiversidad*, 12:19-24.

- Bravo-Cuevas, V. M., Jimenez-Hidalgo, E. y Priego-Vargas, J. 2011. Taxonomía y hábitos alimentarios de *Equus conversidens* (Perissodactyla, Equidae) del Pleistoceno Tardío (Rancholabreano) de Hidalgo, centro de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 28:65-82.
- Britton, K. E. 2009. Multi-isotope analyses and reconstruction of prey species paleomigrations and palaeoecology. Tesis de Doctorado, Universidad de Durham, Reino Unido. 289 pp.
- Brook, B. W. y Barnosky, A. D. 2012. Quaternary extinctions and their link to climate change. En: Hannah, L. (editor). *Saving a million species: Extinction risk from climate change*. Island Press, USA. Pp. 179-198.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecología*. Fondo de la Cultura Económica, México. 397 pp.
- Bryant, J. D. y Froelich, P. N. 1995. A model of oxygen isotope fractionation in body water of large mammals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 59:4523-4537.
- Caballero, M., Lozano-García, S., Vázquez-Selem, L. y Ortega, B. 2010. Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del Centro de México durante el último máximo glacial. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 62:359-377.
- Campos, M. L., Serio, A. C. T. y da Silva, M. T. 2009. Hábito alimentar de *Eremotherium laurdillardii* (Lund, 1842) (Xenarthra-Megatheriidae) e implicações paleoecológicas. IV Seminário de Iniciação Científica de Unilavras, Lavras-MG, 24-25 de Junho de 2009.
- Cannon, P. K. 2001. What the past can provide: contribution on prehistoric Bison studies to modern Bison management. *Great Plains Research*, 11:145-174.

- Capo, R. C., Brian, S. W. y Chadwick, O. A. 1998. Strontium isotopes as tracer of ecosystem processes: theory and methods. *Geoderma*, 82:197-225.
- Castillo, R., Morales, P. y Ramos, S. 1985. El oxígeno-18 en las aguas meteóricas de México. *Revista Mexicana de Física*, 31:637-647.
- Castoglia, P. J. y Fawcett, P. J. 2006. Large Holocene lakes and climate changes in the Chihuahuan desert. *Geology*, 34:113-116.
- Ceballos, G., Arroyo-Cabrales, J. y Ponce, E. 2010. Effects of Pleistocene environmental changes on the distribution and community structure of mammalian fauna of México. *Quaternary Research*, 73:464-473.
- Cerling, T. E. 1999. Paleorecords of C4 plants and ecosystems. En: Sage, R. F. y Monson, R. K. (editores). *C4 plant biology*. Academic Press, USA. Pp. 445-469.
- Cerling, T. E., Harris, J. M., MacFadden, B. J., Leakey, M. G., Quade, J., Eisenmann, V. y Ehleringer, J. R. 1997. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature*, 389:153-158.
- Cerling, T. E. y Harris, J. M. 1999. Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia*, 120:347-36.
- Chisholm, B., Driver, J., Dube, S. y Schwarcz, H. P. 1986. Assessment of prehistoric bison foraging and movement patterns via stable-carbon isotopic analysis. *The Plains Anthropologist*, 113:193-205.
- Clark, P. U., Dyke, A. S., Shakun, J. D., Carlson, A. E., Clark, J., Wohlfarth, Mitrovica, J. X., Hostetler, S. W. y McCabe, A. M. 2009. The last glacial maximum. *Science*, 325:710-714.

- Clementz, M. T., Hoppe, K. A. y Koch, P. L. 2003. A paleoecological paradox: the habitat and dietary preferences of the extinct tethythere *Desmostylus*, inferred from stable isotopes analysis. *Paleobiology*, 29:506-519.
- Clementz, M. T., Koch, P. L. y Beck, C. A. 2006. Diet induced differences in carbon isotope fractionation between sirenians and terrestrial ungulates. *Oecologia*, 151:1773-1784.
- Connin, S. L., Betancourt, J y Quade, J. 1998. Late Pleistocene C₄ plant dominance and summer rainfall in the Southwestern United States from isotopic study of herbivore teeth. *Quaternary Research* 50:179-193.
- Coplen, T. B. 1988. Normalization of oxygen and hydrogen isotope data. *Chemical Geology*, 72:293-297.
- Correa-Metrio, A., Lozano-García, S., Xelhauntzi-López, S., Sosa-Najera, S. y Metcalfe, S. E. 2012. Vegetation in western Central Mexico during the last 50000 years: modern analogs and climate in the Zacapu Basin. *Journal of Quaternary Science*, 27:509-518.
- Craig, H. 1957. Isotopic Standards for Carbon and Oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 12:133-149.
- Cruz-Muñoz, V., Arroyo-Cabrales, J. y Graham, R. W. 2009. Rodents and lagomorphs (Mammalian) from the Late-Pleistocene deposits at Valsequillo, Puebla, México. *Current Research in the Pleistocene*, 26:147-149.
- Churcher, C. S. 1980. Did North American mammoths migrate? *Canadian Journal of Anthropology*, 1:103-105.
- Dansgaard, W. 1964. Stable isotopes in precipitation. *Tellus* 16:436-468.

- de Fátima, R. D., Mann de Toledo, P., Moraes-Santos, H. M. y de Araújo, S. E. 2004. Reconstructing habitats in central Amazonia using megafauna, sedimentology, radiocarbon, and isotopes analyses. *Quaternary Research*, 61:289-300.
- Decker, J. E. y de Wit, M. J. 2005. Carbon isotope evidence CAM photosynthesis in the Mesozoic. *Terra Nova*, 18:9-17.
- DeSantis, L. R. G. 2009. Paleocology of forest environments through time: evidence from stable isotopes of mammalian herbivores in the New World. Tesis de Doctorado. Universidad de Florida, Estados Unidos. 123 pp.
- DeSantis, L. R. G. 2011. Stable isotope ecology of extant tapirs from the Americas. *Biotropica*, 43:746-754.
- DeSantis, L. R. G. y MacFadden, B. 2007. Identifying forest environments in Deep Time using fossil tapir: evidence from evolutionary morphology and stable isotopes. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 258:147-157.
- DeSantis, L. R. G. y Wallace, S. C. 2008. Neogene forests from Appalachians of Tennessee, USA: Geochemical evidence from fossil mammal teeth. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 266:59-68.
- DeSantis, L. R. G., Tracy, R. A. B., Koonyz, C. S. y Roseberry, J. C. y Velasco, M. C. 2012. Mammalian niche conservation through deep time, *PLoS ONE* 4:e35624.
- Dirks, W., Bromage, T. G. y Agenbroad, L. D. 2012. The duration and rate of molar plate formation in *Palaeoloxodon cypricus* and *Mammuthus columbi* from dental histology. *Quaternary International*, 255: 79-85.

- Domingo, M. L. 2008. Inferencias paleoclimáticas y paleoambientales en periodos críticos mediante análisis geoquímicos del registro geológico continental. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, España. 375 pp.
- Domingo, L., S. T. Grimes, M. S. Domingo y M. T. Alberdi. 2009. Paleoenvironmental conditions in the Spanish Miocene-Pliocene boundary: isotopic analyses of *Hipparion* dental enamel. *Naturwissenschaften*, 96:503-511.
- Dompierre, H. 1995. Observations on the diets of six late Cenozoic North American camelids: *Camelops*, *Hemiauchenia*, *Palaeolama*, *Procamelus*, *Alforjas* and *Megatylopus*. Tesis de Doctorado, University of Toronto, Canada. 190 pp.
- Ehleringer J. R. y Rundel, P. W. 1989. Stable isotopes: History, units, and instrumentation. En: Rundel, P. W., Ehleringer, J. R. y Nagy, K. A (editores). *Stable isotopes in ecological research*. Springer-Verlag, New York, U. S. A. pp.1-15.
- Elias, R. W., Hirao, Y., Patterson, C. C. 1982. The circumvention of the natural biopurification of calcium along nutrient pathways by atmospheric inputs of industrial lead. *Geochemica et Cosmochimica Acta*, 46:2561-2580.
- Ericson, J. E. 1985. Strontium isotope characterization in the study of prehistoric human ecology. *Journal of Human Evolution*, 14:503-514.
- Esponda, V. R. 1978. Anatomía dental. Textos Universitarios, Facultad de Odontología, Universidad Nacional Autónoma de México. 386 pp.
- Fariña, R. A. y Vizcaíno, S. F. 2001. Carved teeth and strange jaws: How glyptodonts masticated. *Acta Paleontologica Polonica*, 46:219-234.
- Faure, G. 1977. Principles of isotope geology. John Wiley & Sons. U. S. A. 589 pp.

- Fenner, J. N. 2008. The use of stable isotope ratio analysis to distinguish multiple prey kill events from mass kill events. *Journal of Archaeological Science*, 35:704-716.
- Fenner, J. N. y Frost, C. D. 2009. Modern Wyoming plant and pronghorn isoscapes and their implications for archeology. *Journal of Geochemical Exploration*, 102:149-156.
- Feranec, R. S. y MacFadden, B. 2000. Evolution of the grazing niche in Pleistocene mammals from Florida: evidence from stable isotopes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 162:155-169.
- Feranec, R. S. 2003. Stable isotopes, hypsodonty, and the paleodiet of *Hemiauchenia* (Mammalia: Camelidae): a morphological specialization creating ecological generalization. *Paleobiology*, 29:230-242.
- Feranec, R. S. 2004. Geographic variation in the diet of hypsodont herbivores from the Rancholabrean of Florida. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207:359-369.
- Feranec, R. S. 2007. Ecological generalization during adaptive radiation: evidence from Neogene mammals. *Evolutionary Ecological Research*, 9:555-577.
- Feranec, R. S. y MacFadden, B. 2000. Evolution of the grazing niche in Pleistocene mammals from Florida: evidence from stable isotopes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 162:155-169.
- Feranec, R. S., Hadly, E. A. y Paytan, A. 2007. Determining landscape use of Holocene mammals using strontium isotopes. *Oecologia*, 143:943-950.
- Feranec, R. S., Hadly, E. A. y Paytan, A. 2009. Isotopes reveal limited effects of middle Pleistocene change on the ecology of mid-sized mammals. *Quaternary International*, 217:43-52.

- Ferigolo, J. 1985. Evolutionary trends of histological pattern in the teeth of edentata (Xenarthra). *Archives of Oral Biology*, 30:71–82.
- Ferreti, M. P. 2003. Structure and evolution of mammoth molar enamel: *Acta Paleontologica Polonica* 48: 383-396.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1978. Distribution of Cenozoic vertebrate faunas in middle America and problems of migration between North and South America. En: Ferrusquía – Villafranca (Editor). *Conexiones terrestres entre Norte y Sudamérica*. Instituto de Geología, UNAM. *Boletín* 101: 193–321.
- Ferrusquia-Villafranca, I., Arroyo-Cabrales, J., Martínez-Hernández, E. Gamma-Castro, J., Ruíz-González, J., Polaco, O. J. y Johnson, E. 2010. Pleistocene mammals of México: A critical review of regional chronofaunas, climate change response and biogeography provinciality. *Quaternary International*, 217: 53-104.
- Forero-Montaña, J. Betancur, J. y Cavalier, J. 2003. Dieta del capibara *Hydrochaeris hydrochaeris* (Rodentia: Hydrochaeridae) *Revista de Biología Tropical*, 51:578-590.
- Fricke, H. 2007. Stable isotope geochemistry of bonebed fossils: reconstructing paleoenvironments, paleoecology, and paleobiology. En: Raymond, R., Eberth, D. A. y Fiorillo, A. R. (editores.) *Bonebeds: genesis, analysis, and paleobiological significance*. The University of Chicago Press. Pp: 437-490.
- Flores, D. A. 1982. Análisis físicos y químicos de la Laguna de las Cruces. En: Mirambell, L. (Editora). *Laguna de las Cruces, Salinas, S.L.P. Un sitio paleontológico del Pleistoceno final*. Colección Científica 128: 35–58.
- Fricke, H. C. y O’Niel, J. R. 1996. Inter-and intra tooth variation in the oxygen isotope composition of mammalian tooth enamel phosphate: implications for palaeoclimatological

and palaeobiological research. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 126:91-99.

Fry, B. 2006. *Stable isotope ecology*. Springer, New York, United States of America. 308 pp.

Fulbright, T. E. y Ortega, J. A. 2007. *Ecología y manejo de venado cola blanca*. Texas University Press 280 pp.

Gadbury, C., Todd, L., Jahren, A. H. y Amundson, R. 2000. Spatial and temporal variations in the isotopic composition of bison tooth enamel from the Early Holocene Hudson-Meng bone bed, Nebraska. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 157:79-93.

García-Zepeda, M. A. Arroyo-Cabrales, J., Hernández Madrigal, V. M., Garduño-Monroy, V. H., Polaco, O. J. y Johnson, E. 2007. Migratory routes in southern North America (Mexico) for *Mammuthus columbi* (Proboscidea, Elephantidae). Paper presented at the 4th International Conference, Yakutsk, Rusia.

Gilbert, C., Sealy, J. y Sillen, A. 1994. An investigation of barium, calcium and strontium as paleodietary indicators in the southwestern Cape, South Africa. *Journal of Archaeological Science*, 21:173-184.

Gillette, D.D. y Ray, C. E. 1981. Glyptodonts of North America. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 40:1-255.

Gotha, J., Lee-Throp, J. y Chinsamy, A. 2005. The palaeoecology of the non-mammalian cynodonts *Diademodon* and *Cynognathus* from the Karoo Basin of South Africa, using stable light isotope analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 223:303-316.

- Gadbury, C., Todd, L., Jahren, A. H., Amundson, R., 2000. Spatial and temporal variations in the isotopic composition of bison tooth enamel from the Early Holocene Hudson-Meng Bone Bed, Nebraska. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 157:79-93.
- Graham, R. W. 1986. Response of mammalian communities to environmental changes during the Late Quaternary. En: Diamond, J. y Case, T. J. (Editores). *Community Ecology*. Harper and Row, New York. Pp. 300-313.
- Graham, R. W. 1998. The Pleistocene terrestrial mammal fauna of North America. En: Janis, C. M., Scott, K. M. y Jacobs, L. L. (Editores). *Evolution of Tertiary mammals of North America. Carnivores, ungulates and ungulatelike mammals*. Cambridge University Press, United Kingdom. Pp. 66-70.
- Green, J. L. 2006. Chronoclinical variation and sexual dimorphism in *Mammuth americanus* (American mastodon) from the Pleistocene of Florida. *Bulletin of Florida Museum of Natural History*, 46:29-59.
- Green, J. L. y Hulbert, Jr. R. C. 2005. The deciduous premolars of *Mammuth americanus* (Mammalian, Proboscidea). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25:702-715.
- Green, J. L., Semprebon, G. M. y Solounias, N. 2005. Reconstructing the paleodiet of Florida *Mammuth americanus* via low- magnification stereomicroscopy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 223:34-48.
- Greyling, M. D. 2004. Sex and age related distinctions in the feeding ecology of the African elephant *Loxodonta africana*. Thesis of degree of Doctor of Philosophy, Faculty of Science, University of the Witwatersrand, Johannesburg, South Africa. 189 pp.
- Grimes, S. T., Collinson, M. E., Hooker, J. J. y Matthey, D. P. 2008. Is small beautiful? A review of the advantages and limitations of using small mammal teeth and direct

fluorination analysis technique in the isotopic reconstruction of past continental climate change. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 256, 39-50.

Gröcke, D. R. 1997. Stable-isotopic studies on the collagenic and hydroxylapatite components of fossils: Palaeoecological implications. *Lethaia*, 30:65-78.

Guthrie, R. D. 1981. Bison and man in North America. *Canadian Journal of Anthropology*, 1:55-73

Hammer, Ø. y Harper, D. 2006. *Paleontological data analysis*. USA: Blackwell Publishing, 351 pp.

Haynes, G. 1985. Ages profiles in elephant and mammoth bones assemblages. *Quaternary Research*, 24:333-345.

Haynes, G. 1987. Where elephants die. *Natural History*, 6:28-33.

Haynes, G. 1990. The mountains that fell down: Life and death of heartland mammoths. Agenbroard, L. D., Mead, J. I. y Nelson, L. W. (Editores). *Megafauna and man: Discovery of America's heartland. The Mammoth site of Hot Springs, South Dakota, Inc., Scientific papers*, 1:25-31.

Haynes, G. 1991. *Mammoths, mastodons and elephants. Biology, behavior and the fossil record*. Cambridge University Press, USA. 413 pp.

Haynes, G. 1992. The Waco mammoths: possible clues to herd size, demography, and reproductive health. En: Fox, J. W., Smith, C. B. y Wilkins, K. T. (editores). *Proboscidean and Paleoindian interactions*. Baylor University Press, USA. Pp. 111-122.

Haynes, G. y Klimowicz, J. 2003. Mammoth (*Mammuthus* spp.) and American mastodont (*Mammut americanum*) bonesites: what do the difference means. *DEINSEA* 9:185 -204.

- Hedges, R. E., Stevens, R. H. y Koch, P. L. 2005. Isotopes in bone and teeth. En: Leng, M. J. (Editor). *Isotopes in Paleoenvironmental Research*. Springer, The Netherlands. Pp. 117–145.
- Head, J. M., Gibbard, P. y Salvador, A. 2008. The Quaternary: its carácter and definition. *Episodes*, 31:234-238.
- Hibbard, C. W. 1955. Pleistocene vertebrates from the Upper Becerra (Becerra Superior) formation, Valley of Tequixquiac, Mexico, with notes on other Pleistocene forms. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 12:47-96.
- Hillson, S. 1986. *Teeth*. Cambridge University Press, UK. 376 pp.
- Hintze, J. 2004. NCSS and PASS. Number Cruncher Statistical System. Kaysville, UTAH. WWW. NCSS.COM.
- Högberg, P. y Read, D. J, 2006. Towards a more plant physiological perspective on soil ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 21:548-554.
- Hoefs, J. 1997. *Stable isotopes geochemistry*. Springer, Berlin. Germany. 201 pp
- Hofmann, R. R. y Stewart, D. R. M. 1972. Grazer or browser: a classification based on stomach structure and feeding habits of East Africa ruminants. *Mammalia*, 36:226-240.
- Hoffman, J. 2006. Using stable carbon isotope, microwear, and mesowear analyses to determine the paleodiets of Neogene ungulates and the presence of C4 or C3 grasses in northern and central Florida. Tesis de maestría, University of Florida. 102 pp.
- Hoppe, K. A. 2004. Late Pleistocene mammoth herd structure, migration patterns, and Clovis hunting strategies inferred from isotopic analyses of multiple death assemblages. *Paleobiology*, 30:129-145.

Hoppe, K. A., Koch, P. L., Carlson, R. W. y Webb, S. D. 1999. Tracking mammoths and mastodons: Reconstruction of migratory behavior using strontium isotope ratios. *Geology*, 27:439-442.

Hoppe, K. A., Koch, P. L. y Furutan, T. T. 2003. Assessing the preservation of biogenic strontium in fossil bones and tooth enamel. *International Journal of Osteoarchaeology*, 13:20-28.

Hoppe, K. A., Amundson, R., Vavra, M., McClaran, M. P., Anderson, D. L. 2004. Isotopic analysis of tooth enamel carbonate from modern North American feral horses: implications for paleoenvironmental reconstructions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203:299-311.

Hoppe, K. A. y Koch, P. L. 2006. The biogeochemistry of the Aucilla River fauna. En: Weeb, S. D. (editor). *First Floridians and Last Mastodons: The Page-Ladson Site in the Aucilla River*. Springer Netherlands. Pp. 379-401.

Hoppe, K. A. y Koch, P. L. 2007. Reconstructing the migration patterns of late Pleistocene mammals from northern Florida, USA. *Quaternary Research*, 68:347-352.

Iacumin, P., Bocherens, H., Mariotti, A. y Longinelli, A. 1996. Oxygen isotope analyses of co-existing carbonate and phosphate in biogenic apatite: a way to monitor diagenetic alteration of bone phosphate? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 142:1-6.

INEGI, 1984. Carta geologica 1:50000 A-65 Peotillos

Inouye, D. W., Barr, B., Armitage, K. B. y Inouye, B. D. 2000. Climate change is affecting actitudinal migrants and hibernating species. *Proceedings Natural Academic of Science*, 97:1630-1633.

Johnson, B. J., Fogel, M. L. y Miller, G. H. 1998. Stable isotopes in modern ostrich eggshell: a calibration for paleoenvironmental applications in semi-arid regions of southern Africa. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 62:2451-2461.

Johnson, E., Arroyo-Cabrales, J., Morett, L. En prensa. Mammoth bone technology at Tocuila in the basin of Mexico. En: Seetah, K., Gravina, B. (Eds.), *Bones and Tools- Tools for Bones: The Interplay Between Objects and Objectives*. McDonald Institute Monographs, USA.

Johnson, E. 2001. Mammoth bone quarrying on the Late Wisconsinian North America grassland. *La Terra degli Elefanti, atti del 1o Congresso Internazionale*, Roma, Italia, 439-443 pp.

Johnson, E., Arroyo-Cabrales, J. y Polaco, O. J. 2006. Climate, environment, and game animal resources of the Late Pleistocene Mexican grassland. En: Jiménez, L. J. C., González, S., Pompa y Padilla, J. A. y Ortíz, P. F. (coordinadores). *El hombre temprano en América y sus implicaciones en el poblamiento de la Cuenca de México*. Colección Científica, 500, México, D. F. Pp. 231-245.

Julien, M-A., Bocherens, H., Burke, A., Drucker, D. G., Patau-Mathis, M., Krotova, O. y Péan, S. 2012. Were European steppe bison migratory? $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$, and Sr intra-tooth isotopic applied to a palaeothological reconstruction. *Quaternary International*, 271:106-1119.

Keely, J. E. y Rundel, P. W. 2003. Evolution of CAM and C4 carbon-concentrating mechanism. *International Journal of Plant Science (Suplemento 3)*, 164: 55-77.

Kelly, J. F. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology*, 78:1-27.

- Koch, P. L. 1998. Isotopic reconstruction of past continental environments. *Annual Review Earth Planetary Science*, 26:573-613.
- Koch, P. L. 2007. Isotopic study of the biology of modern and fossil vertebrates. En: Michener, R. y Lajtha, K. (editores) *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Blackwell Publishing, Boston, U. S. A. Pp: 99-154.
- Koch, P. L., Fogel, M. L., Tuross, N. 1994. Tracing the diets of fossil animals using stable isotopes. En: Lajtha, K. y Michener, R. H (editores). *Stable isotopes in Ecology and environmental Science: Blackwell Scientific* Pp:63-92.
- Koch, P. L., Heisinger, J., Moss, C., Carlson, R. W., Fogel, M. L. y Behrensmeyer, A. K. 1995. Isotopic tracking of change in diet and habitat use in African elephants. *Science*, 267:1340-1343.
- Koch, P. L., Tuross, N. y Fogel, M. L. 1997. The effects of simple treatment and diagenesis on the isotopic integrity of carbonate in biogenic hydroxylapatite. *Journal Archeological Science*, 24:417-429.
- Koch, P. L., Hoppe, K. A. y Webb, S. D. 1998. The isotopic ecology of late Pleistocene mammals in North America. Part 1. Florida. *Chemical Geology*, 152:119-138.
- Koch, P. L., Diffenbaugh, N. S. y Hoppe, K. A. 2004. The effects of late Quaternary climate and $p\text{CO}_2$ change on C_4 plant abundance in the south-central United States. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207:331-357.
- Koch, P. L. y Barnosky, A. D. 2006. Late Quaternary extinctions: State of debate. *Annual Review Ecology and Systematic*, 37:215-250.
- Kohn M. J. 1996. Predicting animal $\delta^{18}\text{O}$: accounting for diet and physiological adaptation. *Geochemical et Cosmochimica Acta*, 60:4811-4829.

- Kohn, M. J., Schoeninger, M. J. y Valley, J.W. 1996. Herbivore tooth oxygen isotope compositions: effects of diet and physiology. *Geochemical et Cosmochimica Acta*, 60:3889-3896.
- Kohn, M. J., Schoeninger, M. J. y Valley, J. W. 1998. Variability in oxygen isotope composition of herbivore teeth: reflections of seasonality or developmental physiology? *Chemical Geology*, 152:97-112.
- Kohn, M. J y Cerling, T. E. 2002. Stable isotope compositions of biological apatite. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, 48:455–488.
- Kurtén, B., Anderson, E. 1980. Pleistocene mammals of North America. Columbia University Press, USA. 442 pp.
- Lachniet, M.S.y Patterson, W.P., 2009. Oxygen isotope values of precipitation and surface waters in northern Central America (Belize and Guatemala) are dominated by temperature and amount effects. *Earth and Planetary Science Letters*, 284:435-446.
- Lailson, T. B. 2009. Aplicación de la isotopía de estroncio (Sr) como trazador de migración humana en el barrio teotihuacano de Teoponcazco. Tesis de maestría en Ciencias, Instituto de Geofísica- UNAM. 116 pp.
- Lambert, W. D. y Holling, C. S. 1998. Causes of ecosystems transformation at the end of the Pleistocene: Evidence from mammal body-mass distributions. *Ecosystems*, 1:157-175.
- Lanner, R. M. y Van Devender, T. R. 1981. Late Pleistocene piñon pines in the Chihuahua desert. *Quaternary Research*, 15:278-290.
- Larson, R. M., Todd, L. C., y Kelly, E. F., Welker, J. M. 2001. Carbon stable isotopic analysis of *Bison* dentition. *Great Plains Research*, 11:25-64.

Leyden, J. J. y Oetelaar, G. A. 2001. Carbon and nitrogen isotopes in archaeological bison remains as indicators of paleoenvironmental change in Southern Alberta. *Great Plains Research*, 11:2-23.

Loehle, C. 2006. Predicting Pleistocene climate from vegetation. *Climate of the Past Discussions*, 2:979-999.

Lorenzo, J. L. y Mirambell, L. 1986. Preliminary report on archeological and paleoenvironmental studies in the area of El Cedral, San Luis Potosí, México. En Bryan, A. L. (editor). *New Evidence for the Pleistocene Peopling of the Americas*. Orono, Maine, Center for the Study of the Early Man. University of Maine, Peopling of the Americas, Symposia Series. pp. 107-113

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

Leeper, B. T., Frolking, T. A. Fisher, D. C., Goldstein, G. y Sanger, J. E. 1991. Intestinal contents of Late Pleistocene mastodon from midcontinental North America. *Quaternary Research*, 36:120-125.

Lewis, P. J., Johnson, E., Buchanan, B. y Churchill, S. E. 2007. The evolution *Bison bison*: A view from the Southern Plains. *Bulletin of Texas Archeological Society*, 78:197-204.

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

Lozano-García, M. S. y Vázquez-Selem, L. 2005. A high-elevation pollen record from Iztaccíhuatl volcano, central México. *The Holocene*, 15:329-338.

- Lyons, K. S. 2003. A quantitative assesment of the range shifts of Pleistocene mammals. *Journal of Mammalogy*, 84:385-402.
- Maglio, V. J. 1972. Evolution of mastication in the Elephantidae. *Evolution* 26: 638–658.
- MacFadden, B. J. 1997. Origin and evolution of the grazing guild in New World terrestrial mammals. *Trends in Ecology and Evolution*, 12:182-187.
- MacFadden, B. 2005. Diet and habitat of toxodon megaherbivores (Mammalian, Notoungulata) from the late Quaternary of South America and Central America. *Quaternary Research*, 64:113-124.
- MacFadden, B. y Cerling, T. E. 1996. Mammalian herbivore communities, ancient feeding ecology, and carbon isotopes: a 10 million–year sequence from the Neogene of Florida. *Journal of Vertebrate Palaeontology*, 16:103–115.
- MacFadden, B. J. y Shockey, B. J. 1997. Feeding ecology and niche differentiation of Pleistocene mammalian herbivores from Tarija, Bolivia: morphological and isotopic evidence. *Paleobiology*, 23:77-100.
- MacFadden, B. J., Cerling, T. E. Harris, J. M. y Prado, J. L. 1999. Ancient latitudinal gradients of C3/C4 grasses interpreted from stable carbon isotopes of New World Pleistocen horses (*Equus*) teeth. *Global Ecology and Biogeography*, 8:137-149.
- MacFadden, B. J. y Higgins, P. 2004. Ancient ecology of 15-million-year-old browsing mammals within C3 plant communities from Panama. *Oecologia*, 140:169-182.
- MacFadden, B. J., Higgins, P., Clementz, M. K. y Jones, D. S. 2004. Diets, habitats preferences and niche differentiation of Cenozoic sirenians from Florida: evidence from stable isotopes. *Paleobiology*, 30:297-324.

- MacFadden, B. J. y Hulbert, R. C. 2009. Calibration of mammoth (*Mammuthus*) dispersal into North America using rare earth elements of Plio-Pleistocene mammals from Florida. *Quaternary Research*, 74:41-48.
- MacFadden, B. J., DeSantis, L. R. G., Hochstein, J. L. y Kamenov, G. D. 2010. Physical properties, geochemistry, and diagenesis of xenarth teeth: prospects for interpreting the paleoecology of extinct species. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 291:180–189.
- Marín-Leyva, A. H. 2011. Caballos del Pleistoceno y su paleoambiente en dos cuencas de Michoacán, México. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás Hidalgo. 156 pp.
- Martin, P. S. y Harrell, B. E. 1957. The Pleistocene history of temperate biotas in México and eastern United States. *Ecology*, 38:468-480.
- Martínez del Río, C. y Wolf., B. O. 2005. Mass-balance models for animal isotopic ecology. En: Starck, M. J. y Tobias, W. (Editores). *Physiological and ecological adaptations to feeding in vertebrates*. Science Publishers, New Hampshire. Pp. 141-174,
- McDonald, G. H. 2005. Paleoecology of extinct xenarthrans and the Great American Biotic Interchange. *Bulletin of Florida Museum of Natural History*, 45:313-333.
- McDonald, H. G. y Pelikan, S. 2006. Mammoths and mylodonts: Exotic species from two different continents in North America Pleistocene faunas. *Quaternary International*, 142-143:229-241.
- McDonald, J. N. 1981. *North American Bison. Their classification and evolution*. University California Press, U. S. A. 316 pp.

- McDonald, J. W. 1998. Fitogeografía e historia de la flora alplina-subalpina del noreste de México. En: Ramamoorthy T. P., Bye, R., Lot, A. y Fa, J. (compiladores). Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución. Instituto de Biología-UNAM. México, D. F. Pp. 665-686.
- McKinney, C. R., McCrea, J. M., Epstein, S., Allen, H. A. y Urey, H. C. 1950. Improvements in mass spectrometers for the measurement of small differences in isotope abundance ratios. *Review of Scientific Instruments*, 21:724-730.
- Medrano, H. y Flexas., J. 2000. Fotorrespiración y mecanismos de concentración del dióxido de carbono. En: Azcón-Bieto, J. y Talón, M. (editores). *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. McGraw-Hill Interamericana. Madrid, España. Pp.187-201.
- Metcalf, S. E. 2006. Late quaternary environments of the northern deserts and central transvolcanic belt of México. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 93:258-273.
- Metcalf, J. Z. 2011. Late Pleistocene climate and proboscidean paleoecology in North American: insights from stable isotope compositions of skeletal remains. Tesis de Doctorado. The University of Western Ontario, Canadá. 277 pp.
- Microsoft Corporation. 1985- 2010. Excel 2010.
- Miller, R. F. y Wigand, P. E. 1994. Holocene changes in semiarid pinyon-juniper woodlands. *Bioscience*, 44:485-474.
- Mirambell, L. 1982. Las excavaciones. En: Mirambell, L (editora). Laguna de las Cruces, Salinas, S. L. P. Un sitio paleontológico del Pleistoceno final. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Colección Científica, 128:12-18.
- Montellano-Ballesteros, M. y Jiménez-Hidalgo, E. 2006. Mexican fossil mammals, who, where and when? En: Vega, J. F., Nyborg, T. G., Perrilliat, M. C., Montellano-Ballesteros,

M., Cevallos-Ferriz, S. R. S. y Quiroz-Barroso, S. A. (editores). Studies on Mexican paleontology. Springer. The Netherlands. Pp: 249-273.

Morales-Mejía, F. M. 2009. Carnívoros (Mammalian: Carnivora) del cuaternario procedentes de las excavaciones de la gruta de Loltún, Yucatán, México. Tesis de Licenciatura, Instituto Politécnico Nacional. 239 pp.

Morales-Mejía, F. M., Arroyo-Cabrales, J. y Polaco, O. J. 2009. New records for the Pleistocene mammal fauna from Loltun Cave, Yucatan, México. Current Research in the Pleistocene, 26:36-38.

Morret, A. L., Arroyo-Cabrales, J. y Polaco, O. J. 1998. Tocuila, a remarkable mammoth site in the Basin of México. Current Research in Pleistocene, 15:118-120.

Naranjo P. E. J. 2009. Tapir: el mayor mamífero de las selvas mexicanas. Especies. Revista sobre Conservación y Biodiversidad, 19:16-21.

Nelson, B. K., DeNiro, M. J., Schoeninger, M. J. y De Paolo, D. J. 1986. Effects of diagenesis on strontium, carbon, nitrogen and oxygen concentration and isotopic composition of bone. Geochimica et Cosmochimica Acta, 50:1941-1949

Newsom, L. A. y Muhlbachler, M. C. 2006. Mastodon (*Mammot americanum*) diet foraging patterns base on analysis of dung deposits. En: Weeb, S. D. (editor). First Floridians and Last Mastodons: The Page-Ladson Site in the Aucilla River. Springer Netherlands. Pp. 214-326.

Nielsen-Marsh, C., Gernaey, A. M. Turner-Waler, G., Hedges, R. E. M., Pike, A. W. G y Collins, M. J. 2002. La degradación química del hueso. En: Arroyo-Cabrales, J. y Corona-M. E. (coordinadores). Relaciones hombre-fauna: una zona interdisciplinaria de estudio. Plaza y Valdes Editores, México. Pp: 199-229.

- Nieto, M. y Rodríguez, J. 2003. Inferencia paleoecológica en mamíferos cenozoicos: limitaciones metodológicas. *Palaeocology inferences in cenozoic mammals: methodological constraints*. *Coloquios de Paleontología*, 1:459-474.
- Nowak, R. M. 1999. *Mammals of the World*. John Hopkins Press, Baltimore. 86 pp.
- Nunez, E. E., MacFadden, B.J., Mead, J. I., Baez, A., 2010. Ancient forests and grasslands in the desert: Diet and habitat of Late Pleistocene mammals from Northcentral Sonora, Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 297:391-400.
- O'Leary, M. H. 1988. Carbon isotopes in photosynthesis. *Bioscience*, 38:328-336.
- Ortega-Ramírez, J. R., Valiente-Banuet, A., Urrutia-Fucugauchi, J., Mortera-Gutiérrez, A. y Alvarado-Valdez, G. 1998. Paleoclimatic changes during the Late Pleistocene-Holocene in Laguna Babícora, near the Chihuahua desert, México. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 35:1168-1179.
- Palmqvist, P., Gröcke, D. R., Arribas, A. y Fariña, R. A. 2003. Paleocological reconstruction of a lower Pleistocene large mammal community using biogeochemical ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{18}\text{O}$, Sr:Zn) and ecomorphological approaches. *Paleobiology*, 29:205-229.
- Pasteris, J. D., Wopenka, B. y Jones-Valsami, E. 2008. Bone and tooth mineralization: why apatite? *Elements*, 4:97-104.
- Peden, D. G., van Dyne, G. M., Rice, R. W. y Hansen, R. M. 1974. The trophic ecology of *Bison bison* L. on shortgrass plains. *Journal of Applied Ecology*, 11:489-498.
- Pellegrin, M., Donahue, R. E., Chenery, C., Evans, J., Lee-Thorp, J., Montgomery, J. y Mussi, M. 2008. Faunal migration in late-glacial central Italy: implications for human resource exploitation. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 22:1714-1726.

Pérez-Crespo, V. A. 2007. Reconstrucción paleoambiental de una comunidad pleistocénica en México usando isótopos estables (^{13}C , $\delta^{18}\text{O}$). Tesis de maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales CIIDIR-Oaxaca-Instituto Politécnico Nacional. 65 pp.

Pérez-Crespo, V. A., Sánchez-Chillón, B., Arroyo-Cabrales, J., Alberdi, M. T., Polaco, O. J., Santos-Moreno, A., Benammi, M., Morales-Puente, P. y Cienfuegos-Alvarado, E. 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.

Pérez-Crespo, V. A., Arroyo-Cabrales, J., Johnson, E., Benammi, M., Polaco, O. J., Santos-Moreno, A., Morales-Puente, P. y Cienfuegos-Alvarado, E. 2010a. Geographic variation on diet and habitat for Columbian Mammoth (*Mammuthus columbi*) in México. The Vth International Conference on mammoths and their relatives. *Quaternaire*, 3:109-111.

Pérez-Crespo, V. A., Prado, J. L., Alberdi, M. T., Arroyo-Cabrales, J. y Polaco, O. J. 2010b. Stable isotopic evidence from fossil proboscideans in North and South America. The Vth International Conference on mammoths and their relatives. *Quaternaire*, 3:68-70.

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

Piperno, D. R. 2006. Quaternary environmental history and agricultural impact on vegetation in Central America. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 93:274-296.

Polaco, O. J. y Butrón-M, L. 1997. Mamíferos pleistocénicos de la Cueva de la Presita, San Luis Potosí, México. En: Arroyo-Cabrales, J. y Polaco, O. J. (compiladores). Homenaje al

al Profesor Ticul Alvarez. Colección Científica, Instituto Nacional de Antropología y Historia, México, D.F. Pp. 279-296.

Polaco, O. J. y J. Arroyo-Cabrales. 2001. El ambiente durante el poblamiento de América. *Arqueología mexicana*, 9: 30-35.

Polaco-Ramos, O. J. 1981. Restos fósiles de *Glossotherium* y *Eremotherium* (Edentata) en México. *Anias II Congreso Latinoamericano de Paleontología, Porto Alegre, Brasil* 2:819-833.

Prado, L. J., Alberdi, M. T., Azanza, B., Sánchez, B. y Frassinetti, D. 2005. The Pleistocene Gomphotheridae (Proboscidean) from South America. *Quaternary International*, 126-128:21-30.

Prado, J. L., Sánchez, B. y Alberdi, M. T. 2011. Ancient feeding ecology inferred from stable isotopic evidence from fossil horses in South America over the past 3 Ma. *BMC Ecology*, 11:15: <http://www.biomedcentral.com/1472-6785/11/15>

Price, T. D., Burton, J. H. y Bentley, R. A. 2002. The characterization of biologically available strontium isotope ratios for the study of prehistoric migration. *Archaeometry*, 44:117-135.

Quade, J., Cerling, T. E., Andrews, P. y Alpagut, B. 1995. Paleodietary reconstruction of Miocene faunas from Pasalar, Turkey using stable carbon and oxygen isotopes of fossil tooth enamel. *Journal of Human Evolution*, 28:373-384.

Quintana, R. D., Monge, S. y Mavárez, A. I. 1998. Composición y diversidad de la dieta del capibara (*Hydrochaeris hydrochaeris*) y del ganado doméstico en un agroecosistema de la región central de entre ríos, Argentina. *Ecotropicos*, 11:33-44.

- Radloff, F. G. T., Mucina, L., Bond, W. J. y le Roux, P. J. 2010. Strontium isotope analyses of large herbivore habitat use in the Cape Fynbos region of South Africa. *Oecologia*, 164:567-578.
- Révész, K. M. y Landwehr, J. M. 2002. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ isotopic composition of CaCO_3 measured by continuous flow isotope ratio mass spectrometry: statistical? evaluation and verification by application to Devils Hole core DH – 11 calcite. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 16: 012–2114.
- Reyes, C. M. 1982. Consideraciones sobre la geología del Cuaternario del área. En: Mirambell, L. (Editora). Laguna de las Cruces, Salinas, S.L.P. Un sitio paleontológico del Pleistoceno final. Colección Científica. 128:22-31.
- Ripple, W. J. y Van Valkenburgh. 2010. Linking Top-down forces to the Pleistocene megafaunal extinctions. *Bioscience*, 60:516-526.
- Rivals, F. y Solounias, N. 2007. Differences in tooth microwear of populations of Caribou (*Rangifer tarandus*, Ruminantia, Mammalia) and implications to ecology, migration, glaciations and dental evolution. *Journal of Mammalian Evolution*, 14:182-192.
- Rivals, F., Solounias, N. y Mithlbancher, M. C. 2007a. Evidence for geographic variation in diets of Late Pleistocene and early Holocene *Bison* in North America, and differences from the diets of recent *Bison*. *Quaternary Research*, 68:338-346.
- Rivals, F., Mithlbancher, M. C. y Solounias, N. 2007b. Effect of ontogenetic-age distribution in fossil samples on the interpretation of ungulate paleodiets using the mesowear method. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27:763-767.
- Rivals, F. y Semprebon, G. 2011. Dietary plasticity in ungulates: Insight from tooth microwear analysis. *Quaternary International*, 245:279-284.

- Rivals, F., Semprebon, G. y Lister, A. 2012. An examination of dietary diversity patterns in Pleistocene proboscideans (*Mammuthus*, *Palaeoloxodon*, and *Mammot*) from Europe and North America as revealed by dental microwear. *Quaternary International*, 255:188-195.
- Robles-Camacho, J., Corona-Chavez, P., Morales-Gómez, M., Guzman, A. F., Polaco, O. J., Dominguez-Vázquez, G., Israde-Alcantara, I. y Oliveros-Morales, A. 2010. Estratigrafía y paleoambiente asociados a un Gomphotheriidae (*Cuvieronius hyodon*) en Tzintzuntzan, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 27:530-544.
- Rubenstein, D. R. y Hobson, K. A. 2004. From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes. *Trends in Ecology and Evolution*, 19:256-263.
- Ruez Jr., D. R. 2005. Diet of Pleistocene *Paramylodon harlani* (Xenarthra: Mylodontidae): review of methods and preliminary use of carbon isotopes. *Texas Journal of Science*, 57:329-344.
- Rzedowski, J. 1957. Vegetación de las partes áridas de los estados de San Luis Potosí y Zacatecas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 1-4:49-100.
- Sánchez, B. 2005. Reconstrucción del ambiente de mamíferos extintos a partir del análisis isotópico de los restos esqueléticos. En: Alcornó, P., Redondo, R. y Toledo, J (Editores). *Nuevas técnicas aplicadas al estudio de los sistemas ambientales: los isótopos estables*. Universidad Autónoma de Madrid, España. Pp. 49-64.
- Sánchez, B., Alberdi, M. T., Leone, G., Bonadonna, F. P., Stenni, B. y Longinelli, A. 1994. Oxygen isotopic composition of fossil equid tooth and bone phosphate: an archive of difficult interpretation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 107: 317-328.

Sánchez. B., Prado. J. L. y Alberdi. M. T. 2004. Feeding ecology, dispersal, and extinction of South American Pleistocene gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea). *Paleobiology*, 30:146-161.

Sánchez. B., Prado, J. L. y Alberdi, M. T. 2006. Ancient feeding, ecology and extinction of Pleistocene horses from the Pampean region, Argentina. *Ameghiniana* 43: 427-436.

Sánchez,-M. F. y Alvarado, J. L. 2012. Análisis palinológico. En: Mirambell, L. E. (Compiladora). Rancho "La Amapola", Cedral. Un sitio arqueológico-paleontológico pleistocénico-holocénico con restos de actividad humana. Colección Interdisciplinaria, Serie Memorias. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, D.F. Pp. 285-294.

Schaaf, P., Solís, G., Manzanilla, R. L., Hernández, T., Lailson, B. y Horn, P. 2012. Isótopos de estroncio aplicados a estudios de migración humana en el centro de barrio de Teopancazco, Teotihuacan. En: Manzanilla, R. L. (editora). Estudios arqueométricos del centro de barrio de Teopancazco en Teotihuacan. Instituto de Investigaciones Antropológicas, UNAM. Pp. 425-448.

Schoeninger, M. 1979. Diet and status at Chalcatzingo: some empirical and technical aspects of strontium analysis. *American Journal of Physical Anthropology*, 51:295-310.

Schoeninger, M. J., Kohn, M. y Valley, J. W. 2000. Tooth oxygen isotopes ratios as paleoclimate monitors in arid ecosystems. En: Ambrose, S. H. y Katzemberg, M. A. (editores) *Biogeochemical approaches to paleodietary analysis*. Kluwer Academic/Plenum Publisher New York. Pp. 117-140.

Sealy, J. 2001. Body tissue chemistry and paleodiet. En: Brothwell, D. R. y Pollard, A. M. (editores). *Handbook of Archeological Sciences*. John Wiley & Sons, Ltd. Pp. 269-279.

- Semprebon, G. M. y Rivals, F. 2010. Trends in the paleodietary habits of fossil camels from Tertiary and Quaternary of North America. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 295:131-145.
- Siebe, C., Schaaf, P. y Urrutia-Fucugauchi, J. 1999. Mammoth bones embedded in a Late Pleistocene lahar from Popocatépetl volcano, near Tocuila, central México. *Geological Society of America Bulletin*, 111:1550-1562.
- Sillen, A. y Lee-Thorp, J. 1994. Trace element and isotopic aspects of predator-prey relationships in terrestrial foodwebs. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 107:243-255.
- Slovak, N. M y Paytan, A. 2011. Applications of Sr in archeology. En: Baskaran, M. (editor). *Handbook of Environmental Isotope Geochemistry, Advances in Isotope Geochemistry*. Springer, Berlin, Germany. Pp. 743-768.
- Smith, B. N. y Epstein, S. 1971. Two categories of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios for higher plants. *Plant Physiology*, 47:380-384.
- Smith, F. A., Matocq, M. D., Melendez, K. F., Ditto, A. M. y Kelly, P. A. 2000. How isolated are Pleistocene refugia? Results from study on the relict woodrat population from the Mojave desert, California. *Journal of Biogeography*, 27:483-500.
- Smith, K. F., Sharp, Z. D. y Brown, J. H. 2002. Isotopic composition of carbon and oxygen in desert fauna: investigations into the effects of diet, physiology, and seasonality. *Journal of Arid Environments*, 52:419-430.
- Smith, R. L. y Smith, T. M. 2001. *Ecología*. Pearson Educación, España. 642 pp.
- Sponheimer, M. y Lee-Thorp, J. A. 1999. Oxygen isotopes in enamel carbonate and their ecological significance. *Journal of Archaeological Science*, 26:723-728.

- Squeo, F. A. y Ehleringer, J. R. 2004. Isótopos estables: una herramienta común para la ecofisiología vegetal y animal. En: Marino, C. H. (editor). Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas. EUV, Valparaíso, Chile. Pp: 59-80.
- Stevens, R. E., Metcalfe, S. E., Leng, M. J., Lamb, A. L., Sloane, H. J., Naranjo, E. y González, S. 2012. Reconstruction of late Pleistocene climate in the Valsequillo Basin (Central México) through isotopic analysis of terrestrial and freshwater snails. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 319-320:16-27.
- Stowe, L. G. y Teeri, J. A. 1978. The geography distribution of C4 species of the dicotyledonae in relation to climate. *The American Naturalist*, 112:609-623.
- Sukumar, R. 2003. *The living elephants: Evolutionary ecology, behavior, and conservation*. Oxford University Press, New York. 478 pp.
- Sukumar, R., Bhattacharya, S. K. y Krishnamurthy, R. V. 1987. Carbon isotopic evidence for different patterns in an Asian elephant population. *Current Science*, 56:11-14.
- Sukumar, R y Ramesh, R. 1992. Stable carbon isotope ratios in Asian elephant collagen: implications for dietary studies. *Oecologia*, 192: 536 -539.
- Talamoni, S. A. y Assis, M. A. C. 2009. Feeding habit of the Brazilian tapir, *Tapirus terrestris* (Perissodactyla: Tapiradae) in a vegetation transition zone in the south-eastern Brazil. *Zoologia*, 26:251-254.
- Tovar-Liceaga, R. E. 2005. *Fauna pleistocénica de Santa Cruz Nuevo, Puebla*. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias-UNAM. 120 pp.
- Toledo, V. M. 1976. *Los cambios climáticos del Pleistoceno y sus efectos sobre la vegetación tropical cálida y húmeda de México*. Tesis de Licenciatura, UNAM. 146 pp.

- Toledo, V. M. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical México. En: Prance, G. T. (Editor). *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York. Pp. 93-111.
- Tornero, C. 2008. Sr/Ca y Ba/Ca: el imperio contraataca. *EstratCrític*, 22: 121-134.
- Tristán-González, M., Aguillón-Robles, A., Barboza-Gudiño, J. R., Torres-Hernández, R. J., Bellón, H., López-Doncel, R., Rodríguez-Ríos, R. y Labarthe-Hernández, G. 2009. Geocronología y distribución espacial en el Campo Volcánico de San Luis Potosí. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 61:287-303.
- Van Devender, T. R. 1977. Holocene woodlands in the Southwestern desert. *Science*, 189-198.
- Van Devender, T. R., Burgess, T. L., Piper, J. C. y Turner, R. M. 1994. Paleoclimatic implications of Holocene plant remains from the Sierra Bacha, Sonora, México. *Quaternary Research*, 41:99-108.
- van der Merwe, N. J. y Medina, E. 1989. Photosynthesis and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in Amazonian rain forest. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 53:1091-1094.
- van der Merwe, N. J. y Medina, E. 1991. The canopy effect, carbon isotopes ratios and foodwebs in Amazonia. *Journal of Archaeological Science*, 18:249-259.
- Vázquez-Selem, L. 2011. Las glaciaciones en las montañas de México. En: Caballero, M. y Ortega-Guerrero, B. (compiladoras). *Escenarios de cambio climático: Registros del Cuaternario en América Latina I*. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 215-238.

- Vizcaíno, S. F. 2000. Vegetation partitioning among Lujanian (Late-Pleistocene/Early-Holocene) armored herbivores in the Pampean region. *Current Research in the Pleistocene*, 17:135-136.
- Vizcaíno, S. F., De Iuliis, G. y Bargo, M. S. 1998. Skull shape, masticatory apparatus, and diet of *Vassallia* and *Holmesina* (Mammalia: Xenarthra: Pamphateridae); when anatomy constrains destiny. *Journal of Mammalian Evolution*, 5:291-322.
- Vizcaíno, S. F., Fariña, R. A., Bargo, M. S. y De Iuliis, G. 2004. Functional and phylogenetic assessment of the masticatory adaptations in *Cingulata* (Mammalia, Xenarthra). *Ameghiniana*, 41:651-664.
- Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S. y Fariña, R. A. 2008. Form, function, and paleobiology in xenarthrans. En: Vizcaíno, S. F. y Loughry, W. J. (Editores). *The biology of the Xenarthra*. University Florida Press, U. S. A. pp. 86-99.
- Yakir, D. 1992. Variations in the natural abundance of oxygen-18 and deuterium in plant carbohydrates. *Plant, Cell and Environment*, 15:1005-1020.
- Wang, Y., Kromhout, E., Zhang, C., Xu, Y., Parker, W., Deng, T. y Qiu, Z. 2008. Stable isotopic variations in modern herbivore tooth enamel, plants and water on the Tibetan Plateau: implications for paleoclimate and paleoelevation reconstructions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 260:359-374.
- Werner, R. A. y Brand, W. A. 2001. Referencing strategies and techniques in stable isotope ratio analysis. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 15: 501-519.
- Wing, S. L., Sues, H-D., Potts, R., DiMicheli, W. A. y Behrensmeyer, A. K. 1992. Evolutionary paleoecology. En: Behrensmeyer, A. K., Damuth, J. D., DiMicheli, W. A., Potts, R., Sues, H-D. y Wing, S. L. (Editores). *Terrestrial ecosystems through time*.

Evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals. The University of Chicago Press, U. S. A. 15-136.

White, T. D., Asfaw, B., Beyene, Y., Haile-Salassie, Y., OwenLevejoy, C., Suwa, G. y WoldeGabriel, G. 2009. *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of Early hominds. Science, 326:75-86.

Wolverton, S., Lyman, R. E., Kennedy, J. H. y La Point, T. W. 2009. The terminal Pleistocene extinctions in North America, hypermorphic evolution, and the dynamic equilibrium model. Journal of Ethnobiology, 29:28-63.

Zanazzi, A. y Kohn, M. J. 2008. Ecology and physiology of White river mammals based on stable isotopes ratios of teeth. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 257:22-37.

ANEXOS

Anexo 1. Resultados de los análisis isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ obtenidos en los taxa en este estudio.

No. de catalogo	Taxa	Sitio	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$
DP2358	<i>Bison</i> sp.	Cedral	-1.36	-6.68
DP2359	<i>Bison</i> sp.	Cedral	-1.39	-6.69
DP2490	<i>Bison</i> sp.	Cedral	-3.25	-7.45
DP4311	<i>Bison</i> sp.	Cedral	1.22	-5.56
CODPIA159	<i>Bison</i> sp.	Tequixquiac	-0.22	-6.34
CODPIA332	<i>Bison</i> sp.	Tequixquiac	2.09	-5.73
CODPIA338	<i>Bison</i> sp.	Tequixquiac	1.06	-6.47
CODPIA163	<i>Bison</i> sp.	Tequixquiac	0.22	-6.46
CODPIA314	<i>Bison</i> sp.	Tequixquiac	-7.65	-3.60
DP2030	<i>Camelops hesternus</i>	Laguna de las Cruces	-3.32	-3.52
DP2027	<i>Camelops hesternus</i>	Laguna de las Cruces	-3.37	-4.28
DP2024	<i>Camelops hesternus</i>	Laguna de las Cruces	0.31	-4.26
DP2028	<i>Camelops hesternus</i>	Laguna de las Cruces	-3.60	-5.19
DP2029	<i>Camelops hesternus</i>	Laguna de las Cruces	-0.28	-4.93
CODPIA103	<i>Camelops hesternus</i>	Tequixquiac	-6.84	-2.55
DP62	<i>Camelops hesternus</i>	Tequixquiac	-3.73	-3.55
CODPIA226	<i>Camelops hesternus</i>	Tequixquiac	-5.38	-4.74
328	<i>Cuvieronius</i> sp.	Loltún	-7.33	0.09

Anexo 1. Continuación

No. de catalogo	Taxa	Sitio	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$
DP2106	<i>Equus sp.</i>	Laguna de las Cruces	-5.38	-5.17
DP2100	<i>Equus sp.</i>	Laguna de las Cruces	0.89	-4.32
DP2125	<i>Equus sp.</i>	Laguna de las Cruces	-7.31	-5.33
DP2121	<i>Equus sp.</i>	Laguna de las Cruces	-2.17	-4.09
DP2131	<i>Equus sp.</i>	Laguna de las Cruces	-2.41	-5.80
EL254	<i>Equus sp.</i>	Loltún	-3.73	1.42
EL146	<i>Equus sp.</i>	Loltún	-3.58	-1.11
P1	<i>Equus sp.</i>	La Presita	0.31	-2.57
P2	<i>Equus sp.</i>	La Presita	-7.88	-8.13
149	<i>Equus sp.</i>	Loltún	-3.23	1.28
EL67 (El Toro)	<i>Equus sp.</i>	Loltún	-3.26	2.97
EL68(El Toro)	<i>Equus sp.</i>	Loltún	-3.20	1.71
EL160	<i>Equus sp.</i>	Loltún	-2.91	-1.36
EL157	<i>Equus sp.</i>	Loltún	-3.19	0.65
EL156	<i>Equus sp.</i>	Loltún	-2.62	0.03
EL167	<i>Equus sp.</i>	Loltún	-5.07	1.74
EL34	<i>Equus sp.</i>	Loltún	-4.74	0.66
EL110	<i>Equus sp.</i>	Loltún	-2.77	1.45
M11	<i>Equus sp.</i>	Loltún	-3.69	2.14
LG10927	<i>Equus sp.</i>	Los Glifos	-4.05	-3.44

Anexo 1. Continuación.

No. de catalogo	Taxa	Sitio	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$
DP315	<i>Equus</i> sp.	Tequixquiac	-4.76	-5.45
64-1, X-2(23)	<i>Equus</i> sp	Valsequillo	-0.55	-7.4
66-R-22-1	<i>Equus</i> sp	Valsequillo	-1.42	-6.69
CN1	<i>Eremotherium laurillardi</i>	Coconá	-14.02	-5.45
DP4387	<i>Glossotherium harlani</i>	Cedral	-4.80	-7.75
CODPIA114	<i>Glossotherium harlani</i>	Tequesquinahua	-6.58	-7.04
DP1232	<i>Eremotherium laurillard</i>	Tlatlaya	-10.55	-6.82
66-R-25-1	<i>Glossotherium harlani</i>	Valsequillo	-1.80	-4.70
DP2490	<i>Glypthotherium</i> sp	Cedral	-4.59	-7.62
DP2489	<i>Glypthotherium</i> sp	Cedral	-4.65	-5.86
DP2491	<i>Glypthotherium</i> sp	Cedral	-3.73	-7.08
G1	<i>Glypthotherium</i> sp	Tequixquiac	-1.54	-6.68
DP173	<i>Glypthotherium</i> sp	Tequixquiac	-4.58	-8.61
CODPIA	<i>Glypthotherium</i> sp.	Tequixquiac	-4.51	-9.27
CO1	Gomphoteridae	Coconá	-15.70	-5.28
CO2	Gomphoteridae	Coconá	-14.92	-5.27
P3	<i>Hemiuachenia</i> sp.	La Presita	-6.32	-2.35
P5	<i>Hemiuachenia</i> sp.	La Presita	-7.43	-3.17
DP2299	<i>Mammut americanum</i>	Cedral	-8.71	-3.90

Anexo1. Continuación.

No. de catalogo	Taxa	Sitio	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$
DP3737	<i>Mammut americanum</i>	Cedral	-7.23	-4.75
DP5247	<i>Mammut americanum</i>	Cedral	-9.21	-4.62
DP2299	<i>Mammuthus columbi</i>	Cedral	-1.84	-4.43
DP2298	<i>Mammuthus columbi</i>	Cedral	-3.39	-3.80
DP2383	<i>Mammuthus columbi</i>	Cedral	-0.91	-4.56
64-R-1	<i>Mammuthus columbi</i>	Valsequillo	-0.99	-4.70
VA9	<i>Mammuthus columbi</i>	Valsequillo	-2.65	-7.53
V-1	<i>Nechoerus</i> sp.	Valsequillo	-2.11	-6.50
64-1, Y-	<i>Stegomastodon</i> sp.	Valsequillo	-3.28	-4.79
64-1, Y-5	<i>Stegomastodon</i> sp.	Valsequillo	-4.08	-8.68
64-1, Y-5-1	<i>Stegomastodon</i> sp.	Valsequillo	-4.39	-9.53
64-1, Y-4	<i>Stegomastodon</i> sp.	Valsequillo	-4.46	-7.65
64-1, X-4	<i>Stegomastodon</i> sp.	Valsequillo	-4.80	-8.09
62-2	<i>Stegomastodon</i> sp.	Valsequillo	-4.54	-7.77
T-1	<i>Tapirus</i> sp.	San Josecito	-9.39	-4.41
DP3182	<i>Tapirus</i> sp.	Cedral	-10.75	-5.37
DP3184	<i>Tapirus</i> sp.	Cedral	-10.57	-5.97
DP3190	<i>Tapirus</i> sp.	Cedral	-10.69	-5.39
C-1	<i>Tapirus</i> sp.	Sierra de Menchaca	-11.39	-3.44

Anexo 2. Reporte de los resultados obtenidos de los análisis de estroncio de las muestras de esmalte dental de Laguna de las Cruces. Análisis realizados en un Espectrómetro de masas Finnigan MAT 262. sd: 1 desviación estándar, 2SE(M): 2sd/raiz n, n: número de relaciones medidas por corrida.

#	Muestra	Código	$^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	1 sd	2 SE(M)	n	Tipo
	Std EuA	SR717	0.708020	50	13	58	Estándar
1	MB53	3750 AP CR	0.705637	36	10	57	Lixiviado 1
2	MB53	3750 AP CR	0.705627	38	10	54	Lixiviado 2
3	MB53	3750 AP CR	0.705506	39	10	59	Residuo
4	MB51	3751 AP CR	0.705701	39	11	52	Lixiviado 1
5	MB51	3751 AP CR	0.705672	37	10	58	Lixiviado 2
6	MB51	3751 AP CR	0.705667	37	10	59	Residuo
7	MB44	3752 AP CR	0.705563	39	11	52	Diente
8	MB36	3753 AP CR	0.705949	33	9	55	Lixiviado 1
9	MB36	3753 AP CR	0.705956	39	10	57	Lixiviado 2
10	MB36	3753 AP CR	0.705947	35	8	56	Residuo
11	MB30	3754 AP ID	0.705933	36	10	57	Diente
12	MB23	3755 AP ID	0.706270	31	8	52	Diente

ANEXO 3. Reporte de los resultados obtenidos de los análisis de estroncio de las muestras de plantas y suelos colectadas en diversos sitios de San Luís Potosi. Análisis realizados en un Espectrómetro de masas Finnigan MAT 262. 1 sd: 1 desviación estándar, 2SE(M): 2sd/raiz n, n: número de relaciones medidas por corrida.

#		Muestra	Código	$^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	1 sd	2 SE(M)	n	tipo
		Std EuA	SR717	0.708020	50	13	58	Estándar
1	Cedral	EC1	4039 AP CR	0.707119	38	10	57	Planta
2	Cedral	EC1	4061 AP CR	0.707182	39	10	58	Suelo
3	Cedral	EC2	4040 AP CR	0.707104	38	10	58	Planta
4	Cedral	EC2	4063 AP CR	0.707087	32	8	58	Suelo
20	El Tepetate	TE	4041 AP CR	0.705382	32	8	59	Planta
21	El Tepetate	TE	4058 AP CR	0.706237	32	9	55	Suelo
7	L. de las Cruces	LC1	4038 AP CR	0.706109	36	10	56	Planta
8	L. de las Cruces	LC2	4037 AP CR	0.705917	39	10	57	Planta
5	L. de las Cruces	LA	4057 AP CR	0.705933	38	10	59	Suelo
6	L. de las Cruces	LA2	4060 AP CR	0.705870	39	10	57	Suelo
9	Mina de San Antonio	MS	4042 AP CR	0.707361	26	7	55	Planta
10	Mina de San Antonio	MS2	4046 AP CR	0.707366	38	10	60	Planta
11	Mina de San Antonio	MS2-II	4046 AP CR	0.707370	28	8	54	Planta
17	Mina de San Antonio	SA2	4062 AP CR	0.707410	31	8	55	Suelo
18	Mina de San Antonio	SAF	4055 AP CR	0.707710	38	10	54	Suelo

ANEXO 3. Continuación.

#		Muestra	Código	$^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	1 sd	2 SE(M)	n	tipo
19	Mina de San Antonio	SASF	4056 AP CR	0.707711	32	8	57	Suelo
12	Paso del Aguila	PA	4044 AP CR	0.706981	39	10	56	Planta
16	Paso del Aguila	PA-II	4044 AP CR	0.706958	35	9	57	Planta
14	Paso del Aguila	PA2	4045 AP CR	0.706977	34	9	57	Planta
15	Paso del Aguila	PA2-II	4045 AP CR	0.706967	38	10	60	Planta
13	Paso del Aguila	PA	4059 AP CR	0.707094	41	11	58	Suelo

RAPID COMMUNICATION

Diet and habitat definitions for Mexican glyptodonts from Cedral (San Luis Potosí, México) based on stable isotope analysis

VICTOR ADRIÁN PÉREZ-CRESPO*†, JOAQUÍN ARROYO-CABRALES‡, LUIS M. ALVA-VALDIVIA§, PEDRO MORALES-PUENTE¶ & EDITH CIENFUEGOS-ALVARADO¶

*Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04150, México, D. F.

†Laboratorio de Arqueozoología 'M. en C. Ticul Álvarez Solórzano', Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, INAH, Moneda 16 Col. Centro, 06060, México, D. F.

§Laboratorio de Paleomagnetismo, Instituto de Geofísica, UNAM, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04150, México, D. F.

¶Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación Científica S/N, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04150, México, D. F.

(Received 13 September 2010; accepted 6 September 2011; first published online 18 October 2011)

Abstract

Values for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ obtained from molar samples from three individuals pertaining to *Glyptotherium* sp. from Cedral (San Luis Potosí, México) are provided and are utilized to infer general aspects of glyptodont diet and habitat. On average this animal showed a C_3/C_4 mixed diet, with a high consumption of C_4 plants. Comparisons of the $\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$ and $\delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}}$ values for glyptodonts with horses, mastodons, mammoths and tapirs from the same locality show that glyptodonts from Cedral lived in an open habitat.

Keywords: México, glyptodonts, diet, habitat, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$.

1. Introduction

Cingulata is an order of mammals (Mammalia) originating in South America, which dispersed into North America during the Great American Biotic Interchange (Tonni & Pasquali, 2002; MacFadden, 2006). In México, the oldest remains of the order Cingulata are pampatheres found in Lower Pliocene sediments with an estimated age of between 4.8 and 4.7 Ma, while the earliest record of glyptodonts was found in Upper Pliocene sediments dated at around 2.8 Ma (Carranza-Castañeda & Miller, 2004; Woodburne, Cione & Tonni, 2006).

In the Pleistocene of México there were three families within the order Cingulata: armadillos (*Dasypodidae*, *Cabassous centralis* and *Dasypus novemcinctus*), glyptodonts (*Glyptodontidae*, *Glyptotherium cylindricum*, *G. floridanum* and *G. mexicanus*) and pampatheres (*Pampatheriidae*, *Holmesina septentrionales* and *Pampatherium mexicanum*) (Arroyo-Cabrales, Polaco & Johnson, 2007). Currently, armadillos are the only surviving family in the Americas (Wilson & Reeder, 2005). Diet and general habitat for the two extinct families of Cingulata are the focus of great debate. Presently, armadillos are considered omnivores, having a quite varied diet including insects and fruits, and live in a great variety of habitats (McDonough & Loughry,

2008); as for the extinct families, pampatheres have been considered insectivores or open-zone grazers (De Iuliis, Bargo & Vizcaíno, 2000), while glyptodonts are considered either browsers, inhabiting areas near water springs, similar to the preferred habitat of extant capybaras (Gillette & Ray, 1981), or grazers utilizing open areas, as suggested by others (Vizcaíno, 2000; Vizcaíno *et al.* 2004). The above inferences were proposed based on the dental morphology, of which there is no equivalent in any modern mammal (Fariña & Vizcaíno, 2001). The objective of this study is to determine the diet and habitat of *Glyptotherium* sp. based on the analysis of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ in three specimens from the archaeological–palaeontological site at Cedral (San Luis Potosí, México). We analysed the stable isotopes of carbon, reported as $\delta^{13}\text{C}$, and oxygen, $\delta^{18}\text{O}$, from the osteodentine carbonate (Ferigolo, 1985) obtained from the molars of three individuals.

1.a. Stable isotopes $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$

There are three photosynthetic pathways in plants, which are distinguished by differences in their $\delta^{13}\text{C}$ values. C_3 plants (-22‰ to -30‰) are the most abundant and include most dicotyledonous trees and shrubs, and a few temperate grasses. C_4 plants (-10‰ to -14‰) include monocotyledonous grasses, pteridophytes and a few dicotyledonous trees and shrubs from tropical habitats. The CAM pathway is found in bromeliads, cacti, orchids and other succulent plants. The $\delta^{13}\text{C}$ values are between -10‰ and -30‰ , and therefore are not easily separated from the other two pathways (Smith & Epstein, 1971; Vogel, 1978; Ehleringer *et al.* 1986; Cerling *et al.* 1997; Keeley & Rundel, 2003). These values are then passed onto herbivorous animals, with 14% enrichment with respect to the plant's original values (Cerling & Harris, 1999; Sánchez, 2005). These final values can be assigned to the different feeding habits: browser species from -9 to -19‰ ; grazers, -2 to $+2\text{‰}$; and mixed diet organisms from -2 to -9‰ (MacFadden & Cerling, 1996).

While oxygen is incorporated into a mammal's bones through food, the main source is ingested water, and its composition of $\delta^{18}\text{O}$ is affected mainly by environmental temperature (Dansgaard, 1964; Sánchez *et al.* 1994; Bryant

†Author for correspondence: vapc79@gmail.com

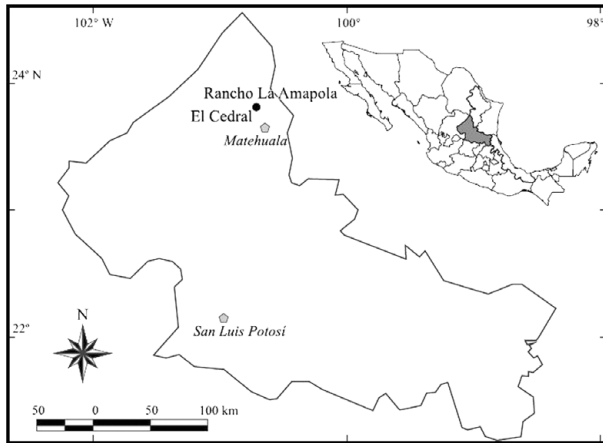


Figure 1. Geographic location of the Pleistocene fossiliferous locality at El Cedral, San Luis Potosí, México (after Pérez-Crespo *et al.* 2009).

& Froelich, 1995; Kohn, 1996). Based on the previous statement, $\delta^{18}\text{O}$ values are mainly used for palaeoclimatic inferences (Ayliffe, Lister & Chivas, 1992; Iacumin *et al.* 1996; Kohn, Schoeninger & Valley, 1998; Grimes *et al.* 2008).

2. Materials and methods

2.a. Study area

The Cedral archaeological–palaeontological site is located in the state of San Luis Potosí, México, at $23^{\circ} 49' \text{N}$ and $100^{\circ} 43' \text{W}$, at 1700 m asl (Fig. 1). This site contains several ancient springs, which could have been used for drinking water by Late Pleistocene mammals, including the glyptodont, *Glyptotherium* sp.; mylodont, *Paramylodon harlani*; tapir, *Tapirus haysii*; wolf, *Canis dirus*; lion, *Panthera atrox*; camel, *Camelops hesternus*; mastodon, *Mammuthus americanus*; mammoth, *Mammuthus columbi*; and horses, *Equus mexicanus*, *E. conversidens* and *Equus* sp., as well as smaller mammals and other vertebrates (Álvarez & Polaco, 1982; Lorenzo & Mirambell, 1986). Stratigraphically controlled excavations at the site were able to identify the presence of three fossiliferous levels, based on radiocarbon dates (modified from Lorenzo & Mirambell, 1986). These levels are: (1) between 30 000 and 25 000 years BP (before present); (2) between 17 000 and 11 000 years BP, and (3) between 10 000 and 8 000 years BP (Fig. 2). It is important to recognize that two of the three glyptodont samples are from unknown layers, while the third one was collected in Layer XIV (Fig. 2).

2.b. Sample extraction and preparation

Samples from tooth osteodentine were taken from the following isolated teeth: DP-2489 (Layer XIV), DP-2490 and DP-2491 (backdirt), each of them representing a unique individual. They are housed at the Palaeontological Collection of the Archaeozoology Lab 'M. en C. Ticul Álvarez Solórzano', Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico del Instituto Nacional de Antropología e Historia. Osteodentine is the main component of glyptodont teeth (Ferigolo, 1985), and it has a similar chemical composition to dental enamel, but in different proportions, since enamel has 3 % water, 1 % organic matter (collagen) and 96 % hydroxyapatite (Hillson, 1986; Koch,

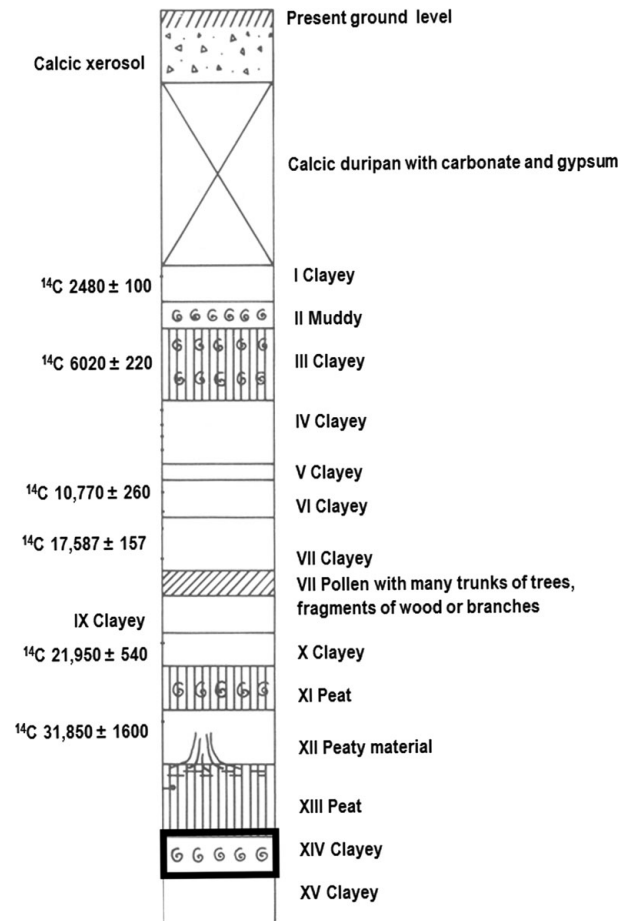


Figure 2. Stratigraphic column for El Cedral. In the column, the level where excavations found the remains of glyptodonts is indicated with a bold box (modified from Lorenzo & Mirambell, 1986).

2007), and osteodentine is composed of 4–20 % water, 18–21 % organic matter and 75 % hydroxyapatite (Hillson, 1986; MacFadden *et al.* 2010), being more susceptible to diagenetic processes than the enamel. However, recent analyses on molars from different extinct 'Xenarthrans' suggested that their osteodentine could provide $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ signals that are reliable enough to propose inferences on food habits and palaeoclimates (MacFadden *et al.* 2010).

The preparation of the samples and analyses were performed in the Stable Isotopes Mass Spectrometry Lab at the Geology Institute, National University of México. The preparation procedure follows the method proposed by Koch, Tuross & Fogel (1997). First, 20 mg of osteodentine was ground and screened with a 125 μm mesh to obtain a fine and uniform dust. Then 10 ml of 30 % distilled water (H_2O) was added to eliminate the organic matter and left for a period of 2 hours; later the samples were centrifuged and the distilled water decanted. This procedure was executed three times. Once the washing was finished, 5 ml of a buffer solution made of $\text{CaCH}_3\text{CO}_2\text{-CH}_3\text{COOH}$ 1M, $\text{pH} = 4.75$, was added and allowed to rest for nine hours. Later the buffer solution was discarded, and samples were washed three times again with distilled water.

Finally, to eliminate any remaining water, ethanol was added, and the solution was left to rest for 12 hours in an

oven at 90 °C. Determination of simple isotopic abundance was executed in a Finnigan MAT 253 mass spectrometer with a dual inlet system, and GasBench auxiliary equipment with a GC Pal autosampler that has a temperature-controlled aluminium plate adjoined to the mass spectrometer (Révész & Landwehr, 2002). Results were reported as $\delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}}$ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$, and they were normalized using NBS-19, NBS-18 and LSVEC to the Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) scale in accordance with the corrections described by Coplen (1988) as well as Werner & Brand (2001). For this technique, the standard deviation was 0.2 ‰ for oxygen and 0.2 ‰ for carbonates.

2.c. Statistical analysis of the results

The mean and standard deviation were obtained for the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values of the three individuals. Also, the type of diet was assigned in accordance with the $\delta^{13}\text{C}$ values by comparison with the proposed classification of MacFadden & Cerling (1996).

To infer the habitat type, first a variance analysis for the glyptodont $\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$ values was performed against both typical browser species from closed areas, like mastodons (*Mammuth americanum*) and tapirs (*Tapirus haysii*), as well as grazing species that inhabited open areas, like horses (*Equus* sp.) and the Columbian mammoth (*Mammuthus columbi*), from Cedral (Pérez-Crespo *et al.* 2009; Pérez-Crespo, unpub. data). A comparison between the isotopic data from Cedral using a Tukey-Kramer test (Hammer & Harper, 2006) showed statistical differences between these groups. The glyptodont $\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$ and $\delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}}$ values were compared to other members of the Cedral fauna, and plotted on a graph to visually display the analysis results from the analysis of variance (ANOVA) and Tukey-Kramer tests. The probability level for the statistical samples was $p < 0.05$, and the software used was NCCS and PASS (Hintze, 2004).

3. Results

The $\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$ values were for specimen DP-2489, -4.65 ‰, DP-2490, -4.59 ‰ and DP-2491, -3.73 ‰, with a mean of -4.32 ‰ and a standard deviation of 0.51 ‰. The $\delta^{18}\text{O}$ values had a mean of -6.85 ‰ and a standard deviation of 0.90 ‰, with the individual values as follows: DP-2489, -4.65 ‰; DP-2490, -7.62 ‰ and DP-2491, -7.08 ‰. An ANOVA test was performed between glyptodonts and the remaining assayed mammal herbivores from Cedral, showing significant differences ($p < 0.000000^*$, $F: 22.80$, $DF: 26$), while the Tukey-Kramer test showed that glyptodonts were statistically different from the mastodons and tapirs, but similar to the horses and mammoths (Table 1). A graph showing $\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$ v. $\delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}}$ values for the glyptodonts and remaining Cedral fauna confirms such analysis results (Fig. 3).

4. Discussion

4.a. Diet

Glyptodont $\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$ values show a mixed C_3/C_4 diet, with large quantities of C_4 plants being consumed. Gillette & Ray (1981) had previously proposed that the animal was a preferred browser. Fariña & Vizcaíno (2001) questioned such a proposal since glyptodont molars are hypselodont, with morphofunctional adaptations indicative of a grazer (Vizcaíno, De Iuliis & Bargo, 1998; Vizcaíno *et al.* 2004; Vizcaíno, 2009). The isotopic data obtained from the Cedral glyptodonts suggest that this animal ate mainly grasses.

Table 1. Result of the Tukey-Kramer test between the glyptodonts and the El Cedral fauna

	E	G	Ma	Mc	T
E	-3.53	-3.53	-3.53*	-3.53	-3.53*
G		-4.32	-4.32*	-4.32	-4.32*
Ma			-8.38	-8.38*	-8.38
Mc				-2.48	-2.48*
T					-10.67

* Groups with significant differences. E – *Equus* sp., G – *Glyptotherium* sp., Ma – *Mammuth americanum*, Mc – *Mammuthus columbi* and T – *Tapirus haysii*.

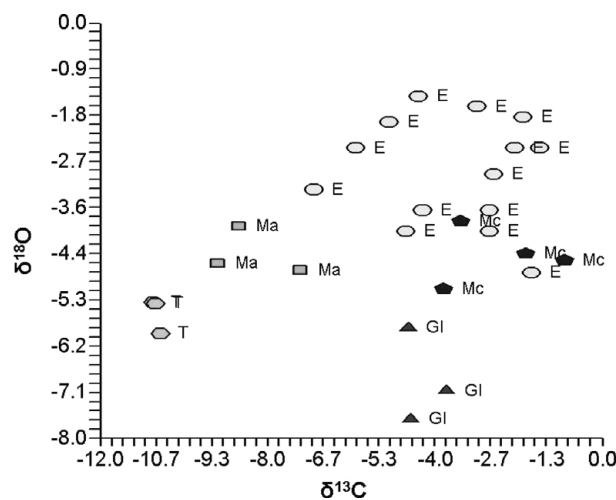


Figure 3. Graph of the $\delta^{13}\text{C}$ v. $\delta^{18}\text{O}$ values for *Glyptotherium* sp. and the faunal complex of El Cedral, México. E – *Equus* sp., G – *Glyptotherium* sp., Ma – *Mammuth americanum*, Mc – *Mammuthus columbi* and T – *Tapirus haysii*.

Data provided by this study in regard to $\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$ values supports the latter proposal, showing that the three sampled individuals had a mixed diet, but ate a large amount of C_4 plants. This is also supported by the statistical analyses, since ANOVA and Tukey-Kramer test results for glyptodont $\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$ values and those of mastodons and tapirs are significantly different, while the glyptodont values are similar to those of mammoths and horses from Cedral, which also show a C_3/C_4 mixed diet, but with a larger consumption of C_4 plants. The palynological history for the region, recorded by Sánchez-Martínez & Alvarado (in press), shows the existence of herbaceous plants from the families Poaceae, Amaranthaceae and Quenopodiaceae, all of which are C_4 plants (Keeley & Rundel, 2003), and could have been consumed by the glyptodonts.

4.b. Habitat

Based on the remains of these animals being found in lacustrine sediments, Gillette & Ray (1981) proposed that they occurred in habitats associated with rivers, lakes and other water sources, similar to those used by living capybara. Our comparison of the $\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$ and $\delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}}$ values of the studied glyptodonts and browsing species from Cedral shows quite different values, with glyptodonts being more similar to the grazing Cedral species. This is similar to the suggestions by Fariña & Vizcaíno (2001) and Rincón, White & McDonald (2008), who have indicated that this species inhabited savannas or grassland; however, the presence of springs in Cedral, as well as near other glyptodont findings

in México (Mead *et al.* 2007; Bravo-Cuevas, Ortiz-Caballero & Cabral-Perdomo, 2009), could point out that Cedral glyptodonts were living in open areas close to water sources, matching what Gillette & Ray (1981) mentioned, with a diet mainly based on C₄ plants rather than C₃ plants.

5. Conclusions

Glyptodonts (*Glyptotherium* sp.) from Cedral had a C₃/C₄ mixed diet, dominated by the consumption of C₄ plants, shown by the $\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$ values. This species in Cedral was an inhabitant of open areas close to water sources, similar to extant capybaras. However, this hypothesis would need to be tested with a larger number of specimens in order to predict any pattern in their food habits, as well as in the kind of habitat. Furthermore, the studied specimens need to be specifically identified and dated.

Acknowledgements. We thank the Consejo de Arqueología from INAH for granting the permit to obtain the osteodentine samples from the studied glyptodonts. Also, the senior author thanks CONACYT and Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM for the graduate-studies scholarship (# 200441), and the Laboratorio Universitario de Geoquímica Isotópica (LUGIS) from the Institute of Geology, UNAM, as well as F. J. Otero and R. Puente M. for analysing the samples. Dr Michael Pasenko, University of Arizona, kindly reviewed an earlier version of this manuscript, and provided useful comments to improve it. Drs Begoña Sanchez Chillón, Sergio Vizcaíno and two anonymous reviewers also contributed with useful comments.

References

- ÁLVAREZ, S. T. & POLACO, O. J. 1982. Restos pleistocénicos de dos especies de *Microtus* (Rodentia: Muridae), del norte de San Luis Potosí, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas México* **26**, 47–53.
- ARROYO-CABRALES, J., POLACO, O. & JOHNSON, E. 2007. An overview of the Quaternary mammals from México. *Courier Forschungsinstitut Senckenber*, **259**, 191–203.
- AYLIFFE, L. K., LISTER, A. M. & CHIVAS, A. R. 1992. The preservation of glacial-interglacial climatic signatures in the oxygen isotopes of elephant skeletal phosphate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **99**, 179–91.
- BRAVO-CUEVAS, V. M., ORTÍZ-CABALLERO, E. & CABRAL-PERDOMO, M. A. 2009. Gliptodontes (Xenarthra, Glyptodontidae) del Pleistoceno Tardío (Rancholabreano) de Hidalgo, Centro de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **61**, 267–76.
- BRYANT, J. D. & FROELICH, P. N. 1995. A model of oxygen isotope fractionation in body water of large mammals. *Geochemical et Cosmochimica Acta* **59**, 4523–37.
- CARRANZA-CASTAÑEDA, O. & MILLER, W. E. 2004. Late Tertiary terrestrial mammals from Central México and their relationships to South America immigrants. *Revista Brasileira de Paleontologia* **7**, 249–61.
- CERLING, T. E. & HARRIS, J. M. 1999. Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia* **120**, 347–63.
- CERLING, T. E., HARRIS, J. M., MACFADDEN, B. J., LEAKEY, M. G., QUADE, J., EISENMAN, V. & EHLERINGER, J. R. 1997. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature* **389**, 152–8.
- COPLIN, T. B. 1988. Normalization of oxygen and hydrogen isotope data. *Chemical Geology* **72**, 293–7.
- DANSGAARD, W. 1964. Stable isotopes in precipitation. *Tellus* **16**, 436–68.
- DE IULIIS, G., BARGO, S. M. & VIZCAÍNO, S. F. 2000. Variation in skull morphology and mastication in the fossil giant armadillos *Pampatherium* spp. and allied genera (Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae), with comments on their systematic and distribution. *Journal of Vertebrate Paleontology* **20**, 743–54.
- EHLERINGER, J. R., FIELD, C. B., LIZ, Z. F. & KUO, C. Y. 1986. Leaf carbon isotope ratio and mineral composition in subtropical plants along an irradiance cline. *Oecologia* **70**, 520–6.
- FARIÑA, R. A. & VIZCAÍNO, S. F. 2001. Carved teeth and strange jaws: how glyptodonts masticated. *Acta Paleontologica Polonica* **46**, 219–34.
- FERIGOLO, J. 1985. Evolutionary trends of histological pattern in the teeth of edentata (Xenarthra). *Archives of Oral Biology* **30**, 71–82.
- GILLETTE, D. D. & RAY, C. E. 1981. Glyptodonts of North America. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* **40**, 1–255.
- GRIMES, S. T., COLLINSON, M. E., HOOKER, J. J. & MATTEY, D. P. 2008. Is small beautiful? A review of the advantages and limitations of using small mammal teeth and direct fluorination analysis technique in the isotopic reconstruction of past continental climate change. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **256**, 39–50.
- HAMMER, Ø. & HARPER, D. 2006. *Paleontological Data Analysis*. Oxford: Blackwell Publishing, 351 pp.
- HILLSON, S. 1986. *Teeth*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 376 pp.
- HINTZE, J. 2004. NCSS and PASS. Kaysville, Utah: Number Cruncher Statistical Systems. Available at <http://www.ncss.com>.
- IACUMIN, P., BOCHERENS, H., MARIOTTI, A. & LONGINELLI, A. 1996. Oxygen isotope analyses of co-existing carbonate and phosphate in biogenic apatite: a way to monitor diagenetic alteration of bone phosphate? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **142**, 1–6.
- KEELEY, J. E. & RUNDEL, P. W. 2003. Evolution of CAM and C₄ carbon-concentrating mechanisms. *International Journal Plants Science* **164**, (supplement 3) S55–S77.
- KOCH, P. L. 2007. Isotopic study of the biology of modern and fossil vertebrates. In *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science* (eds R. H. Michener & K. Lajtha), pp. 99–154. Baltimore: Blackwell Publishing.
- KOCH, P. L., TUROSS, N. & FOGEL, M. L. 1997. The effects of sample treatment and diagenesis on the isotopic integrity of carbon in biogenic hydroxylapatite. *Journal of Archaeological Science* **24**, 417–29.
- KOHN, M. J. 1996. Predicting animal $\delta^{18}\text{O}$: accounting for diet and physiological adaptation. *Geochemical et Cosmochimica Acta* **60**, 4811–29.
- KOHN, M. J., SCHOENINGER, M. J. & VALLEY, J. W. 1998. Variability in oxygen isotope composition of herbivore teeth: reflections of seasonality or developmental physiology? *Chemical Geology* **152**, 97–112.
- LORENZO, J. L. & MIRAMBELL, L. 1986. Preliminary report on archeological and paleoenvironmental studies in the area of El Cedral, San Luis Potosí, México. In *New Evidence for the Pleistocene Peopling of the Americas* (ed A. L. Bryan) pp. 107–13. Orono, Maine: Center for the Study of the Early Man, University of Maine, Peopling of the Americas Symposia Series.

- MACFADDEN, B. J. 2006. Extinct mammalian biodiversity of the ancient New World tropic. *Trends in Ecology and Evolution* **21**, 157–65.
- MACFADDEN, B. & CERLING, T. E. 1996. Mammalian herbivore communities, ancient feeding ecology, and carbon isotopes: a 10 million-year sequence from the Neogene of Florida. *Journal of Vertebrate Paleontology* **16**, 103–15.
- MACFADDEN, B. J., DESANTIS, L. R. G., HOCHSTEIN, J. L. & KAMENOV, G. D. 2010. Physical properties, geochemistry, and diagenesis of xenarth teeth: prospects for interpreting the paleoecology of extinct species. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **291**, 180–9.
- MCDONOUGH, C. M. & LOUGHRY, W. J. 2008. Behavioral ecology of armadillos. In *The Biology of Xenarthra* (eds S. Vizcaíno & W. J. Loughry), pp. 281–93. Gainesville: University Press of Florida.
- MEAD, J. I., SWIFT, S. L., WHITE, R. S., McDONALD, H. G. & BAEZ, A. 2007. Late Pleistocene (Rancholabrean) Glyptodont and Pampatheres (Xenarthra, Cingulata) from Sonora, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* **24**, 39–449.
- PÉREZ-CRESPO, V. A., SÁNCHEZ-CHILLÓN, B., ARROYO-CABRALES, J., ALBERDI, M. T., POLACO, O. J., SANTOS-MORENO, A., BENAMMI, M., MORALES-PUENTE, P. & CIENFUEGOS-ALVARDO, E. 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**, 347–55.
- RÉVÉSZ, K. M. & LANDWEHR, J. M. 2002. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ isotopic composition of CaCO_3 measured by continuous flow isotope ratio mass spectrometry: statistical evaluation and verification by application to Devils Hole core DH – 11 calcite. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* **16**, 2102–14.
- RINCÓN, A. D., WHITE, R. S. & McDONALD, H. G. 2008. Late Pleistocene cingulates (Mammalian: Xenarthra) from Mene de Inciarte tar pits, Sierra de Perijá, Western Venezuela. *Journal of Vertebrate Paleontology* **28**, 197–207.
- SÁNCHEZ, B. 2005. Reconstrucción del ambiente de mamíferos extintos a partir del análisis isotópico de los restos esqueléticos. In *Nuevas técnicas metodológicas aplicadas al estudio de los sistemas ambientales: los isótopos estables* (eds P. Alcornó, R. Redondo & J. Toledo), 49–64. Universidad Autónoma de Madrid, España.
- SÁNCHEZ-CHILLÓN, B., ALBERDI, M. T., LEONE, G., BONADONNA, F. P., STENNI, B. & LONGINELLI, A. 1994. Oxygen isotopic composition of fossil equid tooth and bone phosphate: an archive of difficult interpretation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **107**, 317–28.
- SÁNCHEZ-MARTÍNEZ, F. & ALVARADO, J. L. In press. Análisis palinológico del sitio El Cedral, San Luis Potosí, México. *Instituto Nacional de Antropología e Historia, Colección Científica*, México, D.F. 10 pp.
- SMITH, B. N. & EPSTEIN, S. 1971. Two categories of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios for higher plants. *Plant Physiology* **47**, 380–4.
- TONNI, E. & PASQUALI, R. 2002. El gran intercambio faunístico americano. *Cartilla de Difusión de Ciencias Naturales, Centro de Investigación Científicas CICYTTP-Diamante* **2**, 9.
- VIZCAÍNO, S. F. 2000. Vegetation partitioning among Lujanian (Late-Pleistocene/Early-Holocene) armored herbivores in the Pampean region. *Current Research in the Pleistocene* **17**, 135–6.
- VIZCAÍNO, S. F. 2009. The teeth of the “toothless”: novelties and key innovations in the evolution of xenarthrans (Mammalian: Xenarthra). *Paleobiology* **35**, 343–66.
- VIZCAÍNO, S. F., DE IULIIS, G. & BARGO, M. S. 1998. Skull shape, masticatory apparatus, and diet of *Vassallia* and *Holmesina* (Mammalia: Xenarthra: Pampatheridae); when anatomy constrains destiny. *Journal of Mammalian Evolution* **5**, 291–322.
- VIZCAÍNO, S. F., FARIÑA, R. A., BARGO, M. S. & DE IULIIS, G. 2004. Functional and phylogenetic assessment of the masticatory adaptations in Cingulata (Mammalia, Xenarthra). *Ameghiniana* **41**, 651–64.
- VOGEL, J. C. 1978. Isotopic assessment of the dietary habits of ungulate. *South African Journal of Science* **74**, 298–301.
- WERNER, R. A. & BRAND, W. A. 2001. Referencing strategies and techniques in stable isotope ratio analysis. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* **15**, 501–19.
- WILSON, D. E. & REEDER, D. A. M. 2005. *Mammals Species of the World. A taxonomical and geographic reference*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2142 pp.
- WOODBURNE, M. O., CIONE, A. L. & TONNIN, E. P. 2006. Central American provincialism and the Great American Biotic Interchange. In *Advances in Late Tertiary Vertebrate Paleontology in México and the Great American Biotic Interchange* (eds O. Carranza-Castañeda & E. H. Lindsay), pp. 73–101. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología y Centro de Geociencias, Publicación Especial 4.