



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL, UNIDAD OAXACA**

**MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE
RECURSOS NATURALES (BIODIVERSIDAD DEL NEOTRÓPICO)**

**RECONSTRUCCIÓN PALEOAMBIENTAL DE UNA COMUNIDAD
PLEISTOCÉNICA EN MÉXICO USANDO ISÓTOPOS ESTABLES
($\delta^{13}\text{C}$ Y $\delta^{18}\text{O}$)**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS**

P R E S E N T A:

PÉREZ CRESPO VÍCTOR ADRIÁN

DIRECTORES:

Dr. Mouloud Benammi
M. en C. José Antonio Santos Moreno



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL SECRETARIA DE INVESTIGACION Y POSGRADO

ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez siendo las 13:00 horas del día 17 del mes de Septiembre del 2007 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación del **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca (CIIDIR-OAXACA)** para examinar la tesis de grado titulada:

Reconstrucción paleoambiental de una comunidad pleistocénica en México usando isótopos estables ($\delta^{13}C$ y $\delta^{18}O$)

Presentada por el alumno:

<u>Pérez</u> Apellido paterno	<u>Crespo</u> materno	<u>Víctor Adrián</u> nombre(s)							
Con registro: <table border="1"><tr><td>B</td><td>0</td><td>5</td><td>1</td><td>3</td><td>2</td><td>4</td></tr></table>			B	0	5	1	3	2	4
B	0	5	1	3	2	4			


aspirante al grado de: **MAESTRO EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Directores de tesis:


M. en C. José Antonio Santos Moreno



Dr. Mouloud Benammi


Dr. Andrés Pech Pérez


M. en C. Graciela Eugenia González Pérez


Dr. Joaquín Arroyo Cabrales

LA PRESIDENTA DEL COLEGIO


Dra. María del Rosario Arnaud Viñas



INSTITUTO POLITECNICO
NACIONAL
CIIDIR-UNIDAD-OAXACA



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESION DE DERECHOS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez el día 10 del mes Septiembre del año 2007, el (la) que suscribe **VÍCTOR ADRIÁN PÉREZ CRESPO**, alumno (a) del Programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES**, con número de registro **B051324**, adscrito al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del M. en C. José Antonio Santos Moreno y el Dr. Mouloud Benammi y cede los derechos del trabajo intitulado: **Reconstrucción paleoambiental de una comunidad pleistocénica en México usando isótopos estables ($\delta^{13}C$ y $\delta^{18}O$)**, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección **Calle Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca**, e-mail: posgrado@ipn.mx vapc79@gmail.com Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.



INSTITUTO POLITÉCNICO
NACIONAL
CIDIR-UNIDAD-OAXACA


VÍCTOR ADRIÁN PÉREZ CRESPO

RESUMEN

La dieta y el hábitat de cuatro individuos fósiles del mamut de las praderas (*Mammuthus columbi*) procedentes de las excavaciones arqueológicas en Laguna de las Cruces (Salinas, San Luís Potosí, México) del Pleistoceno Tardío, fue inferida usando isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$. Las series de muestras obtenidas en todos los individuos revelan que su dieta permanece constante durante su vida, asimismo exhiben un intervalo que va desde un consumo mayoritario de plantas C_4 a una dieta mixta C_3/C_4 . Las comparaciones efectuadas a nivel poblacional revelan que existen diferencias entre dos de los individuos en comparación a los otros dos. Esto se pudo deber a la edad puesto que estos individuos son juveniles en comparación a los otros dos, que son adultos aunque no se descarta que pertenezcan a manadas distintas. Las comparaciones efectuadas de valores de ^{13}C de trabajos previos en Florida, New México y Texas en Estados Unidos de América y El Cedral, San Luís Potosí en México, no indican diferencia alguna, por lo que la población de Laguna de las Cruces, en promedio, tenía una dieta mixta C_3/C_4 . Asimismo las diferencias entre los valores de ^{18}O con los mamuts de EUA son explicadas por un gradiente altitudinal, al encontrarse Laguna de las Cruces a mayor altura que sus contrapartes estadounidenses. Las comparaciones efectuadas con especies ramoneadoras de Florida con este isótopo en conjunto con el de ^{13}C indican que la población de Laguna de las Cruces habitaba en zonas abiertas, como un pastizal o una pradera. Esto es congruente con estudios palínológicos en la zona que indican la presencia de una gran pradera que se extendía desde el centro de Canadá hacia el centro de México así como la presencia de *Camelops hesternus*, *Bison bison* y *Equus* sp. en la zona; por lo que los mamuts de Laguna de las Cruces se pueden considerar como pacedores – ramoneadores de zonas abiertas y esta localidad en el Pleistoceno Tardío, como un pastizal o pradera.

Palabras claves: *Mammuthus columbi*, Laguna de las Cruces, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$, dieta, habitat.

ABSTRACT

The diet and habitat on four of fossil individuals of the grassland mammoth (*Mammuthus columbi*) from archeological excavations in Laguna de las Cruces (Salinas, San Luis Potosi, México) of the Late Pleistocene was inferred using stable isotopes $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$. The serial samples obtained from all individuals show that its diet remains constant during its life, likewise reveal an interval between C_4 plants to mixed C_3/C_4 feeders. The comparisons at populational level show difference between two individuals in comparison with other two. This probably was due the age, since first two individuals are youthful in comparison to the other two, that are adults although does not discarded that they belong to different herds. The comparisons at ^{13}C previous values research's in Florida, New Mexico and Texas in United States of America and El Cedral, San Luis Potosi, México do not indicate any difference, therefore in average Laguna de las Cruces population had mixed C_3/C_4 feeders. Likewise the difference between ^{18}O values with mammoths from EUA are explicated because of the altitudinal gradient, Laguna de las Cruces is altitudinal bigger that American counterparts. The comparisons in browser species from Florida with this isotope and ^{13}C show that Laguna de las Cruces population lived in open zones, like a grassland or meadow. This is congruent with palinological evidences in the zone that shows the presence of a big grassland that extend since Canada center to Mexico center and also the *Camelops hesternus*, *Bison bison* and *Equus* sp. presence in the zone; reason why mammoths from Laguna de las Cruces are considered as mixed feeders of open zones, and this locality probably was a grassland or meadow in the Late Pleistocene.

Key words: *Mammuthus columbi*, Laguna de las Cruces, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$, diet, habitat.

AGRADECIMIENTOS.

Al M. en C. José Antonio Santos Moreno por su confianza, amistad y apoyo como tutor tanto de la tesis, aun cuando no es su área, como en la maestría.

Al Dr. Mouloud Bennami por el apoyo como tutor que me dio en el transcurso de la tesis.

Al Dr. Joaquin Arroyo Cabrales por haberme aceptado y apoyo como su alumno cuando le propuse la realización del presente trabajo desde el 2004.

A las personas que fueron parte de mi comité tutorial: M. en C. Graciela Eugenia González Pérez y Dr. Andrés Pech por sus comentarios que permitieron enriquecer el presente trabajo.

Al Consejo Nacional de Arqueología del Instituto Nacional de Antropología e Historia y el Biol. Oscar J. Polaco por el permiso otorgado para realizar el presente trabajo con el material de El Cedral y Laguna de las Cruces, albergado en la Colección Paleontológica del Laboratorio de Arqueozoología, Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico de la institución a su cargo, así como al personal del mismo por las facilidades otorgadas.

Al personal del Laboratorio Universitario de Geoquímica Isotópica del Instituto de Geología de la UNAM por la realización de los análisis.

A la Dra. Margarita Caballero del Instituto de Geofísica de la UNAM por haberme prestado material y reactivos para la preparación de las muestras.

A la Geol. Doris Leticia por su amistad durante mi estancia en el Anexo de Paleomagnetismo y apoyo en conseguir artículos y libros.

A la M. en C. Claudia Ballesteros del Instituto de Biología de la UNAM por haberme ayudado con la georreferenciación de las localidades de Estados Unidos, sin los cuales parte de los análisis no se hubieran realizado así como haberme facilitado algunos libros de la Biblioteca del Instituto de Biología.

Al Dr. Felipe Magaña del CICIMAR-IPN por haber facilitado las tesis dirigidas por el en isótopos estables misma que sirvieron para aprender mas sobre la aplicación de esta técnica.

A CONACYT y PIFI por haberme otorgado las respectivas becas durante el postgrado.

DEDICATORIA.

A mi madre Silvia, y mis hermanos Marcos Ulises y Ursula Andrea por tener la capacidad de soportarme durante 28 años, no es fácil tenerme como hijo y como hermano.

A mis abuelos Saturnino Pérez Merlín y Esperanza Crespo Chincoya si no los hubiera conocido no seria la persona que soy el día de hoy.

Mis queridos cuates de la licenciatura: Emmanuel, Maribel, Maria, Magali, Victorino, Chayo, Oscar, Josué, Sandra, Irene, Vidalia, Vicky, Yesenia por su amistad y gratos momentos que vivimos durante toda la licenciatura.

Mis camaradas de la maestría: Nallely, Sadoth, Tere, Ana Laura, Ernesto, Zaneli, Jeannette, Nancy, Remedios, José Luís, Arisbe, Eugenio, por todos los gratos momentos que vive con ellos durante el postgrado y los consejos que recibí de ellos.

Mi cuate del Bachillerato Javier por su gran amistad que me otorgo durante esta etapa de mi vida.

Al Dr. Sergio R.S. Cevallos Ferriz por haberme dado la oportunidad en el 2002 y 2003 de trabajar con el y haberme permitido realizar algo que consideraba un sueño: el hacer investigación en paleontología en la UNAM.

A la M. C. Nereyda Vite Alejandrez por haberme apoyado durante mi residencia profesional.

A mis cuadernos del Laboratorio de Paleobotánica del Instituto de Geología de la UNAM: Beraldi, Carlos, Emilio, Israel y Laura por su apoyo durante mi estancia con ellos en el 2003 y su amistad que me han otorgado aun cuando volví al buen camino "paleontología de vertebrados".

Al Andrés y Jaime por su apoyo y amistad que me dieron durante los semestres que estuve conviviendo con ellos en "pejetitlán".

Al CIIDIR-IPN por haberme permitido realizar mi trabajo de paleontología con ellos y por la enseñanza de calidad que recibí.

A todas aquellas personas que han creído en mi, en especial a "mis hermanos del Centro Histórico" por haberme enseñado a ver mas en mi interior y creer en un poco mas en el "jefecito".

Y finalmente, a los editores de Fernández Editores, por ponerme el gusanito de ser paleontólogo a los 9 años, ya que si ellos no hubieran escrito El Gran Libro de los Dinosaurio y El Gan Libro de los Animales Prehistóricos yo no estaría escribiendo estas líneas.

A todos ellos, **"MUCHAS GRACIAS"** esta tesis les pertenece mas ustedes que a mi.

“No existe frustración en intentar algo y fracasar
la mayor frustración es no haberlo intentado”
Cap. Héctor Dávila Cornejo.

ÍNDICE

Capítulo	Página
RESUMEN	4
ABSTRACT	5
Índice de figuras	11
Índice de cuadros	12
1. INTRODUCCIÓN	13
2- ANTECEDENTES	16
2.1 Isótopos estables	16
2.2. C ₃ , C ₄ y CAM	19
2.3. Esmalte	21
2.4. Oxígeno	23
3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	24
3.1. General	24
3.2. Particulares	24
3.3. Hipótesis	24
4. MATERIALES Y MÉTODOS	25
4.1 Lugar de estudio	25
4.2. Extracción de esmalte	25
4.3. Preparación de las muestras	27
4.4. Análisis estadístico	28
5. RESULTADOS	31
5.1. Análisis por individuo	31
5.2. Comparaciones con localidades del sur de Estados Unidos	36
5.3. Comparación con taxa ramoneadores de Florida	37
6. DISCUSION	39
6.1. Variación individual	39
6.2. Comparaciones de carbón y oxígeno de Laguna de las Cruces vs otras localidades	41
6.3. Hábitat y ambiente	47

ÍNDICE

Capítulo	Página
7. CONCLUSIONES	50
LITERATURA CITADA	52
ANEXOS	58

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Localización de Laguna de las Cruces	26
Figura 2. Columna estratigráfica de Laguna de las Cruces	26
Figura 3. Molares usados en este estudio	28
Figura 4. Modelo de estacionalidad de la dieta	29
Figura 5. Sitios de Estados Unidos	30
Figura 6. Modelo para separar tipo de hábitat	30
Figura 7. Valores de carbono y oxígeno del individuo DP-1975	32
Figura 8. Valores de carbono y oxígeno del individuo DP-1976	33
Figura 9. Valores de carbono y oxígeno de la primera placa del individuo DP-1978	34
Figura 10. Valores de carbono y oxígeno de la segunda placa del individuo DP-1978	35
Figura 11. Valores de carbono y oxígeno del individuo DP-1979	36
Figura 12. Valores de carbono y oxígeno de las especies ramoneadoras y Laguna de las Cruces	37
Figura 13. Valores de oxígeno (smow) vs. latitud	43
Figura 14. Valores de oxígeno (smow) vs. la altitud	44
Figura 15. Valores de oxígeno (vpdb) vs. la altitud	45
Figura 16. Regresión lineal entre la altitud y el oxígeno	46
Figura 17. Tipo de hábitat de <i>Mammuthus columbi</i> de Laguna de las Cruces	48

ÍNDICE DE CUADROS

	Página
Cuadro 1. Isótopos comúnmente usados	17
Cuadro 2. Estándares de los isótopos	18
Cuadro 3. Comparación entre las vías fotosintéticas	21
Cuadro 4. Valores de carbono presente en el esmalte para ramoneadores, dieta mixta y pasedores	22
Cuadro 5. Estadísticos descriptivos	31
Cuadro 6. Resultados de la Prueba de Tukey	39

1. INTRODUCCIÓN

En el Pleistoceno Tardío (120,000–10,000 años antes del presente A.P), las condiciones ambientales y las especies animales que habitaban México eran diferentes a las actuales. Las condiciones climáticas presentes en dicho periodo se caracterizaban por ser mas húmedas y frías que en la actualidad, lo que provoco la aparición de ecosistemas habitados por especies que no tienen contraparte actual (Polaco y Arroyo-Cabrales, 2001).

En el caso del centro de México, este se caracterizaba por poseer una pradera, misma que se extendía hasta Canadá (Webb, 1977; Arroyo-Cabrales *et al.*, 2006). Dadas las condiciones climáticas existentes muchos cuerpos de agua de grandes extensiones aparecieron rodeados por estas praderas y bosques. Estos sitios se encontraban habitados por manadas de mamuts, bisontes, caballos, camélidos, felinos dientes de sable, leones del Pleistoceno, osos de caras cortas y lince en las praderas así como venados, perezosos, mastodontes y osos negros en los bosques cercanos (Johnson *et al.*, 2002).

Sin embargo, para reconstruir estos ambientes, se ha recurrido a diversas metodologías, destacando principalmente el uso de las características morfológicas de las especies fósiles y el registro polínico. Mendoza (2005) señala que el empleo de las características morfológicas de las especies fósiles, se basa en la comparación y medición de algunos huesos y dientes; para estos últimos, se afirma que dientes braquidontos, cuyas coronas dentales son bajas (Simpson, 1969), son representativos de herbívoros con hábitos ramoneadores y que habitan en zonas boscosas mientras que los dientes hipsodontos, con coronas dentales altas, están relacionados con hábitos pacedores y zonas abiertas (MacFadden, 2000).

Usando esta aproximación, Mooser y Dalquest (1975) indican que por la morfología de las especies fósiles encontradas en El Cedazo, Aguascalientes, de las que se infiere como de hábitos pacedores, ésta zona era una pradera semiárida con algunos arbustos. Morett *et al.* (2003) señalan que por la presencia de *Mammuthus columbi*, *Camelops hesternus*, *Equus* sp. y *Bison* sp. en Tocuila, Estado de México, todos ellos hipsodontos, esta zona en el Pleistoceno Tardío era un pastizal. Sin embargo, Koch *et al.* (1998) indican que se debe tener cuidado con este tipo de aproximaciones, ya que por ejemplo, *Mammuthus*, hipsodonto, tiene dientes similares a los de los actuales elefantes actuales, los que no consume

exclusivamente pastos, sino que pueden incluir en su dieta hojas y arbustos sin ningún problema.

En cambio el uso del registro palinológico, se basa en la determinación de los granos de polen colectados de una perforación o afloramientos y su respectiva comparación con sus contrapartes modernas, lo que permite inferir el tipo de vegetación que se desarrollaba en la zona (Metcalf *et al.*, 2000).

Otra forma de inferir esto es el uso de técnicas biogeoquímicas, utilizando isótopos estables de carbono y oxígeno. Esta se basa en la proporción de $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ presentes en el apatito del esmalte y el colágeno de los huesos, y su comparación con valores ya conocidos de organismos pacedores, ramoneadores y de dieta mixta (Meachen, 2003). La combinación de estos datos con $^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$ permite distinguir entre una zona cerrada, por ejemplo un bosque, de una zona abierta, como una pradera (Kohn *et al.*, 2005).

Esta aproximación ha dado resultados interesantes, Fox y Fisher (2004) indican que Gomphotheridae (gonfoterios), por el tipo de dentición, se han considerado como ramoneadores, pero la composición isotópica de algunos ejemplares de Florida indica hábitos pacedores y caballos de la misma localidad, muestran valores isotópicos de un ramoneador. Sánchez *et al.* (2004) en un trabajo realizado con gonfoterios de Sudamérica, encuentran que el tipo de dieta variaba de un país a otro, dependiendo ello de la latitud y la altitud del sitio. El usar esta técnica junto con datos morfológicos y palinológicos contribuye a comprender mejor la dieta y el tipo de hábitat que presentaban las especies extintas.

Aunque esta última técnica ha sido ampliamente usada en Estados Unidos de América, Europa, Asia, África y Sudamérica, en México no existen trabajos que usen esta aproximación. Montellano-Ballesteros y Jiménez-Hidalgo (2006) hacen una referencia a la falta de trabajos de este tipo en nuestro país. Estos autores proponen una serie de preguntas interesantes para ser resueltas por esta técnica, dados los resultados obtenidos principalmente en Estados Unidos de América. Dos de estas preguntas: ¿cuales serían los resultados que se obtendrían si esta técnica se aplica en México? y ¿las especies mantiene sus preferencias alimenticias independientemente del lugar donde habitaban o estas van a cambiar de acuerdo con la latitud?

Este trabajo es la primera aproximación en este campo en México, usando para ello a ejemplares de *Mammuthus columbi* de Laguna de las Cruces, San Luís

Potosí, taxón que se ha inferido como un paceror por estudios previos en ejemplares de Estados Unidos y las zonas donde habitaba como praderas.

2. ANTECEDENTES

2.1. Isótopos estables

Los isótopos estables son elementos que tienen la misma masa atómica pero distinto número atómico y no se transforman en otro elemento a diferencia de los inestables (Redondo, 2005).

White (2001) y Redondo (2005) describen las siguientes características para estos elementos:

- 1.- Tienen pesos atómicos bajos.
- 2.- Tienen diferencias de masa relativamente grandes.
- 3.- Corresponden a elementos que son muy abundantes en la naturaleza.
- 4.- Algunos elementos como el carbono y el nitrógeno presentan varios estados de oxidación.
- 5.- Forman distintos tipos de enlaces químicos que van desde el iónico hasta el covalente.
- 6.- Forman una gran variedad de compuestos y son importantes constituyentes de diversos compuestos ya sean sólidos o líquidos.
- 7.- La abundancia del isótopo más ligero es mucho mayor que la del pesado como se puede apreciar en el Cuadro 1.

Este punto es de suma importancia para este tipo de estudios así como los neontológicos donde también se aplica esta técnica,, ya que la diferencia entre la proporción de isótopos livianos y pesados entre diversos compuestos son provocados por diversos procesos naturales o antropogénicos, siendo uno de ellos el fraccionamiento isotópico (Rubestien y Hobson, 2004).

Squeo y Ehleringer (2004) indican que existen dos tipos de procesos que ocasionan este fraccionamiento. El primero es llamado fraccionamiento cinético y se debe a que la ruptura de la molécula que contiene el isótopo más pesado es más difícil que aquella que contiene el isótopo más liviano. Un ejemplo de este tipo de fraccionamiento es la fotosíntesis. El segundo tipo se denomina fraccionamiento de equilibrio o difusivo y se debe a las diferencias entre las propiedades físicas de las moléculas que contienen isótopos pesados o livianos respectivamente, por ejemplo, la diferencia que existe en las moléculas de agua en forma líquida y en forma gaseosa, ya que las propiedades físicas de un líquido son distintas a las de un gas (Ehleringer y Cerling, 2002).

Cuadro 1. Isótopos estables comúnmente usados en diversos estudios y sus respectivas abundancias (tomado de Ehleringer y Cerling, 2002 y Squeo y Ehleringer, 2004).

Elemento	Isótopo	Abundancia (%)
Hidrógeno	¹ H	99.985
	² H	0.015
Carbono	¹² C	98.89
	¹³ C	1.11
Nitrógeno	¹⁴ N	99.63
	¹⁵ N	0.37
Oxígeno	¹⁶ O	99.759
	¹⁷ O	0.037
	¹⁸ O	0.204
Estroncio	⁸⁴ Sr	0.56
	⁸⁶ Sr	9.86
	⁸⁷ Sr	7.02
	⁸⁸ Sr	82.56

Únicamente el primer tipo de fraccionamiento es útil para diversos tipos de estudios donde se involucra material biológico, ya que la formación de diversos tipos de tejidos involucra diversas reacciones bioquímicas (Santiago *et al.*, 2005); esto es porque las reacciones metabólicas involucra reacciones donde se construyen o destruyen diversos compuestos con lo que la proporción entre isótopos pesados y livianos se modifican y estos pueden ser medidos posteriormente usando la siguiente formula: $\delta X = (R_{\text{muestra}} / R_{\text{standar}} - 1) \times 1000$ (Dawson *et al.*, 2002).

Donde R_{muestra} es la muestra a analizar y R_{standar} es el estándar internacional establecido para el elemento a analizar. A continuación se presentan los distintos elementos usados comúnmente y sus respectivos estándares (Cuadro 2).

Cuadro 2. Estándares de los isótopos estables mas usados (Tomado de Squeo y Ehleringer, 2004).

Elemento	Estándar	Valor
Hidrógeno	SMOW	0.0001558
Carbono	PDB	0.0112372
Nitrógeno	AIR	0.00036765
Oxígeno	SMOW	0.0020052

Una ventaja adicional de los isótopos estables es que al participar en los procesos metabólicos van a formar parte de los diversos tejidos, ya sean inertes o vivos; por lo que en paleontología son ampliamente útiles, ya que por lo general, las partes mas duras son las que se fosilizan y con ello, los restos pueden ser sometidos a un análisis isotópico, y se comprueban hipótesis basadas en datos morfológicos. Esto puede ser el inferir la dieta de especies extintas (Clementz *et al.*, 2003), deducir como se encontraba conformada la cadena trófica de ecosistemas antiguos (Palmqvist *et al.*, 2003), reconstruir patrones de migración (Hoppe, 2004), deducir la temperatura corporal de especies extintas (Barrick *et al.*, 1999) ó los cambios de temperatura ambiental (Vonhof *et al.*, 2000) y reconstrucción del tipo de vegetación de una zona (Koch *et al.*, 2004).

Koch (1998) señala que para realizar este tipo de estudio se emplean huesos y dientes de mamíferos, otolitos de peces, conchas de moluscos, restos de huevos de aves y reptiles, e inclusive paleosuelos y maderas (Hope y Lobo, 2002; Fox y Koch, 2003).

En ecología también son usados para el establecimiento de patrones de migración (Kelly y Finch, 1998), la comprensión de la fisiología de ciertas especies (Smith *et al.*, 2002), manejo de plagas comerciales (Prasifka y Heinz, 2004), la comprensión de los flujos de energía en los ecosistemas (Boutton *et al.*, 1999) y la conservación de especies (West *et al.*, 2006). Además tanto la arqueología como la antropología los emplean para inferir la dieta de los pobladores de asentamientos humanos antiguos asentamientos humanos (Finucane *et al.*, 2006) y en estudios de cambio climático donde se usan conchas fósiles, foraminíferos o núcleos de hielo con el fin de observar los cambios climáticos del pasado y hacer modelos predictivos (Ghosh y Brand, 2003).

Sin embargo, a pesar del gran potencial de este tipo de estudios, en México, son casi inexistentes. Herrera *et al.* (2001) y Herrera *et al.* (2005) los han utilizados para determinar la fuente proteica de dos especies de murciélagos, y la respuesta a la abundancia de frutos en diversas temporadas de dos especies de aves en bosques tropicales. Aguilar-Castro (2003), Escobedo-Sánchez (2004) y Velasco-Tarelo (2005) quienes los utilizaron en estudios ecológicos de diversas especies de tiburones. García-García *et al.* (2003) para cuantificar la eficiencia en el uso de agua de *Pinus greggii* mientras que Lounejeva *et al.* (2006) para inferir cambios ambientales en Teotihuacán usando paleosuelos.

Los isótopos más empleados son los de: hidrógeno, para determinar la fuente de agua empleada por el organismo; nitrógeno, para el establecimiento de las cadenas tróficas; oxígeno, para el cálculo de temperaturas; estroncio en la reconstrucción de patrones de migración; y carbono para determinar la dieta de los organismos y reconstruir el tipo de vegetación (Ehleringer y Cerling 2002). Para este último, existen dos isótopos estables, siendo el C^{12} el más abundante y el C^{13} el de menor proporción, lo cual lo hace muy útil para identificar el tipo de fotosíntesis, lo que a su vez permite establecer la dieta de los animales, con lo que se puede comprobar las hipótesis previas basadas en datos morfológicos acerca de los hábitos alimenticios de una o varias especies y dar una idea del tipo de vegetación de la zona, que existe o existía (MacFadden *et al.* 2004).

2.2. C_3 , C_4 y CAM

La vía metabólica por la cual las plantas fijan el carbono es la fotosíntesis y existen tres variantes: los mecanismos fotosintéticos C_3 , C_4 y CAM (Gröcker, 1997).

Ehleringer y Cerling (2002) consideran que la forma C_3 es la vía fotosintética más antigua de las plantas; el primer producto obtenido en el proceso es una molécula de tres carbonos, la ribulosa 1, 5 bifosfato carboxilasa/ oxigenasa (rubisco). La hoja que presentan esta ruta metabólica no presenta ninguna estructura anatómica especial, y los principales grupos de plantas que presentan este tipo de fotosíntesis son árboles y arbustos dicotiledóneos y algunas herbáceas de zonas frías, distribuyéndose estas en las zonas templadas principalmente (White, 2001).

En contraste, en la vía fotosintética C_4 , el primer producto obtenido es una molécula de cuatro carbonos, la fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPC) (O'Leary, 1981). Waller y Lewis (1978) indican que la estructura foliar de las plantas que tienen

esta vía muestran algunas modificaciones, al presentar células del mesófilo y células de la vaina, y a estas adaptaciones se les denomina anatomía Kranz. En estas células es donde se lleva a cabo la fotosíntesis por etapas. En la primera las células del mesófilo producen una molécula de cuatro carbonos y en la segunda en las células de la vaina producen moléculas de tres carbonos.

Según Keeley y Rundel (2003) estas plantas se distribuyen en zonas tropicales y áridas; los principales grupos de plantas que presentan esta vía son herbáceas monocotiledóneas principalmente y algunos árboles y arbustos dicotiledóneos así como las pteridofitas. Esta vía es mas reciente en comparación a la anterior, Cerling *et al.* (1997) y Latorre *et al.* (1997) señalan que surgió entre hace ocho y siete millones de años en el Mioceno en las angiospermas.

La diferencia entre ambos tipos de fotosíntesis puede ser identificada por un análisis de isótopos estables. Ya que el ^{13}C es mas pesado que el ^{12}C , las plantas deberán elegir entre usar entre una forma y la otra (Medrano y Flexas, 2000). Puesto que las plantas C_3 tienden a difundir el carbono del CO_2 a su interior estas discriminan el ^{13}C ; pero las C_4 bombean a su interior el CO_2 , por lo que no existe discriminación alguna. O'Leary (1981) señala como valores para las plantas C_3 , $-27.1 \pm 2.0 \text{‰}$ y para las C_4 $-13.1 \pm 1.2 \text{‰}$.

La tercera forma, la CAM se encuentra principalmente en plantas que viven en zonas áridas, usan tanto la rubisco como la PEPC para iniciar el proceso fotosintético, su anatomía foliar es suculenta y el proceso fotosintético se realiza de forma espacial, no temporal como las C_4 (Medrano y Flexas, 2000; Keeley y Rundel, 2003). Gröcker (1997) afirma que sólo constituyen una pequeña porción de las plantas y que presentan un intervalo isotópico que incluye a las otras dos, estas no son fáciles de distinguir por medio de un análisis isotópico de las C_3 y C_4 . (Cuadro 3).

Cuadro 3. 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 por 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 abiertas y hábitat áridos	Regiones y hábitats áridos.

2.3. Esmalte

Kardong (1999) indica que el diente esta conformado por tres tipos de tejidos inertes: el cemento, la dentina y el esmalte. En particular Koch (1998) propone que el esmalte es más empleado para efectuar estudios paleontológicos que involucran el uso de técnicas basadas en isótopos estables al ser más resistente a los procesos diagenéticos.

El esmalte, la dentina y el colágeno se hallan compuestos de cristales de hidroxiapatita, un mineral de fosfato de calcio cuya formula es $Ca_{10} (PO_4)_6 (OH)_2$, materia orgánica y agua. Sin embargo aún cuando los tres tipos de tejidos tienen la misma composición, el esmalte es más compacto, menos poroso, tiene una menor cantidad de agua además que los cristales de hidroxiapatita son más grandes (Kohn *et al.*, 1999), lo cual lo hace resistente a la contaminación química que puede haber durante el proceso de fosilización (Stanton y Carlson, 2004).

La integración del carbono al esmalte se da al ser sustituido el PO_4 por CO_3 , (Balasse, 2002), este último se deriva del HCO_3 de la sangre, mismo que posteriormente es usado para la construcción, por diversos procesos metabólicos, de distintas moléculas y tejidos (Koch, 1998).

Dependiendo del tejido o fuente de donde se obtuvo el carbono, los valores van a tender a variar, así los herbívoros tendrán valores cercanos a las plantas de las cuales se alimentan: los pacedores valores cercanos a plantas C₄, y los ramoneadores valores cercanos a plantas C₃, pero considerando un incremento en los valores de este isótopo en los animales con respecto al de las plantas de 14 ‰, debido al enriquecimiento que se da en los valores de carbono, producto del metabolismo propio de los animales (Kohn y Cerling, 2002). Conviene aclarar que los valores obtenidos para los herbívoros tienden a variar según la precisión del espectrómetro que se use (Cuadro 4).

Sánchez-Chillón (2005) señala que para un carnívoro estos valores tienden a ser más bajos, dado que la fuente donde obtienen el carbono proviene son las proteínas y los lípidos de la carne que consumen, por lo que con isótopos de carbono se puede inferir la posición trófica que ocupa un organismo, aunque los isótopos de nitrógeno son los mejores para este tipo de estudio (Palmqvist comunicación personal., 2004).

Cuadro 4. Valores de carbono para el esmalte. Ramoneador alimentación de plantas C₃; pacedor: pastos C₄; dieta mixta, incluye tanto hojas como pastos (plantas C₃ y C₄). Los valores se encuentran expresados en partes por mil (‰).

Fuente	Ramoneador	Dieta mixta (C ₃ /C ₄)	Pacedor
Sánchez- Begoña <i>et al.</i> , 2004	-10 a -16		- 2 a 2
Gröcker, 1997	-8		-3 a 3
MacFadden y Cerling, 1996	-19 a -9	-9 a -2	-2 a 2
Koch <i>et al.</i> , 1998	-13.5		0.5
Palmqvist <i>et al.</i> , 2004	-16		3
Connin <i>et al.</i> , 1998	-12 a -13		- 1 a 3
Sánchez- Chillón, 2005	-14		0
Latorre <i>et al.</i> , 1997	-15 a -8		-2 a 2

2.4. Oxígeno

Sponheimer y Lee-Thorp (1999), consideran que la información proporcionada por los análisis basados en isótopos de carbono, que intentan inferir la dieta de un organismo fósil, es a veces incompleta, por la incapacidad de distinguir en ocasiones, los hábitos alimentarios y el nicho ecológico de especies simpátricas. Por ello sugieren el uso conjunto de isótopos estables de oxígeno para resolver estos problemas.

Existen tres tipos de isótopos estables de oxígeno, ^{16}O , ^{17}O y ^{18}O , pero únicamente el ^{16}O y ^{18}O son usados para estudios que involucren isótopos estables (Fry, 2006); estos forman parte de los organismos a través del agua ingerida, el CO_2 y O_2 (Hoeffs, 1997). El agua ingerida es una de las principales fuentes de oxígeno y, no menos importante que la aportada por los alimentos que son consumidos, la derivada de los procesos metabólicos y el oxígeno presente en la atmósfera (White, 2001).

El agua corporal del cuerpo de los organismos, es integrada, por diversas vías metabólicas a los diferentes tejidos, como el esmalte, reflejando así el tipo de clima, la dieta y los aspectos fisiológicos del organismo (Thewissen *et al.*, 1996; Lindars *et al.*, 2001). Esto es importante, ya que con esto se puede separar el nicho ecológico y la conducta alimenticia de una especie fósil; así se conoce que las plantas C_4 se encuentran más enriquecidas con ^{18}O con respecto a las C_3 (Kingston y Harrison, 2007); y hay un enriquecimiento de ^{18}O en organismos con hábitos ramoneadores o dieta mixta en comparación con los pasedores, lo que permite distinguir el tipo de dieta en especies simpátricas y su conducta alimenticia (Kohn *et al.*, 1998).

3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

3.1. General

Realizar la reconstrucción paleoecológica de Laguna de las Cruces, (Salinas, San Luís Potosí, México) usando isótopos de carbono y oxígeno presentes en el esmalte del mamut *Mammuthus columbi*.

3.2. Particulares

- 1.- Determinar la composición dietética y tipo de hábitat de los *Mammuthus columbi* presentes en la localidad.
- 2.- Inferir el tipo de vegetación existente en el Pleistoceno Tardío en la zona.
- 3.- Comparar si el patrón pacer y preferencia por hábitat abiertos se mantiene en los individuos de *Mammuthus columbi* de Laguna de las Cruces con sus homólogos de Estados Unidos.

3.3. Hipótesis

Dado que se conoce que los *Mammuthus columbi* tuvieron hábitos alimentarios paceres y preferencia por hábitat abiertos, esto deberá reflejarse en la composición isotópica presente en el esmalte de los mamuts de Laguna de las Cruces.

4. MATERIALES Y METODOS

4.1. Lugar de estudio

Laguna de las Cruces se encuentra al oeste del poblado de Salinas en el estado de San Luís Potosí. México (22° 43' N y 102° 01'W) (Mirambell, 1982; Figura 1). Se han encontrado restos de *Mammuthus columbi*, *Equus* spp., *Camelops hesternus* y *Bison bison*, por lo que en conjunto se puede concluir por la presencia de estos taxones, que la fauna pertenece al Pleistoceno Tardío, sin embargo no existen fechamiento alguno que permita determinar con exactitud la edad a que pertenece. La zona se considera que debió haber sido un pastizal o una pradera, misma en la que la fauna acudía a saciar su sed a la laguna presente en el sitio durante el Pleistoceno Tardío (Ferrusquía -Villafranca 1978; Álvarez, 1982; Polaco, 1982). Junto con estas especies, se han encontrado rastros de actividad humana por lo que el sitio tiene un importante valor arqueológico (Mirambell, 1982).

La estratigrafía local de los sedimentos se encuentra representada por calizas, lutitas del Cretácico y sobre estas rocas ígneas, suelos rojos, turbas y sedimentos lacustres (Figura 2), siendo en estos últimos donde fueron encontrados los restos fósiles (Reyes, 1982). Los estudios edafológicos llevados a cabo en la zona indican que la zona fue mas húmeda a principios del Pleistoceno Tardío pero conforme fue avanzando el tiempo el clima se hizo mas cálido y seco, por lo que el nivel de la laguna comenzó a descender hasta llegar a su configuración actual (Flores, 1982).

Los ejemplares usados en el presente estudio están bajo resguardo de la Colección Paleontológica del Laboratorio de Arqueozoología, Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, Instituto Nacional de Antropología e Historia con números de catalogo DP-1975, DP-1976, DP-1978 y DP-1979. Además se contó con el permiso para los análisis destructivos por parte del Consejo de Arqueología del INAH.

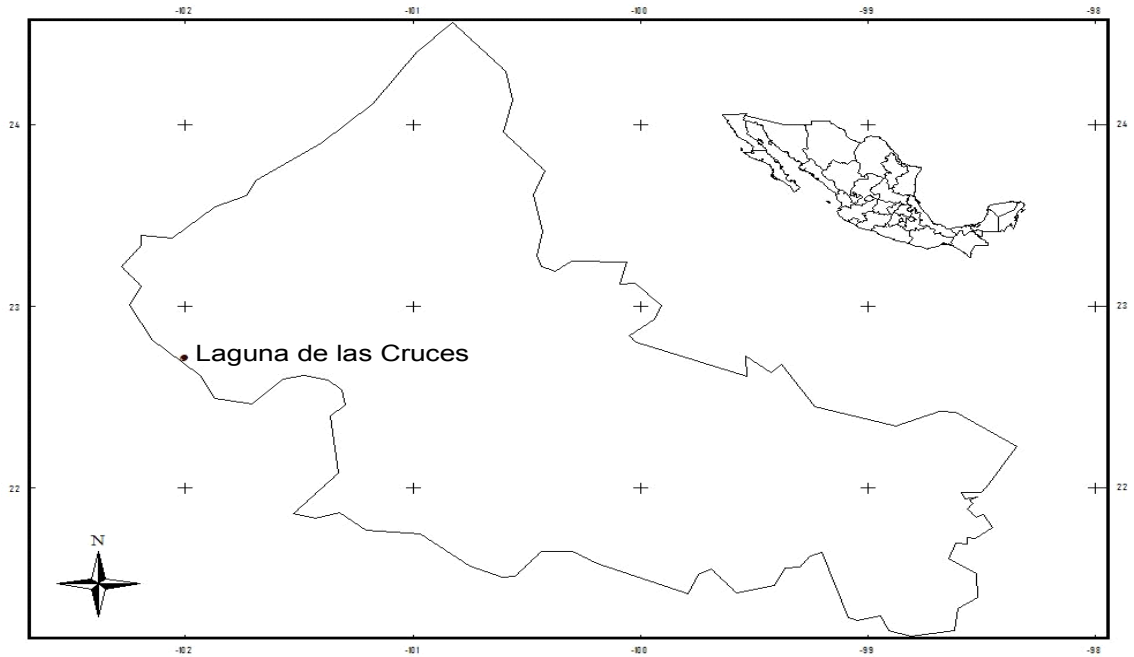


Figura 1. Localización de Lagunas de las Cruces, San Luís Potosí México.

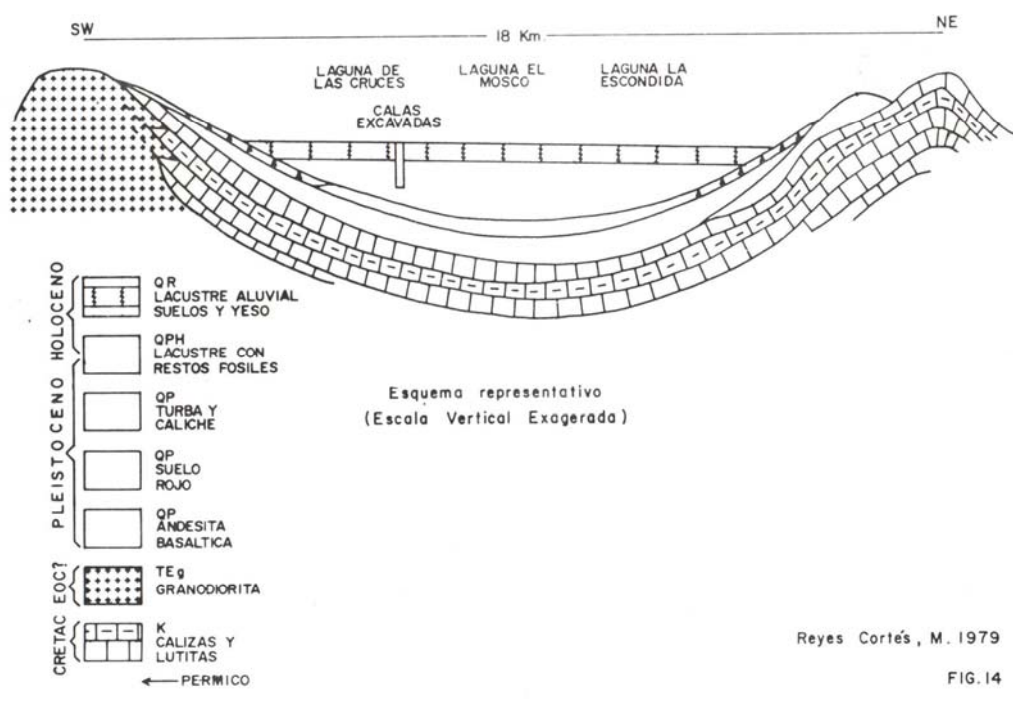


Figura 2. Estratigrafía de Laguna de las Cruces. Fuente: Reyes, 1982.

4.2. Extracción de esmalte

Para extraer el esmalte se utilizó un taladro marca Dremel. Se procedió a obtener una serie de muestras de los molares de dos formas: en algunos de ellos se obtuvieron las muestras taladrando una sola placa desde cerca de la raíz hacia la zona oclusal con surcos de 1 cm de separación (Figuras 3c y 3d). Para tal fin primero se limpio la zona con un percutor neumático, alcohol y una espátula con objeto de eliminar carbonatos adheridos a la placa.

La otra forma de obtener el esmalte dental fue taladrando únicamente la zona oclusal de los molares (Figura 3a y 3b). Esto se debió a que en algunos casos era muy difícil limpiar la zona lateral de los molares sin causarles un daño de consideración. Al igual que en los anteriores, antes de comenzar a extraer el esmalte, la zona oclusal fue limpiada con alcohol y espátula.

Es importante aclarar que esta forma de extraer las muestras se debió a que el molar de los proboscidios, incluyendo el de mamut, es un conjunto de placas que se forman una después de la otra y el molar va emergiendo de la zona distal hacia mesial, desplazando al molar que se encuentra en la mandíbula.

4.3. Preparación de las muestras

La metodología se basó en la propuesta por MacFadden y Cerling (1996). Una vez obtenido el esmalte dental, este se trituró en un mortero con pistilo y posteriormente se tamizó, esto fue con el objeto de obtener un polvo fino. A continuación se le agregó 1 ml. de agua oxigenada al 30 % y se mantuvo allí durante dos horas, esto fue con objeto de eliminar la materia orgánica que pudiera estar presente. Después el agua oxigenada fue eliminada y a las muestras se les enjuago tres veces con agua destilada. En seguida, se les agregó una solución buffer de ácido acético y acetato con el fin de remover carbonatos; dejándose reposar durante nueve horas. Al terminar el proceso, el ácido fue descartado y las muestras fueron nuevamente enjuagadas con agua destilada tres veces y se les adicionó etanol y los frascos que contenían las muestras fueron secadas en un horno durante 12 horas aproximadamente a 90° C. Una vez secas, las muestras fueron enviadas al Laboratorio Universitario de Geoquímica Isotópica (LUGIS) del Instituto de Geología de la UNAM, en donde fueron procesadas agregándoles ácido fosfórico a 25°C con objeto de liberar CO₂ del carbonato (Revés y Landwerh, 2002).

Los valores obtenidos para carbono fueron expresados en $^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$ (‰) mientras que los de oxígeno en $^{18}\text{O}_{\text{VPDB}}$ (‰) y $^{18}\text{O}_{\text{VSMOW}}$ (‰) (ver anexo 1).

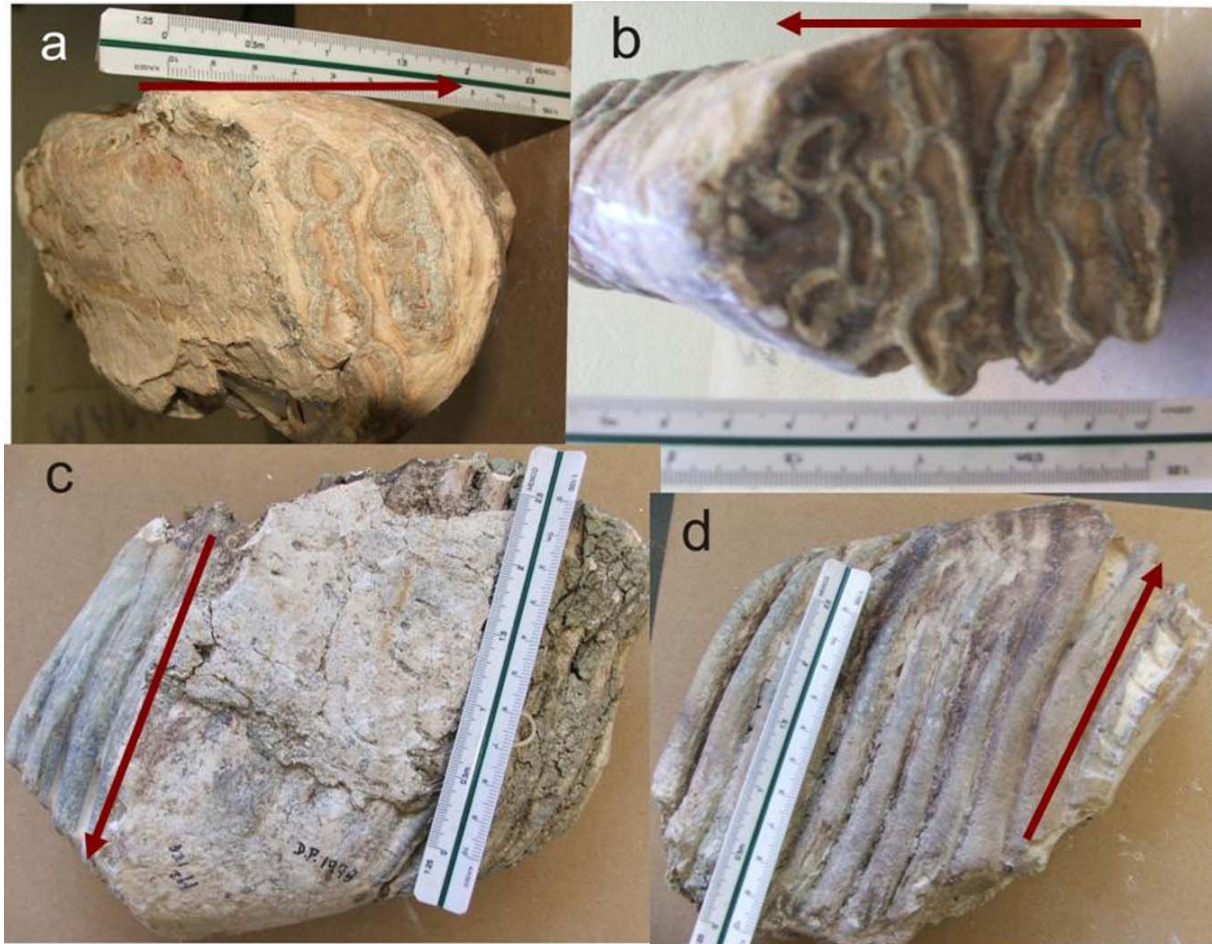


Figura 3. Molares empleados en este estudio. a). Molar DP-1975. b). DP-1976. c). DP-1978 y d). DP-1979. Las flechas indican la zona y dirección donde las muestras fueron extraídas.

4.4. Análisis estadístico

Se obtuvieron la media y desviación estándar de los valores de carbono y oxígeno del conjunto de muestras pertenecientes a cada individuo, así mismo, los valores individuales fueron graficados con el objeto de observar algún patrón que indicara cambio en la dieta, producto de las variaciones de estación, de verano a invierno, según el modelo propuesto por Feranec y MacFadden (2000) (Figura 4).

Las medias de los individuos fueron comparadas con valores de *Mammuthus columbi* de sitios en Florida, New Mexico y Texas, EUA (Koch *et al.*, 1998, 2004) y El Cedral, San Luís Potosí, México (Pérez-Crespo *et al.*, 2007) (Anexos 2,3 ,4 y 5; Figura 5) por medio de un análisis de varianza (ANOVA) y la prueba de Tukey para

encontrar grupos distintos entre si (Hammer y Harper, 2006); asimismo los valores de oxígeno expresados en VSMOW de estos datos, fueron convertidos a VPDB usando la siguiente formula: $\delta^{18}\text{O}(\text{vpdb}) = 0.97002 * \delta^{18}\text{O}(\text{vsmow}) - 29.98$ (Hoefs, 1997).

Para corroborar el tipo de hábitat (abierto ó cerrado) usado por individuos estudiados, por medio del ANOVA se compararon estos valores con aquellos de especies del Pleistoceno Tardío de Florida que han sido identificadas como habitantes de zonas boscosas como el jabalí (*Mylohyus*), mastodonte (*Mammut*), tapir (*Tapirus*) y venado (*Odocoileus*).

Posteriormente se graficaron los valores de estas especies junto con los de Laguna de las Cruces, usando el modelo propuesto por Feranec y MacFadden (2006) (Figura 6). El nivel de significancia fue establecido como $p < 0.05$, para todas las pruebas estadísticas. Los análisis fueron calculados usando NCSS 2004 and PASS 2002 (Hintze, 2004) así como EXCEL 2003 (Microsoft Corporation, 1985-2003).

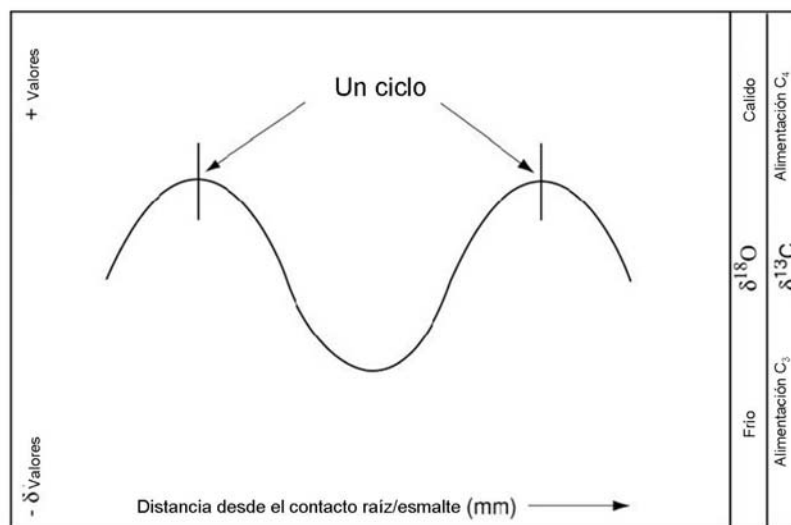


Figura 4. Modelo de estacionalidad de la dieta. Si el clima es frío los valores son más negativos y habrá mayor ingesta de plantas C₃; en cambio si el clima es más cálido los valores tenderán a ser más positivos y habrá mayor ingesta de plantas C₄. Un ciclo representa un intervalo entre verano e invierno. Fuente: Fenarec y MacFadden (2000).



Figura 5. Sitios de Estados Unidos empleados en las comparaciones contra Laguna de las Cruces. New México y Texas únicamente *Mammuthus columbi*; Esta especie junto con *Mammut*, *Mylohyus*, *Tapirus* y *Odocoileus* se encuentran en los mismo sitios de Florida.

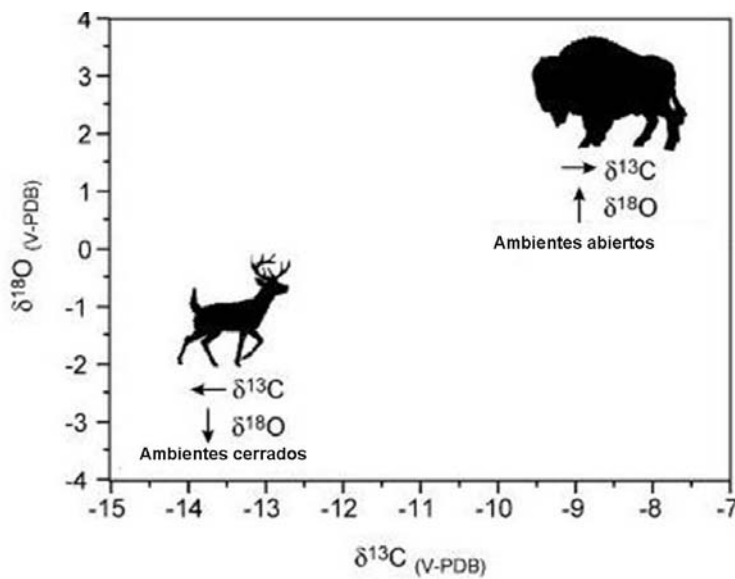


Figura 6. Modelo propuesto para separar tipos de hábitat. Ambientes cerrados, bosques, Ambientes abiertos, pastizales o sabanas. Fuente: Feranec y MacFadden (2006).

5. RESULTADOS

5.1. Análisis por individuo

Se obtuvieron los estadísticos descriptivos para cada individuo como se observan en el siguiente cuadro:

Cuadro 5. Estadísticos descriptivos. * Valores de ambas placas del DP 1978. n, número de muestras obtenidas. C.V. (%), coeficiente variación. Los valores de carbono y oxígeno están expresados en VPDB y ‰.

Individuo	Isótopo	n	Media	Desviación estándar	C.V. (%)	Máx.	Min.
DP-1975	Carbono	2	-3.535	9.192389E-02	-2.60039293	-3.47	-3.6
DP-1975	Oxígeno	2	-6.09	0.2262742	-3.71550411	-5.93	-6.25
DP-1976	Carbono	8	-3.73625	0.3163604	-8.46732419	-3.38	-4.18
DP-1976	Oxígeno	8	-5.56625	0.4037658	-7.25382079	-4.78	-5.97
DP-1978	Carbono	13*	-3.174615	0.4141782	-13.0465647	-2.45	-3.83
DP-1978	Oxígeno	13*	-3.5	0.8107301	-23.1637171	-1.86	-4.89
DP-1979	Carbono	8	-1.905	0.3570914	-18.7449554	-1.41	-2.39
DP-1979	Oxígeno	8	-6.215	0.6813432	-10.9628833	-5.01	-6.85

Asimismo se graficaron los valores de cada individuo obteniéndose siguiente: para el DP 1975 (Figura 7) se observa que sólo se tienen valores de dos placas obtenidas de la zona oclusal para ambos isótopos. Ellos muestran una tendencia a disminuir.

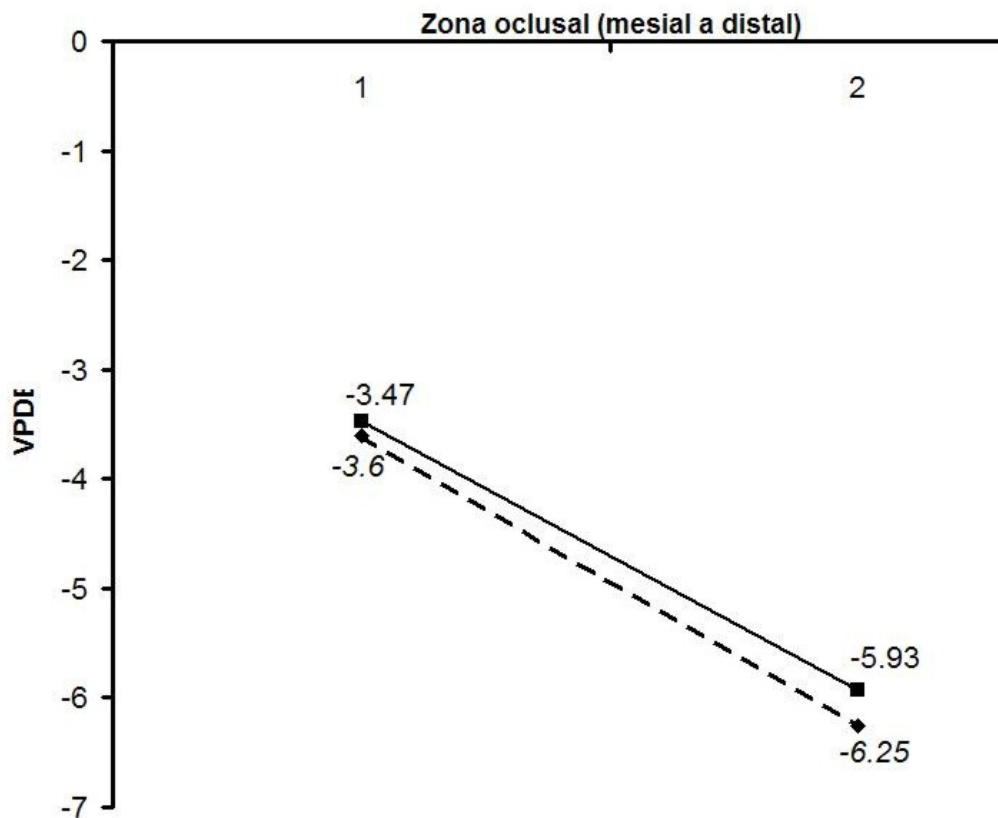


Figura 7. Valores (‰) obtenidos del individuo DP-1975. En cursivas y rombos, valores de carbono, cuadrados los de oxígeno.

En el DP-1976 (figura 8), el número de placas obtenidas de la zona oclusal es mayor que en el anterior; en este caso se puede observar fluctuaciones ligeras en los valores oxígeno que indican aumentos y descenso en la temperatura con la consiguiente respuesta del individuo a disminuir y aumentar la cantidad de plantas C_3 en su dieta, al variar por estas fluctuaciones su abundancia, pero sin llegar a ser un componente importante.

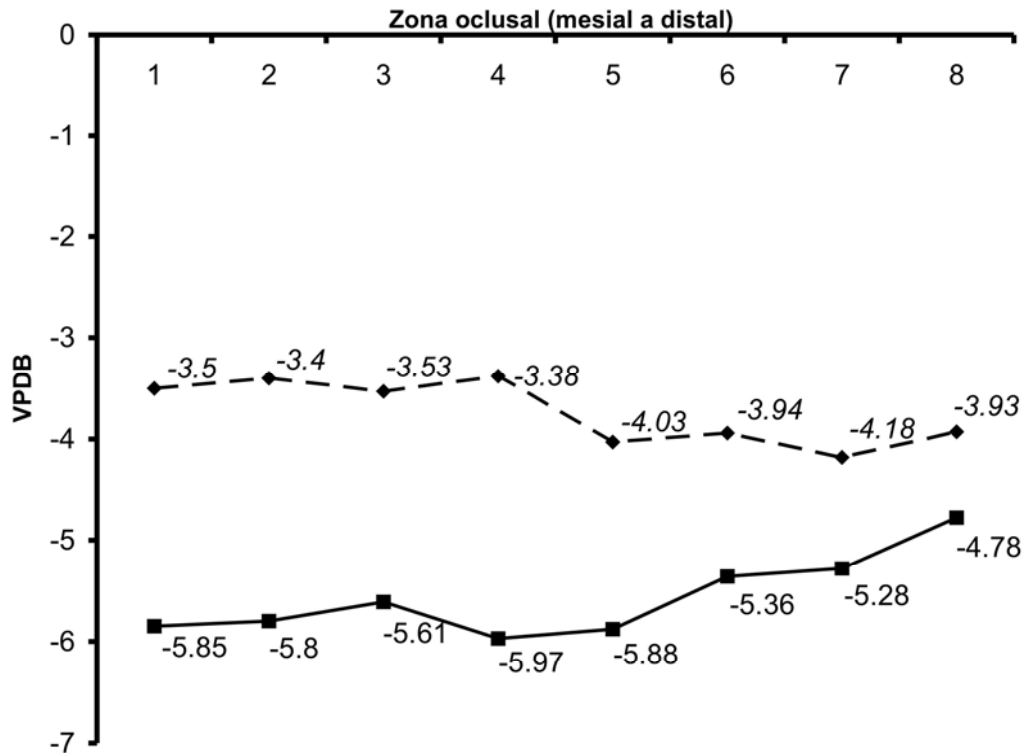


Figura 8. Valores (‰) obtenidos del individuo DP-1976. En cursivas y rombos, valores de carbono, cuadrados los de oxígeno.

Para el DP-978 se analizaron dos placas, mismas que representan distintos intervalos de tiempo de la vida del individuo, producto de la forma en que se desarrollan los molares de los proboscideos. Para la primera placa (Figura 9), las muestras se obtuvieron desde cerca de la raíz hacia la zona oclusal, distinto a las dos anteriores. En este se observa un descenso abrupto del carbono que indica una dieta basada principalmente en plantas C_4 , con la inclusión de plantas C_3 en pequeñas cantidades, permaneciendo esta constante. Los valores de oxígeno indican un periodo más seco al principio y una posterior baja no muy abrupta en los valores que casi se mantiene constante.

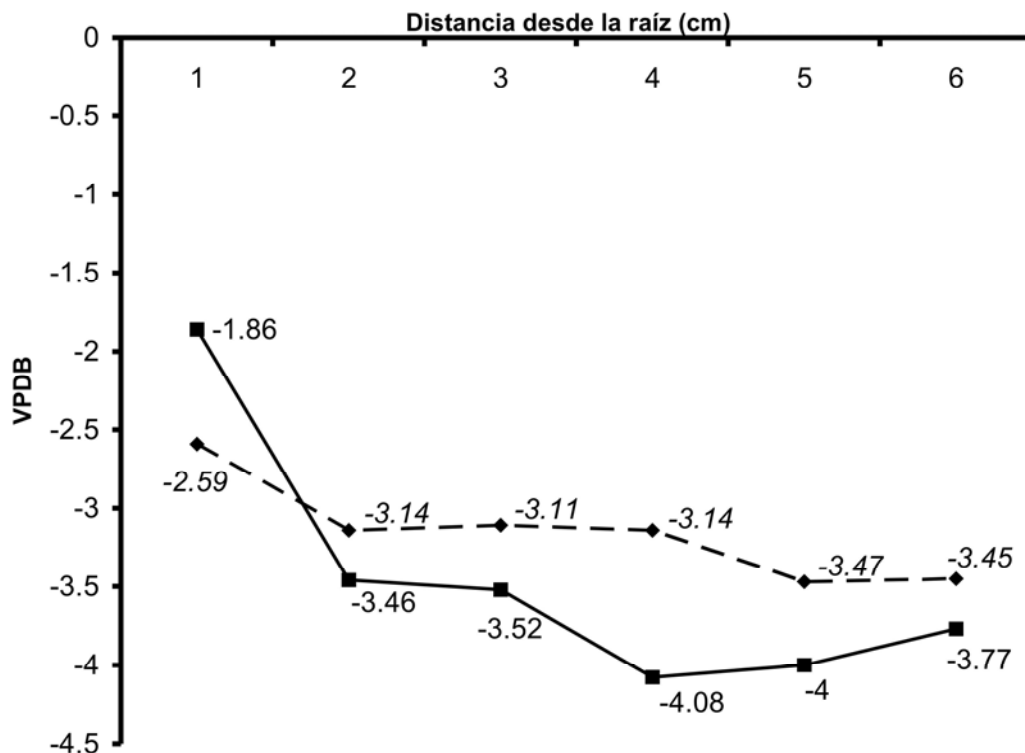


Figura 9. Valores (%) obtenidos de la primera placa. En cursivas y rombos, valores de carbono, cuadrados los de oxígeno.

En la placa número dos, del mismo individuo DP-1978, se puede apreciar un patrón casi similar a la anterior, se inicia con una dieta basada exclusivamente en plantas C_4 , pero conforme pasa el tiempo, esta comienza a ser sustituida por la incorporación en pequeñas cantidades de plantas C_3 . Los valores de oxígeno indican cierta disminución en la temperatura, de un periodo cálido hacia periodos mas húmedos lo que se correlaciona con los valores de carbono (Figura 10).

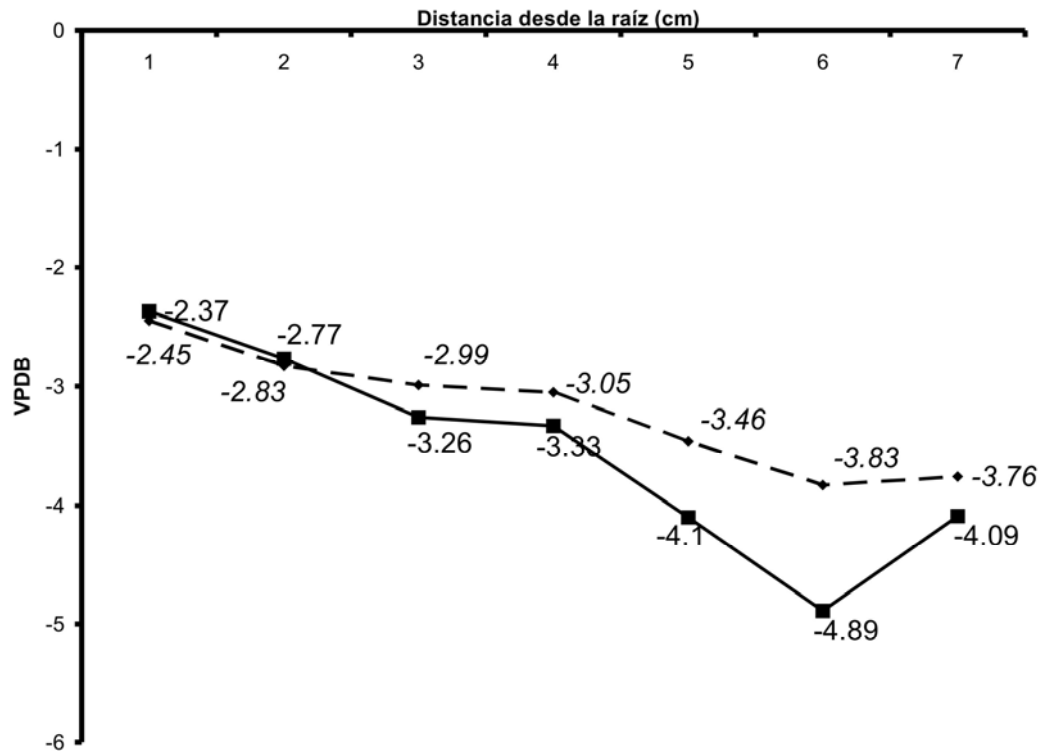


Figura 10. Valores (‰) obtenidos de la segunda placa. En cursivas y rombos valores de carbono, cuadrados los de oxígeno.

En el caso del individuo DP-1979 (Figura 11), se puede observar un patrón distinto a los anteriores, que se caracterizaban por una disminución de ambos valores. En este individuo, los valores de oxígeno y carbono tienden a aumentar, lo que indica que la temperatura se hizo más seca y la ingesta fue exclusiva de plantas C_4 .

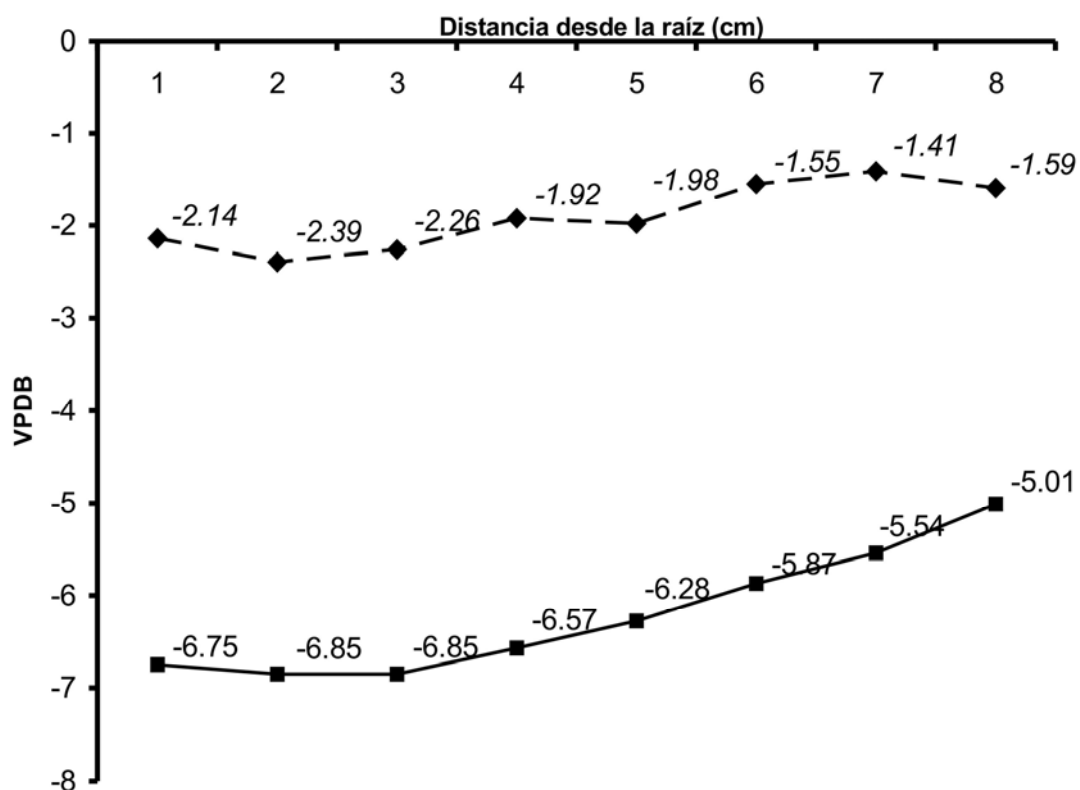


Figura 11. Valores (‰) obtenidos del individuo DP-1979. En cursivas y rombos, valores de carbono, cuadrados los de oxígeno.

5.2. Comparaciones con localidades del sur de Estados Unidos

El ANOVA efectuado entre los valores de carbón, realizada entre Laguna de las Cruces con diferentes sitios de New Mexico no muestran diferencias significativas ($p < 0.914877$) y la prueba de Tukey así lo confirma. En contraste, al efectuar el mismo análisis con los sitios de Florida y Texas, se observaron diferencias significativas, $p < 0,009889^*$ y $p < 0,000100^*$ respectivamente. La prueba de Tukey indica que estas diferencias se deben a que algunos sitios de Florida y Texas son diferentes entre ellos, pero ninguno sitio de Florida y Texas es estadísticamente diferente con Laguna de las Cruces. Las comparaciones con New Mexico ($p < 0.914877$) y El Cedral ($p < 0.114634$) no muestran diferencias entre estos sitios y Laguna de las Cruces, respectivamente.

El análisis de varianza para los valores de oxígeno entre Laguna de las Cruces y los sitios de Florida y Texas mostró la existencia de diferencias entre Laguna con los otros dos zonas de Estados Unidos ($p < 0.000373^*$ Florida y $p < 0.000000^*$ para Texas). La prueba de Tukey indicó que todas las localidades de Florida y Texas tienen valores promedio de oxígeno estadísticamente distintos a los

de Lagunas de las Cruces. En cambio, El Cedral ($p < 0.000269^*$) y New Mexico ($p < 0.503240$) son semejantes.

5.3. Comparación con taxa ramoneadores de Florida

Los resultados de comparar los valores de carbono entre los *Mammuthus columbi* de Laguna de las Cruces contra jabalí, mastodonte, tapir y venado del Pleistoceno Tardío de Florida indican que son significativamente diferentes ($p < 0.000000^*$). La comparación de los valores de oxígeno ($p < 0.000003^*$) y la posterior prueba de Tukey indica que los valores de *Tapirus* es estadísticamente semejante a *Mammuthus columbi*, pero este último es diferente a *Mammuthus*, *Mylohyus* y *Odocoileus*.

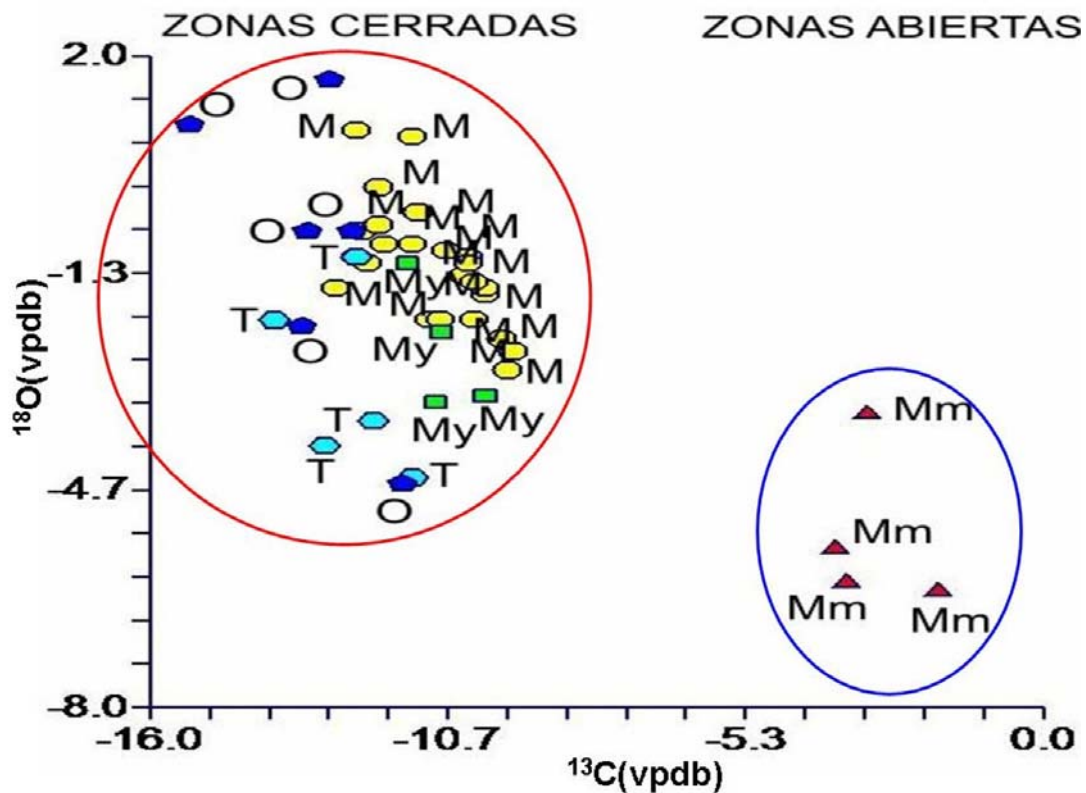


Figura 12. Valores de carbono y oxígeno de especies ramoneadoras de Florida y Laguna de las Cruces. O. *Odocoileus*, M. *Mammuthus columbi* (Laguna de las Cruces) y T. *Tapirus*.

Al graficar los valores de todas las especies comparadas (Figura 12) se observa que existe una clara separación entre los valores de las especies ramoneadoras de zonas cerradas, bosques, representadas en este caso por

Mammut, *Mylohyus*, *Odocoileus* y *Tapirus* con respecto de *Mammuthus columbi* de Laguna de las Cruces quienes se agrupan en la derecha, en las zonas abiertas.

6. DISCUSION

6.1. Variación individual

El ANOVA muestra para los valores de carbono individual diferencias significativas ($p < 0.000000^*$), al igual que aquellos para el oxígeno ($p < 0.000000^*$), mientras que la prueba de Tukey indica que los siguientes individuos son diferentes entre sí (Cuadro 6):

Cuadro 6. Resultado de la prueba de Tukey para carbono y oxígeno (segunda línea). * Grupos que son diferentes.

Individuo	DP-1975	DP-1976	DP-1978	DP-1979
DP-1975	-3.535	-3.535	-3.535	-3.535*
	-6.09	-6.09	-6.09*	-6.09
DP-1976		-3.73625	-3.73625*	-3.73625*
		-5.56625	-5.56625*	-5.56625
DP-1978			-3.174615	-3.174615*
			-3.5	-3.5*
DP-1979				-1.905
				-6.215

Estas diferencias entre los valores a nivel individual podrían ser debidas a lo siguiente: Haynes y Klimowicz (2003) señalan que *Mammuthus columbi* tenía una conducta parecida a los elefantes actuales. Estos últimos tienen conductas alimenticias intraespecíficas distintas debidas tanto al sexo como a la edad (Stokke y du Toit, 2000). Sukumar y Ramesh (1992) y Stokke y du Toit (2000) indican que los adultos independientemente del sexo tienden a consumir más follaje de las copas de los árboles sin dejar de alimentarse de pastos, variando la proporción de follaje por la estacionalidad y el lugar en que se encuentran, los cuales a su vez son distintas a los de los individuos subadultos, los cuales tienden tener una conducta un poco más heterogénea que puede variar de pacedor a ramoneador. Esto podría explicar las diferencias que son observadas en los valores de carbono y oxígeno, ya que los individuos DP-1978 y DP-1979 son individuos subadultos mientras que los otros, DP-1975 y DP-1976 son adultos, inferido esto con base en el tamaño y desgaste de los molares (Arroyo-Cabrales, comunicación personal 2007).

Otra posible explicación es que no todos los individuos pertenecieron a la misma manada; Hoppe (2004) señala que si todos los miembros de una misma manada experimentan las mismas condiciones climáticas, éstas van a ser reflejadas en los valores de oxígeno y por ende de carbono, ya que usan los mismos recursos por lo que es posible que no existan diferencias entre los valores de ambos isótopos. Pero, si éstos, en especial los de oxígeno, comienzan a diferir, pudiera tratarse de individuos que pertenecieron a manadas distintas o a una mezcla de individuos residentes y emigrantes; sin embargo para confirmar esto último, es necesario usar otro tipo de isótopos, como el estroncio, ya que este es más útil en este tipo de inferencias que los otros dos (Fox y Fisher, 2004). Este isótopo en particular, depende de la composición y edad de formación del suelo y la roca de la cual se origina y al pasar formar parte de los seres vivos a través de las plantas, el estroncio no se ve afectado por ningún tipo de enriquecimiento, a diferencia de los de carbono, por lo que el valor de estroncio presente en el tejido de cualquier organismo es similar al de la roca o suelo donde la planta se encontraba (Beard y Johnson, 2000). Así, animales que son emigrantes tendrán valores similares al suelo y las rocas de los sitios de los que se desplazan, en comparación con aquellos que son residentes, cuyos valores serán similares al sitio que se encuentran (Hedges *et al.*, 2005).

Las series de muestras llevadas a cabo en cada uno de los individuos, señalan que el DP-1976, mantuvo constante su alimentación, mientras en los individuos DP-1975 y DP-1978 incrementaron su consumo de plantas C_3 , pero sin llegar al extremo de que estas formen parte importante de su dieta, aunque al final disminuye y en el último individuo, DP-1979, la tendencia es a consumir plantas C_4 de manera importante. Esto significa que existen tres individuos que tienen una dieta mixta, DP-1975, DP-1976 y DP-1978 y sólo uno, DP-1979, entra en la categoría de pacerador.

Sin embargo no se observa el patrón propuesto por Feranec y MacFadden (2000), por lo que no se puede afirmar que los cambios en la dieta se deban a variaciones anuales. Posiblemente esto se deba a que la técnica de extracción del esmalte no es de alta resolución (Zazzo *et al.*, 2005), que los análisis no fueron capaces de detectar tales cambios pues no se ajusta a la técnica y modelo propuesto por Feranec y MacFadden (2000). Otra explicación es que se esté observando una tendencia en la zona ha hacerse más cálida y seca, patrón descrito por Flores (1982). Este autor, quien realiza diversos análisis químicos con los suelos

de la zona, describe la existencia de un clima húmedo, pero posteriormente comenzó un periodo de sequía y finalmente el clima se estabilizó. En los individuos DP-1976 y DP-1979 se puede observar un patrón en los valores de oxígeno a aumentar paulatinamente, lo que indica un incremento en la temperatura. En la primera placa del ejemplar DP-1978 se observa primero un descenso abrupto en los valores de oxígeno, que puede ser interpretado como la presencia de humedad o un clima frío, posteriormente algunas fluctuaciones pero finalmente la tendencia de los valores de oxígeno a incrementarse gradualmente; caso similar sucede con la segunda placa de este mismo individuo, donde se pueden observar una disminución y posterior descenso abrupto de los valores de oxígeno y posteriormente la tendencia a ser más positivos. En todos los casos, estos ejemplares respondieron incrementando la cantidad de plantas C_4 , mismas que son catalogadas como propias de climas cálidos y secos. Desgraciadamente el ejemplar DP-1975, únicamente tiene dos mediciones por lo que es imposible ver si este patrón observado en el oxígeno, la tendencia de los valores de hacerse más positivo y con ello reflejar que el clima se hizo más cálido y seco, por el escaso número de muestras que se obtuvieron.

6.2. Comparaciones de carbono y oxígeno de Laguna de las Cruces vs otras localidades

En promedio, se puede observar que los valores de ^{13}C , de los individuos de *Mammuthus columbi* de Laguna de las Cruces son similares a los obtenidos por Koch *et al.* (1998, 2004) en Florida, New Mexico y los sitios de Texas.

Estudios morfológicos basados en la dentición muestran que *Mammuthus columbi* presenta una adaptación a dietas abrasivas, basadas exclusivamente en el consumo de pastos (Maglio, 1972). Sin embargo, el estudio de los coprolitos ha permitido hallar restos de hojas, tallos y vegetación riparia, en menor proporción que los restos de pastos (Davis *et al.*, 1985; Mead *et al.*, 1986). Koch *et al.* (1998) señalan que los molares de *Mammuthus columbi* son similares a los que presentan los elefantes actuales, animales que son catalogados como oportunistas y no especialistas en consumir pastos.

Los valores de isótopos de ^{13}C obtenidos de diversos estudios (MacFadden y Cerling, 1996; Koch *et al.*, 1998; Koch *et al.*, 2004) revelan que *Mammuthus columbi* no era exclusivamente un organismo pacer, sino que en algunos casos era capaz

de consumir, en menor medida, plantas C_3 . Esta variación en los hábitos alimenticios puede ser observada en individuos que están en el mismo sitio, así por ejemplo en Rock Springs hay un individuo con un valor de -7.4‰ en comparación de otro individuo de la misma población con un valor de -1.4‰ . La población de Laguna de las Cruces en promedio, muestra una dieta mixta, C_3/C_4 , con una mayor preferencia por las plantas C_4 en comparación con las C_3 , aunque con un comportamiento similar a Rock Springs ya que el intervalo va de un individuo con valor de -3.73625‰ (dieta mixta) hasta otro con un valor de -1.905‰ (pasedor).

Sin embargo, existe una tendencia en esta población a un consumo mayoritario de pastos, mismos que abundaban en la zona en el Pleistoceno Tardío ya que la zona era un pastizal (Metcalf *et al.*, 2000). Mientras que el consumo de plantas C_3 pudo ser debido al forrajeo en árboles ya explicado en párrafos anteriores, dada su conducta similar al de los elefantes actuales (Haynes y Klimowicz, 2003) ó probablemente, al consumo de la vegetación riparia y plantas acuáticas que existían en el cuerpo de agua presente en Laguna de las Cruces, durante el Pleistoceno Tardío. Los valores del El Cedral, muestran el mismo patrón que los de Laguna de las Cruces, una dieta mixta C_3/C_4 .

En contraste, los valores de oxígeno, en todos los grupos con excepción de New Mexico y El Cedral, son distintos. Los valores de estos isótopos de Texas y Florida indican que estos sitios eran más cálidos en el Pleistoceno Tardío en comparación con Laguna de las Cruces. Dado que estos sitios se encuentran más al norte que el área de estudio, se consideraron otros factores que pudieran estar influenciando esta discrepancia. Rubestien y Hobson (2004) señalan que existen procesos naturales que influyen la abundancia de los isótopos de $^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$; uno de ellos es que la proporción de este último decrece cuando se incrementa la latitud y la altitud.

Para corroborar esto, se realizó un gráfico de dispersión incluyendo ahora, la latitud como variable graficándose contra los valores de oxígeno de los sitios de Estados Unidos, El Cedral y Laguna de las Cruces, obteniéndose lo siguiente:

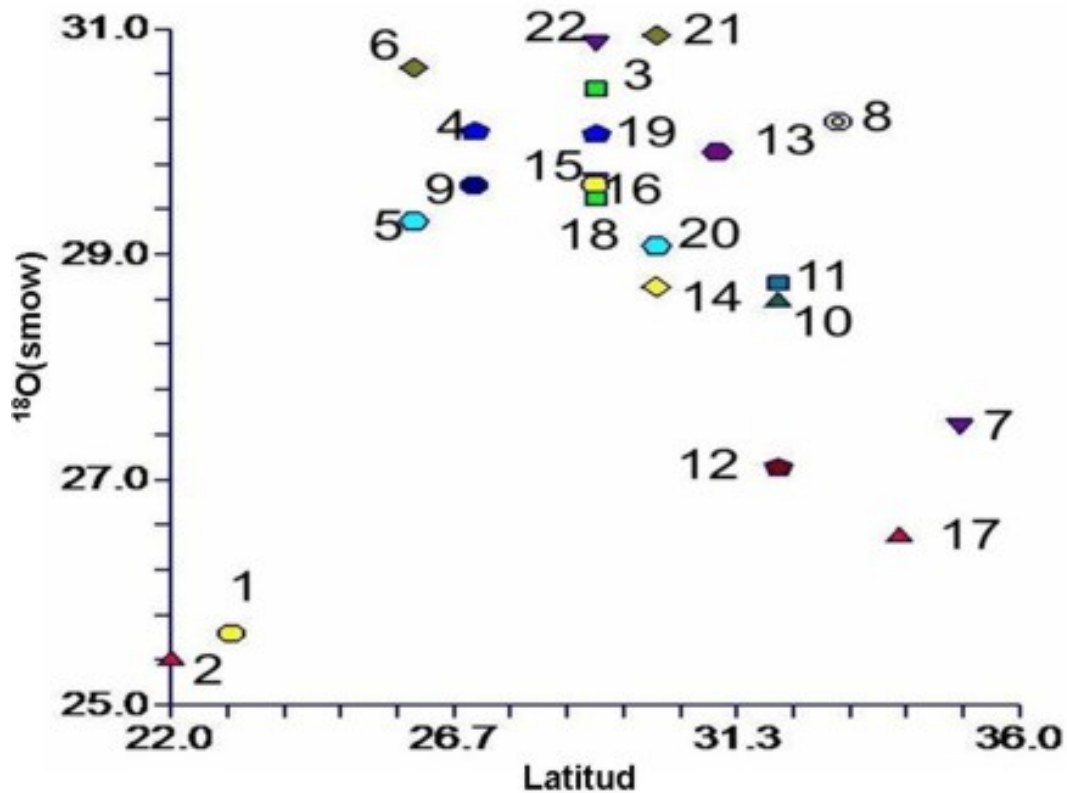


Figura 13. Valores de oxígeno (smow) vs. la latitud. Clave: El Cedral (1), Laguna de las Cruces (2), Rock Springs (3), Vero Beach Unit 2 (4), West Palm Beach (5), Cuttler Hammock (6), Clear Creek (7), Easley Ranch (8), Ingleside (9), Leo Boatrigh Pit (10), More Pit (11), Valley Farms (12), Waco Mammoth Site (13), Congrees Avenue (14), Friesenhanhn (15), Ben Frankli (16), Blackwater Draw (17), Bonfire Shelter (18), Kincaid (19), Shulze Cave, level 2 (20), Page Ladson (21) y Rock Springs (22).

Se puede observar que la mayor parte de los sitios de EUA, se agrupan en la parte superior y a la derecha del grafico, en cambio los de México, en la parte inferior a la izquierda. Pero, esto no explica satisfactoriamente porqué el sitio en New México tiene valores similares a Laguna de las Cruces y El Cedral, cuando este grafico muestra que este sitio no se agrupa con las dos localidades mexicanas, por lo que se decidió graficar la altitud (Figura 14):

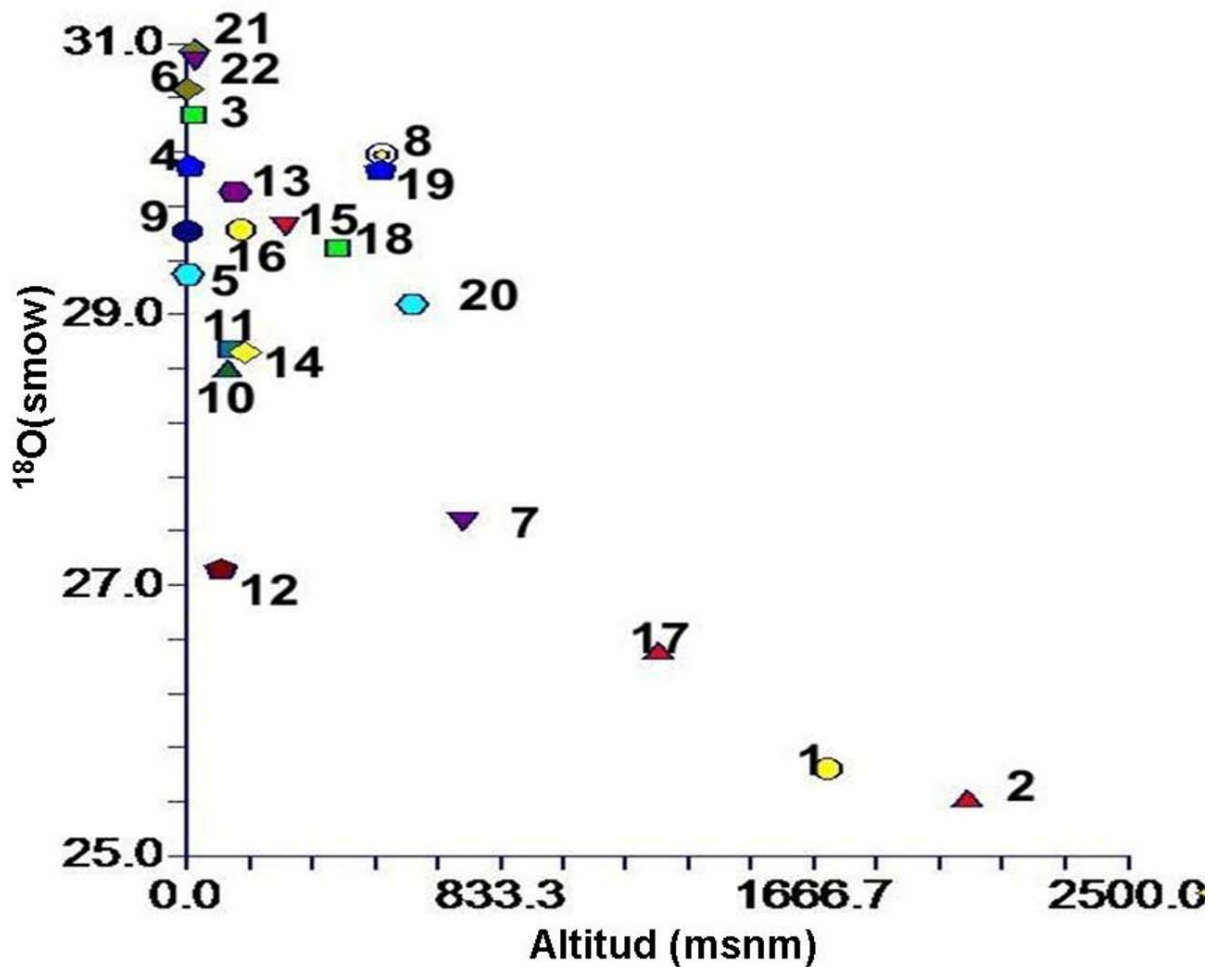


Figura 14. Valores de oxígeno de cada uno de los sitios vs. la altitud. El Cedral (1), Laguna de las Cruces (2), Rock Springs (3), Vero Beach Unit 2 (4), West Palm Beach (5), Cuttler Hammock (6), Clear Creek (7), Easley Ranch (8), Ingleside (9), Leo Boatrigh Pit (10), More Pit (11), Valley Farms (12), Waco Mammoth Site (13), Congrees Avenue (14), Friesenhanhn (15), Ben Frankli (16), Blackwater Draw (17), Bonfire Shelter (18), Kincaid (19), Shulze Cave, level 2 (20), Page Ladson (21) y Rock Springs (22).

Se puede observar, que a mayor altitud, los valores de SMOW, que son los que se están empleando disminuyen, lo que significa, que es más fría la zona. Esto se puede observar mejor usando los valores de oxígeno expresados en VPDB (Figura 15).

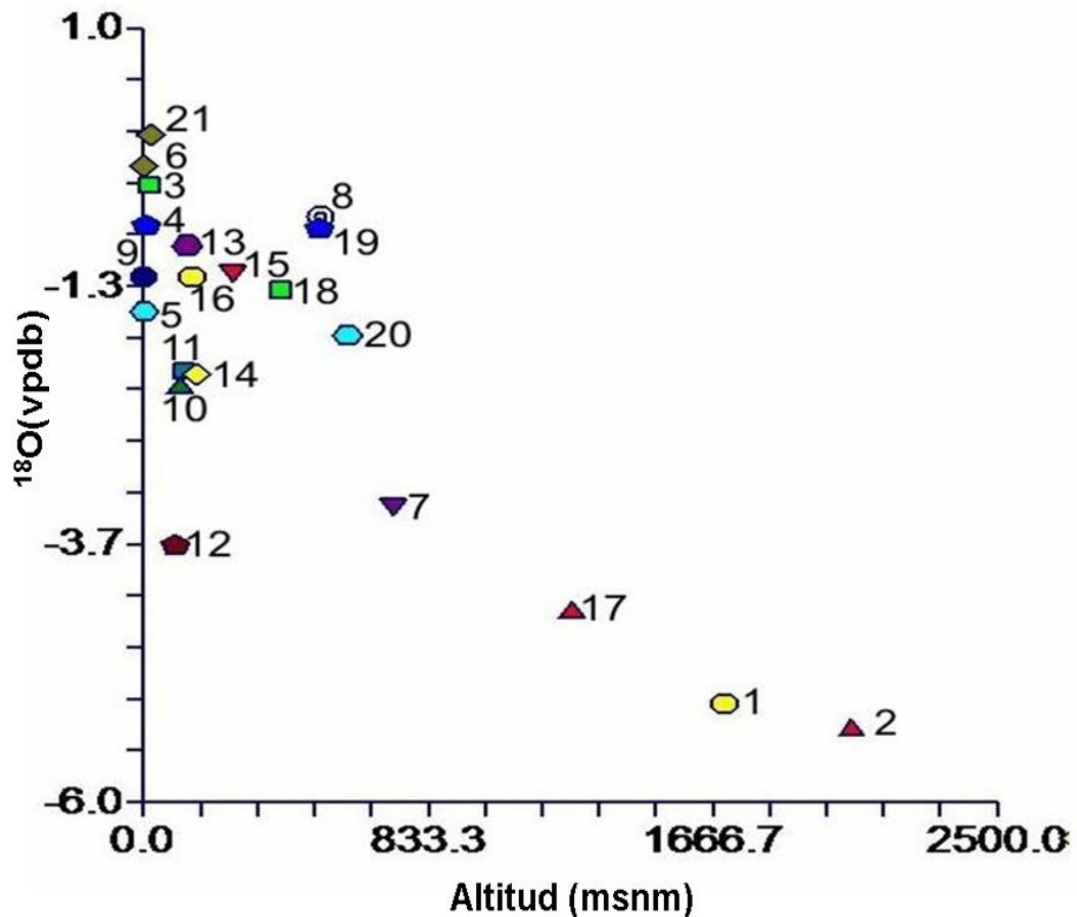


Figura 15. Altitudes vs. oxígeno. Clave: El Cedral (1), Laguna de las Cruces (2), Rock Springs (3), Vero Beach Unit 2 (4), West Palm Beach (5), Cuttler Hammock (6), Clear Creek (7), Easely Ranch (8), Ingleside (9), Leo Boatrigh Pit (10), More Pit (11), Valley Farms (12), Waco Mammoth Site (13), Congrees Avenue (14), Friesenhanhn (15), Ben Frankli (16), Blackwater Draw (17), Bonfire Shelter (18), Kincaid (19), Shulze Cave, level 2 (20), Page Ladson (21) y Rock Springs (22).

Esta grafica muestra que un valor entre más negativo sea, indica temperaturas mas frías y húmedas y al contrario, entre más tiende a ser positivo, el clima es más cálido y seco. Se puede observar, que los sitios de Texas y Florida, se agrupan más entre ellos hacia la parte superior izquierda de la gráfica, mientras que Laguna de las Cruces, El Cedral y Nuevo México se agrupan en la parte inferior derecha.

Esto es concordante con los datos que se tienen, donde la altitud máxima de los sitios de Florida es de 19 msnm y los de Texas 730 msnm. Nuevo México tiene un altitud de 1251 msnm, El Cedral 1700 msnm y Laguna de las Cruces 2070 msnm. Para corroborar la relación existente entre la altitud y los valores de oxígeno se realizo un análisis de regresión lineal, usando para esto los valores de SMOW.

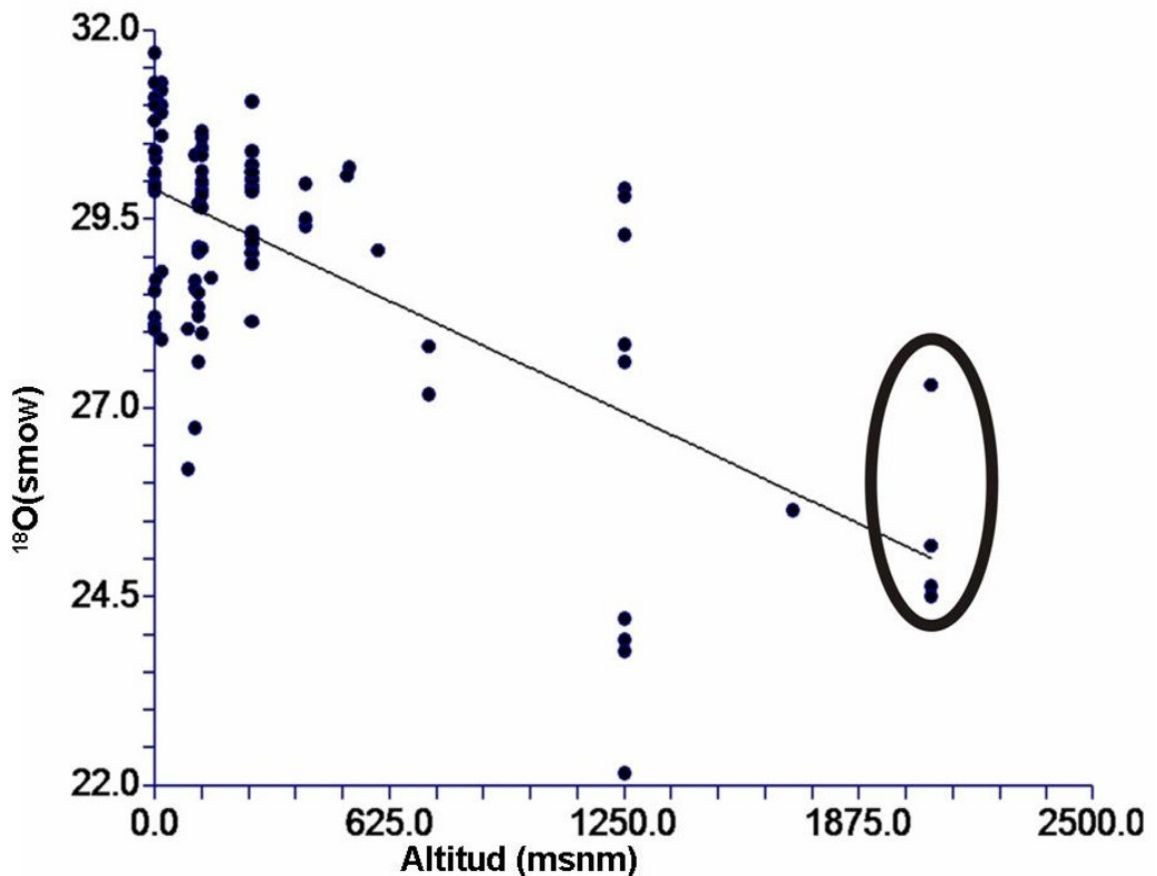


Figura 16. Regresión lineal entre la altitud y los valores de oxígeno. En la elipse, se encuentran los individuos de Laguna de las Cruces.

Se observa que a mayor altitud los valores de oxígeno tienden a disminuir, según la representación gráfica del modelo de regresión lineal obtenido. La ecuación del modelo es $^{18}\text{O} = 29.8930 - 0.0024 \cdot \text{Altitud}$, $r = -0.6716$ y $p < 0.005$, lo que es altamente significativo. Un patrón similar a este fue encontrado por Sánchez *et al.*, (2004), con gonfoterios de diversas partes de Sudamérica y diversos valores de ^{18}O procedentes de este taxón, en diversas altitudes de los sitios donde dichos autores efectuaron su trabajo. Aún cuando la temperatura tiende a disminuir con la altitud y esta es un factor que influye en la abundancia de plantas C_4 , ya que a temperaturas menores a 25°C éstas tienden a desaparecer prevaleciendo las plantas C_3 (Medrano y Flexas, 2000), se conoce que durante el Pleistoceno Tardío, la presión de CO_2 disminuyó. Esto provocó que aun independientemente de las temperaturas relativamente inferiores a los 25°C , que pudieran desarrollarse en la zona, las plantas C_4 pudieran desarrollarse sin problema alguno (Cerling *et al.*, 1998) y ser consumidas mayoritariamente por los mamuts de Laguna de las Cruces.

6.3. Hábitat y ambiente

El resultado de las comparaciones de los valores de carbono entre los *Mammuthus columbi* de Laguna de las Cruces y *Mammut*, *Mylohyus*, *Odocoileus* y *Tapirus* indican que son diferentes entre si. Sin embargo, la respectiva comparación de los valores de oxígeno indican que los mamuts de las praderas de Laguna de las Cruces son estadísticamente semejantes a los tapires de Florida, pero distintos a las demás especies de esta zona del Pleistoceno Tardío. Sponheimer y Lee-Throp (2001) y Harris y Cerling (2002) señalan que una fuente de variación de los valores de oxígeno en los herbívoros es la forma como obtienen el agua: aquellos herbívoros que obtienen el agua principalmente de los alimentos que ingieren tendrán valores más positivos que aquellos que la obtienen principalmente del agua que beben en alguna fuente (río, lagos, etc.). Los tapires actuales son animales ramoneadores que viven en zonas de vegetación cerrada y cerca de fuentes de agua y esta es su principal vía de abastecimiento (Anderson, 1984; Downer, 2001) en cambio *Mammuthus*, aun cuando no vivía en zonas cerradas requería de grandes cantidades de agua que obtenía de beber principalmente de alguna fuente cercana (Palmqvist *et al.*, 2003). El que ambas especies obtuvieran el agua principalmente de ingerirla y no de los alimentos, explicaría que ambas especies tengan valores más negativos (*Mammuthus* -5.340209; *Tapirus* -3.032844) en comparación con *Mammut* (-1.194656), *Mylohyus* (-2.479933) y *Odocoileus* (-0.911734), aun cuando ambos taxa se encontrarán viviendo en zonas geográficas distintas.

Al graficar los valores de carbono y oxígeno de Laguna de las Cruces, Florida, New Mexico, Texas y El Cedral con las especies ramoneadoras de zonas cerradas de Florida se obtiene lo siguiente:

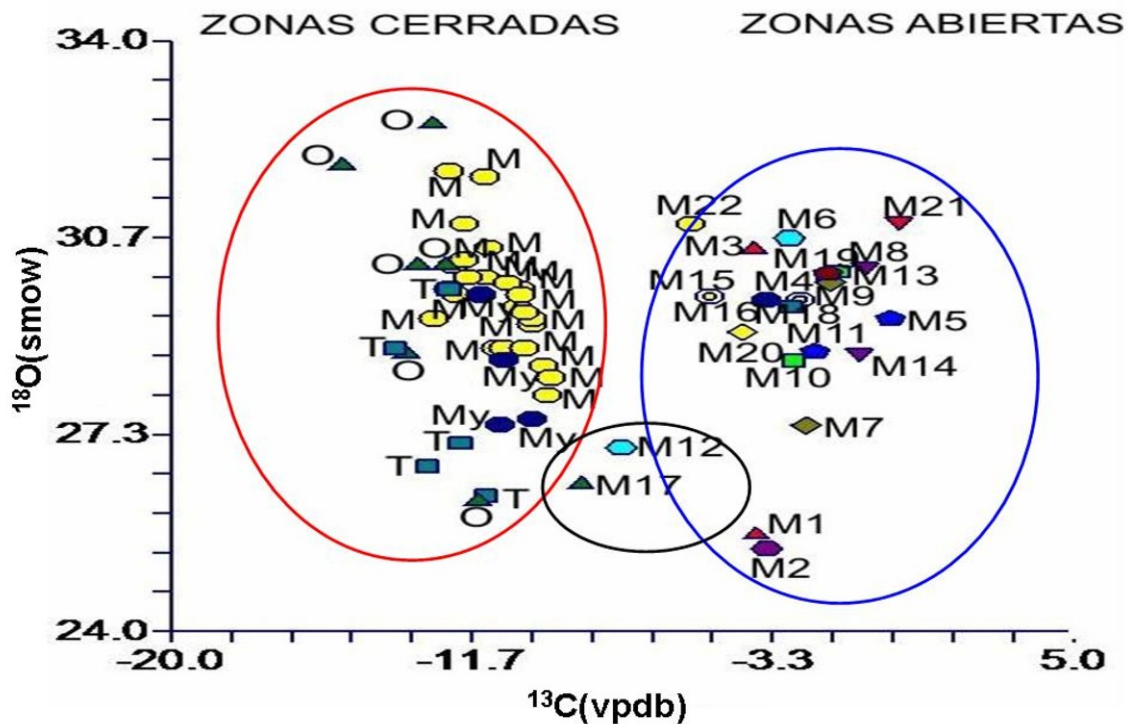


Figura 17. Tipo de hábitat de *Mammuthus columbi* de Laguna de las Cruces comparado con ejemplares de Estados Unidos y taxa ramoneadores del mismo lugar. Clave: *Mammuthus* (M), *Mylohyus* (My), *Odocoileus* (O), *Tapirus* (T), El Cedral (1), Laguna de las Cruces (2), Rock Springs (3), Vero Beach Unit 2 (4), West Palm Beach (5), Cuttler Hammock (6), Clear Creek (7), Easley Ranch (8), Ingleside (9), Leo Boatright Pit (10), More Pit (11), Valley Farms (12), Waco Mammoth Site (13), Congress Avenue (14), Friesenhanhn (15), Ben Frankli (16), Blackwater Draw (17), Bonfire Shelter (18), Kincaid (19), Shulze Cave, level 2 (20), Page Ladson (21) y Rock Springs (22).

Se aprecia que existe una separación de los *Mammuthus columbi* de casi todas las localidades con las otras especies. Recordando la representación gráfica del modelo propuesto por Fennarec y MacFadden (2006), se puede observar que Laguna de las Cruces está en el lado derecho junto con las demás localidades, en donde se consideran como preferencias por zonas abiertas, mientras que *Mammuthus*, *Mylohyus*, *Odocoileus* y *Tapirus* se encuentran en la parte izquierda que representa zonas cerradas. Un pequeño grupo de *Mammuthus columbi* pertenecientes a Valley Farms y Blackwater, se encuentra separado del resto, pero sin llegar a agruparse con los taxa de zonas cerradas. Esto es debido a que en ambas localidades, son individuos con dieta mixta, pero con una mayor ingesta de plantas C_3 que los demás individuos de las otras localidades, incluyendo Laguna de las Cruces.

Esto puede ser verificado por los valores de carbono que muestran estos taxa mismos que indican una dieta casi exclusiva en plantas C_3 con una pequeña porción de plantas C_4 (Koch *et al.*, 1998). Hedges *et al.* (2005) señalan que para valores de -4 ‰ corresponde un consumo de 55% de plantas C_4 y valores de -2 ‰ corresponden un 69% de C_4 . El valor promedio de los *Mammuthus columbi* de Laguna las Cruces es de -3.087716 ‰, lo que situaría el porcentaje de consumo de plantas C_4 en un intervalo mayor al 55% pero menor al 69% por lo que por el tipo de dieta, estos individuos entran en la categoría de dieta mixta. Los valores de oxígeno también son diferentes, aunque en la grafica *Mammut*, *Mylohyus*, *Odocoileus* y *Tapirus* se encuentran en la parte superior del grafico y Lagunas de las Cruces a la derecha en la zona inferior separado ligeramente en la zona inferior de la elipse de los otros individuos de Florida y Texas. Esto es explicado tanto por la altitud como por la preferencia de estos cuatro taxa por las zonas cerradas, misma que tienen un valor isotópico distinto a las zonas abiertas.

En general, ambos valores indican que la población de *Mammuthus columbi* de Laguna de las Cruces habitaban en una zona abierta, que pudiera haber sido un pastizal o pradera. Esto es concordante con la presencia de *Equus* spp. y *Camelops hesternus* mismos que son considerados por Ferrusquía–Villafranca (1978) como indicadores de praderas o pastizales, sin embargo para confirmar esto es necesario realizar este tipo de análisis en estas especies. Johnson (2001), indica la presencia de una enorme pradera, misma que se extendía desde el Centro de Canadá hacia el Centro de México, por lo que este sitio, en el Pleistoceno Tardío se puede considerar como una pradera o pastizal y los *Mammuthus columbi*, de este sitio, como pacedores-ramoneadores de zonas abiertas (Hoffman y Stewart, 1972; Mendoza *et al.*, 2002).

7. CONCLUSIONES

Las series de muestras obtenidas de los *Mammuthus columbi* de Laguna de las Cruces revelan que tres individuos mantienen relativamente una dieta mixta C₃/C₄ durante el periodo de formación del molar, mientras que otro tiende a aumentar la proporción de plantas C₄ consumidas durante el mismo periodo de formación de diente. No existe una señal de estacionalidad en este muestreo, debido posiblemente a la técnica de extracción del esmalte, que no es de alta resolución y no se usaron los colmillos, no fue capaz de detectar los cambios debidos a la estacionalidad; aunque también es posible que la zona exhibiera una tendencia a ser más seca y cálida durante el Pleistoceno Tardío.

Las diferencias encontradas en los valores de ¹³C y ¹⁸O a nivel poblacional pudieran ser explicadas por la diferencia de edades entre los individuos, dos de ellos son adultos y dos juveniles, por lo que exhiben diferentes estrategias de alimentación aunque no se descarta que sean de manadas distintas, pero para probar esta teoría, se necesitaría usar otro isótopo, ⁸⁶Sr/⁸⁷Sr.

En promedio, la población de Laguna de las Cruces se puede clasificar como organismos de dieta mixta, comportándose de manera similar a sus con específicos de Estados Unidos. Las diferencias en los valores de ¹⁸O entre éstas y Laguna de las Cruces es debido a la altitud, ya que a mayor altitud los valores de oxígeno son más negativos y esta localidad tiene una mayor altitud que sus contrapartes de Estados Unidos.

Las comparaciones con *Mammut*, *Mylohyllus*, *Odocoileus* y *Tapirus* del Pleistoceno Tardío de Florida indican que los *Mammuthus columbi* de Laguna de las Cruces habitaban en zonas abiertas. La presencia de camellos, bisontes y caballos, así como el estudio palinológico refuerza esta teoría, por lo que los *Mammuthus columbi* de Laguna de las Cruces pueden ser clasificados como ramoneadores-pacedores de zonas abiertas y la localidad durante el Pleistoceno Tardío, como un pastizal. Sin embargo, para comprobar esto último, es necesario efectuar este mismo análisis con los restos de las demás especies presentes en Laguna de las Cruces.

La respuesta a la pregunta: ¿las especies van a mantener sus preferencias alimenticias independientemente del lugar donde habitaban o

estas van a cambiar de acuerdo con la latitud? queda parcialmente respondida al comprobarse que esta población de *Mammuthus columbi* de Laguna de las Cruces mantuvo sus preferencias alimenticias y de hábitat en comparación a sus similares de Estados Unidos. Sin embargo, para responder completamente a esta interrogante deben realizarse más estudios de este tipo con más individuos de esta especie que provengan de diferentes partes del país.

LITERATURA CITADA

- Aguilar-Castro, N.A. 2003. Ecología trófica de juveniles de tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) en el Golfo de California. Tesis de Maestría en Ciencias (Manejo de Recursos Marinos). CICIMAR-IPN. Baja California Sur, 121 pp.
- Álvarez, T. 1982. Restos óseos animales localizados en las excavaciones. En: Mirambell, L. (Editora). Laguna de las Cruces, Salinas, S.L.P. Un sitio paleontológico del Pleistoceno final. Colección Científica 128: 62-75.
- Anderson, E. 1984. Who's who in the Pleistocene: A mammalian bestiary. En: Martin, P.S. y Klein, R. G. (Editores). Quaternary extinctions. University Arizona Press, Tucson, USA, pp. 40-89.
- Arroyo- Cabrales, J., Polaco, O.J. y Johnson, E. 2006. A preliminary view of the coexistence of mammoth and early peoples in Mexico. Quaternary International 142 -143: 79-86.
- Balasse, M. 2002. Reconstructing dietary and environmental history from enamel isotopic analysis: time resolution of intra-tooth sequential sampling. International Journal of Osteoarchaeology 12: 155- 65.
- Barrick, R. E. y Showers, W. J. 1999. Thermophysiology and biology of *Giganotosaurus*: comparison with *Tyrannosaurus*. Paleontologia Electronica 2: http://palaeo-electronica.org/1999_2/gigan/text.pdf
- Beard, B.L. y Johnson. C. M. 2000. Strontium isotope composition of skeletal material can determine the birth place and geographic mobility of humans and animals. Journal of Forensic Sciences 45: 1049-1061.
- Boutton, T.W., Archer, S.R. y Midwood, A.J. 1999. Stable isotopes in ecology science: structure, function and dynamics of a subtropical savanna. Rapid Communications in Mass Spectrometry 13: 1263-1277.
- 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., Ehleringer, J.R. y Harris, J. M. 1998. Carbon dioxide starvation, the development of C₄ ecosystems, and mammalian evolution. Philosophical Transactions Royal Society London 353: 159-171.
- 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 isotope analysis. Paleobiology 29: 506-519.
- 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.
- Davis, O.K., Mead. J.I., Martin. P.S. y Agenbroad. L.D. 1985. Riparian plants were a major component of the diet of mammoths of southern Uta. Current Research in the Pleistocene 2: 81-82
- Dawson, T., Mambelli, S., Plamboeck, A.H., Templer, P. H. y Tu, K. P. 2002. Stable isotopes in plant ecology. Annual Review Ecology Systematic 33: 507-559.
- Downer, C. C. 2001. Observations on the diet and habitat of the mountain tapir (*Tapirus pinchaque*). Journal Zoological London 254: 279-291.
- Ehleringer, J. R. y Cerling, T. H. 2002. Stables isotopes. Vol.. 2 The Earth system: biological and ecological dimensions of global environmental change. En: Mooney, H. A. y Canadell, J. G. (Editores). Encyclopedia of Global Environmental Change. John Wiley & Sons, Ltd. Chichester, pp. 544-550.

- Escobedo-Sánchez, O. 2004. Hábitos alimenticios de *Squatina californica*. Tesis de Maestría en Ciencias (Manejo de Recursos Marinos). CICIMAR-IPN. Baja California Sur, 99 pp.
- 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. y MacFadden, B. 2006. Isotopic discrimination of resource partitioning among ungulates in C3- dominated communities from the Miocene of Florida and California. *Paleobiology* 32: 191–205.
- 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.
- Finucane, B., Agurto. P.M. y Isbell. W. H. 2006. Human and animal diet at Conchopata, Peru: stable isotope evidence for maize agriculture and animal management practices during the Middle Horizon. *Journal of Archaeological Science* 33:1766-1776.
- 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.
- Fox, D. L. y Koch, P.L. 2003. Tertiary history of C4 biomass in the Great Plains, USA. *Geology* 31: 809–812.
- Fox, D. L. y Fisher. D.C. 2004. Dietary reconstruction of Miocene Gomphotherium (Mammalia, Proboscidea) from the Great Plains region, USA., based on the carbon isotope composition of tusk and molar enamel. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 206: 311-335.
- Fry, B. 2006. *Stable isotope ecology*. Springer, USA. 308 pp.
- García – García, R., Gómez – Guerrero. A., Lopez- Upton. J. y Vargas – Hernández. J. 2003. Composición isotópica de carbono y crecimiento de *Pinus greggii* Engelm.en vivero. *Agrociencia* 37: 467–475.
- Ghosh, P. y Brand, W. A. 2003. Stable isotopes ratio mass spectrometry in global climate change research. *International Journal of Mass Spectrometry* 228: 1-33.
- Gröcke, D. R. 1997. Stable – isotope studies on the collagenic and hydroxylapatite components of fossils: Palaeoecological implications. *Lethaia* 30: 65–78.
- Hammer, Ø y Harper, D. 2006. *Paleontological data analysis*. Blackwell Publishing, USA. 351 pp.
- Harris, J.M. y Cerling, T.E. 2002. Dietary adaptations of extant and Neogene African suids. *Journal Zoological London* 256: 45 -54.
- 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.
- Herrera, L. G., Hobson. K., Mirón. M.L., Ramírez.P. N., Méndez. C. G. y Sánchez – Cordero. V. 2001. Sources of protein in two species of phytophagous bats in a seasonal dry forest: evidence from stable-isotope analysis. *Journal of Mammalogy* 82: 352–361.

- Herrera, L.G., Hobson, K. A, Hernandez, C. P. y Rodríguez, G. M. 2005. Quantifying differential responses to fruit abundance rainforest birds using long-term isotopic monitoring. *The Auk* 122: 783–792.
- Hintze, J. 2004. NCSS and PASS. Number Cruncher Statistical System. Kaysville, UTAH. WWW. NCSS.COM.
- Hoefs, J. 1997. Stable isotope geochemistry. Springer, Berlin, Germany. 201 pp.
- Hoffman, R.R. y Stewart, D.R. 1972. Grazer or browser: a classification based on stomach structure and feeding habits of East Africa ruminants. *Mammalia* 36:226-240.
- Hope, J.A y Lobo. L .L.S. 2002. Eocene meridional weather patterns reflected in oxygen isotopes of Arctic Fossil Wood. *GSA bulletin* : 4-9.
- 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.
- Johnson, E. 2001. Mammoth bone quarrying on the late Wisconsinian North American grasslands. En: Cavarreta, P., Giolla. P., Mussi. M. y Palombo. M.R. (Editores.). *La Terra degli Elefanti. atti del 1o Congresso Internazionale*. Roma, 16 – 20 Ottobre 2001. Consiglio Nazionale delle Ricerche, Roma, Italia. Pp. 439- 443.
- Johnson, E., Arroyo – Cabrales, J. y Polaco, O.J. 2002. El clima, el ambiente y los recursos de las praderas mexicanas del Pleistoceno Tardío. *GEOS. Unión Geofísica Mexicana A.C. Boletín informativo* 22:135.
- Kardong, K. V. 1999. *Vertebrados: Anatomía comparada, función, evolución*. McGraw - Hill. Interamericana. Madrid, España. 732 pp.
- Keeley, J. E. y Rundel, P. W. 2003. Evolution of CAM and C4 carbon-concentrating mechanisms. *International Journal Plants Science* 164 (suplemento 3): S55–S77.
- Kelly, J.F y Finch. D.M. 1998. Tracking migrant songbirds with stable isotopes. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 48 -49.
- Kingston, J. D. y Harrison, T. 2007. Isotopic dietary reconstructions of Pliocene herbivores at Laetoli: Implications for early hominin paleoecology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 243: 272–306.
- Koch, P. L. 1998. Isotopic reconstruction of past continental environments. *Annual Review Earth Planetary Science* 26: 573–613.
- 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 PCO_2 change on C4 plant abundance in the south –central United States. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207: 331 – 357.
- Kohn, M. J., Schoeninger M. J. y Valley, J. W. 1998. Variability in oxygen isotope compositions of herbivore teeth: reflections of seasonality or developmental physiology? *Chemical Geology* 152: 97-112.
- Kohn, M. J., Schoeninger M. J. y Barker. W. W. 1999. Altered states: Effects of diagenesis on fossil tooth chemistry. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 63: 2737–2747.
- Kohn. M.J y Cerling.T. E.2002. Stable isotope compositions of biological apatite. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry* 48: 455–488.
- Kohn, M.J., McKay. M.P. y Knigh, J.L. 2005. Dinning in the Pleistocene-Who's on the menu? *Geology* 33: 649-652.

- Latorre, C., Quade, J, y McIntosh. W.C.1997. The expansion of C4 grasses and global change in the late Miocene: Stable isotope evidence from the Americas. *Earth and Planetary Science Letters* 146: 83-96.
- Lindars, E.S., Grimes. S.T., Matthey. D.P., Collison. M.E., Hooker. J.J. y Jones. T. P. 2001. Phosphate $\delta^{18}\text{O}$ determination of modern rodent teeth by direct laser fluorination: an appraisal of methodology and potential application to palaeoclimate reconstruction. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 65: 2535-2548.
- Lounejeva, B. E., Morales, P.P., Cavadas, B. H. V., Cienfuegos, A. E., Sedov. S., Vallejo, G. E y Solleiro, R. E. 2006. Late Pleistocene to Holocene environmental changes from ^{13}C determinations in soils at Teotihuacan, Mexico. *Geofísica Internacional* 45: 85-98.
- MacFadden, B. 2000. Cenozoic mammalian herbivores from the Americas: reconstructing ancient diets and terrestrial communities. *Annual Review Ecology Systematic* 31: 33-59.
- 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(1): 103–115.
- MacFadden, B., Higgins, P., Clementz, M.T. y Jones, D.S. 2004. Diets, habitat preferences, and niche differentiation of Cenozoic sirenians from Florida: evidence from stable isotopes. *Paleobiology* 30: 297-324.
- Maglio, V.J. 1972. Evolution of mastication in the Elephantidae. *Evolution* 26: 638–658.
- Meachen, J.A. 2003. A new species of *Hemiauchenia* (Camelidae: Lamini) from the Plio-Pleistocene of Florida. Thesis of Master of Science. University of Florida, 58 pp.
- Mead, J.I., Agenbroad. L.D., Davis. O.K. y Martin, P.S. 1986. Dung of *Mammuthus* in the Arid southwest, North America. *Quaternary Research* 25: 121-127.
- 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.
- Metcalfe, S.E. O'Hara. S.L. Caballero, M. y Davies, S.J. 2000. Records of Late Pleistocene- Holocene climatic change in Mexico- a review. *Quaternary Science Reviews* 19: 699–721.
- Mendoza, M., Janis. C. M. y Palmqvist. P. 2002. Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates: a multivariate approach. *Journal Zoology London* 258: 223- 246.
- Mendoza, A. 2005. Hacia una caracterización morfológica compleja: una revisión a la paleoautoecología de los ungulados. *Ameghiniana* 42: 233-248.
- Microsoft Corporation. 1985- 2003. Excel 2003.
- Mirambell, L. 1982. Las excavaciones. En: Mirambell, L. (Editora). *Laguna de las Cruces, Salinas, S.L.P. Un sitio paleontológico del Pleistoceno final*. Colección Científica. 128: 12- 18.
- Montellano-Ballesteros, M. y Jiménez–Hidalgo, E. 2006. Mexican fossil mammals, Who, where and when? En: Vega, F. J., Nyborg. T. G., Perilliat. M.C., Montellano-Ballesteros. M., Cevallos –Ferriz, S.R.S. y Quiroz-Barroso, S. *Studies on mexican paleontology*. Springer. Nueva Cork, USA. Pp. 249-273.
- Mooser, O. y Dalquest. D.W. 1975. Pleistocene mammals from Aguascalientes, Central Mexico. *Journal of mammalogy* 56: 781-820.

- Morett, L.G., González. S., Arroyo –Cabres, J., Polaco, O.J., Sherwood. G.J. y Turner, A. 2003. The late Pleistocene paleoenvironment of the Basin of Mexico- evidence from the Tocuila mammoth site. *DEINSEA* 9: 267-272.
- O'Leary, M. H. 1981. Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry* 2: 553–567.
- Palmqvist, P., Gröcke, D.R., Arribas, A. y Fariña, R.A. 2003. Paleoecological reconstruction of a lower Pleistocene large mammal community using biogeochemical (^{13}C , ^{15}N , ^{18}O , Sr: Zn) and ecomorphological approaches. *Paleobiology* 29: 205- 229.
- Pérez–Crespo, V. A., Arroyo–Cabres, J., Benammi, M., Sánchez- Chillón, B., Alberdi. M. T. y Santos–Moreno, A. 2007. Diet and habitat landscape of *Equus* sp. and *Mammuthus columbi* for the Late Pleistocene deposit at El Cedral, San Luis Potosi, Mexico. *Eos. Transactions. American Geophysical Union*, 88 (23). Joint Assembly Supplement Abstract PP43C
- Polaco, O.J. 1982. Identificación de restos óseos de Mamut. En: Mirambell, L. (Editora). Laguna de las Cruces, Salinas, S.L.P. Un sitio paleontológico del Pleistoceno final. Colección Científica. 128: 78- 87.
- Polaco, O.J. y Arroyo-Cabres, J. El ambiente durante el poblamiento de América. *Arqueología mexicana* IX: 30-35.
- Prasifka, J y Heinz. K. M. 2004. The use of C_3 and C_4 plants to study natural enemy movement and ecology, and its application to pest management. *International Journal of Pest Management* 50: 177-181.
- Redondo, O. R. 2005. Fundamentos teóricos y técnicos de los isótopos estables. En: Alcorn, P., Redondo, R. y Toledo, J. (Editores). Nuevas técnicas metodológicas aplicadas al estudio de los sistemas ambientales: los isótopos estables. Universidad Autónoma de Madrid, España. Pp. 1- 15.
- Revés, 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: 2012–2114.
- 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.
- Rubestien, 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.
- Sanchez. 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-Chillón, B. 2005. Reconstrucción del ambiente de mamíferos extintos a partir del análisis isotópico de los restos esqueléticos. En: Alcorn, P., Redondo, R. y Toledo, J. (Editores). Nuevas técnicas metodológicas aplicadas al estudio de los sistemas ambientales: los isótopos estables. Universidad Autónoma de Madrid, España. Pp. 49-64.
- Santiago, L. S., Silvera, K., Andrade, J. L. y Dawson, T.E. 2005. El uso de isótopos estables en biología tropical. *INTERCIENCIA*. 30:28–35.
- Simpson, G.G. 1969. On the Term Brachyodont. *Systematic zoology* 18: 456–458.
- Sponheimer, M. y Lee–Thorp, J.A. 1999. Oxygen isotopes in enamel carbonate and their ecological significance. *Journal of Archaeological Science* 26: 723–728.

- Sponheimer, M. y Lee-Thorp, J.A. 2001. The oxygen isotope composition of mammalian enamel carbonate from Morea Estate, South Africa. *Oecologia* 126: 153–157.
- Squeo, F. A y Ehleringer, J. M. 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.
- Stanton, T, K. J. y Carlson, S.J. 2004. Microescale ^{18}O and ^{13}C isotopic analysis of an ontogenetic series of the hadrosaurid dinosaur *Edmontosaurus*: implications for physiology and ecology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 206: 257–287.
- Stokkr, S. y du Toit. J.T. 2000. Sex and size related differences in the dry season feeding patterns of elephants in Chobe National Park, Botswana. *Ecography* 23: 70-80.
- Sukumar, R y Ramesh, R. 1992. Stable carbon isotope ratios in Asian elephant collagen: implications for dietary studies. *Oecologia* 192: 536 -539.
- Thewissen, J. G. M., Roe. L. J., O Neil. J. R., Hussain. S. T., Sanhi, A. y Bajpal. S. 1996. Evolution of cetacean osmoregulation. *Nature* 381: 379- 380.
- Velasco-Tarelo, M.P. 2005. Hábitos alimenticios e isótopos de ^{13}C y ^{15}N en el tiburón mako, *Isurus oxyrinchus* (Rafinesque, 1810) en la costa occidental de Baja California Sur. Tesis de Maestría en Ciencias (Manejo de Recursos Marinos). CICIMAR-IPN. Baja California Sur, 97 pp.
- Vonhof, B. H., Smith. J., Brinkhuis. H., Montanari., A. y Nederbragt. A. J. 2000. Global cooling accelerated by early late Eocene impacts? *Geology* 28: 687-690.
- Waller, S.S. y Lewis, J.K. 1978. Ocurrence of C_3 and C_4 photosynthetic pathways in North American Grasses. *Journal of Range Management* 32: 12-28.
- Webb, D.S. 1977. A history of savanna vertebrates in the new world. Part I. North America. *Annual Review Ecology Systematic* 8: 355 -380.
- West, J.B., Brown, G.J., Cerling, T.E. y Ehleringer, J.R. 2006. Stable isotopes as one of nature's ecological recorders. *Trends in Ecology and Evolution* 21:408-414.
- White, W.M. 2001. Stable isotopes geochemistry. En: White, W. M. *Geochemistry*. John - Hopkins Univesity Press, E.U.A. Pp. 363 – 414.
- Zazzo, A., Balasse. M y Patterson. W. P. 2005. High – resolution of $\delta^{13}\text{C}$ intratooth profiles in bovine enamel: Implications for mineralization pattern and isotopic attenuation. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 69: 3631–3642.

ANEXOS

Anexo 1. Datos obtenidos en los análisis del laboratorio de los *Mammuthus columbi* del Laguna de las Cruces.

Clave Lab	Zona de muestreo	$\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}} \text{‰}$	$\delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}} \text{‰}$	$\delta^{18}\text{O}_{\text{VSMOW}} \text{‰}$	Clave INAH
MB 23	Muestra obtenida a un cm. de la base.	-2.14	-6.75	23.95	DP 1979
MB 24	Muestra tomada a un cm. después de la anterior.	-2.39	-6.85	23.85	DP 1979
MB 25	Muestra tomada a un cm. después de la anterior.	-2.26	-6.85	23.85	DP 1979
MB 26	Muestra tomada a un cm. después de la anterior.	-1.92	-6.57	24.14	DP 1979
MB 27	Muestra tomada a un cm. después de la anterior.	-1.98	-6.28	24.43	DP 1979
MB 28	Muestra tomada a un cm. después de la anterior.	-1.55	-5.87	24.86	DP 1979
MB 29	Muestra tomada a un cm. después de la anterior.	-1.41	-5.54	25.20	DP 1979
MB 30	Muestra obtenida a un cm. de la base, de la primera placa	-2.59	-1.86	28.99	DP 1978
MB 31	Muestra tomada a un cm. después de la anterior.	-3.14	-3.46	27.34	DP 1978
MB 32	Muestra tomada a un cm. después de la anterior.	-3.11	-3.52	27.28	DP 1978
MB 33	Muestra tomada a un cm. después de la anterior.	-3.14	-4.08	26.70	DP 1978
MB 34	Muestra tomada a un cm. después de la anterior.	-3.47	-4.00	26.79	DP 1978
MB 35	Muestra tomada a un cm. después de la anterior.	-3.45	-3.77	27.03	DP 1978
MB 36	Muestra obtenida a un cm. de la base, placa dos	-2.45	-2.37	28.46	DP 1978
MB 37	Muestra tomada a un cm. después de la anterior.	-2.83	-2.77	28.05	DP 1978
MB 38	Muestra tomada a un cm. después de la anterior.	-2.99	-3.26	27.55	DP 1978

Anexo 1. Continuación.

Clave Lab	Zona de muestreo	$\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}} \text{‰}$	$\delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}} \text{‰}$	$\delta^{18}\text{O}_{\text{VSMOW}} \text{‰}$	Clave INAH
MB 39	Muestra tomada a un cm. después de la anterior.	-3.05	-3.33	27.48	DP 1978
MB 40	Muestra tomada a un cm. después de la anterior.	-3.46	-4.10	26.69	DP 1978
MB 41	Muestra tomada a un cm. después de la anterior.	-3.83	-4.89	25.87	DP 1978
MB 42	Muestra tomada a un cm. después de la anterior.	-3.76	-4.09	26.69	DP 1978
MB 43	Muestra obtenida de un fragmento de la superficie oclusal, de la primera placa.	-1.59	-5.01	25.74	DP 1979
MB 44	Muestra obtenida de la zona oclusal.	-3.50	-5.85	24.88	DP 1976
MB 45	Muestra obtenida de la zona oclusal.	-3.40	-5.80	24.93	DP 1976
MB 46	Muestra obtenida de la zona oclusal.	-3.53	-5.61	25.12	DP 1976
MB 47	Muestra obtenida de la zona oclusal.	-3.38	-5.97	24.76	DP 1976
MB 48	Muestra obtenida de la zona oclusal.	-4.03	-5.88	24.85	DP 1976
MB 49	Muestra obtenida de la zona oclusal.	-3.94	-5.36	25.38	DP 1976
MB 50	Muestra obtenida de la zona oclusal.	-4.18	-5.28	25.47	DP 1976
MB 51	Muestra obtenida de la zona oclusal.	-3.93	-4.78	25.98	DP 1976
MB 52	Muestra obtenida de la zona oclusal.	-3.60	-6.25	24.47	DP 1975
MB 53	Muestra obtenida de la zona oclusal.	-3.47	-5.93	24.79	DP 1975

Anexo 2. Valores de carbono, oxígeno, latitud, longitud de los Sitios de Florida tomados de Koch *et al.* (1998).

Sitio	Especie	^{13}C	$\delta^{18}\text{O}_{\text{VPD}}$ B ‰	$\delta^{18}\text{O}_{\text{VS}}$ MOW ‰	Latitud	Longitud	Altitud (msnm)
Page Ladson	<i>M. columbi</i>	-0.2	-0.29	30.6	30° 32'	85° 52'	19
Page Ladson	<i>M. columbi</i>	0.5	0.38	31.3	30° 32'	85° 52'	19
Page Ladson	<i>Mammut</i>	-10	-1.65	29.2	30° 32'	85° 52'	19
Page Ladson	<i>Mammut</i>	-12.2	-0.68	30.2	30° 32'	85° 52'	19
Page Ladson	<i>Mammut</i>	-11	-2.04	28.8	30° 32'	85° 52'	19
Page Ladson	<i>Mammut</i>	-10.3	-1.07	29.8	30° 32'	85° 52'	19
Page Ladson	<i>Tapirus</i>	-12	-3.59	27.2	30° 32'	85° 52'	19
Page Ladson	<i>Tapirus</i>	-11.3	-4.46	26.3	30° 32'	85° 52'	19
Page Ladson	<i>Odocoileus</i>	-11.5	-4.56	26.2	30° 32'	85° 52'	19
Page Ladson	<i>Odocoileus</i>	-13.3	-2.14	28.7	30° 32'	85° 52'	19
Rock Springs	<i>M. columbi</i>	-3.9	-2.91	27.9	28° 37'	81.22'	17
Rock Springs	<i>M. columbi</i>	-7.4	-2.04	28.8	28° 37'	81.22'	17
Rock Springs	<i>M. columbi</i>	-1.1	0.09	31	28° 37'	81.22'	17
Rock Springs	<i>M. columbi</i>	-2.4	0.28	31.2	28° 37'	81.22'	17
Rock Springs	<i>Tapirus</i>	-13.8	-2.04	28.8	28° 37'	81.22'	17
Rock Springs	<i>Tapirus</i>	-12.9	-3.98	26.8	28° 37'	81.22'	17
Hornsby Springs	<i>M. columbi</i>	-5.6	-0.00	30.9	29° 35'	82° 19'	18
Hornsby Springs	<i>Mammut</i>	-12.1	-1.17	29.7	29° 35'	82° 19'	18
Hornsby Springs	<i>Mammut</i>	-11.9	-0.58	30.3	29° 35'	82° 19'	18
Hornsby Springs	<i>Mammut</i>	-12.3	0.86	31.8	29° 35'	82° 19'	18
Hornsby Springs	<i>Mammut</i>	-11.3	0.76	31.7	29° 35'	82° 19'	18
Hornsby Springs	<i>Mammut</i>	-11.9	-0.00	30.9	29° 35'	82° 19'	18
Hornsby Springs	<i>Tapirus</i>	-12.3	-1.07	29.8	29° 35'	82° 19'	18
Vero Beach Unit 2	<i>M. columbi</i>	-1.5	-0.58	30.3	27° 38'	80° 25'	4
Vero Beach Unit 2	<i>M. columbi</i>	-2.2	-0.49	30.4	27° 38'	80° 25'	4
Vero Beach Unit 2	<i>M. columbi</i>	-1.9	0.18	31.1	27° 38'	80° 25'	4
Vero Beach Unit 2	<i>M. columbi</i>	-2.1	-2.14	28.7	27° 38'	80° 25'	4
Vero Beach Unit 2	<i>Mammut</i>	-11.8	-0.87	30	27° 38'	80° 25'	4
Vero Beach Unit 2	<i>Mammut</i>	-12.7	-1.55	29.3	27° 38'	80° 25'	4
Vero Beach Unit 2	<i>Mammut</i>	-10.8	-2.04	28.8	27° 38'	80° 25'	4
Vero Beach Unit 2	<i>Myloyhus</i>	-10.8	-2.23	28.6	27° 38'	80° 25'	4
Vero Beach Unit 2	<i>Myloyhus</i>	-10.9	-3.30	27.5	27° 38'	80° 25'	4
Vero Beach Unit 2	<i>Odocoileus</i>	-15.3	0.96	31.9	27° 38'	80° 25'	4
Vero Beach Unit 2	<i>Odocoileus</i>	-13.2	-0.68	30.2	27° 38'	80° 25'	4

Anexo 2. Valores de carbono, oxígeno, latitud, longitud de los Sitios de Florida tomados de Koch *et al.* (1998).

Sitio	Especie	^{13}C	$\delta^{18}\text{O}_{\text{VPD}}$ B ‰	$\delta^{18}\text{O}_{\text{VS}}$ MOW ‰	Latitud	Longitud	Altitud (msnm)
West Palm Beach	<i>M. columbi</i>	-0.1	-0.69	30.4	26° 42'	80° 3'	0
West Palm Beach	<i>M. columbi</i>	-1	-0.49	28.2	26° 42'	80° 3'	0
West Palm Beach	<i>Mammut</i>	-10.2	-2.63	28.8	26° 42'	80° 3'	0
West Palm Beach	<i>Mammut</i>	-9.7	-2.04	28.5	26° 42'	80° 3'	0
West Palm Beach	<i>Mammut</i>	-10.7	-2.33	29.9	26° 42'	80° 3'	0
West Palm Beach	<i>Mammut</i>	-9.6	-0.98	28	26° 42'	80° 3'	0
West Palm Beach	<i>Mammut</i>	-10	-2.82	29.3	26° 42'	80° 3'	0
West Palm Beach	<i>Mammut</i>	-9.5	-1.56	28.3	26° 42'	80° 3'	0
West Palm Beach	<i>Mammut</i>	-10.4	-2.53	29.5	26° 42'	80° 3'	0
West Palm Beach	<i>Mammut</i>	-10.2	-1.36	29.4	26° 42'	80° 3'	0
West Palm Beach	<i>Mammut</i>	-10.3	-1.46	29.7	26° 42'	80° 3'	0
Cutler Hammock	<i>M. columbi</i>	-2.9	-1.17	31.7	25° 47'	80° 13'	0
Cutler Hammock	<i>M. columbi</i>	0.2	0.77	30.8	25° 47'	80° 13'	0
Cutler Hammock	<i>M. columbi</i>	0	-0.10	31.1	25° 47'	80° 13'	0
Cutler Hammock	<i>M. columbi</i>	-0.9	0.19	28.1	25° 47'	80° 13'	0
Cutler Hammock	<i>M. columbi</i>	-0.3	-2.72	31.3	25° 47'	80° 13'	0
Cutler Hammock	<i>M. columbi</i>	-1.4	0.38	31	25° 47'	80° 13'	0
Cuttler Hammock	<i>Myloyhus</i>	-10	0.09	27.6	25° 47'	80° 13'	0
Cuttler Hammock	<i>Myloyhus</i>	-11.4	-3.21	29.7	25° 47'	80° 13'	0
Cuttler Hammock	<i>Odocoileus</i>	-12.4	-1.17	30.2	25° 47'	80° 13'	0
Cuttler Hammock	<i>Odocoileus</i>	-12.8	-0.69	32.6	25° 47'	80° 13'	0

Anexo 3. Valores de carbono, oxígeno, latitud, longitud de los Sitios de Texas, tomados de Koch *et al.* (2004).

Sitio	Especie	^{13}C	$\delta^{18}\text{O}_V$ PDB ‰	$\delta^{18}\text{O}_V$ SMOW ‰	Latitud	Longitud	Altitud (msnm)
Clear Creek	<i>M. columbi</i>	-2.4	1.64	27.18	33° 15'	97° 00'	730
Clear Creek	<i>M. columbi</i>	-1.12	-3.61	27.81	33° 15'	97° 00'	730
Easley Ranch	<i>M. columbi</i>	-0.78	-3.00	30.18	33° 59'	99° 51'	518
Ingleside	<i>M. columbi</i>	-2.59	-0.70	29.97	27° 52'	97° 12'	0
Ingleside	<i>M. columbi</i>	-1.64	-0.91	30.09	27° 52'	97° 12'	0
Ingleside	<i>M. columbi</i>	-1.35	-0.79	30.39	27° 52'	97° 12'	0
Ingleside	<i>M. columbi</i>	-0.83	-0.50	30.11	27° 52'	97° 12'	0
Ingleside	<i>M. columbi</i>	-0.95	-0.77	29.87	27° 52'	97° 12'	0
Ingleside	<i>M. columbi</i>	-1.1	-1.01	29.93	27° 52'	97° 12'	0
Ingleside	<i>M. columbi</i>	-1.1	-0.95	28.03	27° 52'	97° 12'	0
Ingleside	<i>M. columbi</i>	-0.74	-2.79	28.55	27° 52'	97° 12'	0
Leo Boatright Pit	<i>M. columbi</i>	-2.77	-2.29	28.68	32° 07'	96° 00'	106
Leo Boatright Pit	<i>M. columbi</i>	-3.01	-2.16	30.35	32° 07'	96° 00'	106
Leo Boatright Pit	<i>M. columbi</i>	-2.32	-0.54	28.58	32° 07'	96° 00'	106
Leo Boatright Pit	<i>M. columbi</i>	-7.01	-2.26	26.73	32° 07'	96° 00'	106
Moore Pit	<i>M. columbi</i>	-2.2	-4.05	29.12	32° 44'	96° 44'	117
Moroe Pit	<i>M. columbi</i>	-1.29	-1.73	29.67	32° 44'	96° 44'	117
Moore Pit	<i>M. columbi</i>	-3.22	-1.20	28.33	32° 44'	96° 44'	117
Moore Pit	<i>M. columbi</i>	-1.7	-2.50	29.71	32° 44'	96° 44'	117
Moore Pit	<i>M. columbi</i>	-2.7	-1.16	28.22	32° 44'	96° 44'	117
Moore Pit	<i>M. columbi</i>	-3.91	-2.61	28.52	32° 44'	96° 44'	117
Moore Pit	<i>M. columbi</i>	-3.59	-2.32	28.52	32° 44'	96° 44'	117
Moore Pit	<i>M. columbi</i>	-2.33	-2.32	29.06	32° 44'	96° 44'	117
Moore Pit	<i>M. columbi</i>	-3.38	-1.79	27.6	32° 44'	96° 44'	117
Valley Farms	<i>M. columbi</i>	-7.56	-3.21	26.19	32° 15'	96° 15'	89
Valley Farms	<i>M. columbi</i>	-3.1	-4.58	28.04	32° 44'	96° 44'	89
Waco Mammoth Site	<i>M. columbi</i>	-1.75	-2.78	30.43	31° 36'	96° 15'	125
Waco Mammoth Site	<i>M. columbi</i>	-2.45	-0.46	29.96	31° 36'	96° 15'	125
Waco Mammoth Site	<i>M. columbi</i>	-2.1	-0.92	29.88	31° 36'	96° 15'	125
Waco Mammoth Site	<i>M. columbi</i>	-3.08	-1.00	29.11	31° 36'	96° 15'	125

Anexo 3. Continuación.

Sitio	Especie	^{13}C	$\delta^{18}\text{O}_\text{V}$ PDB ‰	$\delta^{18}\text{O}_\text{V}$ SMOW ‰	Latitud	Longitud	Altitud (msnm)
Waco Mammoth Site	<i>M. columbi</i>	-3.28	-1.74	29.1	31° 36'	96° 15'	125
Waco Mammoth Site	<i>M. columbi</i>	-2.26	-1.75	30.44	31° 36'	96° 15'	125
Waco Mammoth Site	<i>M. columbi</i>	-2.67	-0.45	27.98	31° 36'	96° 15'	125
Waco Mammoth Site	<i>M. columbi</i>	-3.5	-2.84	30	31° 36'	96° 15'	125
Waco Mammoth Site	<i>M. columbi</i>	-2.06	-0.88	30.66	31° 36'	96° 15'	125
Waco Mammoth Site	<i>M. columbi</i>	-3.29	-0.24	29.65	31° 36'	96° 15'	125
Waco Mammoth Site	<i>M. columbi</i>	-2.78	-1.22	30.57	31° 36'	96° 15'	125
Waco Mammoth Site	<i>M. columbi</i>	-2.33	-0.33	30.13	31° 36'	96° 15'	125
Waco Mammoth Site	<i>M. columbi</i>	-2.17	-0.75	30.65	31° 36'	96° 15'	125
Waco Mammoth Site	<i>M. columbi</i>	-4.58	-0.25	29.82	31° 36'	96° 15'	125
Waco Mammoth Site	<i>M. columbi</i>	-4.72	-1.05	30.34	31° 36'	96° 15'	125
Congress Avenue	<i>M. columbi</i>	-0.98	-0.55	28.72	30° 15'	97° 45'	151
Friesenhahn	<i>M. columbi</i>	-5.09	-2.12	29.93	29° 37'	98° 22'	259
Friesenhahn	<i>M. columbi</i>	-1.49	-0.95	30.03	29° 37'	98° 22'	259
Friesenhahn	<i>M. columbi</i>	-1.36	-0.85	29.05	29° 37'	98° 22'	259
Friesenhahn	<i>M. columbi</i>	-2.09	-1.80	29.29	29° 37'	98° 22'	259
Friesenhahn	<i>M. columbi</i>	-0.06	-1.57	29.87	29° 37'	98° 22'	259
Friesenhahn	<i>M. columbi</i>	-1.19	-1.01	30.4	29° 37'	98° 22'	259
Friesenhahn	<i>M. columbi</i>	-1.7	-0.49	28.14	29° 37'	98° 22'	259
Friesenhahn	<i>M. columbi</i>	-0.14	-2.68	30.12	29° 37'	98° 22'	259
Friesenhahn	<i>M. columbi</i>	-1.21	-0.76	29.17	29° 37'	98° 22'	259
Friesenhahn	<i>M. columbi</i>	-3.35	-1.68	29.32	29° 37'	98° 22'	259
Friesenhahn	<i>M. columbi</i>	-0.02	-1.54	30.01	29° 37'	98° 22'	259

Anexo 3. Continuación.

Sitio	Especie	^{13}C	$\delta^{18}\text{O}_V$ PDB ‰	$\delta^{18}\text{O}_V$ SMOW ‰	Latitud	Longitud	Altitud (msnm)
Friesenhahn	<i>M. columbi</i>	-1.39	-1.94	28.91	29° 37'	98° 22'	259
Friesenhahn	<i>M. columbi</i>	-3.87	-0.68	30.21	29° 37'	98° 22'	259
Friesenhahn	<i>M. columbi</i>	-1.9	-0.77	30.11	29° 37'	98° 22'	259
Friesenhahn	<i>M. columbi</i>	-3.35	0.14	31.05	29° 37'	98° 22'	259
Ben Franklin	<i>M. columbi</i>	-3.54	-0.92	29.96	33° 22'	95° 45'	402
Ben Franklin	<i>M. columbi</i>	-1.54	-1.45	29.41	33° 22'	95° 45'	402
Ben Franklin	<i>M. columbi</i>	-1.27	-1.37	29.49	33° 22'	95° 45'	402
Bonfire Shelter	<i>M. columbi</i>	-2.84	-1.36	29.5	29° 49'	101° 33'	402
Kincaid Shelter	<i>M. columbi</i>	-1.84	-0.81	30.07	29° 22'	99° 28'	512
Shulze Cave, level 2	<i>M. columbi</i>	-4.19	-1.77	29.08	30° 15'	99° 52'	596

Anexo 4 .Valores de carbono, oxígeno, latitud, longitud de los Sitios de Nuevo México, tomados de Koch *et al.* (2004).

Sitio	Especie	^{13}C	$\delta^{18}\text{O}_V$ PDB ‰	$\delta^{18}\text{O}_V$ SMOW ‰	Latitud	Longitud	Altitud (msnm)
Blackwater Draw	<i>M. columbi</i>	-8.67	-6.91	23.78	34° 14'	103° 25'	1251
Blackwater Draw	<i>M. columbi</i>	-8.64	-8.48	22.16	34° 14'	103° 25'	1251
Blackwater Draw	<i>M. columbi</i>	-7.2	-6.78	23.92	34° 14'	103° 25'	1251
Blackwater Draw	<i>M. columbi</i>	-0.92	-2.98	27.83	34° 14'	103° 25'	1251
Blackwater Draw	<i>M. columbi</i>	-0.26	-1.57	29.29	34° 14'	103° 25'	1251
Blackwater Draw	<i>M. columbi</i>	0.3	-6.51	24.2	34° 14'	103° 25'	1251
Blackwater Draw	<i>M. columbi</i>	-1.9	-0.98	29.9	34° 14'	103° 25'	1251
Blackwater Draw	<i>M. columbi</i>	-0.8	-3.21	27.6	34° 14'	103° 25'	1251
Blackwater Draw	<i>M. columbi</i>	-1.6	-1.07	29.8	34° 14'	103° 25'	1251

Anexo 5. Valores obtenidos del *Mammuthus columbi* del El Cedral. Todos los valores pertenecen al mismo individuo, de la serie de muestras obtenidas de la zona oclusal.

Clave Lab	Clave muestreo	$\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}} \text{‰}$	$\delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}} \text{‰}$	$\delta^{18}\text{O}_{\text{VSMOW}} \text{‰}$	Clave INAH
MB 10	1	-4.28	-5.20	25.55	BB -102
MB 11	2	-4.21	-5.30	25.44	BB -102
MB 12	3	-4.13	-5.57	25.17	BB -102
MB 13	4	-3.69	-5.19	25.56	BB -102
MB 14	5	-3.57	-4.82	25.95	BB -102
MB 15	6	-3.72	-5.09	25.66	BB -102
MB 16	7	-3.78	-5.17	25.58	BB -102
MB 17	8	-3.86	-5.15	25.60	BB -102
MB 18	9	-3.67	-5.20	25.55	BB -102
MB 19	10	-3.78	-4.88	25.88	BB -102
MB 20	11	-3.53	-5.05	25.70	BB -102
MB 21	12	-3.48	-4.75	26.02	BB -102
MB 22	13	-5.19	-6.60	24.10	BB -102