

## La dieta y el hábitat del mamut y los caballos del Pleistoceno tardío de El Cedral con base en isótopos estables ( $\delta^{13}\text{C}$ , $\delta^{18}\text{O}$ )

**Víctor Adrián Pérez-Crespo<sup>1,\*</sup>, Begoña Sánchez-Chillón<sup>2</sup>, Joaquín Arroyo-Cabrales<sup>3</sup>,  
María Teresa Alberdi<sup>2</sup>, Oscar J. Polaco<sup>3</sup>, Antonio Santos-Moreno<sup>4</sup>, Mouloud Benammi<sup>5,6</sup>,  
Pedro Morales-Puente<sup>7</sup> y Edith Cienfuegos-Alvarado<sup>7</sup>**

<sup>1</sup> Posgrado en Ciencias, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, Calle Hornos 1003, Sta. Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México.

<sup>2</sup> Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, España.

<sup>3</sup> Laboratorio de Arqueozoología "M. en C. Ticul Álvarez Solórzano", Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH), Moneda 16, Col. Centro, 06060 México, D. F., México.

<sup>4</sup> Laboratorio de Ecología Animal, CIIDIR, Unidad Oaxaca, IPN, Calle Hornos 1003, Sta. Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México.

<sup>5</sup> Laboratorio de Paleomagnetismo, Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación s/n, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 México, D. F., México.

<sup>6</sup> Institut International de Paléoprimatologie, Paléontologie Humaine: Evolution et Paléoenvironnements (IPHEP)-UMR CNRS 6046, SFA-Université de Poitiers, Bât. de Sciences Naturelles (3ème étage), 40 avenue du Recteur Pineau, F86022 Poitiers Cedex, Francia.

<sup>7</sup> Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación s/n, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 México, D.F., México.

\* vapc79@gmail.com

### RESUMEN

*La dieta y el hábitat de Mammuthus columbi y de tres especies de Equus procedentes de El Cedral (San Luis Potosí, México) son inferidos a partir del análisis de isótopos estables de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  en el apatito del esmalte dental. En el mamut, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  reflejan una dieta mixta  $\text{C}_3/\text{C}_4$ , mientras que los équidos tienen un intervalo que va desde individuos con una dieta mixta  $\text{C}_3/\text{C}_4$  a aquellos que sólo se alimentan de plantas  $\text{C}_4$ . Las comparaciones realizadas entre los valores obtenidos de las muestras mexicanas con las publicadas para los mismos grupos de Florida, Nuevo México y Texas, señala que las preferencias alimentarias en ambos grupos eran parecidas. Asimismo, la comparación efectuada de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  junto con los de  $\delta^{18}\text{O}$ , para las especies de El Cedral con los valores de jabalíes, mastodontes, tapires y venados cola blanca del Pleistoceno tardío de Florida, revela que los caballos y el mamut de El Cedral habitaban en una zona abierta, como pastizales o sabanas, lo que concuerda con el estudio palinológico de la localidad.*

*Palabras clave: dieta, hábitat, isótopos estables,  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ , Mammuthus columbi, Equus, Pleistoceno tardío, San Luis Potosí, México.*

### ABSTRACT

*The diet and habitat for Mammuthus columbi and three species of Equus from El Cedral (San Luis Potosí, Mexico) were inferred from the analysis of stable isotopes,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$ , present in dental enamel apatite. For the mammoth,  $\delta^{13}\text{C}$  values indicate a mix  $\text{C}_3/\text{C}_4$  diet, while the equids have a range of*

values from individuals feeding only a mix  $C_3/C_4$  diet to those that ate exclusively  $C_4$  plants. Comparisons between values obtained for Mexican samples with those published for the same groups from Florida, New Mexico, and Texas, point out to similar food habits in both groups. Also, comparisons of  $\delta^{13}C$  and  $\delta^{18}O$  values of the El Cedral species with those for javelinas, mastodons, tapirs, and white-tailed deer from the Floridan late Pleistocene, showed that horses and mammoth from El Cedral lived in open spaces, with grasslands savanna, in accordance with the pollen studies for the locality.

**Key words:** diet, habitat, stable isotopes,  $\delta^{13}C$ ,  $\delta^{18}O$ , *Mammuthus columbi*, *Equus*, late Pleistocene, San Luis Potosí, Mexico.

## INTRODUCCIÓN

En México, las localidades con mamíferos fósiles pertenecientes al Pleistoceno tardío son abundantes (Arroyo-Cabrales et al., 2002) y una de ellas es El Cedral, San Luis Potosí. En esta localidad se han identificado diversos grupos de vertebrados fósiles, entre ellos caballos y mamuts. Con base en análisis morfométricos y morfológicos, Alberdi et al. (2003) proponen la presencia de tres especies de caballo, a saber: *Equus mexicanus*, *E. conversidens* y *Equus* sp., siendo la primera de tamaño grande y la última la más pequeña, mientras que *E. conversidens* era de talla intermedia. En lo referente al mamut, dos especies han sido registradas en Norteamérica durante el Pleistoceno tardío, *Mammuthus primigenius* y *Mammuthus columbi*, pero en México actualmente sólo se reconoce la presencia de *Mammuthus columbi* (Arroyo-Cabrales et al., 2003a, 2003b; A. Lister, comunicación personal, 2004).

Diversos estudios realizados en los Estados Unidos de América por MacFadden y Cerling (1996) y Koch et al. (1998, 2004), utilizando isótopos estables de oxígeno

y carbono, han revelado que los équidos y los mamuts eran capaces de incluir en su dieta una baja proporción de hojas de árboles, arbustos y vegetación riparia, sin dejar de consumir pastos, y que habitaban en zonas abiertas, como las praderas. Por ello, el propósito de este estudio es inferir la dieta y el hábitat de *Mammuthus columbi* y las tres especies de *Equus* de la localidad de El Cedral a través de un análisis isotópico del esmalte dental de algunos molares pertenecientes a estos taxa. Los resultados aquí obtenidos se comparan con los valores isotópicos publicados previamente para los mismos géneros que han sido estudiados en Florida, Nuevo México y Texas, EUA, con el propósito de observar cómo variaba la dieta de *Equus* y *Mammuthus* en latitudes diferentes (Koch et al., 1998, 2004).

## Área de estudio

La localidad Rancho La Amapola se halla a 1.7 km al SE de El Cedral, San Luis Potosí, México, a 23°49' Lat N y 100°43' Long O, a 1,700 msnm (Figura 1). En este sitio se ha

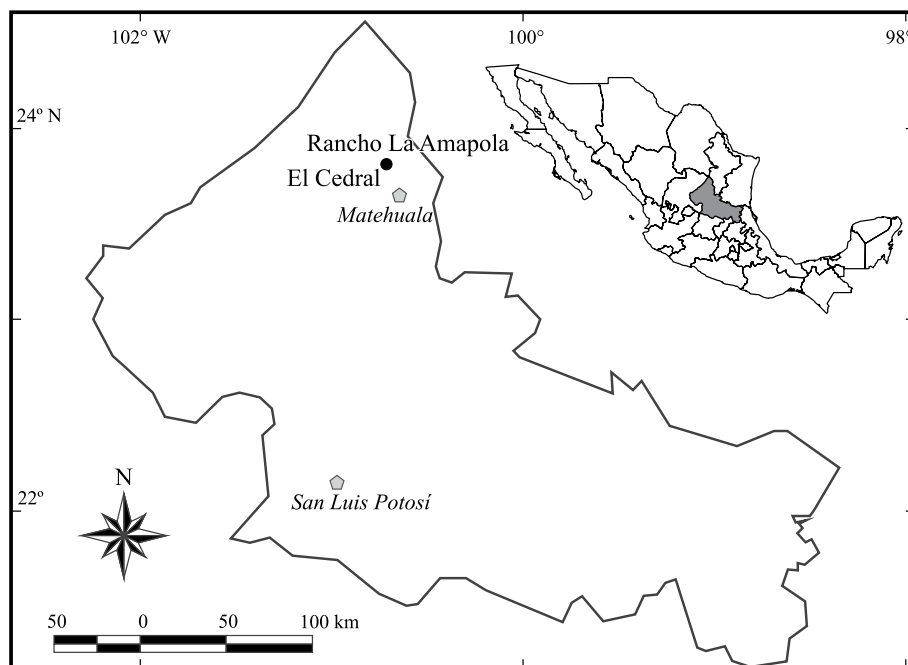


Figura 1. Situación geográfica de la localidad fosilífera pleistocena de El Cedral, en el estado de San Luis Potosí, México.

encontrado evidencia de la presencia de varios manantiales, los que debieron servir como abrevaderos para la megafauna del Pleistoceno final que incluía tapires (*Tapirus*), lobos (*Canis dirus*), leones (*Panthera atrox*), camélidos (*Camelops* sp.), mastodontes (*Mammut americanum*), mamuts (*Mammuthus columbi*), caballos (*Equus mexicanus*, *E. conversidens* y *Equus* sp.), así como micromamíferos y otros vertebrados (Álvarez S. y Polaco, 1982). De 1977 a 1984, dentro del Proyecto “Cuencas Endorreicas” realizado por José Luis Lorenzo y personal del entonces Departamento de Prehistoria (actualmente Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico), INAH, se efectuaron excavaciones arqueológicas interdisciplinarias en el Rancho La Amapola con el objetivo de adquirir un mejor conocimiento de los asentamientos humanos del Pleistoceno tardío y Holoceno temprano desde una perspectiva ambiental. Se distinguieron tres niveles fosilíferos durante las excavaciones arqueológicas, considerando para ello las temporalidades proporcionadas por los fechamientos con radiocarbono (Lorenzo y Mirambell, 1986), siendo dichos niveles, como sigue (Figura 2): 1) entre 30,000 y 25,000 años AP (antes del presente); 2) 15,000 años AP y 3) entre 10,000 y 8,000 años AP. En el caso del mamut, se desconoce el nivel estratigráfico al que pertenece, mientras que los restos de caballo proceden de los dos primeros.

La vegetación actual del área es un matorral xerófilo, distinta de la que debió existir en el pasado, la cual probablemente fue un bosque tropical caducifolio con el desarrollo de zonas de amplias praderas o pastizales, tal como se ha propuesto a partir del estudio de los fósiles de vertebrados, los moluscos y el polen en el área (Sánchez-Martínez y Alvarado, en prensa).

**Isótopos de C y O**

En las últimas décadas ha habido un crecimiento en el uso de los análisis isotópicos de oxígeno y carbono para los estudios de reconstrucción de las condiciones climáticas y ambientales del pasado. También, estos estudios han mostrado que la proporción de isótopos del carbono ( $\delta^{13}C$ ) en los huesos y los dientes de los mamíferos fósiles puede ser utilizada para obtener información acerca de la dieta de dichos herbívoros y carnívoros (De Niro y Epstein, 1978; Vogel, 1978; Sullivan y Krueger, 1981; Lee-Thorp *et al.*, 1989, 1994; Koch *et al.*, 1990, 1994; Quade *et al.*, 1992; Cerling *et al.*, 1997; MacFadden, 2000; Kohn *et al.*, 2005). Para el caso de los herbívoros, la proporción de isótopos de carbono varía según el tipo de materia vegetal consumida, la cual depende a su vez del patrón fotosintético utilizado por dichas plantas. Durante la fotosíntesis, las plantas de tipo  $C_3$  en los ecosistemas terrestres de altitud y latitud elevadas (árboles, arbustos y plantas herbáceas) muestran valores más altos del isótopo pesado durante la fijación del  $CO_2$  que los presentados por las hierbas y los juncos tropicales (plantas  $C_4$ ). Por ello, tanto las plantas de tipo  $C_3$  como las de tipo  $C_4$

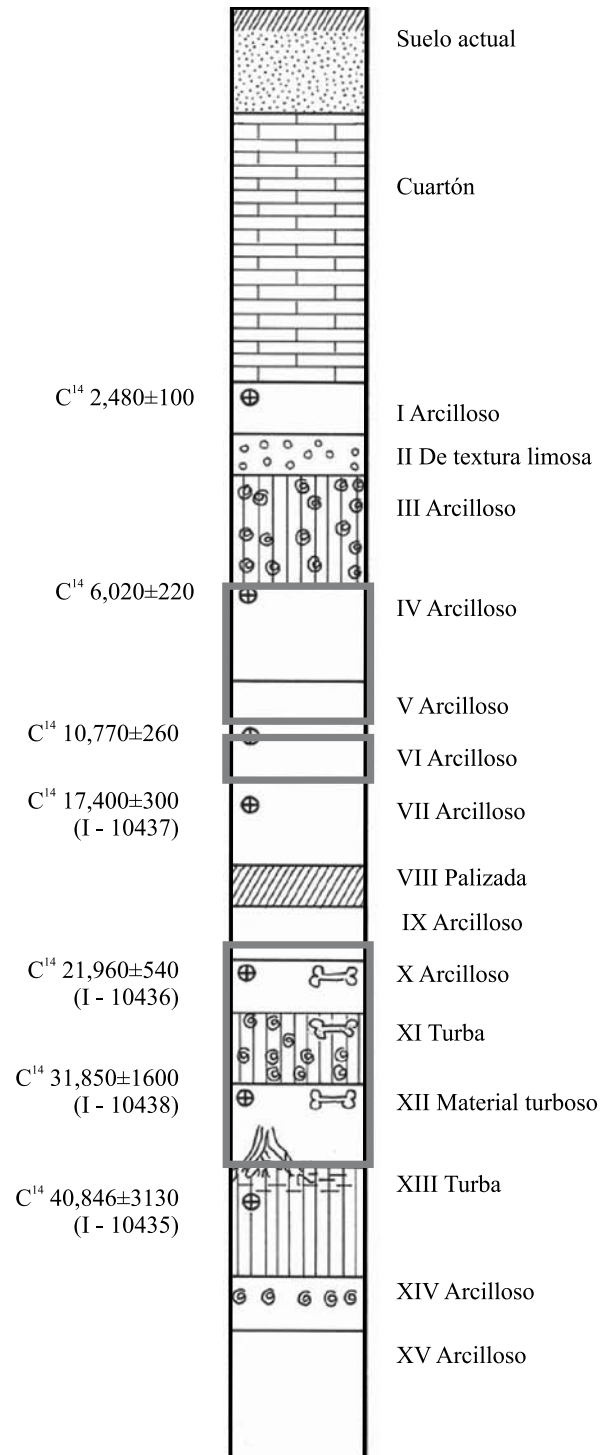


Figura 2. Columna estratigráfica de El Cedral. Los recuadros en color gris destacan los tres niveles fosilíferos identificados: 30,000 a 25,000 años AP; 15,000 años AP; y 10,000 a 8,000 años AP. Modificado de Lorenzo y Mirambell (1986).

tienen diferentes valores de composición isotópica ( $\delta^{13}C$ ).

Las plantas de tipo  $C_3$  tienen valores de  $\delta^{13}C$  desde -22 por mil (‰) hasta -30‰, con una media de -26‰, mientras que las plantas de tipo  $C_4$  tienen valores de  $\delta^{13}C$  que varían entre -10‰ y -14‰, con una media de -12‰

(Smith y Epstein, 1971; Vogel, 1978; Ehleringer *et al.*, 1986; 1991; Cerling *et al.*, 1993). Los animales consumidores de la vegetación incorporan en huesos y dientes el carbono del alimento con un fraccionamiento isotópico adicional de -12‰ a -14‰ aproximadamente. Los mamíferos que se alimentan de plantas tipo C<sub>3</sub> tendrán, por lo tanto, valores de δ<sup>13</sup>C comprendidos entre -10‰ y -16‰, mientras que los animales que se alimentan de hierbas tropicales tipo C<sub>4</sub> tienen valores de δ<sup>13</sup>C comprendidos entre +2‰ y -2‰. Una alimentación de tipo mixto mostrará a su vez valores intermedios (Lee-Thorp y van der Merwe, 1987; Quade *et al.*, 1992). Por ello, la proporción relativa entre plantas tipo C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> en la dieta de un animal puede determinarse analizando la composición isotópica del carbono, lo que permite obtener mayores datos acerca del comportamiento ecológico de las especies extintas.

Por otra parte, la composición isotópica del oxígeno en el apatito del esmalte dental (δ<sup>18</sup>O) depende, en primera instancia, del equilibrio metabólico entre las diferentes reservas de oxígeno, con distintas composiciones isotópicas que interactúan en el cuerpo durante la formación de los fluidos corporales (Longinelli, 1984; Luz *et al.*, 1984). De estas fuentes de oxígeno forman parte el agua ingerida (procedente tanto de la bebida como de la contenida en las plantas), así como el oxígeno molecular procedente de la respiración. El oxígeno, a su vez, es expulsado del cuerpo como agua líquida en la orina, sudoración, azúcares y heces y como CO<sub>2</sub> y H<sub>2</sub>O en forma gaseosa durante la respiración. Los factores que intervienen en este balance son tanto internos (relativos a la fisiología del animal), como externos (relacionados con la ecología y el clima). La variación de la composición isotópica del oxígeno en los grandes mamíferos depende fundamentalmente de los factores externos. Dado que la composición isotópica del oxígeno del fosfato en los huesos y los dientes de los mamíferos está relacionada con el agua que ingieren y ésta, a su vez, depende en última instancia del agua de la precipitación, entonces la composición isotópica del oxígeno del apatito puede ser utilizada para realizar inferencias climáticas del pasado (Longinelli y Nuti, 1973; Kolodny *et al.*, 1983; D'Angela y Longinelli, 1990; Bryant *et al.*, 1994; Sánchez-Chillón *et al.*, 1994; Bryant y Froelich, 1995; Delgado *et al.*, 1995; Kohn, 1996; Kohn *et al.*, 1996; Kohn *et al.*, 1998).

## MATERIAL

Alberdi *et al.* (2003) realizaron una revisión del género *Equus* de El Cedral y con base principalmente en el análisis de los dientes y los huesos metapodiales, concluyeron tentativamente que los restos corresponden a caballos morfológicamente similares, pero de tamaños muy diferentes, e identificaron la presencia de al menos tres especies:

- Los restos de mayor talla fueron asignados a *Equus mexicanus*.

- Los restos de talla menor fueron identificados como

*Equus* sp. y

- Los restos de talla intermedia entre ambas formas fueron asignados a *Equus conversidens*.

Los mamuts fueron reportados por Álvarez S. y Polaco (1982), así como por Arroyo-Cabrales *et al.* (2003a, 2003b) y fueron asignados a *Mammuthus columbi*. Asociados a estos restos aparecieron también restos de metoritos (*Microtus mexicanus* y *M. pennsylvanicus*, Álvarez S. y Polaco, 1982) que corresponden a roedores asociados comúnmente con pastizales, así como restos de tapires que igualmente se asocian con este tipo de vegetación (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1996).

Los restos óseos recuperados en el yacimiento de El Cedral son abundantes y están depositados en la Colección Paleontológica del Laboratorio de Arqueozoología "M. en C. Ticul Álvarez Solórzano", Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico del Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, D. F., con el acrónimo DP.

## Preparación analítica de las muestras

### Mamut

Se tomaron 13 muestras de esmalte dental de un solo molar de *Mammuthus columbi*, número de catálogo DP-3729. Se extrajeron 10 mg en la zona oclusal de las láminas; para la preparación de la muestra se siguió la metodología de MacFadden y Cerling (1996) y Révész y Landwehr (2002), y los análisis se normalizaron de acuerdo con Coplen (1988) y Coplen *et al.* (2006).

### Caballos

Para el análisis de 14 individuos de *Equus* (*E. mexicanus*, DP2595, 2678, 2755, 3865, 3874, 3926; *E. conversidens*, DP2318, 2752, 4577; y *Equus* sp., DP2631, 2719, 2744, 4527, 4564) se tomó una muestra en la corona del diente a una distancia de 1–2 cm de la bifurcación de las raíces. El tratamiento químico de las muestras siguió el descrito por Koch *et al.* (1997). Los resultados se expresan como la relación  $\delta = ([R_{\text{muestra}}/R_{\text{standard}}] - 1) \times 1000$ , donde R = <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C o <sup>18</sup>O/<sup>16</sup>O, y los estándares de referencia son V-PDB para el carbono y V-SMOW para el oxígeno. La precisión analítica de los resultados es de 0.1‰ para δ<sup>13</sup>C y 0.2‰ para δ<sup>18</sup>O.

Los resultados fueron comparados con los publicados por Koch *et al.* (1998, 2004) para ejemplares del Pleistoceno de Florida, Nuevo México y Texas. Para realizar estas comparaciones se empleó un Análisis de Varianza (ANOVA) (Hammer y Harper, 2006). En aquellos casos en que el análisis mostró diferencias significativas, se empleó la prueba para comparaciones múltiples de Tukey-Kramer para identificar aquellos subgrupos estadísticamente homogéneos. El nivel de probabilidad usado fue de p < 0,05. El software utilizado fue NCSS 2004 y PASS 2002 (Hintze, 2004). Para inferir el hábitat se efectuó una comparación de los valores de δ<sup>13</sup>C y δ<sup>18</sup>O del mamut y los caballos contra

especies típicas de zonas cerradas del Pleistoceno tardío de Florida, en este caso jabalí (*Mylohyus fossilis*), mastodonte (*Mammuth americanum*), tapir (*Tapirus veroensis*) y venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*).

Las muestras del mamut fueron analizadas en el Laboratorio Universitario de Geoquímica Isotópica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México y las de caballo en el Laboratorio de Geoquímica del Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC) y el Servicio Interdepartamental de Investigación (SIDI) de la Universidad Autónoma de Madrid (España).

## RESULTADOS

En los caballos se encontró un intervalo de valores de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) que varía desde  $-6.9\text{‰}$  a  $-1.5\text{‰}$  (Tabla 1). Aunque, en promedio, los équidos de El Cedral entran en la categoría de dieta mixta  $\text{C}_4/\text{C}_3$ , a nivel específico la distribución de los resultados del carbono es similar a la que presenta la separación por tamaño realizada por Alberdi *et al.* (2003) y Sánchez-Chillón *et al.* (2005) (Figura 3). Así, los valores de *Equus mexicanus* se encuentran más dispersos, sugiriendo una dieta mixta  $\text{C}_3/\text{C}_4$ , mientras que en *Equus sp.* los valores muestran una tendencia hacia una alimentación mayoritariamente  $\text{C}_4$ . En el caso de *Equus conversidens*, tres de sus valores están agrupados sugiriendo una alimentación exclusivamente  $\text{C}_4$ .

La comparación de los resultados de  $\delta^{13}\text{C}$  con las especies de *Equus* de Florida, Nuevo México y Texas (Tablas 2 y 3) se presentan en la Figura 4. En ella se observa que el intervalo de variación se solapa con la distribución observada para las tres especies de El Cedral. Los análisis de los caballos de un único yacimiento (Quitaque Creek, Texas)

parecen mostrar una alimentación casi exclusiva de plantas de tipo  $\text{C}_4$  similar a lo hallado para las muestras de *Equus conversidens* de El Cedral, mientras que en la mayoría de las especies comparadas la participación en la dieta de plantas  $\text{C}_4$  es mayor que la de plantas  $\text{C}_3$ , caracterizándolas en su mayoría como de tipo mixto, lo que también ocurre en *Equus mexicanus* y *Equus sp.*

Para el mamut, la distribución del intervalo de valores es mucho menor, desde  $-3.48\text{‰}$  a  $-5.19\text{‰}$  con un promedio de  $-3.8\text{‰}$  (Tabla 4). Es claro que los valores están mucho más cercanos entre sí, dado que se trata de distintas muestras de un mismo molar, observándose claramente una alimentación de tipo mixto  $\text{C}_3/\text{C}_4$ . La comparación con sus equivalentes en Florida, Texas y Nuevo México (Koch *et al.*, 1998, 2004; Tablas 2 y 3) usando el ANOVA no muestra diferencias significativas ( $p < 0.036662$ ) en cuanto a la dieta.

La comparación de los resultados de  $\delta^{13}\text{C}$  de los caballos de El Cedral con sus contrapartes norteamericanas (Koch *et al.*, 1998, 2004), muestra que existen diferencias significativas ( $p < 0.000040$ ) en las localidades de Hornsby Springs y Rock Springs; sin embargo la Prueba de Tukey-Kramer muestra que los caballos de El Cedral no presentan diferencias significativas con ninguna de las localidades comparadas.

En cuanto a los análisis de composición isotópica del oxígeno,  $\delta^{18}\text{O}$ , los caballos de El Cedral muestran valores bastante homogéneos (Figura 3), lo que indica un clima más bien templado, con una temperatura media anual de hasta  $5\text{ °C}$  menor que el promedio actual.

## DISCUSIÓN

Los resultados de los análisis isotópicos de carbono en los caballos de El Cedral indican un registro de plantas mixto  $\text{C}_3/\text{C}_4$ , más evidente en *Equus mexicanus* que en *Equus sp.*,

Tabla 1. Resultados de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  de las muestras analizadas de las diferentes formas de *Equus* de El Cedral (Sánchez-Chillón *et al.*, 2005). P: *Equus sp.*; G: *Equus mexicanus*; I: *Equus conversidens*.

Nº catálogo	$\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$	$\delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}}$
DP4527 P	-2.7	-3.6
DP2631 P	-1.5	-2.4
DP2719 P	-2.1	-2.4
DP4564 P	-3.0	-1.6
DP2744 P	-4.4	-1.4
DP2595 G	-5.9	-2.4
DP3926 G	-4.7	-4.0
DP3874 G	-6.9	-3.2
DP3865 G	-4.3	-3.6
DP2755 G	-5.1	-1.9
DP2678 G	-2.7	-4.0
DP2752 I	-1.9	-1.8
DP2318 I	-2.6	-2.9
DP4577 I	-1.7	-4.8

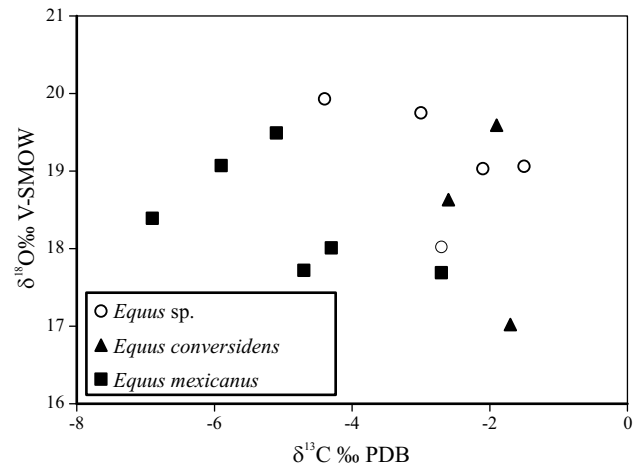


Figura 3. Composición isotópica del carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) y del oxígeno ( $\delta^{18}\text{O}$ ) de las tres especies de *Equus* identificadas en El Cedral.

Tabla 2. Valores medios de  $\delta^{13}\text{C}$  de *Equus* sp. y *Mammuthus columbi* y de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  de *Mammuthus americanum*, *Mylohyus fossilis*, *Tapirus veroensis* y *Odocoileus virginianus* de Florida. Fuente Koch et al. (1998); n: número de individuos.

Especie	Sitio	n	$\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$	$\delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}}$
<i>Mammuthus columbi</i>	Cuttler Hammock	6	-0.9	---
<i>Equus</i> sp.	Cuttler Hammock	4	-0.3	---
<i>Mylohyus fossilis</i>	Cuttler Hammock	3	-9.8	-2.2
<i>Odocoileus virginianus</i>	Cuttler Hammock	2	-12.6	0.4
<i>Mammuthus columbi</i>	Hornsby Springs	1	-5.6	---
<i>Equus</i> sp.	Hornsby Springs	2	-7.1	---
<i>Mammuthus americanum</i>	Hornsby Springs	5	-11.9	-0.006
<i>Tapirus veroensis</i>	Hornsby Springs	1	-12.3	-1.07
<i>Mammuthus columbi</i>	Page Ladson	2	0.1	---
<i>Equus</i> sp.	Page Ladson	1	-5.6	---
<i>Mammuthus americanum</i>	Page Ladson	4	-10.9	-1.3
<i>Odocoileus virginianus</i>	Page Ladson	2	-12.4	-3.4
<i>Tapirus veroensis</i>	Page Ladson	2	-11.7	-4.0
<i>Mammuthus columbi</i>	Rock Springs	4	-3.7	---
<i>Equus</i> sp.	Rock Springs	2	-7.1	---
<i>Mammuthus americanum</i>	Rock Springs	3	-11.6	-0.7
<i>Tapirus veroensis</i>	Rock Springs	2	-13.4	-3.0
<i>Mammuthus columbi</i>	Vero Beach 2	4	-1.9	---
<i>Equus</i> sp.	Vero Beach 2	2	-3.2	---
<i>Mammuthus americanum</i>	Vero Beach 2	3	-11.8	---
<i>Mylohyus fossilis</i>	Vero Beach 2	2	-10.9	-2.2
<i>Odocoileus virginianus</i>	Vero Beach 2	2	-14.3	0.4
<i>Mammuthus columbi</i>	West Palm Beach	2	-0.6	---
<i>Mammuthus americanum</i>	West Palm Beach	9	-10.1	---

en cuyo registro isotópico se observa la tendencia a la incorporación en la dieta de una cierta proporción de plantas de tipo  $\text{C}_4$  y, también evidente en el caso de *E. conversidens*, en la que parece ser el tipo de dieta exclusiva, aunque por el tamaño de la muestra resultaría aventurado aseverar que esta última especie tenga una dieta exclusiva de plantas de tipo  $\text{C}_4$ . Es importante constatar la presencia de plantas de tipo  $\text{C}_4$  en el área durante el Pleistoceno, ya que los trabajos basados en la observación de la dieta de caballos ferales y cebras actuales, señalan que aunque ambas especies poseen una dentición hipsodonta y se alimentan principalmente de pastos, tienen tendencias ramoneadoras, alimentándose de hojas de árboles y arbustos (Beaver y Brussard, 2004; Álvarez-Romero y Medellín, 2005).

En cambio, los valores de las muestras obtenidas del mamut indican una dieta mixta homogénea en este individuo. Sin embargo, dado que se analiza un solo ejemplar no podemos generalizar que todos los *Mammuthus columbi* de El Cedral, tenían la misma tendencia alimentaria.

De acuerdo con la teoría de nicho ecológico de Hutchinson, que señala que dos especies no pueden ocupar un mismo nicho ya que una se extinguiría (Feranec y MacFadden, 2000), se puede asumir que dos taxa con alimentación similar, como son el mamut y el caballo, entrarían en competencia por el alimento. Sin embargo,

Tabla 3. Valores medios de  $\delta^{13}\text{C}$  de *Equus* sp. y *Mammuthus columbi* de Nuevo México (\*) y Texas, obtenidos de Koch et al. (2004). n: número de individuos.

Especie	Sitio	n	$\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$
<i>Mammuthus columbi</i>	Ben Franklin	3	-2.1
<i>Equus</i> sp.	Ben Franklin	4	-4.7
<i>Mammuthus columbi</i>	Blackwater Draw (*)	9	-3.2
<i>Equus</i> sp.	Blackwater Draw (*)	2	-5.7
<i>Mammuthus columbi</i>	Bonfire Shelter	1	-2.8
<i>Mammuthus columbi</i>	Clear Creek	2	-1.8
<i>Equus</i> sp.	Clear Creek	4	-5.8
<i>Mammuthus columbi</i>	Congress Avenue	1	-1.0
<i>Equus</i> sp.	Congress Avenue	2	-4.3
<i>Equus</i> sp.	Coppell	2	-4.4
<i>Mammuthus columbi</i>	Easely Ranch	1	-0.8
<i>Equus</i> sp.	Easely Ranch	3	-2.8
<i>Mammuthus columbi</i>	Friesenhahn Cave	16	-1.8
<i>Equus</i> sp.	Friesenhahn Cave	3	-4.0
<i>Equus</i> sp.	Howard Ranch	4	-3.2
<i>Mammuthus columbi</i>	Ingleside	8	-1.5
<i>Equus fraternus</i>	Ingleside	6	-2.2
<i>Equus pacificus</i>	Ingleside	10	-1.3
<i>Equus complicatus</i>	Ingleside	8	-2.2
<i>Mammuthus columbi</i>	Kincaid Shelter	1	-1.8
<i>Equus</i> sp.	Kincaid Shelter	2	-3.9
<i>Mammuthus columbi</i>	Laubach Cave, level 2	1	-3.0
<i>Mammuthus columbi</i>	Leo Boatright Pit	4	-3.8
<i>Equus</i> sp.	Leo Boatright Pit	2	-4.1
<i>Mammuthus columbi</i>	Moore Pit	9	-2.7
<i>Equus</i> sp.	Moore Pit	5	-5.5
<i>Mammuthus columbi</i>	Shulze Cave, level C2	1	-4.2
<i>Equus</i> sp.	Quitaque Creek	2	-1.9
<i>Mammuthus columbi</i>	Valley Farms	2	-5.3
<i>Equus</i> sp.	Valley Farms	2	-6.4
<i>Mammuthus columbi</i>	Waco Mammoth Site	14	-2.7
<i>Equus</i> sp.	Waco Mammoth Site	1	-4.7

el que exhiban una dieta mixta, -3.48 a -5.19‰ para el mamut y -6.9 a -1.5‰ para los caballos, pudiera significar que durante el Pleistoceno tardío existiese en El Cedral una gran abundancia de recursos alimentarios (Johnson et al., 2002) que habría prevenido la competencia por el alimento. Otra posibilidad es que hubiera existido una partición de recursos alimentarios (Feranec y MacFadden, 2006), como lo sugieren los valores isotópicos obtenidos durante el análisis, lo que habría prevenido la competencia entre las tres especies de équidos.

Asimismo, nuestros valores son concordantes con los obtenidos por MacFadden y Cerling (1996) y Koch et al. (1998; 2004) para *Equus* y *Mammuthus columbi* y MacFadden et al. (1999) y Hoppe et al. (2004) para *Equus*, lo cual sugiere que ambos taxa se alimentaban mayoritariamente de plantas  $\text{C}_4$  pero eran capaces de incluir pequeñas proporciones de plantas  $\text{C}_3$  en su dieta.

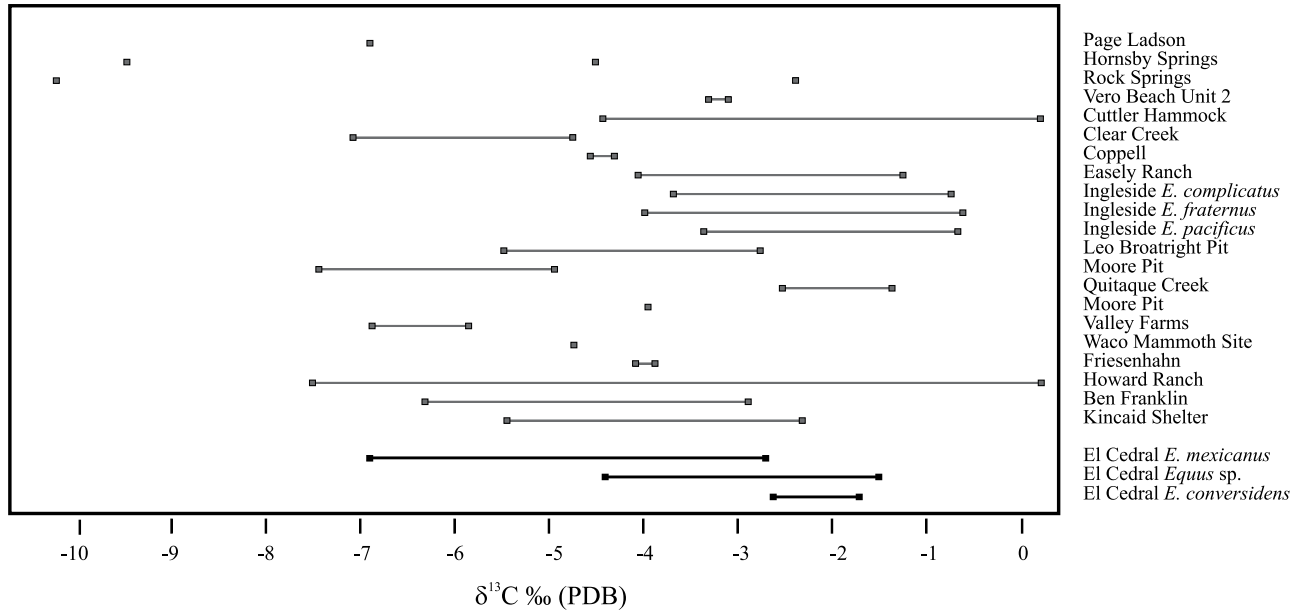


Figura 4. Resultados de la composición isotópica del carbono de los équidos de El Cedral comparados con los obtenidos para los yacimientos de Nuevo México, Florida y Texas (Koch *et al.*, 1998, 2004).

**Hábitat**

En la Figura 5 y Tabla 2 se observa una separación clara entre la fauna del Pleistoceno tardío de Florida (Koch *et al.*, 1998), que caracteriza a zonas cerradas de vegetación de tipo  $C_3$ , y los caballos y el *Mammuthus* de El Cedral, que representan zonas más abiertas. Diversos estudios palinológicos (Webb, 1977; Metcalfe *et al.*, 2000) señalan la presencia de una pradera que en el Pleistoceno tardío se extendía desde el centro de Canadá hasta el centro de México.

Asimismo, el registro palinológico de la zona (Sánchez-Martínez y Alvarado, en prensa) indica la existencia de una gran cantidad de plantas herbáceas, como poáceas, asteráceas y quenopodiáceas con pocos árboles en la zona, por lo que se infiere que esta área podría ser un pastizal. Los análisis de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  obtenidos, que sugieren que ambos taxa estudiados habitaban en una zona abierta que pudo ser un pastizal, refuerzan el escenario.

**CONCLUSIONES**

Los análisis isotópicos realizados sobre los restos fósiles de la localidad de El Cedral indican la existencia de dos grupos de alimentación: el primero conformado por *Mammuthus columbi* y *Equus mexicanus* con una dieta mayoritariamente mixta  $C_3/C_4$  y el segundo representado por *E. conversidens* y *Equus sp.*, que en su dieta incluyen una mayor proporción de plantas de tipo  $C_4$ . Estos resultados sugieren la existencia de zonas abiertas de pradera o pastizales.

Los análisis isotópicos, unidos a los estudios morfológicos y a los análisis palinológicos realizados en el área,

permiten sugerir que la existencia de la diversidad de caballos pudiera estar relacionada con la disponibilidad continua de alimento, por lo que estas especies pudieron convivir evitando la competencia por el alimento entre ellas.

En el caso de *Mammuthus*, los análisis isotópicos indican que este individuo presentaba una alimentación homogénea de tipo mixto. En todo caso, queda claro que tanto los restos de *Equus* como los de *Mammuthus* de El Cedral sugieren dietas semejantes a las de sus congéneres de edades similares en Norteamérica.

Los resultados isotópicos sugieren una vegetación predominantemente de tipo mixto, con un paisaje más cerrado y con un registro de temperaturas que indican la existencia de un ecosistema propio de ambientes templados.

Tabla 4. Resultados de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  de las muestras analizadas del ejemplar de *Mammuthus columbi* con número de catálogo DP-3729 de El Cedral.

$\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$	$\delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}}$	$\delta^{18}\text{O}_{\text{V-SMOW}}$
-4.28	-5.20	25.55
-4.21	-5.30	25.44
-4.13	-5.57	25.17
-3.69	-5.19	25.56
-3.57	-4.82	25.95
-3.72	-5.09	25.66
-3.78	-5.17	25.58
-3.86	-5.15	25.60
-3.67	-5.20	25.55
-3.78	-4.88	25.88
-3.53	-5.05	25.70
-3.48	-4.75	26.02
-5.19	-6.60	24.10



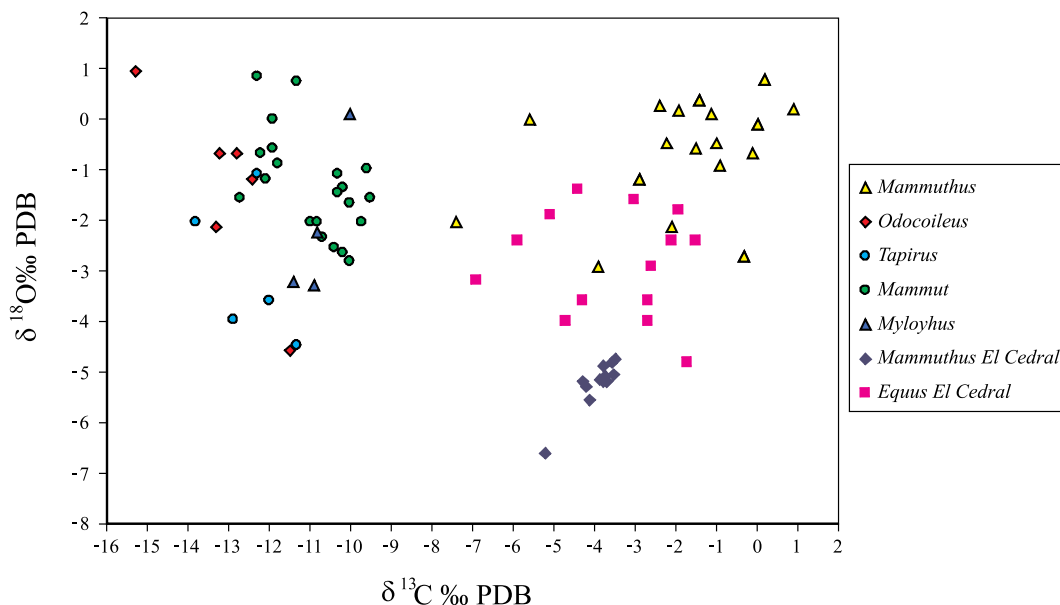


Figura 5. Resultados y variación de la composición isotópica del carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) y del oxígeno ( $\delta^{18}\text{O}$ ) de las muestras analizadas de El Cedral, comparados con los obtenidos para fauna del Pleistoceno tardío de Florida (Koch *et al.*, 1998).

## AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Arqueología del INAH, por el permiso para obtener las muestras de esmalte de los restos óseos analizados. Al Laboratorio Universitario de Geoquímica Isotópica (LUGIS) del Instituto de Geología de la UNAM y a F. J. Otero y R. Puente M. por analizar las muestras. CONACYT y PIFI-IPN proporcionaron la beca de estudios de posgrado para el primer autor. El trabajo se realizó dentro del marco de los proyectos CGL2004-00400/BTE y CGL2007-60790/BTE de la DGICYT de España y el Convenio Bilateral entre CSIC y CONACYT 2005MX0011, 2007. Finalmente agradecemos a los Dres. Marisol Montellano, Oscar Carranza y un revisor anónimo por sus comentarios al texto que indudablemente lo enriquecieron.

## REFERENCIAS

- Alberdi, M. T., Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O.J., 2003, ¿Cuántas especies de caballo hubo en una sola localidad del Pleistoceno Mexicano?: Revista Española de Paleontología, 18(2), 205-212.
- Álvarez S, T., Polaco, O. J., 1982 (1983), Restos pleistocénicos de dos especies de *Microtus* (Rodentia: Muridae), del norte de San Luis Potosí, México: México, Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, 26, 47-53.
- Álvarez-Romero, J., Medellín, R.A., 2005, *Equus burchellii*. Vertebrados superiores exóticos en México: diversidad, distribución y efectos potenciales: México, D. F., Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología, Bases de datos SNIB-CONABIO, Proyecto U020, 7.
- Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O.J., Alvarez, T., Johnson, E., 1996, New records of fossil tapir from Northeastern Mexico: Current Research in the Pleistocene, 13, 93-95.
- Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O.J., Johnson, E., 2002, La mastofauna del cuaternario tardío de México, en Montellano-Ballesteros, M., Arroyo-Cabrales, J. (compiladores), Avances en los Estudios Paleomastozoológicos: México, D. F., Instituto Nacional de Antropología e Historia, 103-123.
- Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O.J., Aguilar-Arellano, F.J., 2003a, Remains of *Mammuthus* housed in the collections of the Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, en Reumer, J.W.F., De Vos, J., Mol, D. (eds.), Advances in Mammoth Research, Proceedings of the Second International Mammoth Conference Rotterdam: Holanda, Deinsea, 9, 17-25.
- Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O.J., Johnson, E., Guzmán, A.F., 2003b, The distribution of the genus *Mammuthus* in Mexico, en Reumer, J.W.F., De Vos, J., Mol, D. (eds.), Advances in Mammoth Research, Proceedings of the Second International Mammoth Conference Rotterdam: Holanda, Deinsea, 9, 27-39.
- Beaver, E.A., Brussard, P.F., 2004, Community-and landscape-level responses of reptiles and small mammals to feral-horse grazing in the Great Basin: Journal of Arid Environments, 59, 271-297.
- Bryant, J.D., Luz, B., Froelich, P.N., 1994, Oxygen composition of fossil horse tooth phosphate as a record of continental paleoclimate: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 107, 303-316.
- Bryant, J.D., Froelich, P.N., 1995, A model of oxygen isotope fractionation in body water of large mammals: Geochemical et Cosmochimica Acta, 59, 4523-4537.
- Cerling, T.E., Wang, Y., Quade, J., 1993, Expansion of C4 global ecological change in the Late Miocene: Nature, 361, 344-345.
- Cerling, T.E., Harris, J.M., MacFadden, B.J., Leakey, M.G., Quade, J., Eisenmann, V., Ehleringer, J.R., 1997, Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary: Nature, 389, 153-158.
- Coplen, T., 1988, Normalization of oxygen and hydrogen isotope data: Chemical Geology, (Isotope Geoscience Section), 72, 293-297.
- Coplen, T., Brand, W.A., Gehre, M., Gröning, M., Meijer Harro, A.J., Toman, B., Verkouteren, R.M., 2006, New Guidelines for  $\delta^{13}\text{C}$  Measurements: Analytical Chemistry, 78, 2439-2441.
- D'Angela, D., Longinelli, A., 1990, Oxygen isotopes in living mammal's bone phosphate: further results: Chemical Geology (Isotope Geoscience Section), 86, 75-82.
- Delgado, H.A., Iacumin, P., Stenni, B., Sánchez-Chillón, B., Longinelli, A., 1995, Oxygen isotope variations of phosphate in mammalian bone and tooth enamel: Geochemical et Cosmochimica Acta,



- 59, 4299-4305.
- De Niro, M.J., Epstein, S., 1978, Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals: *Geochemical et Cosmochimica Acta*, 42, 495-506.
- Ehleringer, J.R., Field, C.B., Liz, Z.F., Kuo, C.Y., 1986, Leaf carbon isotope ratio and mineral composition in subtropical plants along an irradiance cline: *Oecologia*, 70, 520-526.
- Ehleringer, J.R., Sage, R.F., Flanagan, L.B., Pearcy, R.W., 1991, Climate change evolution of C4 photosynthesis: *Trends in Ecology and Evolution*, 6, 95-99.
- Feranec, R.S., MacFadden, B.J., 2000, Evolution of the grazing niche in Pleistocene mammals from Florida: evidence from stable isotopes: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 162, 155-169.
- Feranec, R.S., MacFadden, B.J., 2006, Isotopic discrimination of resource partitioning among ungulates in C3-dominated communities from the Miocene of Florida and California: *Paleobiology*, 32(2), 191-205.
- Hammer, Ø., Harper, D., 2006, *Paleontological data analysis: USA*, Blackwell Publishing, 351 p.
- Hoppe, K.A., Amundson, R., Vavra, M., McClaran, M.P., Anderson, D.L., 2004, Isotopic analysis of tooth enamel carbonate from modern North American feral horses: implications for paleoenvironmental reconstructions: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203, 299-311.
- Hintze, J., 2004, NCSS and PASS: Number cruncher statistical system: Kaysville, Utah, [www.ncss.com](http://www.ncss.com).
- Johnson, E., Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O.J., 2002, El clima, el ambiente y los recursos de las praderas mexicanas del Pleistoceno Tardío (resumen), *en Reunión Anual de la Unión Geofísica Mexicana, Puerto Vallarta, Jal.: GEOS*, 22, 135.
- Koch, P.L., Behrensmeyer, A.K., Tuross, N., Fogel, M.L., 1990, The fidelity of isotopic preservation during bone weathering and burial: Annual Report of the Director Geophysical Laboratory, Carnegie Institution of Washington 1989-1990, 105-110.
- Koch, P.L., Fogel, M.L., Tuross, N., 1994, Tracing the diets of fossil animals using stable isotopes, *en Lajtha, K., Michener, R.H., (eds.), Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science: Blackwell Scientific Publications, Series Methods in Ecology*, 63-92.
- Koch, P.L., Tuross, N., Fogel, M.L., 1997, The effects of sample treatment and diagenesis on the isotopic integrity of carbon in biogenic hydroxylapatite: *Journal of Archaeological Science*, 24, 417-429.
- Koch, P.L., Hoppe, K.A., Webb, S.D., 1998, The isotopic ecology of late Pleistocene mammals in North America. Part I. Florida: *Chemical Geology*, 152, 119-138.
- Koch, P.L., Diffenbaugh, N.S., Hoppe, K.A., 2004, The effects of late Quaternary climate and  $P_{CO_2}$  change on C4 plant abundance in the south-central United States: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207, 331-357.
- Kohn, M.J., 1996, Predicting animal  $\delta^{18}O$ : accounting for diet and physiological adaptation: *Geochemical et Cosmochimica Acta*, 60, 4811-4829.
- Kohn, M.J., Schoeninger, M.J., Valley, J.W., 1996, Herbivore tooth oxygen isotope compositions: effects of diet and physiology: *Geochemical et Cosmochimica Acta*, 60, 3889-3896.
- Kohn, M.J., Schoeninger, M.J., 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., McKay, M.P., Knight, J.L., 2005, Dinning in the Pleistocene-Who's on the menu?: *Geology*, 33, 649-652.
- Kolodny, Y., Luz, B., Navon, O., 1983, Oxygen isotope variation in phosphate of biogenic apatites, I. Fish bone apatite-rechecking the rules of the game: *Earth Planetary Science Letter*, 64, 398-404.
- Lee-Thorp, J.A., Van Der Merwe, N.J., 1987, Carbon isotope analysis of fossil bone apatite: *South African Journal Science*, 83, 712-715.
- Lee-Thorp, J.A., Van Der Merwe, N.J., Brain, C.K., 1989, Isotopic evidence for dietary differences between two extinct baboon species from Swartkrans: *Journal of Human Evolution*, 18, 183-190.
- Lee-Thorp, J.A., Van Der Merwe, N.J., Brain, C.K., 1994, Diet of *Australopithecus robustus* at Swartkrans from stable carbon isotopic analysis: *Journal of Human Evolution*, 27, 361-372.
- Longinelli, A., 1984, Oxygen isotopes in mammalian bone phosphate: a new tool for paleohydrological and paleoclimatological research?: *Geochemical et Cosmochimica Acta*, 48, 385-390.
- Longinelli, A., Nuti, S., 1973, Revised phosphate-water isotopic temperature scale: *Earth Planetary Science Letter*, 19, 373-376.
- Lorenzo, J.L., Mirambell, L., 1986, Preliminary report on archeological and paleoenvironmental studies in the area of El Cedral, San Luis Potosí, México, *en Bryan, A.L. (ed.), New Evidence for the Pleistocene Peopling of the Americas: Orono, Maine, Center for the Study of the Early Man, University of Maine, Peopling of the Americas, Symposia Series*, 107-113.
- Luz, B., Kolodny, Y., Horowitz, M., 1984, Fractionation of oxygen isotopes between mammalian bone-phosphate and environmental drinking water: *Geochemical et Cosmochimica Acta*, 48, 1689-1693.
- MacFadden, B.J., 2000, Cenozoic mammalian herbivores from the Americas: reconstructing ancient diets and terrestrial communities: *Annual Review Ecology and Systematic*, 31, 33-59.
- MacFadden, B.J., Cerling, T.E., 1996, Mammalian herbivore communities, ancient feeding ecology, and carbon isotopes: a 10 million-year sequence from the Neogene of Florida: *Journal of Vertebrate Palaeontology*, 16, 103-115.
- MacFadden, B.J., Cerling, T.E., Harris, J.M., Prado, J., 1999, Ancient latitudinal gradients of C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub> grasses interpreted from stable isotopes of New World Pleistocene horse (*Equus*) teeth: *Global Ecology and Biogeography*, 8, 137-149.
- Metcalf, S.E., O'Hara, S.L., Caballero, M., Davies, S.J., 2000, Records of Late Pleistocene-Holocene climatic change in Mexico-a review: *Quaternary Science Reviews*, 19, 699-721.
- Quade, J., Cerling, T.E., Barry, J.C., Morgan, M.E., Pilbeam, D.R., Chivas, A.R., Lee-Thorp, J.A., Van Der Merwe, N.J., 1992, A 16-Ma record of paleodiet using carbon and oxygen isotopes in fossil teeth from Pakistan: *Chemical Geology (Isotope Geoscience Section)*, 94, 183-192.
- Révész, K.M., Landwehr, J.M., 2002,  $\delta^{13}C$  and  $\delta^{18}O$  isotopic composition of CaCO<sub>3</sub> 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.
- Sánchez-Chillón, B., Alberdi, M.T., Leone, G., Bonadonna, F.P., Stenni, B., Longinelli, A., 1994, Oxygen isotopic composition of fossil equid tooth and bone phosphate: an archive of difficult interpretation: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 107, 317-328.
- Sánchez-Chillón, B., Alberdi, M.T., Arroyo-Cabrales, J., 2005, Consideraciones ambientales del género *Equus* en el yacimiento del Pleistoceno superior de El Cedral (San Luis Potosí, México)(resumen), *en XXI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Sevilla, Libro de resúmenes*, 133-134.
- Sánchez-Martínez, F., Alvarado, J.L., en prensa, Análisis polínico del sitio de El Cedral, San Luis Potosí, México: México, D.F., Instituto Nacional de Antropología e Historia, Colección Científica, 10 p.
- Smith, B.N., Epstein, S., 1971, Two categories of  $^{13}C/^{12}C$  ratios for higher plants: *Plant Physiology*, 47, 380-384.
- Sullivan, C.H., Krueger, H.W., 1981, Carbon isotope analysis of separate chemical phases in modern and fossil bone: *Nature*, 301, 177-178.
- Vogel, J.C., 1978, Isotopic assessment of the dietary habitats of ungulates: *South African Journal of Science*, 74, 298-301.
- Webb, D.S., 1977, A history of savanna vertebrates in the new world. Part I. North America: *Annual Review Ecology Systematic*, 8, 355-380.

Manuscrito recibido: Abril 10, 2008

Manuscrito corregido recibido: Enero 27, 2009

Manuscrito aceptado: Enero 27, 2009