



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO

Facultad De Biología

Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas

La dieta y el hábitat de *Mammuthus columbi* (Falconer, 1857), en dos localidades del Pleistoceno tardío del Centro Occidente de México

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

Maestra en Ciencias Biológicas

PRESENTA

Mayte Gutiérrez Bedolla

ASESORA

Doctora en Ciencias

Alma Lilia Fuentes Farías

CO-ASESORA

Doctora en Ciencias

María Luisa García Zepeda

U.M.S.N.H



FACULTAD
DE
BIOLOGÍA

Morelia, Michoacán, Julio de 2014



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO
Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas

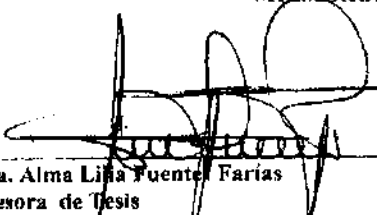
DR. HÉCTOR GUILLÉN ANDRADE
COORDINADOR GENERAL DEL PROGRAMA INSTITUCIONAL DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
P R E S E N T E

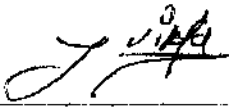
Por este conducto nos permitimos comunicarle que después de haber revisado el manuscrito final de la Tesis Titulada: "La dieta y el hábitat de *Mammuthus columbi* (Falconer, 1857), en dos localidades del Pleistoceno tardío del Centro Occidente de México", presentado por la Biol. Mayte Gutiérrez Bedolla, consideramos que reúne los requisitos suficientes para ser publicado y defendido en Examen de Grado de Maestra en Ciencias.

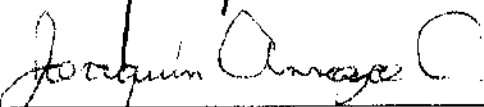
Sin otro particular por el momento, reiteramos a usted un cordial saludo.

ATENTAMENTE
Morelia, Michoacán, a 25 de junio de 2014

MIEMBROS DE LA COMISIÓN REVISORA


Dra. Alma Lilia Fuentes Farias
Asesora de Tesis


Dra. María Luisa García Zepeda
Co Asesora


Dr. Joaquín Arroyo Cabrales


Dr. Tiberio César Monterrubio Rico


MC. Ramón López García

DEDICATORIA

A mí madre **Elizabeth Bedolla** por su apoyo incondicional en todo momento, por ser un ejemplo de perseverancia y por su esfuerzo y dedicación en mi desarrollo personal y profesional.

A mi padre **Isauro Gutiérrez**, igualmente por su apoyo incondicional, por inculcarme el valor de la lectura y por impulsarme siempre a seguir adelante con mis metas.

A mis hermanos **Artemisa** e **Iván**, por apoyarme siempre y ser mi ejemplo de constancia y fuerza.

A **toda mi familia**, por ser siempre una razón para sonreír.

AGRADECIMIENTOS

A la **Dra. María Luisa García Zepeda** por el apoyo, las enseñanzas incontables en este bello mundo de la paleontología y sus grandes aportaciones.

A la **Dra. Alma Lilia Fuentes Farías** por el impulso, las inestimables aportaciones y apoyo en la elaboración de este trabajo.

Al **M. C. José Ramón López García** por su paciencia, por sus consejos de redacción y sus valiosas enseñanzas en estratigrafía.

Al **Dr. Joaquín Arroyo Cabrales** por su apoyo, sus conocimientos y valiosas aportaciones a este trabajo.

Al **Dr. Tiberio Monterrubio** por sus aportaciones y consejos para la elaboración de este trabajo.

Al **M. C. Alejandro Marín** por aportar sus conocimientos y el apoyo brindado en el laboratorio.

Al **M. C. Roberto Díaz Sibaja** por su apoyo y conocimientos en la determinación del material fósil.

Al **Dr. Adrián Pérez Crespo** por apoyar con sus conocimientos en el desarrollo de este trabajo.

A la **Dra. Esperanza Meléndez Herrera** por el apoyo otorgado en el laboratorio.

Al **Laboratorio de Paleontología** de la Facultad de Biología, por el apoyo y la aportación de material que hizo posible este trabajo.

Al **Laboratorio de Eco-Fisiología Animal**, INIRENA, UMSNH, por facilitar las instalaciones y material necesario para cumplir el trabajo de laboratorio.

Al **Museo de la Piedad, Michoacán**, al **Profesor Fernando Tejeda** Y a los miembros de la Organización Especial de Investigación, por la aportación de material que hizo posible la elaboración de este trabajo.

A **Conacyt** por la beca otorgada.

A mis **compañeros** y **amigos** del Laboratorio de Paleontología, por su paciencia, su ayuda siempre que la necesité en el desarrollo de este trabajo y por su amistad.

A mis **profesores**, por enseñarme el maravilloso mundo de la Biología en todas sus formas.

A mis **amigos** que me han acompañado a lo largo de este camino.

Y a todas las personas que han estado presentes a lo largo de toda mi vida en mi desarrollo personal e intelectual.

Gracias

ÍNDICE

RESUMEN	7
SUMMARY	8
INTRODUCCIÓN GENERAL	9
ANTECEDENTES GENERALES	12
HIPÓTESIS	16
OBJETIVOS	17
<i>OBJETIVO GENERAL</i>	17
<i>OBJETIVOS ESPECÍFICOS</i>	17
DESCRIPCIÓN DE LAS ÁREAS DE ESTUDIO	18
<i>LA CINTA-PORTALITOS</i>	19
<i>LA PIEDAD-SANTA ANA</i>	29
CAPÍTULO 1	37
<i>RESUMEN</i>	37
<i>SUMMARY</i>	38
<i>INTRODUCCIÓN</i>	39
<i>MATERIALES Y MÉTODOS</i>	42
<i>RESULTADOS</i>	46
<i>ANÁLISIS ISOTÓPICOS</i>	48
<i>ANÁLISIS ESTADÍSTICOS</i>	49
<i>DISCUSIÓN</i>	52
<i>CONCLUSIONES</i>	53
CAPÍTULO 2	54
<i>RESUMEN</i>	54
<i>SUMMARY</i>	55
<i>INTRODUCCIÓN</i>	56
<i>MATERIALES Y MÉTODOS</i>	58
<i>RESULTADOS</i>	60
<i>ANÁLISIS ESTADÍSTICOS</i>	61
<i>DISCUSIÓN</i>	65
<i>CONCLUSIONES</i>	66
DISCUSIÓN GENERAL	67
LITERATURA CITADA	70
ANEXOS	80

RESUMEN

La mayoría de los estudios paleoecológicos, hasta la fecha, se han hecho con base en características anatómicas de los animales para deducir aspectos ecológicos de su hábitat. Sin embargo, los métodos como; los isótopos estables (^{13}C y ^{18}O) presentes en el esmalte dental y el Microdesgaste dental producido por los alimentos, han demostrado ser precisos para proporcionar datos sobre su dieta y el hábitat. Hasta el momento, en México, no se han hecho comparaciones de los resultados de ambas técnicas en proboscidios. Por lo tanto, en este trabajo se hizo una comparación de los resultados de los dos métodos con la especie *Mammuthus colimbi* en dos localidades del Pleistoceno tardío de La Cinta-Portalitos (LC-PT) y La Piedad-Santa Ana (LP-SA) (Michoacán-Guanajuato), en el oeste central de México para inferir datos confiables sobre sus paleoambientes. Los análisis isotópicos mostraron diferencias significativas en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ pero no hubo diferencias significativas para los de $\delta^{18}\text{O}$. Por otra parte, los valores isotópicos indican que las poblaciones de *M. columbi* de ambos sitios tienen, en promedio, una dieta mixta (C_3/C_4), con algunos individuos pacedores (C_4) y muestran una preferencia de hábitat por áreas abiertas y diferentes fuentes de agua. El Análisis de microdesgaste dental sugiere que las poblaciones de *M. columbi* en ambos sitios eran pacedoras (pastos y malezas). Con la comparación de los resultados se puede concluir que el uso de ambas técnicas proporciona información más confiable sobre los hábitos alimenticios y preferencias de hábitat de animales extintos, por lo que podemos deducir que las poblaciones tenían una dieta mixta (C_3/C_4), con una tendencia a ser pacedoras (C_4) y una preferencia de hábitat para zonas abiertas. Por el espectro trófico encontrado para las poblaciones en estudio y los taxones asociados se deduce un ambiente heterogéneo para ambas localidades con pastizales en las zonas abiertas y bosques en las partes más altas.

Palabras clave: Isótopos, Microdesgaste, *Mammuthus columbi*, pacedores.

SUMMARY

Most paleoecological studies, to date, have relayed on the use of anatomical features of animals to reconstruct aspects of their habitats. However, methods such as; stable isotopes (^{13}C and ^{18}O) present in tooth enamel and dental microwear produced by food, promise to be more precise to provide data about their diet and habitat. So far, in Mexico, no comparisons of the results of these two methods in proboscidiens have been carried out. Hence, in this work was compared the results of the two methods with the species *Mammuthus colimbi* in two localities of Late Pleistocene Tape-Portalitos (LC-PT) and La Piedad-Santa Ana (LP-SA) was made (Michoacán-Guanajuato), in west-central Mexico to infer reliable data on paleoenvironments. The isotopic analyzes showed no significant differences in the values of $\delta^{13}\text{C}$ but there were significant differences for those of $\delta^{18}\text{O}$. Furthermore, the isotopic values indicate that populations of *M. columbi* of both sites have, on average, a mixed diet (C_3/C_4), with some grazer individuals (C_4) and habitat preference for open areas and different water sources. Dental microwear analysis suggests that populations of *M. columbi* in both sites were grazers (grasses and forbs). Comparing the results we can conclude that the use of both techniques provides more reliable information about the eating habits and habitat preferences of extinct animals, so we can deduce that the populations had a mixed diet (C_3/C_4) with a tendency to be grazers (C_4) and an habitat preference for open areas. With the trophic spectrum found in the study populations and associated taxa in both sites, we can conclude there was a heterogeneous environment for both localities with open grassland areas and forests in the upper areas.

Key words: Isotopes, Microwear, *Mammuthus colimbi*, grazers.

INTRODUCCIÓN GENERAL

El centro del país se caracteriza por poseer un gran número de cuencas lacustres, las cuales son de gran importancia debido a que proporcionaron el medio adecuado para la fosilización de diversos vertebrados pertenecientes al Pleistoceno (Marín-Leyva, 2011). Los primeros restos fósiles Pleistocénicos en México fueron documentados hace más de 400 años. Entre los descubrimientos más importantes por el gran tamaño de sus huesos, estuvieron los proboscidios (Orden Proboscidea) como los mamutes (Corona *et al.*, 2005).

Los proboscidios se originaron en el continente Africano al final del Eoceno (hace 37 millones de años), a partir de esa época se extendieron ocupando habitats en casi todo el mundo (Aguirre, 1995), formando parte del Gran intercambio Biótico Americano que inició en el Plioceno, así emigraron del centro de México al sur del continente, debido al cambio de las condiciones ambientales en Norteamérica (Webb, 1991).

Este orden ha sido dividido en cuatro superfamilias: Barytherioidea, Moeritheriodidea, Deinotherioidea y Elephantoidea; de ellas sólo la Elephantoidea llegó a México con representantes de tres familias: Mammutidae, Gomphotheriidae y Elephantidae. La última estuvo representada por *Mammuthus primigenius* que habitaba desde Alaska hasta el norte de Estados Unidos de América (EUA) y *Mammuthus columbi* que se distribuía desde el Sur de Canadá hasta Costa Rica en el Pleistoceno tardío (Kurtén y Anderson, 1980).

Los mamutes, así como los elefantes modernos como *Elephas* y *Loxodonta*, tenían molares que estaban adaptados para consumo de alimentos abrasivos como pastos. Sin embargo, la mayoría de los elefantes actuales son consumidores mixtos, es decir, consumen tanto plantas C₃ como C₄ (Cerling *et al.*, 1999). La deducción de aspectos paleoecológicos en una variedad de ubicaciones geográficas es importante, ya que los cambios de vegetación son un componente

clave del cambio climático, así como de las teorías sobre extinción de la megafauna (Metcalf, 2012).

En México, la distribución del género *Mammuthus* es principalmente neártica. Los mamutes, actualmente, se conocen en 271 localidades ubicadas en 24 estados de la República Mexicana (Arroyo-Cabrales et al, 2002). En los estados de Quintana Roo, Yucatán, Campeche, Tabasco, Guerrero, Colima, Nayarit y Baja California no se han registrado. Esta ausencia podría deberse a una restricción ambiental de las poblaciones de mamutes para esta región o a la falta de exploraciones y registros científicos (García-Zepeda y Garduño Monroy, 2006).

En Michoacán, la especie *Mammuthus columbi* se distribuye en cuencas lacustres y fluvio-lacustres, pertenecientes al Cinturón Volcánico Trans-Mexicano (García-Zepeda y Garduño-Monroy, 2006). Cabe mencionar que La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana, son localidades importantes por presentar una gran variedad de taxones pertenecientes al Pleistoceno tardío, entre los que se encuentran los géneros *Mammuthus*, *Bison*, *Camelops*, *Odocoileus* y *Equus*, que nos indican la presencia de grandes pastizales, un clima más seco que el actual, con vegetación boscosa probablemente de pino-encino (García-Zepeda, 2006; García-Zepeda et al., 2009; Pérez y Godínez, 2007; Marín-Leyva, 2011).

La mayoría de los estudios paleoecológicos se han hecho con base en comparaciones morfológicas para deducir aspectos ecológicos como la dieta y el hábitat. Derivados de ellos y debido a la morfología dental del género *Mammuthus*, la especie *M. columbi* se ha clasificado como pacedora por lo que se infiere que habitaba zonas de pastizal o sabanas (Maglio, 1973). Sin embargo, en las últimas décadas se han generado nuevas técnicas para la descripción de dietas y paleoambientes, entre ellas están el uso de isótopos estables de Carbono y Oxígeno y el microdesgaste dental. Los isótopos estables que se encuentran presentes en el esmalte dental ayudan a inferir la dieta de animales extintos, el clima y, de manera indirecta, el tipo de vegetación que existió en su hábitat

(Sánchez *et al.*, 2004). El microdesgaste en el esmalte y la dentina de molares, se basa en las pequeñas marcas que dejan los alimentos y permite hacer reconstrucciones aproximadas de la dieta de los herbívoros (Lalueza y Pérez-Pérez, 1993).

En México, son pocos los estudios con isótopos estables de Carbono y Oxígeno y no existen trabajos de microdesgaste dental en proboscidos; en otras partes del mundo son escasos los trabajos donde se han aplicado los dos métodos en conjunto para la descripción de hábitos alimenticios y paleoambientes, los cuales han dado resultados satisfactorios en ambos casos (Filippi *et al.*, 2001). Por lo tanto, se considera que es importante aplicar los dos métodos para complementar la información obtenida en cada uno de los casos.

El presente estudio tuvo como objetivo inferir la dieta y el hábitat de los mamutes fósiles en La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana (Michoacán-Guanajuato, México), utilizando para ello los dos métodos, isótopos estables de Carbono y Oxígeno, así como un análisis de microdesgaste, para por un lado saber si hay alguna ventaja del uso de ambos métodos y por otro para aportar datos que corroboren la preferencia alimenticia y de hábitat de la especie *Mammuthus columbi* además de recabar más información acerca de los paleoambientes en estos sitios.

ANTECEDENTES GENERALES

Estudios Paleontológicos

En Michoacán, se han realizado diversos estudios paleontológicos, las primeras colectas de material fósil se hicieron en El Rancho la Goleta por Arellano y Azcón (1949), encontrando restos de proboscidios y molares de caballos (*Nannippus* sp. y *Plesippus* sp.) En otros estudios en esta misma localidad, se reportan restos de roedores, lagomorfos, artiodáctilos, perisodáctilos y proboscidios (Carranza-Castañeda, 1976).

Se han hecho distintos trabajos en las localidades de estudio, en los cuales reportan la especie *Mammuthus columbi* para ambas localidades además de taxones como; *Camelops hesternus*, *Platygonus* sp., *Urocyon* sp., *Lepus* sp., *Neotoma* cf. *N. tlapacoyana*, *Sigmodon hispidus* y *Microtus* sp., tres especies del género *Equus*; *Equus mexicanus*, *E. conversidens* y *E. sp nov.*, tres especies de camellos y llamas de la tribu Lamini; *Camelops hesternus*, *Hemiauchenia macrocephala* y *Hemiauchenia gracilis* y, dos especies de *Bison*; *B. antiquus* y *B. latifrons*, *Cervus canadensis*, *Odocoileus virginianus*, *O. hemionus* y *O. lucasi* (García-Reyes, 2004; García-Zepeda, 2006; Servín-Gonzales, 2010; Marín-Leyva, 2011; Plata-Ramírez, 2012; Díaz-Sibaja, 2013).

Isótopos estables y microdesgaste dental

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. Estos estudios han mostrado que la proporción de isótopos del carbono ($\delta^{13}\text{C}$) en los huesos y los dientes de los mamíferos fósiles, pueden ser utilizados para obtener información acerca de la dieta de 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).

La proporción de isótopos de carbono varía según el tipo de materia vegetal que se consume, lo que depende de la ruta fotosintética utilizada por dichas plantas. Las plantas de tipo C₃ como las de tipo C₄ tienen diferentes valores de composición isotópica ($\delta^{13}\text{C}$). Las plantas de tipo C₃ (árboles, arbustos y plantas herbáceas) tienen valores de $\delta^{13}\text{C}$ desde -22 por mil (‰) hasta -30‰, con una media de -26‰, mientras que las plantas de tipo C₄ tienen valores de $\delta^{13}\text{C}$ que varían entre -10‰ y -14‰, con una media de -12‰. Los animales 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 C₃ tendrán valores de $\delta^{13}\text{C}$ de entre -10‰ y -16‰, los que se alimentan de plantas tipo C₄ (hierbas y los juncos tropicales) tienen valores de $\delta^{13}\text{C}$ de entre +2‰ y -2‰. Una alimentación mixta mostrará valores intermedios (Smith y Epstein, 1971; Vogel, 1978; Ehleringer *et al.*, 1986; 1991; Cerling *et al.*, 1993; Lee-Thorp y van der Merwe, 1987; Quade *et al.*, 1992).

La proporción isotópica del oxígeno en el esmalte dental ($\delta^{18}\text{O}$) depende del equilibrio metabólico entre las diferentes reservas de oxígeno (Longinelli, 1984; Luz *et al.*, 1984). Las fuentes de Oxígeno provienen en parte el agua ingerida (tanto de la bebida como de la que contienen las plantas), además del oxígeno procedente de la respiración. El oxígeno, además, es expulsado del cuerpo como agua en la orina, sudoración, azúcares y heces y, como CO₂ y H₂O en forma gaseosa durante la respiración (Pérez-Crespo *et al.*, 2009)

En México, se han realizado trabajos sobre dieta y hábitat de *Mammuthus columbi* con isótopos estables de Carbono y Oxígeno, en donde muestran a las poblaciones mexicanas de esta especie con una alimentación, en su mayoría, mixta; sin embargo, se han encontrado individuos tanto pacedores como

ramoneadores exclusivamente, en cuanto a la preferencia de hábitat se ha encontrado que todas las poblaciones prefieren hábitats de zonas abiertas como pastizales.(Pérez-Crespo, 2007; Pérez-Crespo *et al.*, 2009; Pérez-Crespo *et al.*, 2012a; Pérez-Crespo *et al.*, 2012b).

El microdesgaste se enfoca en el estudio de las marcas microscópicas que dejan los alimentos en el esmalte dental (estrías y fosas), las cuales permiten la reconstrucción de la dieta de un animal extinto según el patrón de microdesgaste que presente (Solounias y Semprebon, 2002; Teaforde y Oyen, 1989; Solounias *et al.*, 1988; Fortelius y Solounias, 2000; Merceron *et al.*, 2004

El primer estudio de microdesgaste dental para descripción de paleodietas en México lo realizó Marín-Leyva (2013) con la especie *Equus conversidens* en la localidad de La Cinta-Portalitos (Michoacán-Guanajuato); en dicho trabajo se sugiere una dieta mixta no estacional para la especie. En el país no existen otros trabajos de microdesgaste por lo que el presente estudio representa el primer estudio de este tipo con proboscidos.

Evolución de molares en proboscidos

Los molares de la familia Elephantidae muestran cúspides fusionadas formando láminas de dentina cubiertas de esmalte que son transversales al eje longitudinal del diente llamadas “lofos”. Las tendencias evolutivas de los molares dentro de esta familia pueden resumirse en cuatro puntos fundamentales: el adelgazamiento del esmalte, la multiplicación del número total de lofos, el acortamiento general del aparato masticador y el incremento de la hipsodoncia (Aguirre, 1995).

La evolución de los molares del género *Mammuthus* se caracterizó por un incremento en la altura de las coronas de los molares del Plioceno al Pleistoceno temprano-medio, sin embargo, en Europa alcanzaron la máxima altura en sus coronas hace 500ka. Después de ese periodo, los cambios en la morfología dental

se limitaron a un incremento en el número de bandas de esmalte, ocasionando una mayor resistencia a la abrasión, por lo que se observa un cambio en la dieta de ramoneadores dominantes a consumidores mixtos y, posteriormente a pacedores a finales del Pleistoceno (Lister y Sher, 2001; Lister *et al.*, 2005; Lister *et al.*, 2005; Rivals *et al.*, 2012).

HIPÓTESIS

Se espera que el uso de Isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$) y de microdesgaste dental permitan confirmar que las poblaciones de *Mammuthus columbi* mostraban una tendencia de alimentación de tipo pacer y una preferencia por hábitats abiertos, como pastizales o sabanas, confirmando que estos sitios habrían presentado dicha estructura durante el Pleistoceno tardío.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Inferir la dieta y el hábitat de *Mammuthus columbi* (Falconer, 1857) en La Cinta-Portalitos y la Piedad-Santa Ana, (Michoacán-Guanajuato, México), para aportar datos sobre sus paleoambientes.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Determinar taxonómicamente las especies del género *Mammuthus* (Brooks, 1828) de la ribera sur de la Cuenca del Río Lerma y en la zona norte de la cuenca de Cuitzeo.
2. Inferir el tipo de dieta y el hábitat de individuos de *Mammuthus columbi* de La Cinta-Portalitos y la Piedad-Santa Ana (Michoacán-Guanajuato, México).
3. Inferir los tipos de vegetación que existieron en las áreas de estudio.
4. Confirmar la importancia de la aplicación de ambos métodos (Isótopos estables y microdesgaste dental) para este tipo de estudios.

DESCRIPCIÓN DE LAS ÁREAS DE ESTUDIO

Las localidades de La Piedad-Santa Ana (LP-SA) y La Cinta-Portalitos (LC-P) se encuentran a una distancia aproximada de 94.33 km, ambas entre los estados de Michoacán y Guanajuato (Fig. 1).

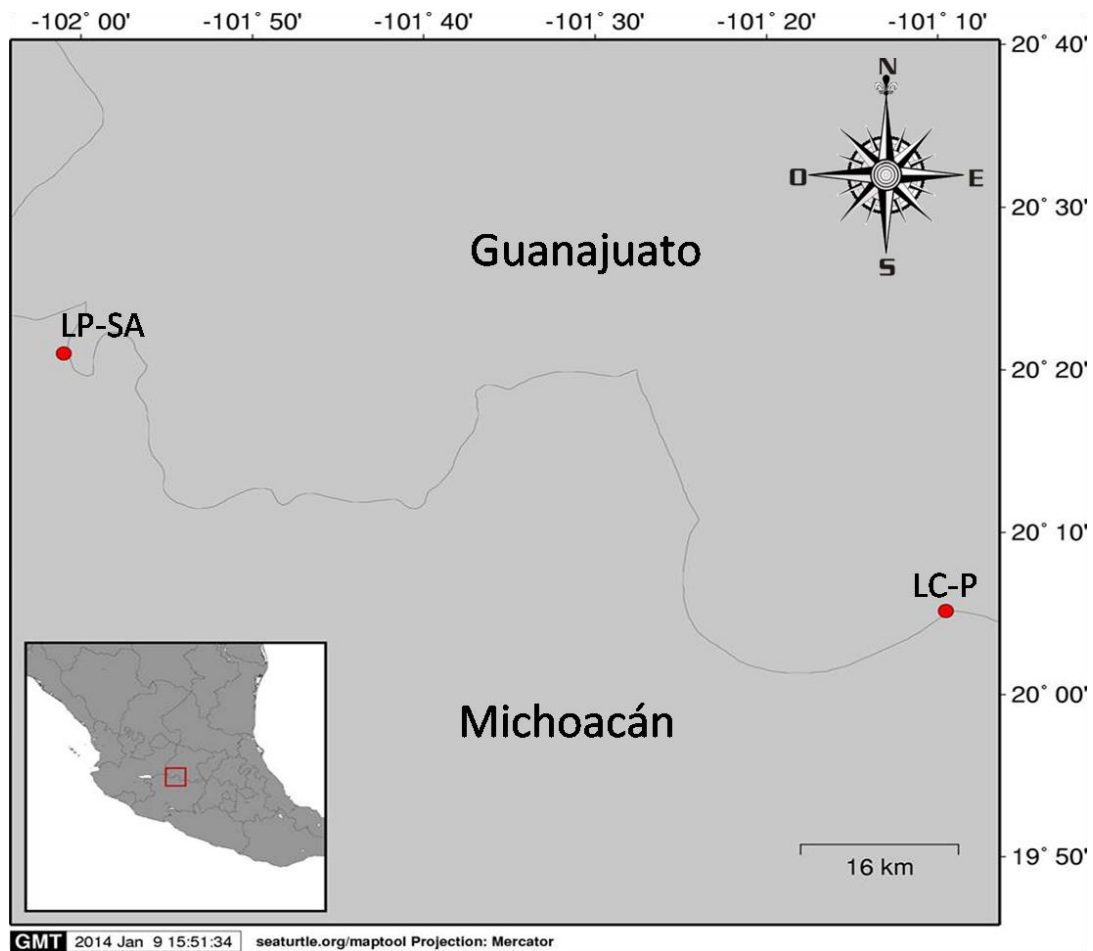


Figura 1. Ubicación de las localidades; La Piedad-Santa Ana (LP-SA) y La Cinta-Portalitos (LC-PT) (Michoacán-Guanajuato)

LA CINTA-PORTALITOS

La localidad de La Cinta-Portalitos, Michoacán-Guanajuato está ubicada dentro de la cuenca de Cuitzeo, dentro de las coordenadas $20^{\circ} 05' 09''$ Latitud Norte y $101^{\circ} 09' 31''$ Longitud Oeste en el lado Norte del Lago de Cuitzeo (Fig. 2) (García-Reyes, 2004).

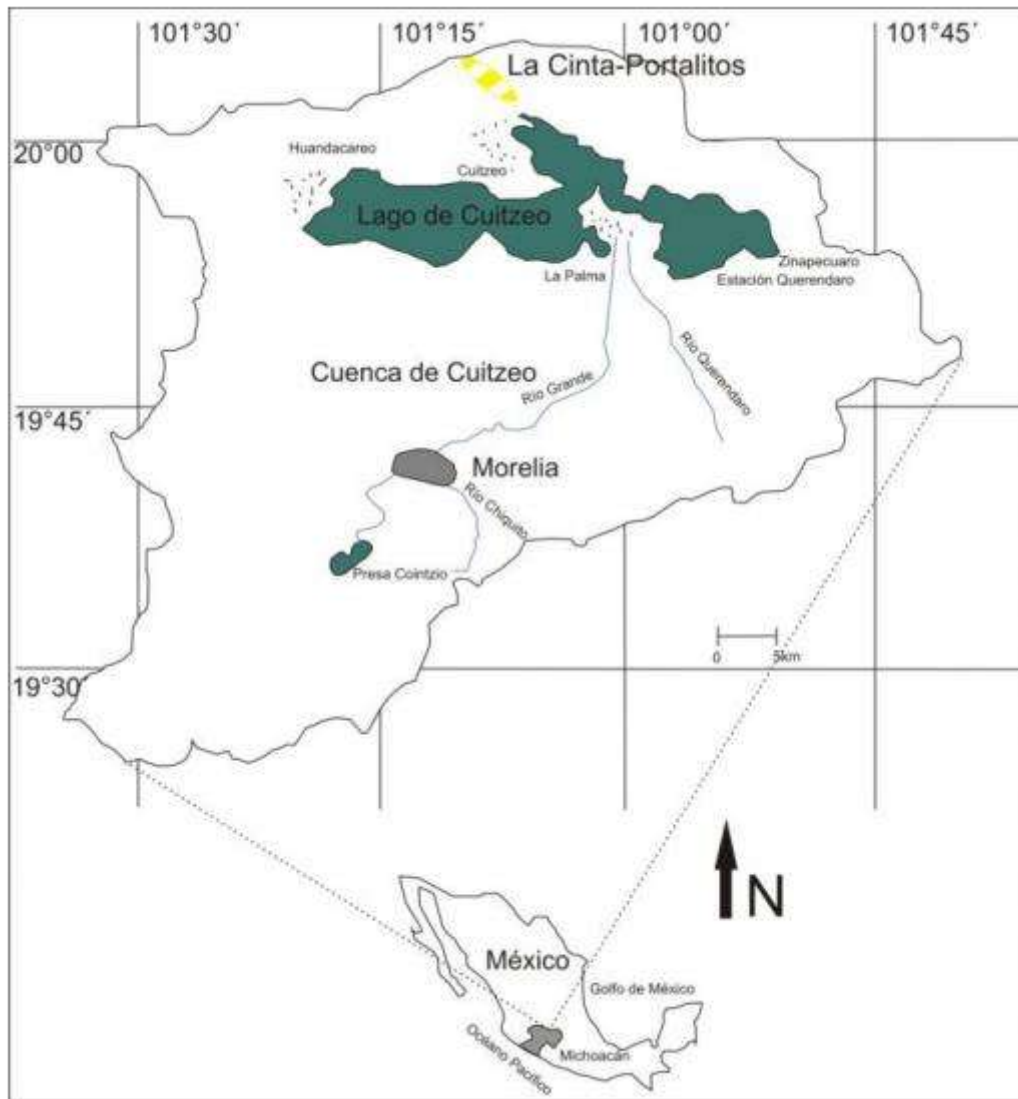


Figura 2. Ubicación de la localidad La Cinta-Portalitos (Marín Leyva, 2011).

GEOMORFOLOGÍA

La zona de estudio se agrupa en cuatro zonas (A, B, C y D) (Marín Leyva, 2011), que se describen a continuación.

Zona A: Se localiza en el sector NE del área de estudio con elevaciones que van de 1840 a 2300 msnm, está ocupado por edificios volcánicos de tipo semiescudo los cuales están afectados por un fallamiento de tipo normal que le confiere un drenaje en parte paralelo de dirección NE-SO y además con resto de drenaje radial en los edificios del cerro Blanco, que va de una altura de 1750 a 2350 msnm sobre este cerro cruzan fallas de tipo normal así como algunas fracturas, presentando un rumbo de flujo de las rocas ígneas hacia el Norte. Esta zona constituye el flanco Norte de graben o depresión de Cuitzeo.

Zona B: Constituida por vulcanismo monogenético y volcanes tipo semiescudo, volcanes de lava ceniza y MAARS. En esta zona, el drenaje es de tipo radial obedeciendo a la geometría de los edificios volcánicos, perdiendo su geometría en las zonas de coladas de lava (Malpaís) del cerro Poruyo. Se observan los picos más altos del cerro Santiago (1810-2250 msnm) y cerro Capulín (1850-2350 msnm), ubicados hacia el NE. El Cerro Prieto está ubicado al NO con sus picos más altos constituidos de brechas volcánicas. El drenaje radial siempre se encuentra cortado por el paralelo de las fallas NE-SW.

Zona C: Localizada al SO de La Cinta tiene una característica más penetrativa que en las anteriores zonas, es decir afecta a rocas volcánicas más antiguas, se observa drenaje de tipo radial profundo en el cerro Manuna el cual en su flanco Sur es cortado por una falla E-O. En el sector del río Cuanamuco el drenaje es alterado por el vulcanismo monogenético. Al Norte de esta zona el drenaje es dendrítico y paralelo pero siempre más penetrativo que en las zonas anteriores. En el cerro el Melón ubicado al SO (1810-2250 msnm) se observan en la parte más alta brechas de tipo volcánico.

Zona D: En la porción de la cuenca, el patrón de drenaje se encuentra fuertemente alterado por la actividad agrícola de riego, la cual se ubica principalmente en la porción Sur del lago.

Antes de la construcción del dren o canal La Cinta, la cuenca de Cuitzeo se consideraba una cuenca endorreica pero Marín Leyva (2011), utilizando un modelo de curvas de nivel del terreno, llegó a la conclusión, que desde el punto de vista geomorfológico, la localidad de La Cinta-Portalitos (La Cinta; Michoacán y Portalitos; Guanajuato) correspondía a un cauce fluvial que corría de Sur a Norte, presentando una salida natural del antiguo lago de Cuitzeo durante el Plioceno-Pleistoceno, que fue interrumpido por una colada de lava en la parte Norte (Portalitos) (Fig. 3).

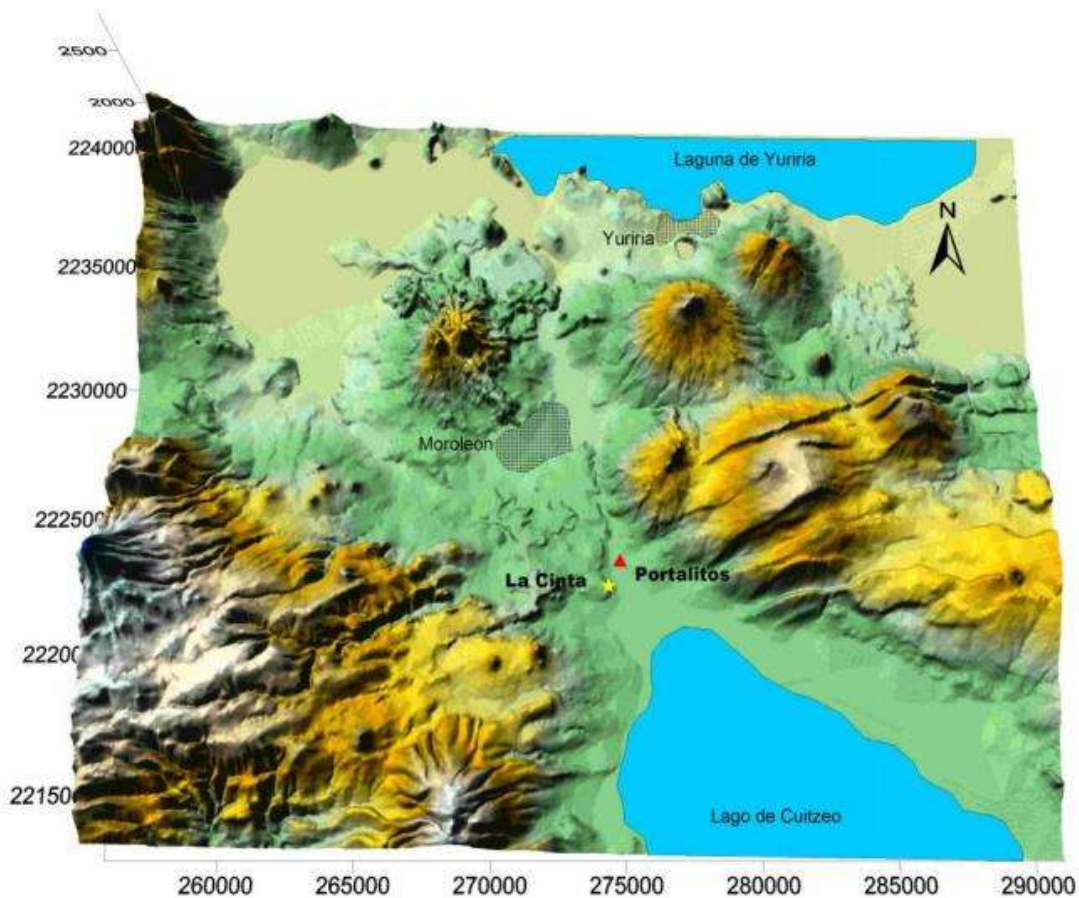


Figura 3. Geomorfología de la zona Norte del lago Cuitzeo (Marín-Leyva, 2011).

GEOLOGÍA

La geología se resume en una alternancia de actividad volcánica y depósitos lacustres y fluvio-lacustres. Los primeros responden a un vulcanismo de tipo monogenético compuesto de productos piroclásticos (arenas volcánicas) que alternan con los sedimentos lacustres. En el Pleistoceno tardío, la cuenca del lago de Cuitzeo cambia de exorreica a endorreica debido a un derrame de esta secuencia. El sitio de estudio está cubierto por suelos y depósitos de detritos y colusiones con restos de cerámica (Fig. 4) (Marín-Leyva, 2011).

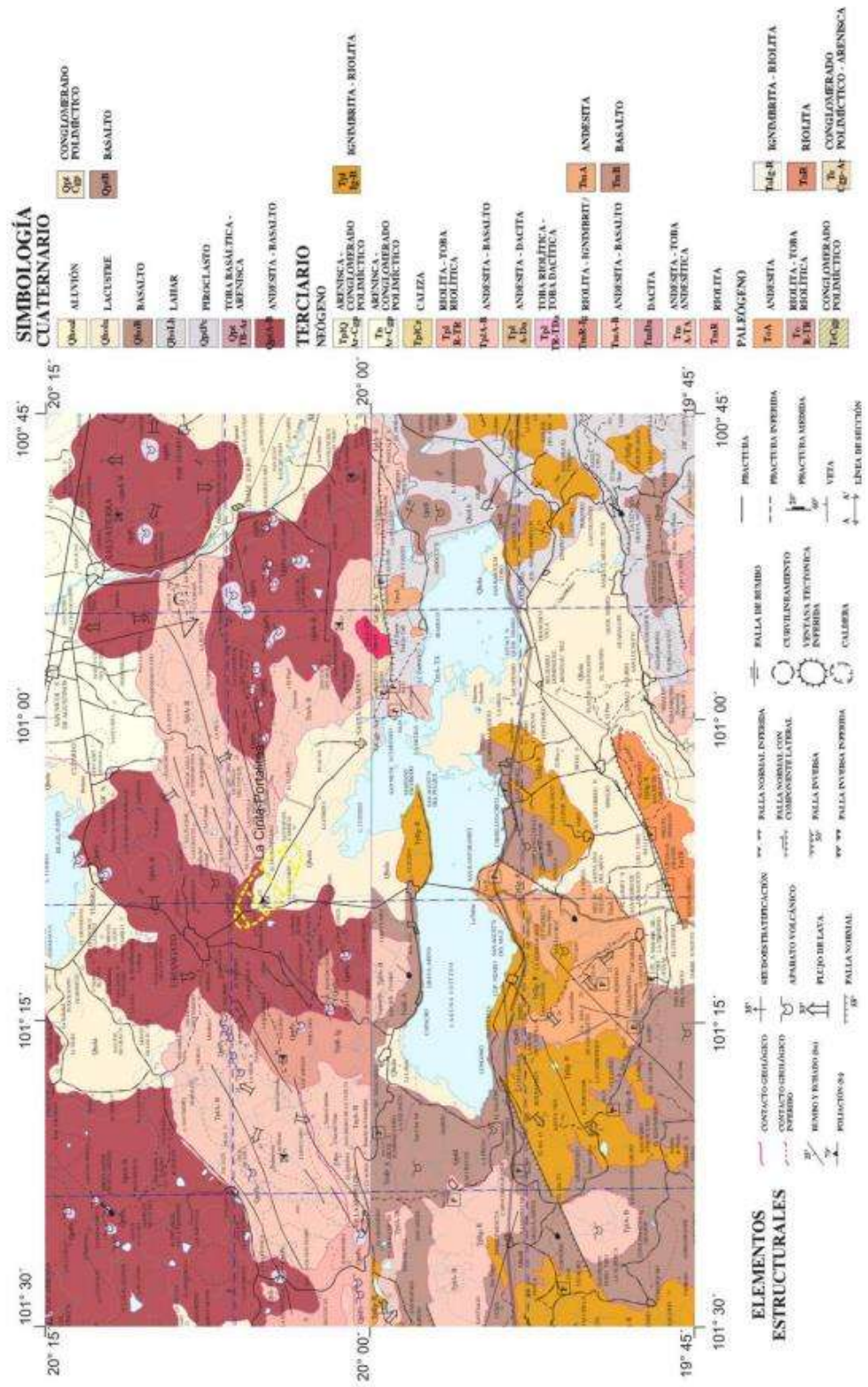


Figura 4. Geología local del lago de Cuitzeo (Tomado y modificado de la carta Geológico-Minera: Morelia, E14-1, Michoacán, Edo. de México, Guanajuato, Esc. 1:250,000 1998 y Querétaro, F14-10 Querétaro, Guanajuato, Michoacán, Jalisco y Estado de México, Esc. 1:250,000 1999; en Marín-Leyva, 2011).

HIDROGRAFÍA

La cuenca de Cuitzeo Hidrológicamente se localiza en el sistema Lerma-Chapala-Santiago, naturalmente la cuenca de este lago es cerrada, pero se une artificialmente por sistemas de canales que lo comunican con la laguna de Yuriria (Mendivil *et al.*, 1980), el cual desemboca en el río Lerma, lo que ha llevado a formar parte de una cuenca exorreica (Marín-Leyva, 2011), actualmente el canal se modificó y se le dio el nombre de Dren La Cinta (Ceballos *et al.*, 1994).

La hidrología del área es típica de zonas volcánicas, presenta un patrón de drenaje radial, dendrítico, y paralelo con una densidad media alta, se observan varios tipos de drenajes en la cuenca, el primero está compuesto por volcanes de tipo escudo, el segundo compuesto por volcanes viejos y erosionados, y el drenaje de tipo paralelo que representa a fallas de tipo normal. El patrón de drenaje en la porción elevada de la cuenca es dendrítico o subdendrítico, la mayor densidad de escurrimientos se localiza hacia la porción más elevada al sur de la cuenca, los escurrimientos en la porción norte donde se localiza el área de estudio son escasos, con una red de drenaje poco desarrollado. En el sector centro-oriental, con vulcanismo reciente también se presenta el mismo drenaje que en la parte plana de la cuenca, el patrón de drenaje se observa fuertemente alterado por la actividad agrícola y de riego, la cual se ubica principalmente en la parte Sur de lago (Mendoza, 2002).

SUELO

La mayor parte de la cuenca se desarrolla en los suelos de tipo vertisol, luvisol, andosol y acrisol. Estos suelos básicamente están constituidos por materiales con texturas predominantemente finas (Mendoza, 2002).

Las superficies ocupadas se presenta de la siguiente manera: Vertisoles (25.2 %), Luvisoles (17.9 %), Andosoles (11.9 %), Acrisoles (13.4 %), Feozem (2.3 %), Leptosoles (17.3 %), y otros suelos con menos de 2 % de cobertura. Algunas características sobresalientes de las unidades de suelos y su distribución dentro de la cuenca, se describen a continuación:

Andosoles, se encuentran en altitudes de 2,300 a 3,100 m sobre conos volcánicos, en ambientes húmedos con pendientes que varían de extremas a moderadas.

Acrisoles y Luvisoles se localizan en ambientes similares, en altitudes de entre 1,900 a 2,700 m, se caracterizan por ser ácidos y estar fuertemente meteorizados.

Feozems se ubican a menor altitud entre los 2,000 a 2,350 m, son de color oscuro y ricos en materia orgánica, con saturación de bases mayor a 50% en los primeros 100 cm. Se localizan en zonas llanas a onduladas de pendientes suaves.

Vertisoles se localizan en depresiones y zonas planas entre los 1,900 y 2,300 m de altitud. Tienen un alto contenido de arcillas expandibles (>30%) que se ensanchan y contraen, dependiendo del contenido de agua y que provocan la formación de grietas profundas cuando están secos e incrementan su volumen al humedecerse.

Leptosoles se reconocen por estar limitados en profundidad por roca dura continua o una capa endurecida como el tepetate dentro de los primeros 25 cm. Son comunes en las laderas de los cerros y lomeríos con pendiente accidentada y en derrames lávicos.

Otros suelos como **Planosoles**, **Gleysoles** y **Solonchaks**, se distribuyen restringidamente en las zonas bajas y depresiones preferentemente cercanas al vaso del lago.

Los **Cambisoles** se distribuyen en toda la cuenca pero con una cobertura baja (0.4 %) de la superficie total (Cabrera-González *et al.*, 2010).

CLIMA

El clima corresponde al templado con lluvias en verano, temperatura media anual es de 17.3°C, la precipitación media anual es de 841.9 mm, aunque puede variar, esto se debe a que la cuenca se ubica en una zona transicional entre los climas templados secos y templados húmedos (Mendoza, 2002)

FAUNA

La fauna actual predominante está conformada por, ardilla (*Sciurus aureogaster*), coyote (*Canis latrans*), conejo (*Sylvilagus floridanus*) y mapache (*Procyon lotor lotor*); en las partes bajas de cultivo de Charo y Álvaro Obregón se encuentran, tlacuache (*Didelphys virginiana*), tejón (*Nasua narica*), Armadillo (*Dasybus novemcinctus*) y Zorrillo (*Mephitis macroura*); entre los reptiles se encuentran algunas lagartijas y serpientes (Camacho y López, 1995).

VEGETACIÓN

La vegetación actual es de tipo matorral subtropical caracterizada por ser una vegetación secundaria manifestada en forma de matorral donde las especies predominantes son el cazahuate (*Ipomea murucoides*), huizache (*Acacia farnesiana*), nopal (*Opuntia* sp.), tepame (*Acacia pennatula*), palo dulce (*Eysenhardtia polystachya*) y palo prieto (*Lysiloma microphylla*) (Velazquez, 2003).

ESTRATIGRAFÍA

La columna estratigráfica tipo de la Cinta-Portalitos, está constituida con base en los espesores, textura y litología de ocho columnas descritas para esta localidad (Fig. 5) (Marín- Leyva, 2008; 2011). En ellas se pueden observar las facies del lago, la etapa estable y profunda, seguida de vulcanismo de tipo andesítico, después se observa un restablecimiento del lago e inestabilidad erosiva, posteriormente una facie fluvial en donde se encuentran los restos fósiles, continuando con una facie estable y finalmente la facie somera (Plata-Ramirez, 2012).

Los restos fósiles de mamutes de ésta localidad están ubicados en el estrato cinco, conformado por un microconglomerado (arcillo-arenoso) de color café amarillento, con clastos de riolitas, cuarzos y pómez, con un estrato inferior conformado por ceniza, y en el contacto superior un estrato de arcilla y diatomita (Fig.5).

Descripción de la columna tipo de Cinta-Portalitos

1. 47 cm de arcilla (diatomita) de color café claro, con un contacto superior neto.
2. 23 cm de arena volcánica (ceniza) de color oscuro, con un contacto superior transicional.
3. 21 cm de una arena-arcillosa de color café amarillento, con un contacto superior erosionado.
4. 41 cm de una arena volcánica (ceniza) de color oscuro, con un contacto superior erosionado.
5. 31 cm de un Microconglomerado de matriz (arcillo-arenosa) de color café amarillento, con clastos de riolitas y restos fósiles de macrovertebrados (*Equus*, *Bison*, *Camelops*, *Odocoileus*, *Mamuthus*), y microvertebrados (*Microtus*, *Neotoma*, *Sigmodon*, *Spermophilus*), con un contacto superior transicional.

6. 90 cm de una arcilla (diatomita) de color café lechoso, con concreciones de carbonato de calcio y un contacto superior transicional.
7. 49 cm de un limo-arcilloso de color café oscuro rojizo, con nódulos de oxidación, restos de cerámicas y un contacto superior transicional.
8. 66 cm de un limo (suelo) de color café oscuro, con materia orgánica y raíces.

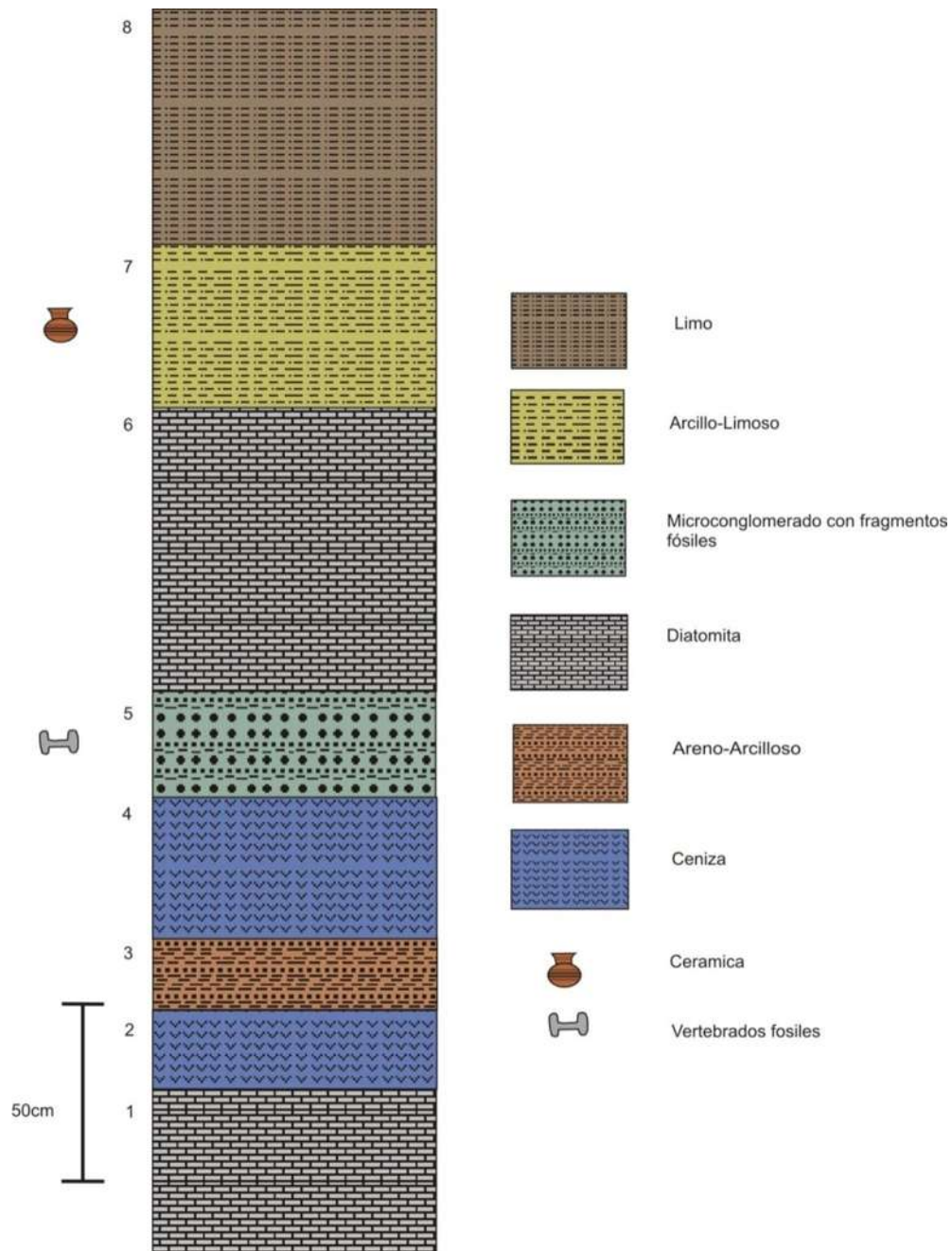


Figura 5. Columna estratigráfica tipo de La Cinta-Portalitos (Marín-Leyva, 2008; 2011).

LA PIEDAD-SANTA ANA

La localidad de La Piedad-Santa Ana (Michoacán-Guanajuato) se localiza al borde de la ribera del río Lerma en los límites municipales de Pénjamo, Guanajuato y La Piedad, Michoacán, dentro de las coordenadas $102^{\circ}02'$ - $102^{\circ}54'$ Latitud Norte y $20^{\circ} 23'$ - $20^{\circ}19'$ Longitud Oeste, a una altura de 1,680 y 1670 metros sobre el nivel del mar (Fig. 6) (Marín-Leyva, 2011).

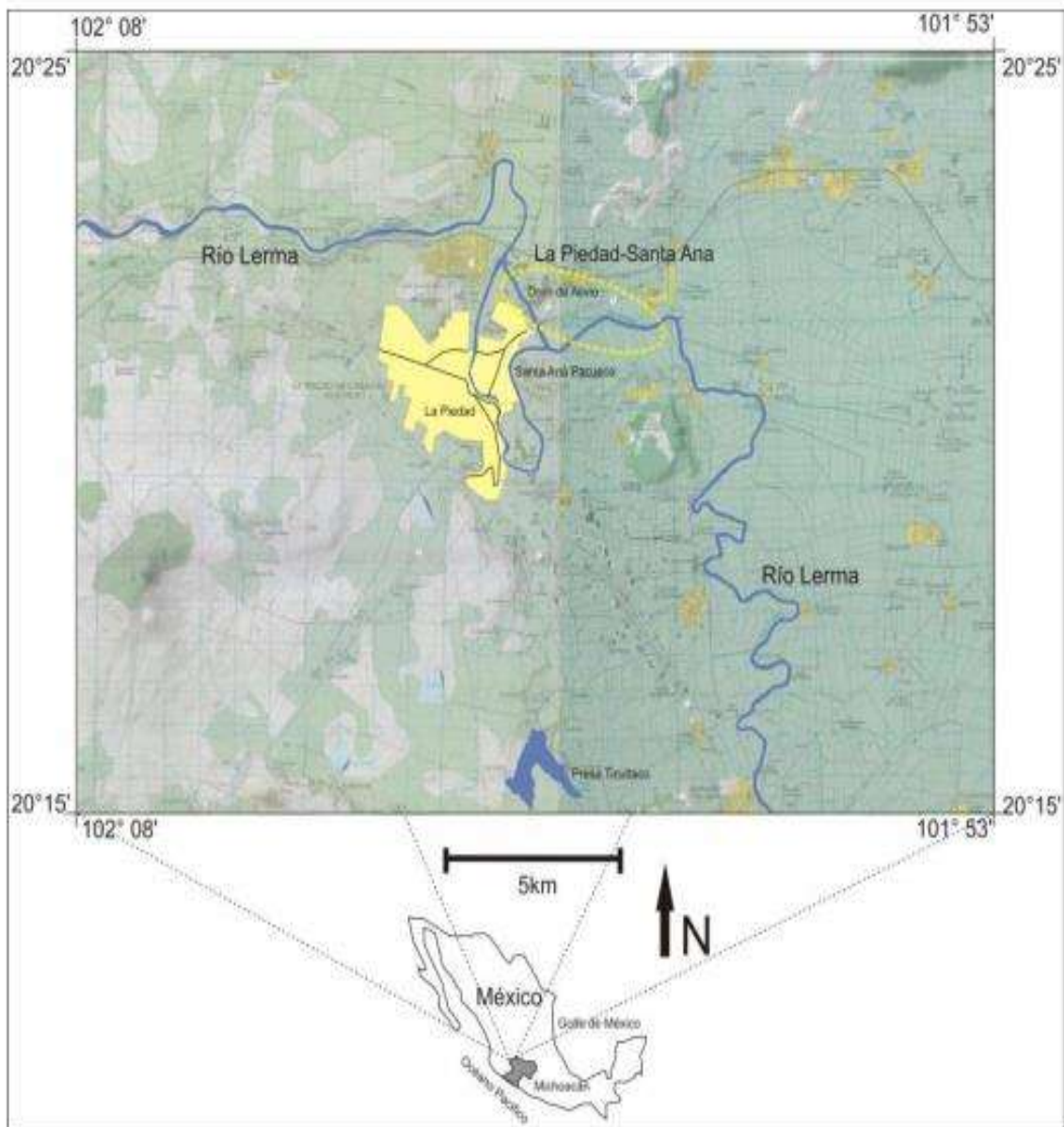


Figura 6. Ubicación de la localidad La Piedad-Santa Ana (Marín-Leyva, 2011)

GEOMORFOLOGÍA

Debido a los múltiples accidentes geográficos que presentan los municipios de La Piedad y Pénjamo, el relieve del suelo es en extremo variado e irregular (Pérez, 2006). Hacia el NE en el valle de La Piedad que colinda con el bajío de Guanajuato, los terrenos son bajos y llanos y sólo se observan algunas elevaciones en Las Peñas (1,850 msnm) y Laguna Larga de Cortez (1,750 msnm) (Carta Topográfica de INEGI F14C71 Escala 1:50,000 (Pénjamo) publicada 1999; en Marín-Leyva, 2011).

Hacia el NO el río Lerma forma su cauce entre montes y colinas que colindan con la región de los Altos de Jalisco (Pérez, 2006) y, por el O las laderas descienden rumbo a Yurécuaro encontrándose con la extensa planicie de la ciénaga de Chapala. Por el SO como una avanzada de la sierra Tarasca, se observa el cerro grande o de Cujaruato (2,500 msnm) y en el centro bajando hacia el E y el S se extiende una alta y ondulada meseta (1,850-1,700 msnm), en cuyas tierras erosionadas por la lluvia persiste una modesta agricultura temporal; ligeramente más al S se encuentran los cerros de la Cruz, del Zapote, del Muerto y, poco más lejos, el de Zaragoza (Pérez, 2006, Carta Topográfica de INEGI F13D79 Escala 1:50,000 (La Piedad de Cabadas) publicada 1999; en Marín-Leyva, 2011).

En el SE se encuentra la mesa de Acuitzio (1,840 msnm) y una extensa planicie donde se abre paso el río Lerma hacia el S descendiendo hacia Numarán (Fig. 7) (Carta Topográfica de INEGI F14C71 Escala 1:50,000 (Pénjamo) publicada 1999; en Marín-Leyva, 2011).

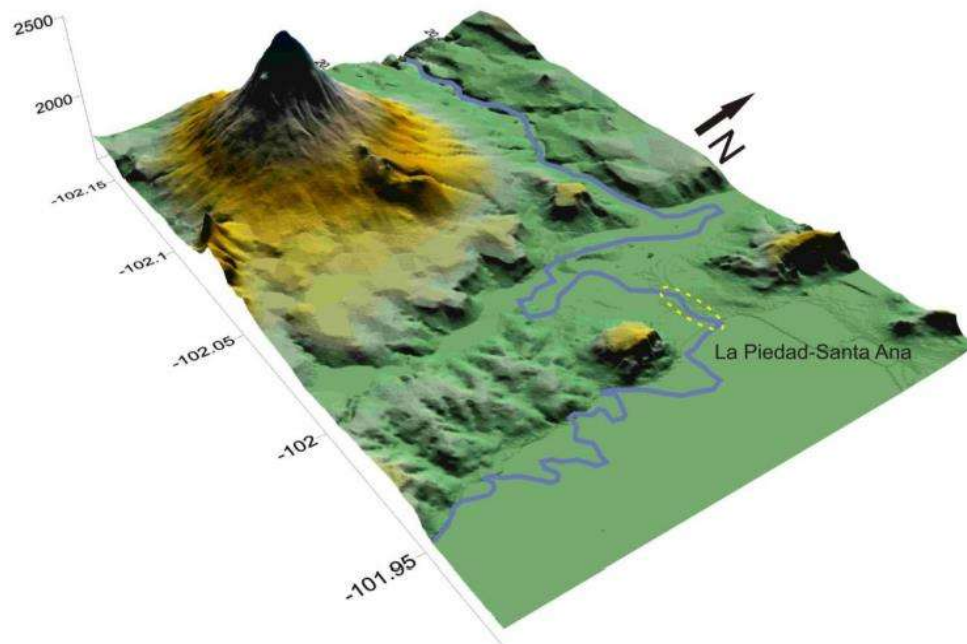


Figura 7. Geomorfología de La Piedad-Santa Ana (Marín-Leyva, 2011).

GEOLOGÍA

Geológicamente, la región se localiza en la porción central del Cinturón Volcánico Transmexicano, específicamente dentro del denominado Campo Volcánico Michoacán-Guanajuato (Hasenaka y Carmichael, 1985). Predomina el vulcanismo Plio-Cuaternario generado por la subducción de la placa de Cocos (Pardo y Suárez, 1995). En el NE se encuentran afloramientos de tipo andesítico-basáltico, en forma de toba, arenisca y flujos piroclásticos con edades desde el Terciario hasta el Cuaternario, así como Tobas riolíticas del Terciario. En el NO afloran sedimentos de tipo riolítico en forma de tobas y areniscas con edades desde el Paleogeno hasta el Neogeno y, en el área de estudio se presentan sedimentos de tipo aluvión Cuaternario. Hacia el SE afloran principalmente sedimentos de tipo andesítico-basáltico y arenisca, con edades desde el Terciario hasta el Cuaternario. Para el SO predominan los afloramientos de sedimentos basáltico-andesítico y cercano al área de estudio se presentan sedimentos de tipo aluvión Cuaternario (Fig. 8) (Carta Geológico-Minera: F14-10 Esc. 1:250,000 1999 y F13-12 Esc. 1:250,000 2000).

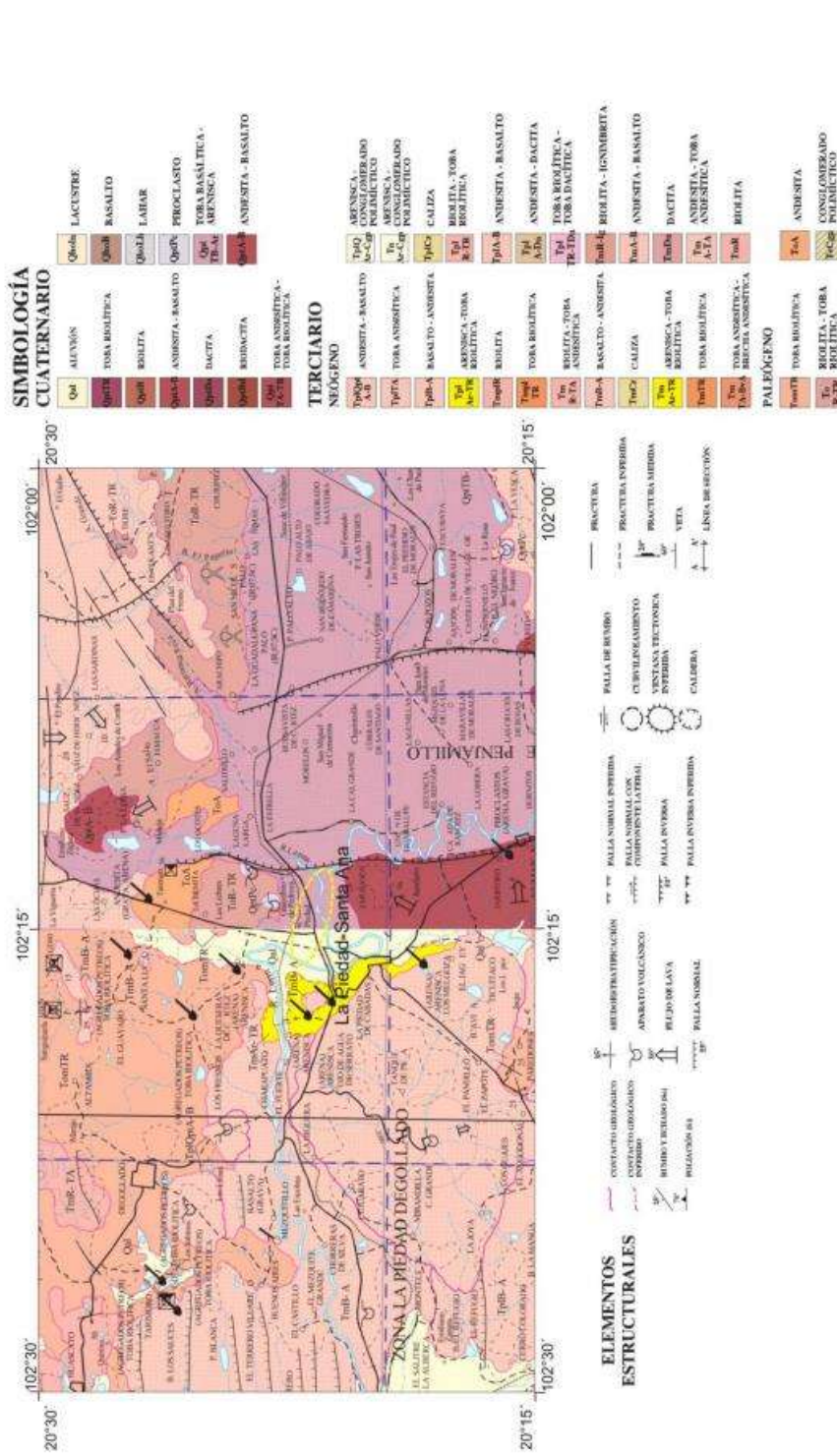


Figura 8. Geología local de La Piedad de Cabadas, Michoacán, Santa Ana Pacueco, Guanajuato (Tomado y modificado de la Carta Geológico-Minera: Querétaro, F14-10 Querétaro, Guanajuato, Michoacán, Jalisco y Estado de México, Esc. 1:250,000 publicada 1999 y Guadalajara, F13-12 Jalisco, Michoacán y Guanajuato, Esc. 1:250,000 publicada 2000; en Marín-Leyva, 2011)

HIDROGRAFÍA

La hidrografía se constituye principalmente por el río Lerma; arroyos: Domingo Prieto, Prieto y Canapro; manantiales de agua fría: el Algodonal y el Capricho, además de las presas Aviña, Paredones e Ingeniero Antonio Rodríguez (Gobierno del Estado de Michoacán, 2009). Las principales corrientes del municipio están formadas por los arroyos de Zináparo, La Providencia, El Jaguey, y Los Paredones que desembocan en el Lerma. El agua del subsuelo se localiza tanto en las tierras altas como en las tierras bajas, existiendo pozos de agua potable en toda la zona utilizados para el regadío (Marín-Leyva, 2011).

SUELO

Los suelos del municipio datan de los periodos Cenozoico, tanto el Terciario inferior como el Mioceno; corresponden principalmente a los del tipo chernozem. Su uso es primordialmente ganadero y en menor proporción agrícola (Gobierno del Estado de Michoacán, 2009). El tipo de suelo predominante es el Vertisol seguido por Feozem.

CLIMA

Su clima preponderante en el Municipio es semicálido, con lluvias en verano del 5 al 10.2% anual. La precipitación pluvial oscila entre los 700 y 1 000 mm y con rango de temperatura entre los 16 y los 22° centígrados anuales (Pérez, 2006).

FAUNA

La Fauna actual de la localidad la componen la liebre (*Lepus callotis*), el zorrillo (*Mephitis macroura*), comadreja (*Mustela frenata*), ardilla (*Sciurus aureogaster*), coyote (*Canis latrans*), tuza (*Thomomys umbrinus*), tordo (*Molothrus bonariensis*),

torcaza (*Columba palumbus*), bagre (*Ictalurus dugesii*) y carpa (*Carassius auratus*) (Gobierno del Estado de Michoacán, 2009).

VEGETACIÓN

La vegetación se compone principalmente de pradera compuesta por arbustos grandes y arboles pequeños de dos a cinco metros de altura. Entre los árboles se encuentran elementos del bosque tropical caducifolio como son el mezquite (*Prosopis laevigata*), huamúchil (*Pithecellobium dulce*), cazahuates (*Ipomea murucoides*), uña de gato (*Uncaria tomentosa*) palo dulce (*Eysenhardtia polystachya*) y, huizache (*Acacia farnesiana*) (Pérez, 2006).

ESTRATIGRAFÍA

Los estratos se identificaron de la base a la cima de la columna de la Piedad-Santa Ana, con 1.77 m de profundidad y ubicada dentro de las coordenadas: N 20°21' 38.03" y W 101° 58' 12.42" (Fig. 9) (Servín- Gonzales, 2010; Marín-Leyva, 2008; 2011). La columna contiene sedimentos finos a medianos, un evento de vulcanismo con sedimentos de ceniza volcánica con alto grado de consolidación, seguido de sedimentos de composición limo-arcillosa y, en su mayor parte, está constituida por sedimentos de partículas finas (limos). Con lo que se puede inferir que el lago tuvo periodos de calma, lo que permitió una mejor conservación de los fósiles en comparación con los yacimientos de La Cinta-Portalitos (Marín-Leyva, 2011).

Los restos fósiles de mamutes en la localidad se encontraron en un estrato que contiene limos de color café con una consolidación media, con un canal pequeño de oxidación en la parte inferior y limos de color café claro en el contacto superior (Fig. 9).

Descripción de la columna estratigráfica tipo de La Piedad-Santa Ana.

1. Toba volcánica (ceniza) verde grisáceo con impresiones y restos carbonizados de hojas de *Salix* y clastos de piedra pómez con diámetro mayor de 3 cm y poca presencia de nódulos oxidados.
2. 15 cm de arena gris claro poco consolidada con un contacto superior ligeramente erosionado.
3. 30 cm de limo-arcilloso color gris, con un contacto superior transicional.
4. 10 cm de limo oxidado color café lechoso, con un contacto superior fuertemente erosionado.
5. 2 cm nivel oxidado fuertemente erosionado en ambos contactos.
6. 6 cm canal de limo color blanquecino, poco compacto.
7. 5 cm de limo color café lechoso con un contacto superior erosionado.

8. 1 cm canal con presencia de oxidación.
9. 43 cm limo color café blanquecino, homogénea semiconsolidado con presencia de restos fósiles (defensas, dientes y huesos del esqueleto apendicular) de macrovertebrados (*Odocoileus*, *Bison*, *Equus*, *Mammuthus*, *Camelops*).
10. 70 cm limo masivo color café.

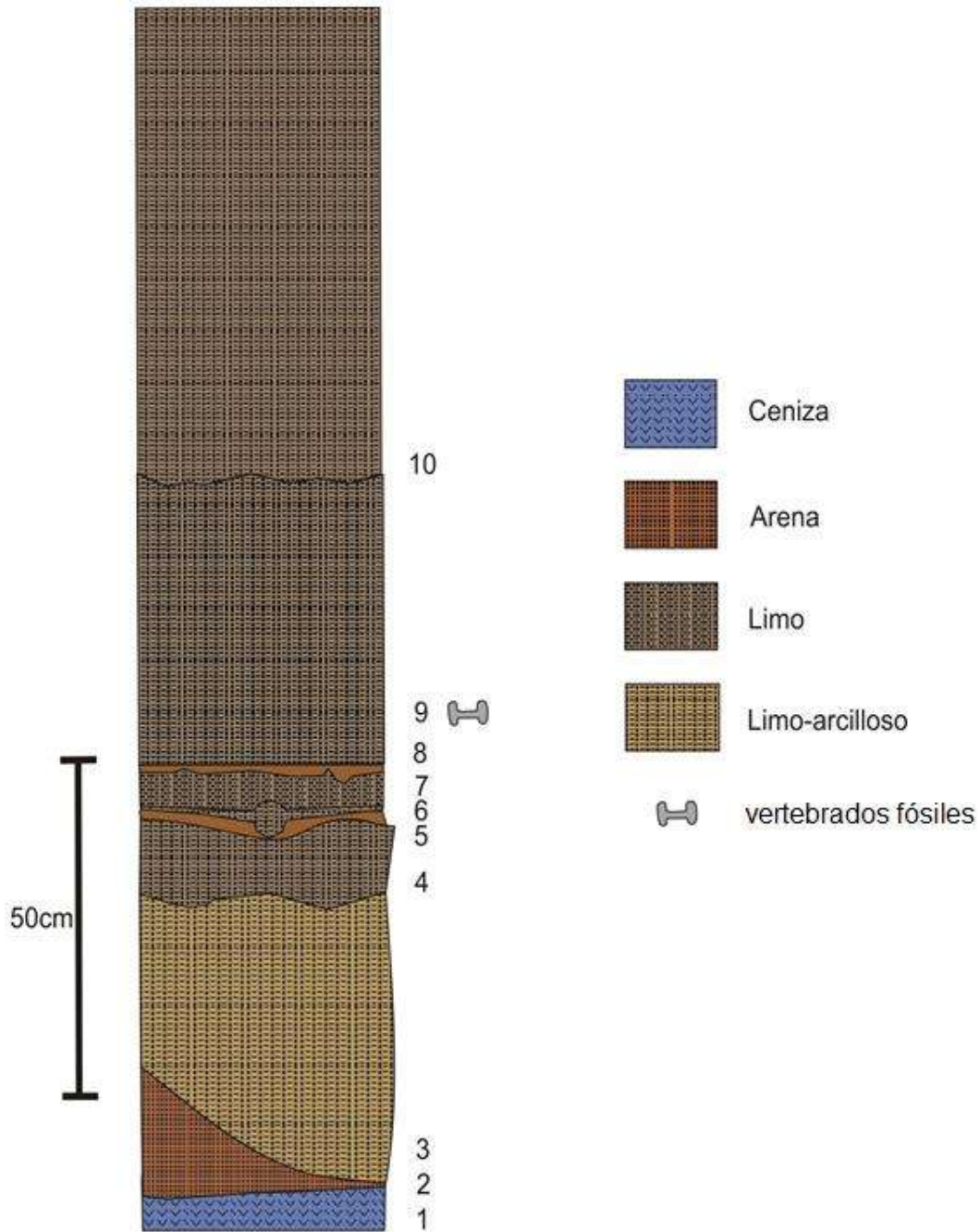


Figura 9. Columna estratigráfica tipo de la Piedad Santa-Ana (Servín- Gonzales, 2010 modificado por Plata-Ramírez, 2012).

CAPÍTULO 1

La dieta y el hábitat de *Mammuthus* (Brooks, 1828), en dos localidades del Pleistoceno tardío del Centro Occidente de México

Gutiérrez-Bedolla Mayte^{1*}, María Luisa García-Zepeda¹, Ramón López-García¹, Joaquín Arroyo-Cabrales², Tiberio Cesar Monterrubio Rico³, Alma Lilia Fuentes-Farías⁴.

¹Facultad de Biología, UMSNH, Laboratorio de Paleontología.

²Laboratorio de Arqueozoología, M. en C. Ticul Álvarez Solórzano, INAH.

³Facultad de Biología, UMSNH, Laboratorio de Ecología de Vertebrados Terrestres Prioritarios

⁴ Laboratorio de Eco-Fisiología Animal, INIRENA, UMSNH.

* may_gb1@hotmail.com

RESUMEN

La mayoría de los estudios paleoecológicos se han hecho con base en la morfología de organismos extintos, sin embargo, en las últimas décadas el uso de isótopos estables de carbono y oxígeno presentes en esmalte dental, ha tenido resultados satisfactorios para la descripción de paleodietas y preferencias de hábitat. En el presente trabajo se hizo la determinación taxonómica de molares fósiles de proboscidos y un análisis de isótopos estables de Carbono y Oxígeno (¹³C y ¹⁸O), presentes en el esmalte dental, en dos localidades del Pleistoceno tardío en el centro occidente de México, La Cinta-portalitos y La Piedad-Santa Ana (Michoacán-Guanajuato) para inferir el tipo de dieta y la preferencia de hábitat. Los resultados taxonómicos muestran solo la presencia de la especie *Mammuthus columbi* para ambos sitios.

El análisis de isótopos estables indica que ambas poblaciones de *M. columbi* presentaban una alimentación mayoritariamente mixta constituida por plantas C₃/C₄ con un importante componente de pastos C₄ en su dieta y una preferencia de hábitat por zonas abiertas. Por lo tanto, el espectro trófico de *M. columbi* sugiere un ambiente heterogéneo para los dos sitios, el cual pudo estar

compuesto por pastizales o sabana en las zonas abiertas y bosque en las zonas cerradas.

Palabras clave: Isótopos estables, dieta, hábitat, *Mammuthus columbi*.

SUMMARY

Most paleoecological studies have been based on the morphology of extinct organisms; however, in recent decades the use of stable isotopes of Carbon and Oxygen in dental enamel has been successful for describing paleodiets and preferences of habitat. In this paper was made the taxonomic identification of fossil molar of Proboscideans, and an analysis of stable carbon and oxygen isotopes (^{13}C and ^{18}O), present in tooth enamel, from two late Pleistocene localities in central western Mexico (La Cinta-Portalitos and La Piedad-Santa Ana (Michoacán-Guanajuato) to infer the type of diet and habitat preference of those Proboscideans. Taxonomic results only show the presence of the species *Mammuthus columbi* for both sites.

Stable isotope analysis indicates that both populations of *M. columbi* had a mixed diet consisting mainly C_3/C_4 plants with an important component of C_4 grasses in their diet and an habitat preference for open areas. Therefore, the trophic spectrum of *M. columbi* suggests a heterogeneous environment for the two sites, which could be composed of savannah grassland on open areas and forest in closed areas.

Key words: stable sotope, diet, habitat, *Mammuthus columbi*.

INTRODUCCIÓN

La mayoría de los estudios paleontológicos y sus inferencias se han hecho con base en las características morfológicas de los restos fósiles, sin embargo, en los últimos años se han generado nuevas técnicas, entre ellas destaca el uso de isótopos estables.

El principal uso de isótopos de carbono y oxígeno es inferir la dieta de un mamífero extinto, así como el clima de la zona donde vivió y, de manera indirecta, el tipo de vegetación que existió en su hábitat (Sánchez *et al.*, 2004). Lo que nos permite corroborar o complementar la información obtenida con base en la morfología de los restos fósiles de los sitios de estudio.

Para obtener las relaciones isotópicas de Carbono y Oxígeno es preferible utilizar el esmalte dental ya que se ha comprobado que el apatito del esmalte conserva las firmas isotópicas con alta fidelidad, sobre todo para el Pleistoceno tardío y Holoceno (Koch *et al.*, 1997).

Para el caso de los herbívoros, la proporción de isótopos de carbono varía según el tipo de materia vegetal que se consuma, lo que depende de la ruta fotosintética utilizada por dichas plantas. Durante la fotosíntesis, las plantas de tipo C₃ 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 CO₂ que los presentados por las hierbas y los juncos tropicales (plantas C₄). Por ello, tanto las plantas de tipo C₃ como las de tipo C₄ tienen diferentes valores de composición isotópica ($\delta^{13}\text{C}$). Las plantas de tipo C³ tienen valores de $\delta^{13}\text{C}$ desde -22 por mil (‰) hasta -30‰, con una media de -26‰, mientras que las plantas de tipo C₄ tienen valores de $\delta^{13}\text{C}$ 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 que se alimentan de 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 C₃ tendrán, por lo tanto, valores de $\delta^{13}\text{C}$ comprendidos entre -10‰ y -16‰, mientras que los animales que se alimentan de hierbas tropicales tipo C₄ tienen valores de $\delta^{13}\text{C}$ 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).

La proporción isotópica del oxígeno en el apatito del esmalte dental ($\delta^{18}\text{O}$) depende 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). Las fuentes de Oxígeno provienen en parte el agua ingerida (tanto de la bebida como de la que contienen las plantas), además del oxígeno molecular procedente de la respiración. El oxígeno, además, es expulsado del cuerpo como agua en la orina, sudoración, azúcares y heces y como CO₂ y H₂O en forma gaseosa durante la respiración (Pérez-Crespo *et al.*, 2009).

Uno de los primeros estudios paleontológicos en los que se trabajó con isótopos de carbono y oxígeno, es el de Koch *et al.* (1998), en el que determinan la dieta y el hábitat de *Mammuthus columbi* y *Mammuth americanum* en relación a otros megaherbívoros pleistocénicos en seis sitios en Florida, EUA, describiendo a estos sitios como zonas de pastizales y bosque mixto. Posteriormente, también en Florida, Feranec y MacFadden (2000) compararon la dieta de *M. columbi* con *Bison* y *Equus*, no encontrando competencia por los recursos alimenticios, esto debido a la posible expansión de la sabana durante el Pleistoceno.

Los trabajos con Proboscidos son escasos, entre ellos está el de Sánchez *et al.* (2003), en donde realizaron un análisis de la composición isotópica del oxígeno y del carbono apatítico en 32 restos fósiles de gonfoterios procedentes de 10 localidades del Pleistoceno de la Región Pampeana (Argentina). A partir de los

resultados, dichos autores determinaron la dieta y el hábitat de *Stegomastodon platensis* (Ameghino, 1888), sugiriendo una dieta mixta, compuesta por plantas de tipo C₃ y C₄ para los datos del Pleistoceno medio y, para el Pleistoceno superior presenta individuos adaptados desde una dieta mixta hasta otros exclusivamente C₃.

Los trabajos que se han realizado en México para el Pleistoceno, sobre dieta y hábitat con isótopos estables de Carbono y Oxígeno, reportan a especímenes de caballo, camello y mamut de Laguna de las Cruces, San Luis Potosí con una dieta mixta C₃/C₄ y un hábitat similar. Un estudio en El Cedral, San Luis Potosí, muestra que *Equus mexicanus* presentaba una alimentación mixta mientras que *E. conversidens* y *Equus sp.* incluían una mayor proporción de plantas de tipo C₄ en su dieta (Pérez-Crespo, 2007; Pérez-Crespo *et al.*, 2009) para el caso de las poblaciones de *Mammuthus columbi* de México, los análisis isotópicos confirman que no era pacedor estricto sino que su dieta era, en su mayoría, mixta C₃/C₄, sin embargo, algunos individuos presentaban un consumo significativo de plantas C₃, lo que refleja un importante componente de ramoneo. Algunos se presentan exclusivamente pacedores (sólo consumían plantas C₄). Todos ellos viviendo en áreas abiertas como pastizales o sabanas. Lo anterior refleja la flexibilidad de la dieta de los mamutes, pero no en su preferencia de hábitat. (Pérez-Crespo, 2007; Pérez-Crespo *et al.*, 2009; Pérez-Crespo *et al.*, 2012a; Pérez-Crespo *et al.*, 2012b)

Los trabajos anteriores muestran a las poblaciones de *M. columbi* en México con una flexibilidad en sus preferencias alimenticias, pero con la misma preferencia de hábitat, por lo que el presente trabajo tuvo como objetivo inferir la preferencia de dieta y de hábitat de las poblaciones de *M. columbi* para dos localidades del Pleistoceno tardío del centro occidente de México (La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana, Michoacán-Guanajuato).

MATERIALES Y MÉTODOS

Investigación bibliográfica

Se realizó una revisión bibliográfica exhaustiva en bibliotecas nacionales como de la UNAM, INAH, Facultad de Biología de la UMSNH etc, para recabar la información existente sobre el grupo fósil, el uso de isótopos estables de Carbono y Oxígeno para determinar tipos de alimentación y aportación de datos para reconstrucciones paleoambientales.

Laboratorio

Para este estudio se utilizaron 11 molares fósiles de *Mammuthus* de la Colección Paleontológica de la Facultad de Biología y del Museo de Sitio de La Piedad, Michoacán.

Antes de la determinación, los ejemplares se sometieron a una limpieza química ó mecánica (según fuera el caso), se enumeraron con dos letras iniciales que corresponden a Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UM) y un número que corresponde al catálogo de fósiles de la colección paleontológica de la Facultad de Biología en el caso de La Cinta-Portalitos y para La Piedad-Santa Ana, cada ejemplar fósil se rotuló con iniciales CPOEI (Colección Paleontológica de la Organización Especial de Investigación) y, un número progresivo de acuerdo al catálogo de la Colección Paleontológica del Museo de Sitio de la Piedad, Michoacán.

Gabinete

La determinación taxonómica se realizó mediante la comparación de ejemplares fósiles en la Colección Paleontológica de la Facultad de Biología y la Colección Paleontológica del Instituto de Antropología e Historia (INAH), México, tomando en cuenta la morfología como: el M3 con al menos 21 placas, 14 en M2, 12 placas en

M1, número medio de placas, cemento fino en el revestimiento exterior, entre otras (Agenbroad y Brunelle, 1992; Hibbard *et al.*, 1978; Harington *et al.*, 1974; Pichardo, 2001; Khan, 1970; Servin-González, 2010). Se determinaron un total de 11 molares de la especie *M. columbi* (Falconer, 1857), Cinco para la localidad de La Piedad-Santa Ana y seis para La Cinta-Portalitos.

Laboratorio

Para la extracción de las muestras se taladró una placa de cada molar desde lo más cercano a la raíz hasta la zona oclusal, extrayendo de 40 a 50 mg de esmalte por cada molar (Pérez Crespo, 2007) (tabla 1).

Tabla 1. Molares y muestras para isotopía.

Molar	Localidad	Muestra de Esmalte (mg)
CPOEI 282 (M2/M3)	La Piedad-Santa Ana	0.032
CPOEI 283 (M3)	La Piedad-Santa Ana	0.038
CPOEI 284 (m2/m3)	La Piedad-Santa Ana	0.041
CPOEI 285 (M2/M3)	La Piedad-Santa Ana	0.041
CPOEI 286(m3)	La Piedad-Santa Ana	0.023
UM 725 (M3)	La Cinta-Portalitos	0.033
UM 726 (M3)	La Cinta-Portalitos	0.03
UM 52 (M2/M3)	La Cinta-Portalitos	0.047
UM 8 (M3)	La Cinta-Portalitos	0.07
UM 9 (M2/M3)	La Cinta-Portalitos	0.041
UM 148 (M2)	La Cinta-Portalitos	0.036

Las muestras fueron tratadas siguiendo la metodología de MacFadden y Cerling (1996), posteriormente fueron enviadas al Instituto de Geología de la UNAM. Para la obtención de las relaciones isotópicas (Tabla 2).

Se prepararon las muestras de acuerdo con MacFadden y Cerling (1996):

- 1) Se trituró el esmalte en un mortero de ágata.
- 2) Se agregó 1ml de agua oxigenada al 30% (2 h.) para eliminar materia orgánica presente.
- 3) Se eliminó el agua oxigenada y se enjuaga las muestras tres veces con agua destilada.
- 4) Se le agregó una solución buffer de ácido acético y acetato durante 9 h, para remover carbonatos diagenéticos,
- 5) Terminado este proceso se eliminó el ácido y se enjuagó tres veces las muestras con agua destilada.
- 6) Se les agregó etanol y se puso a secar durante 48h. en un horno a aproximadamente 90°C.
- 7) Ya que se han secado las muestras se disolvió en ácido fosfórico al 100% a 90°C para la liberación del bióxido de carbono del carbonato, que se analizó en un espectrómetro de masas (LUGIS, Instituto de Geología de la UNAM) para la obtención de las relaciones isotópicas objeto de estudio.

Análisis de datos

Se hizo una prueba Chi cuadrada (X^2) para comparar los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ entre las localidades de La Piedad-Santa Ana y La Cinta-Portalitos, después fueron comparados con poblaciones de *Mammuthus columbi* de localidades en EUA: Florida, Nuevo México y Texas (Koch et al., 1998, 2004) y, México: Cedral y Laguna de las Cruces, San Luís Potosí, Valsequillo (Puebla), Estado de México, Monterrey y Cuitzeo (Pérez-Crespo et al., 2007).

Se hizo un análisis de varianza (ANOVA) y la prueba de Tukey-Kramer para encontrar grupos distintos entre sí. Para corroborar el tipo de hábitat (abierto o cerrado), se utilizaron valores establecidos para especies identificadas

previamente como habitantes de zonas cerradas siguiendo el modelo propuesto por Feranec y MacFadden (2006).

Con las relaciones isotópicas, se obtuvieron los porcentajes de plantas C3 y C4 consumidas de cada individuo utilizando la fórmula propuesta por Koch (1998, 2004) (Tabla 3).

$$(100)\delta^{13}\text{C}_{\text{sample}} = (100 - X)\delta^{13}\text{C}_{100\% \text{ C3 enamel}} + (X)\delta^{13}\text{C}_{100\% \text{ C4 enamel}}$$

RESULTADOS

Registro Fósil

Los molares del género *Mammuthus* de La Piedad-Santa Ana y de La Cinta-Portalitos fueron asignados a la única especie, *M. columbi* conforme a las características propuestas por Agenbroad y Brunelle (1992) (Tabla 2), además de coincidir con su distribución temporal.

Tabla 2. Medidas en milímetros de molares de *Mammuthus columbi* de La Piedad-Santa Ana y La Cinta-Portalitos.

Ejemplar	Localidad	Molar	PL	A	Lg	Ht	W	En	C	Lf	Ld	Lo
UM148	LC-PT	M2	11	9	174.35	172.85	77.97	3.29	4.33	6	150.19	174.84
UM726	LC-PT	M3	9	7	112.03	250.85	96.17	2.49	4.96	8	252.97	139.39
UM9	LC-PT	M2/M3	9	4	65.66	39.48	68.18	1.76	3.43	10	201.37	97.12
UM8	LC-PT	M3	7	2	76.02	226.44	68.34	2.28	4.82	8	257.98	118.90
UM725	LC-PT	M2/M3	8	5	112.55	145.62	85.16	4.25	6.68	6	168.23	137.83
UM52	LC-PT	M2/M3	13	0	138.45	187.54	89.15	3.47	3.52	9	258.56	176.18
CPOEI 284	LP-SA	m2/m3	11	4	88.45	215.59	65.80	2.12	5.72	12	213.36	105.47
CPOEI 282	LP-SA	M2/M3	7	0	101.28	147.94	78.93	2.25	7.35	7	195.66	143.60
CPOEI 286	LP-SA	M2/M3	13	8	191.68	187.34	99.32	2.58	4.58	6	286.13	243.01
CPOEI283	LP-SA	M3	20	12	196.98	213.49	92.94	2.58	3.12	7	356.35	301.24
CPOEI285	LP-SA	m3	15	10	186.32	235.72	102.91	2.65	4.94	6	305.74	188.37

Abreviaciones: PL; número de placas preservadas, A; número de placas desgastadas, Lg; longitud del espécimen (en milímetros) medidos a lo largo, Ht; altura de la placa más profunda excluyendo las raíces, W; ancho de la lamela más grande excluyendo cemento del margen, En; grosor del esmalte expuesto por desgaste, C; grosor del cemento en la zona oclusal, Lf; frecuencia lamelar (número de lamelas en una longitud de 100 milímetros)

Sistemática

Clase Mammalia Linnaeus, 1758
Orden Proboscidea (Illiger, 1811)
Familia Elephantidae Gray, 1821
Subfamilia Elephantinae Gray, 1821
Género *Mammuthus* (Brooks, 1828)
Especie *Mammuthus columbi* (Falconer, 1857)

Sinonimias:

M. imperator, Kurten y Anderson, 1980,
Elephas columbi Falconer, 1857,
Paralephas columbi (Falconer), Osborn, 1942,
Mammuthus columbi (Falconer), Hibbard, 1955.

Holotipo:

BM 40769, M3 (fragmento), Canal Brunswick, Darien, Georgia, E.U.A. (Maglio, 1973).

Distribución y rango geológico:

El Sur de Canadá hasta Costa Rica que representa el límite paleobiogeográfico más austral de los Elephantidae en el Continente Americano y, en particular, de la especie *M. columbi* (Falconer, 1857), Pleistoceno Medio a Tardío (Kurtén y Anderson, 1980; Laurito, 1988; Lucas *et al.*, 1997).

Características de *Mammuthus columbi*:

Cráneo corto con vértex posicionado muy anteriormente. Sínfisis mandibular al menos 11% más corto que en *M. jeffersonii* (o *imperator*) y distalmente más estrecho. Al menos 21 placas en M3, 14 placas en M2, 12 placas en M1 (Pichardo, 2001).

ANÁLISIS ISOTÓPICOS

Se obtuvieron las relaciones isotópicas $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de once molares de las poblaciones de *Mammuthus columbi* de La Piedad-Santa Ana y La Cinta-Portalitos. Con los valores isotópicos, se obtuvieron los porcentajes de plantas C3 y C4 consumidas de cada individuo en donde se observan dos organismos pacedores (de La Cinta Portalitos) y el resto como consumidores mixtos (cuatro de La Cinta Portalitos y cinco de La Piedad Santa Ana) (Tabla 3).

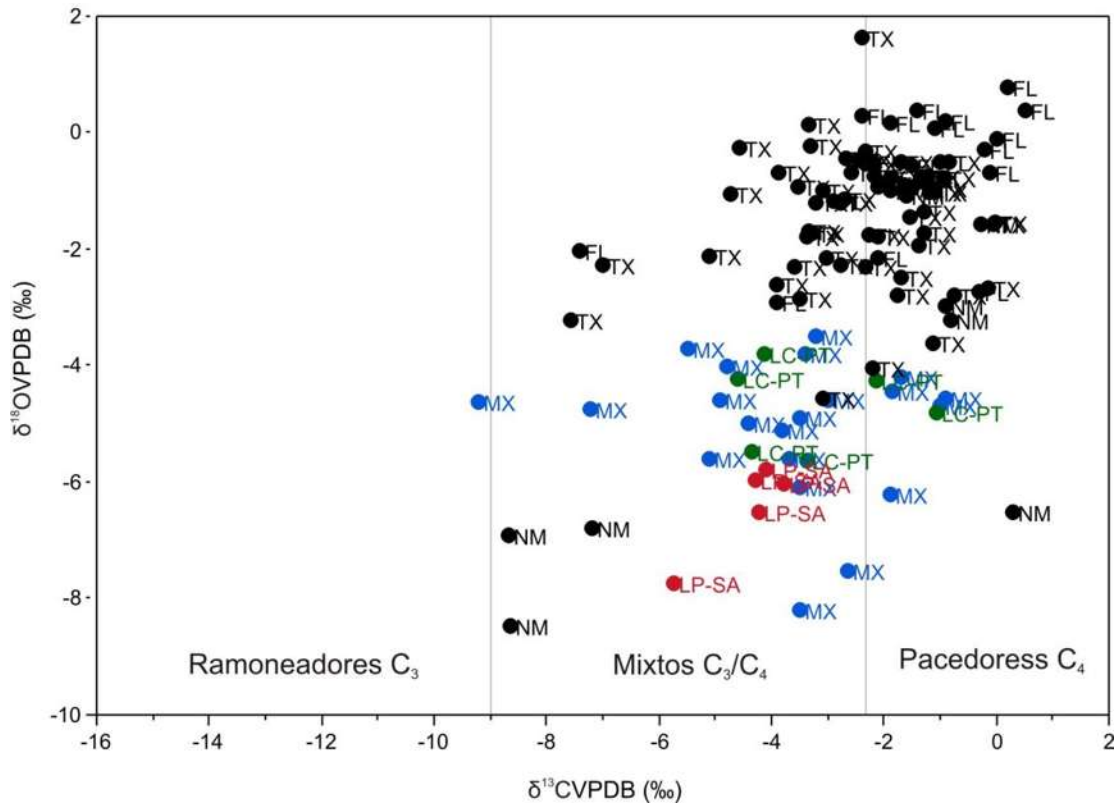
Tabla 3. Relaciones isotópicas de La Piedad-Santa Ana y La Cinta-Portalitos

Ejemplar	Localidad	$\delta^{13}\text{CVPDB}$ (‰)	$\delta^{18}\text{OVPDB}$ (‰)	%C4	%C3	Dieta
CPOEI 282	LP- SA	-5,75	-7,74	44,98	55,02	Mixto
CPOEI 283	LP- SA	-4,27	-5,96	54,89	45,11	Mixto
CPOEI 284	LP- SA	-4,23	-6,51	55,10	44,90	Mixto
CPOEI 285	LP- SA	-4,09	-5,80	56,07	43,93	Mixto
CPOEI 286	LP- SA	-3,77	-6,03	58,23	41,77	Mixto
	Media	-4,42	-6,40			
	SD	0,77	0,79			
UM 725	LC-PT	-4,60	-4,23	52,66	47,34	Mixto
UM 726	LC-PT	-4,35	-5,49	54,32	45,68	Mixto
UM 52	LC-PT	-3,36	-5,63	60,94	39,06	Mixto
UM 8	LC-PT	-4,12	-3,81	55,88	44,12	Mixto
UM 9	LC-PT	-1,05	-4,80	76,33	23,67	Pacedor
UM 148	LC-PT	-2,13	-4,25	69,12	30,88	Pacedor
	Media	-3,92	-5,64			
	SD	1,41	0,74			

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

La prueba Chi cuadrada (X^2) para comparar los valores isotópicos entre las localidades de La Piedad-Santa Ana y La Cinta-Portalitos. mostró que no hay diferencias significativas de los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ entre las poblaciones ($X^2=0.9924$; $DF=1$; $\text{Prob}>X^2=0.3191$); sin embargo, para los valores de $\delta^{18}\text{O}$ si existen diferencias significativas entre ambas poblaciones ($X^2=6.9736$; $DF=1$; $\text{Prob}>X^2=0.0083$).

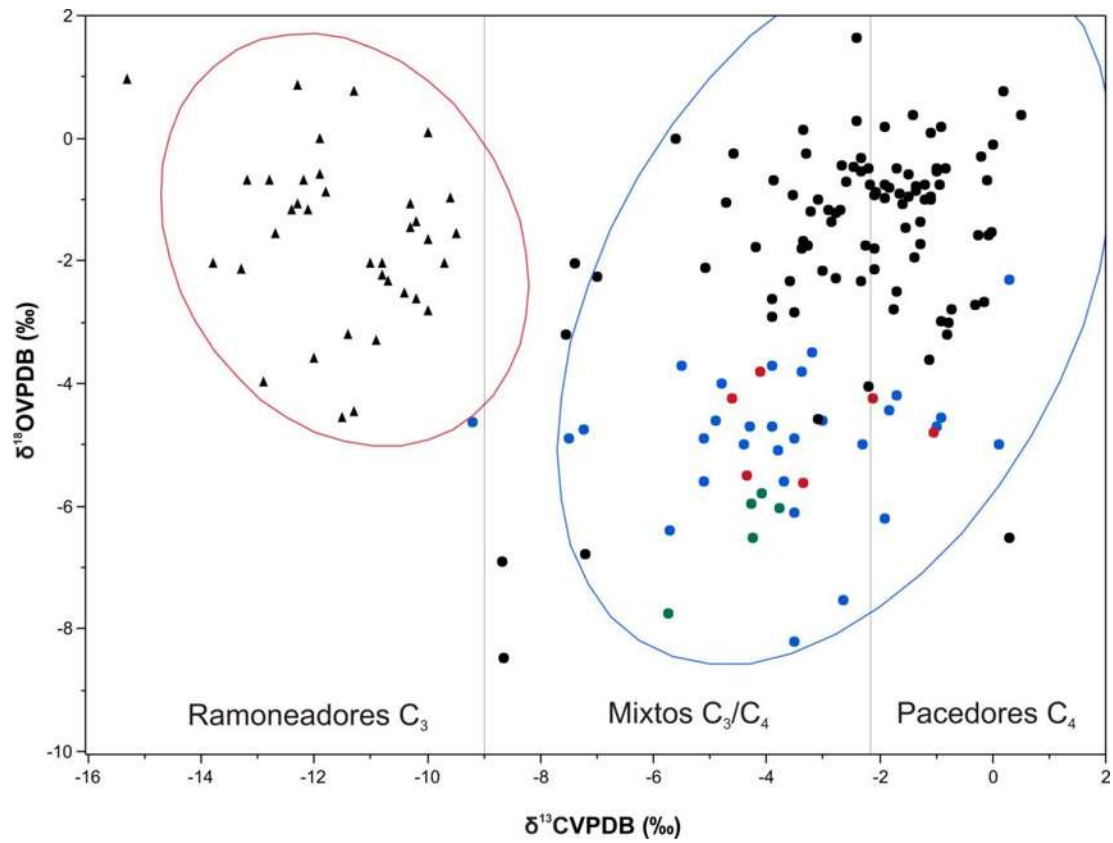
En el análisis de varianza (ANOVA) y la prueba de Tukey-Kramer. no se observan diferencias significativas de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre las poblaciones de La Piedad-Santa Ana, La Cinta-Portalitos, las estadounidenses y las mexicanas (ANOVA $\text{Prob}>F= 0.00161$), mientras que para los valores de $\delta^{18}\text{O}$ si se encuentran diferencias significativas (ANOVA $\text{Prob}>F= 0.0001$) (Gráfica 1).



Gráfica 1. Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de *Mammuthus columbi* de EUA (●); Florida (FL), Nuevo México (NM) y Texas(TX), México (●); El Cedral y Laguna de las Cruces, San Luís Potosí, Valsequillo, Estado de México, Monterrey, Cuitzeo (MX), La Piedad-Santa Ana (LP-SA; ●) y La Cinta-Portalitos (LC-PT; ●).

El resultado del análisis de preferencia de hábitat indica que tanto la población de *M. columbi* de La Cinta-Portalitos como la de La Piedad-Santa Ana, prefieren hábitats de zonas abiertas (Grafica 2).

Además, se puede observar que las poblaciones de *M. columbi* de las áreas de estudio tienen valores de $\delta^{18}\text{O}$ más parecidas a las Mexicanas que a las estadounidenses.



Gráfica 2. Análisis bivalente de valores isotópicos para zonas abiertas (elipse roja) (*Mylohyus*, *Mammut*, *Tapirus* y *Odocoileus* (▲) y zonas cerradas (elipse azul) (*Mammuthus columbi* (●)).

DISCUSIÓN

Se reporta sólo la especie *Mammuthus columbi*, debido a que es la única especie del género *Mammuthus* que se ha registrado en México para el Pleistoceno tardío (García-Zepeda y Garduño-Monroy, 2006; Servín-Gonzales, 2010).

El análisis de los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$, en este trabajo, muestra organismos tanto pasedores de plantas C_4 (dos de La Cinta-Portalitos ($\text{C}_4\%$: UM 9, 76% y UM 148, 69%) como Mixtos de plantas C_3/C_4 (cuatro de La Cinta-Portalitos ($\text{C}_4\%$) y cinco de La Piedad-Santa Ana ($\text{C}_4\%$). lo que coincide con lo que mencionan Pérez-Crespo *et al.* (2012a o b?), que las poblaciones de esta especie tienen una alimentación mayoritariamente mixta con importante consumo de pastos.

No se observan diferencias significativas en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y, por lo tanto en la alimentación entre las poblaciones de *Mammuthus columbi* de ambas localidades, las cuales presentan en promedio una dieta mixta C_3/C_4 y una preferencia de hábitat por zonas abiertas compuesta principalmente por plantas C_4 , por ello se puede deducir que ambas localidades presentaban hábitats heterogéneos, los cuales contaban tanto con pastizales como con bosque, esto último corroborado por la presencia de *Odocoileus virginianus*, catalogado como habitante de zonas cerradas (Koch *et al.*, 1998).

Los valores de $\delta^{18}\text{O}$ si muestran diferencias significativas entre la localidades de estudio, así como entre otras localidades de México y los sitios de Estados Unidos Lo que puede ser debido a que la fuente de suministro agua era distinta u otras condiciones ambientales. Además, se puede observar una tendencia en los valores de $\delta^{18}\text{O}$ de las poblaciones Mexicanas.

CONCLUSIONES

Las poblaciones de *Mammuthus columbi* de La Piedad-Santa Ana y La Cinta-Portalitos presentaban una alimentación, en su mayoría, mixta C₃/C₄ con un importante componente de pastos C₄ en su dieta y una preferencia de hábitat por zonas abiertas como pastizales.

Se infiere que ambas localidades habrían presentado un ambiente heterogéneo con zonas boscosas confirmado por la presencia de plantas C₃ y pastizales por las plantas C₄.

CAPÍTULO 2

Dieta de *Mammuthus columbi* (Falconer, 1857) en dos localidades del Pleistoceno tardío del Centro Occidente de México

Gutiérrez-Bedolla Mayte^{1*}, María Luisa García-Zepeda¹, Ramón López-García¹, Joaquín Arroyo-Cabrales², Tiberio Cesar Monterrubio Rico³, Alma Lilia Fuentes-Farías⁴.

¹Facultad de Biología, UMSNH, Laboratorio de Paleontología.

²Laboratorio de Arqueozoología, M. en C. Ticul Álvarez Solórzano, INAH.

³Facultad de Biología, UMSNH, Laboratorio de Ecología de Vertebrados Terrestres Prioritarios

⁴Laboratorio de Eco-Fisiología Animal, INIRENA, UMSNH.

* may_gb1@hotmail.com

RESUMEN

Actualmente, existen dos modelos para deducir la dieta y el hábitat de proboscidos fósiles, uno es biogeoquímico (isotopos estables de ¹³C y ¹⁸O) y el otro es ecomorfológico (microdesgaste dental). El microdesgaste dental está fundamentado en que cada tipo de alimento produce una firma particular de abrasión en el esmalte dental y se concentra en el estudio de los rasgos microscópicos (estrías y fosas), los cuales, de acuerdo a comparaciones con especies actuales, permiten conocer el tipo de alimentación que tenía un animal días antes de morir. En el presente trabajo se hizo un análisis de microdesgaste dental de baja magnificación en molares de *Mammuthus columbi* en dos localidades del Pleistoceno tardío en México (La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana, Michoacán-Guanajuato) en el centro occidente de México, con la finalidad de conocer la dieta y el hábitat de esta especie al final de su vida.

Los resultados muestran que ambas poblaciones presentan patrones de microdesgaste similares a los de ungulados pacedores actuales lo que indicaría una dieta compuesta principalmente por pastos y herbáceas y, sugiere la presencia de zonas abiertas con pastizales o sabanas en ambos sitios, además la

presencia de taxones asociados en ambas localidades sugiere la presencia de zonas cerradas, lo que indica que las dos localidades habrían presentado ambientes heterogéneos compuestos por pastizales y bosques en las zonas más altas.

Palabras clave: Microdesgaste, pasedores, dieta, *Mammuthus columbi*.

SUMMARY

Currently, there are two models to infer the diet and habitat of fossil proboscideans, one is biogeochemical (^{13}C and ^{18}O stable isotopes), and the other is ecomorphological (dental microwear). The dental microwear is based on the fact that each type of food produces a particular signal on tooth enamel, so it concentrates on the study of microscopic features (scratches and pits), which according to comparisons with extant species, allow to know the feeding type of an animal in its last days of life. In this paper an analysis of dental microwear in low magnification in molars of *Mammuthus columbi* in two locations in Mexico from late Pleistocene (La Cinta-Portalitos and La Piedad-Santa Ana; Michoacán-Guanajuato) in central western Mexico was made, in order to know the diet and habitat of this species at the end of his life. The results showed that both populations have microwear patterns that are similar to the current ungulate grazers which would indicate a diet composed mainly of grasses and herbaceous, and suggests the presence of open grassland or savanna areas at both sites. Furthermore, the presence of associated taxa at both localities suggests the presence of closed areas, indicating that the two towns have presented heterogeneous environments composed of grasslands and forests in the higher areas.

Key words: microwear, diet, grazers, *Mammuthus columbi*.

INTRODUCCIÓN

El estudio del microdesgaste de los dientes, examinando las minúsculas huellas que dejan los alimentos en el esmalte y la dentina, ha permitido proponer reconstrucciones aproximadas de la dieta de herbívoros, carnívoros trituradores de hueso, carnívoros que no trituran hueso, frujívoros y omnívoros de varios períodos (Lalueza y Pérez, 1993).

El microdesgaste se concentra en el estudio de los rasgos microscópicos, por ejemplo, estrías y fosas, los cuales de acuerdo a comparaciones con especies actuales, permiten la reconstrucción de la dieta de un animal extinto según el patrón de microdesgaste que presente. Cada tipo de alimento produce una firma particular de abrasión en el esmalte dental. Estas marcas de abrasión se remodelan cada dos días, por lo que el análisis de microdesgaste asegura el reconocimiento de las últimas comidas del animal (Solounias y Semprebon, 2002; Teaford y Oyen, 1989; Solounias *et al.*, 1988; Fortelius y Solounias, 2000; Merceron *et al.*, 2004)

Solounias *et al.* (1988) señalan que en ramoneadores, el microdesgaste está representado por más cavidades que surcos en el esmalte, mientras que los pacedores presentan un mayor número de surcos, menos cavidades y se llegan a encontrar surcos entrecruzados, así los organismos de alimentación mixta presentarán un porcentaje medio de cavidades y surcos entre ramoneadores y pacedores.

Los trabajos correspondientes al microdesgaste dental en Proboscidos son escasos como el de Capozza (2001), donde realizó un estudio con *Mammuthus meridionalis* en Campo del Conte (Frosinone, Italia), en el que los valores de microdesgaste muestran una alimentación mayoritaria de pastos. Sin embargo, Solounias y Semprebon (2002) probaron una nueva metodología simplificada a

una magnificación de 35x para la evaluación de adaptaciones dietarias con taxones vivientes (ungulados) y fósiles (équidos).

En Brasil, Asevedo *et al.* (2005) realizaron un estudio con un gonfoterio (*Notiomastodon platensis*), donde describen una alimentación mixta con un hábito alimentario que incluía hierbas, ramas, troncos y follaje. Para Europa, Calandra *et al.* (2008) hicieron un estudio comparativo de la alimentación de tres Proboscidos, donde indican que *Deinotherium giganteum*, consumía alimentos menos abrasivos que *Gomphotherium subtapiroideum* y *G. steinheimense*.

En Norteamérica sólo hay un trabajo de microdesgaste dental en especies del género *Mammuthus* en 11 localidades Pleistocénicas de Europa y Norte América, en el que determinan a *Mammuthus americanum* y *Mammuthus columbi* (Norteamericanos) como ramoneadores principalmente (Rivals *et al.* 2012).

Se conoce un trabajo con Proboscidos (*Elephas antiquus*) en donde contrastan el uso de isótopos estables de Carbono y Oxígeno y de microdesgaste dental, en Roma, Italia, con la finalidad de complementar dicha información; la especie resultó ser Ramoneadora (Filippi *et al.*, 2001).

En México, solo se cuenta con un estudio previo de microdesgaste dental para la descripción de paleodietas, en el cual se trabajó con la especie *Equus conversidens* en la localidad de La Cinta-Portalitos (Michoacán-Guanajuato), donde se sugiere que la población presentaba una dieta mixta no estacional (Marín-Leyva, 2013)

Por lo anterior, este trabajo representa el primer estudio de microdesgaste dental con proboscidos en México, en el cual se muestra el tipo de dieta de *Mammuthus columbi* en dos localidades del Pleistoceno tardío del centro occidente de México (La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana, Michoacán-Guanajuato).

MATERIALES Y MÉTODOS

Investigación bibliográfica

Se realizó una revisión bibliográfica exhaustiva en bibliotecas nacionales como de la UNAM, INAH, Facultad de Biología de la UMSNH etc, para recabar la información existente sobre el grupo fósil y el método de microdesgaste dental para determinar tipos de alimentación y aportación de datos para reconstrucciones paleoambientales.

Laboratorio

Para este estudio se utilizaron seis molares fósiles de *Mammuthus* de la Colección Paleontológica de la Facultad de Biología y del Museo de Sitio de La Piedad, Michoacán.

Se tomaron muestras de esmalte de tres molares M3 de La Cinta-Portalitos y tres molares M3 La Piedad-Santa Ana siguiendo la metodología propuesta por Solounias y Semprebon (2002).

- 1) Se limpió con pincel de cerdas suaves y agua destilada sobre la superficie oclusal de las últimas placas de los molares.
- 2) Se tomó una impresión negativa o molde del original con un material de impresión dental de silicona.
- 3) Se hizo el molde positivo introduciendo resina epóxica.
- 4) Una vez obtenidas las réplicas (muestras), fueron observadas a una amplitud de 35x en un microscopio estereoscópico.
- 5) Se tomaron micrografías y fueron observadas en un espacio de 0.4 x 0.4mm, para registrar el número de fosas, estrías y estrías entrecruzadas, además de la textura de las estrías (gruesas, finas y mixtas) y el número de abolladuras.

Análisis de datos

Para observar la distribución de los datos (número de fosas y estrías), se calcularon promedios y porcentajes, se hicieron análisis bivariantes y discriminantes. Para comparar los datos con otras poblaciones, se tomaron las bases de datos de Solounias y Semprebon (2002) y Rivals et al. (2012) para compararlos con los datos obtenidos. Para ello se utilizó el paquete estadístico JMP SAS software.

RESULTADOS

Los resultados obtenidos del análisis de microdesgaste dental muestran que las poblaciones de *M. columbi* de ambos sitios tienen una superficie del esmalte compuesta por un patrón de estrías y fosas similar a las de las especies pacedoras actuales (Tablas 4 y 5).

Tabla 4. Datos individuales del análisis de microdesgaste de *M. columbi* la de Piedad-Santa Ana (LP-SA) y La Cinta-Portalitos (LC-PT).

Molar	Loc.	NF	NE	% EC	% FG	% EF	% EG	% EM	SWS
UM 9	LC-PT	14	21	76.19	21.43	47.62	9.52	42.86	0
UM 148	LC-PT	16	31	54.84	0	38.71	16.13	45.16	1
UM 726	LC-PT	11	28	28.57	0	46.43	21.43	32.14	0
CPOEI 283	LP-SA	18	29	68.97	11.11	31.03	27.59	41.38	1
CPOEI 285	LP-SA	8	23	52.17	0	91.30	4.35	4.35	0
CPOEI 286	LP-SA	16	22	40.91	0	27.27	22.73	50.00	1

Abreviaciones: Loc: Localidad, NF: Número de fosas, NE: Número de estrías, %EC: Porcentaje de estrías Cruzadas, %FG: Porcentaje de fosas grandes, %EF: Porcentaje de estrías finas, %EG: Porcentaje de estrías gruesas, %EM: Porcentaje de estrías mixtas y SWS: coeficiente de amplitud de estrías

Tabla 5. Resumen de datos del análisis de microdesgaste de las poblaciones de *M. columbi* de cada localidad

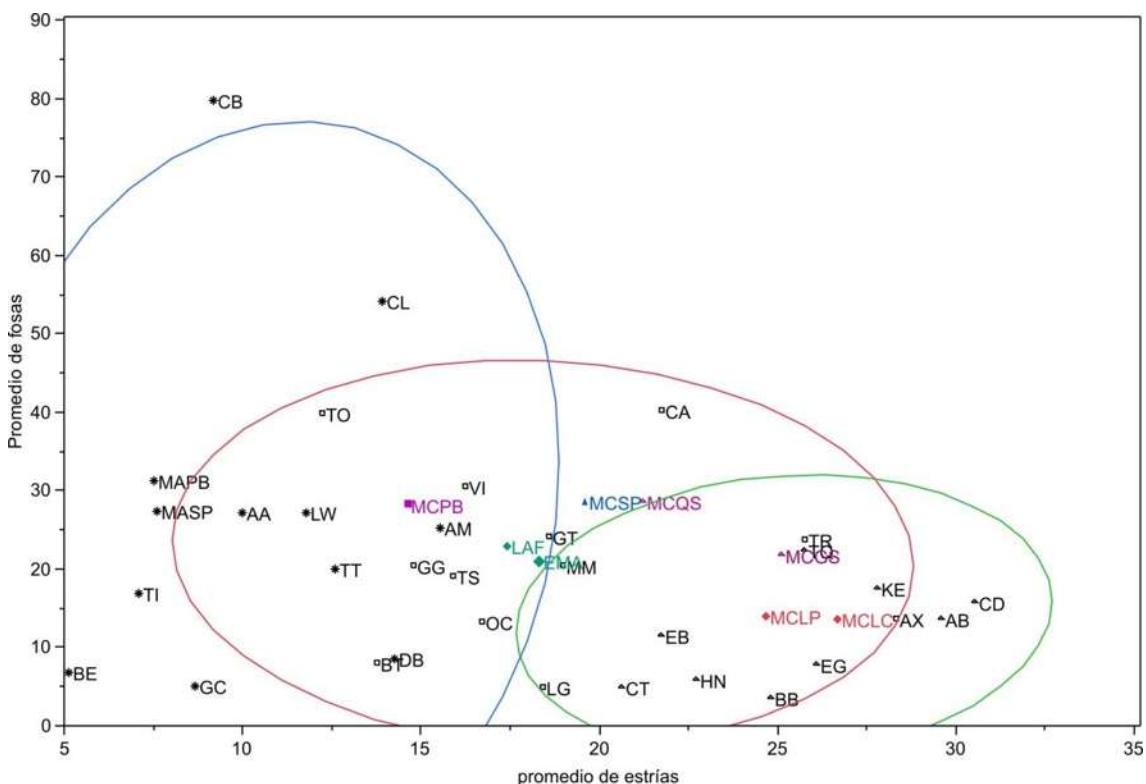
Taxón y Localidad	N	PF	SD	PE	SD	% EC	% FG	%A	% EF	% EG	% EM	SWS	% 0-17
<i>M. columbi</i> (LC-PT)	3	13.7	2.5	26.7	5.13	100	0	100	43.75	16.3	40	0.33	0
<i>M. columbi</i> LP-SA	3	14	5.3	24.7	3.79	100	0	0	48.65	18.9	32.4	0.67	0

Abreviaciones: N: número de muestras; PF: Promedio de fosas; PE: Promedio de estrías; SD: Desviación estándar; %EC: Porcentaje de individuos con estrías cruzadas; %FG: Porcentaje de individuos con fosas grandes; %A: Porcentaje de individuos con abolladuras; %EF: Porcentaje de individuos con estrías finas; %EG: Porcentaje de individuos con estrías gruesas; EM: Porcentaje de individuos con estrías mixtas y SWS: Promedio del coeficiente de amplitud de estrías; %0-17: Porcentaje de individuos con la presencia de 0 a 17 estrías por área analizada.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

El análisis bivalente de los promedios de fosas y de estrías, muestra los tres grupos de alimentación, pacedores, dieta mixta y ramoneadores. Las elipses de densidad del 95% muestran que las tres categorías presentan un traslape en mayor o menor grado unas con otras.

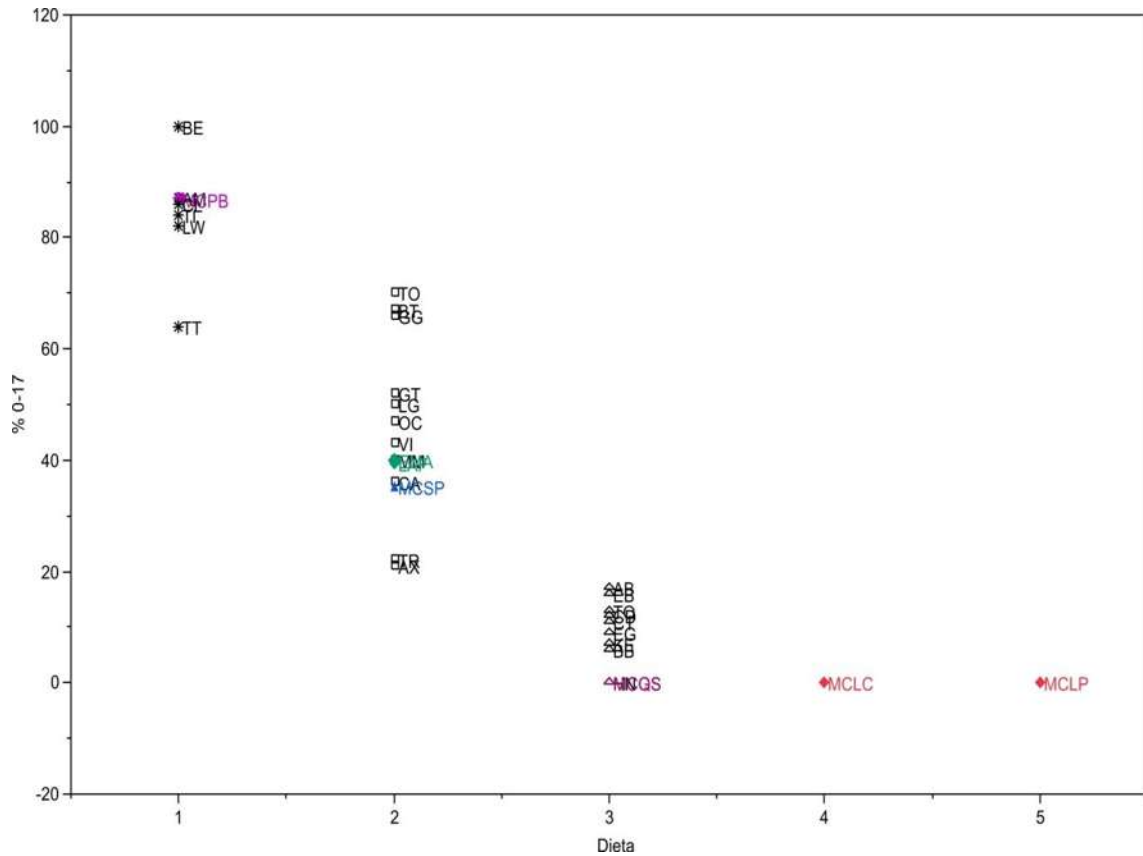
Se puede observar que las poblaciones de ambas localidades de estudio se ubican dentro de la elipse de los pacedores y los de dieta mixta y, presentan patrones de estrías y fosas similares a *Equus grevyi*, *Boselaphus tragocamelus*, *Kobus ellipsiprymnus*, *Bison bison*, *Axis Axis*, *Tetracerus quaricornis* actuales y la población de *M. columbi* de Grayson Sheridan USA (Gráfica 3).



Gráfica 3. Análisis bivalente del promedio de fosas y promedio de estrías con elipses de densidad de 95%; Ramoneadores (elipse azul), consumidores mixtos (elipse roja) y pacedores (elipse verde). Abreviaciones: *Boocercus euryceros* (BE), *Tragelaphus imberbis* (TI), *Giraffa camelopardalis* (GC), *Camelus bactrianus* (CB), *Alces alces* (AA), *Litocranius walleri* (LW), *Tragelaphus strepsiceros* (TT), *Camelus dromedaries* (CL), *Diceros bicornis* (DB), *Antilocapra americana* (AM), *Taurotragus oryx* (TO), *Budorcas taxicolor* (BT), *Gazella granti* (GG), *Tragelaphus*

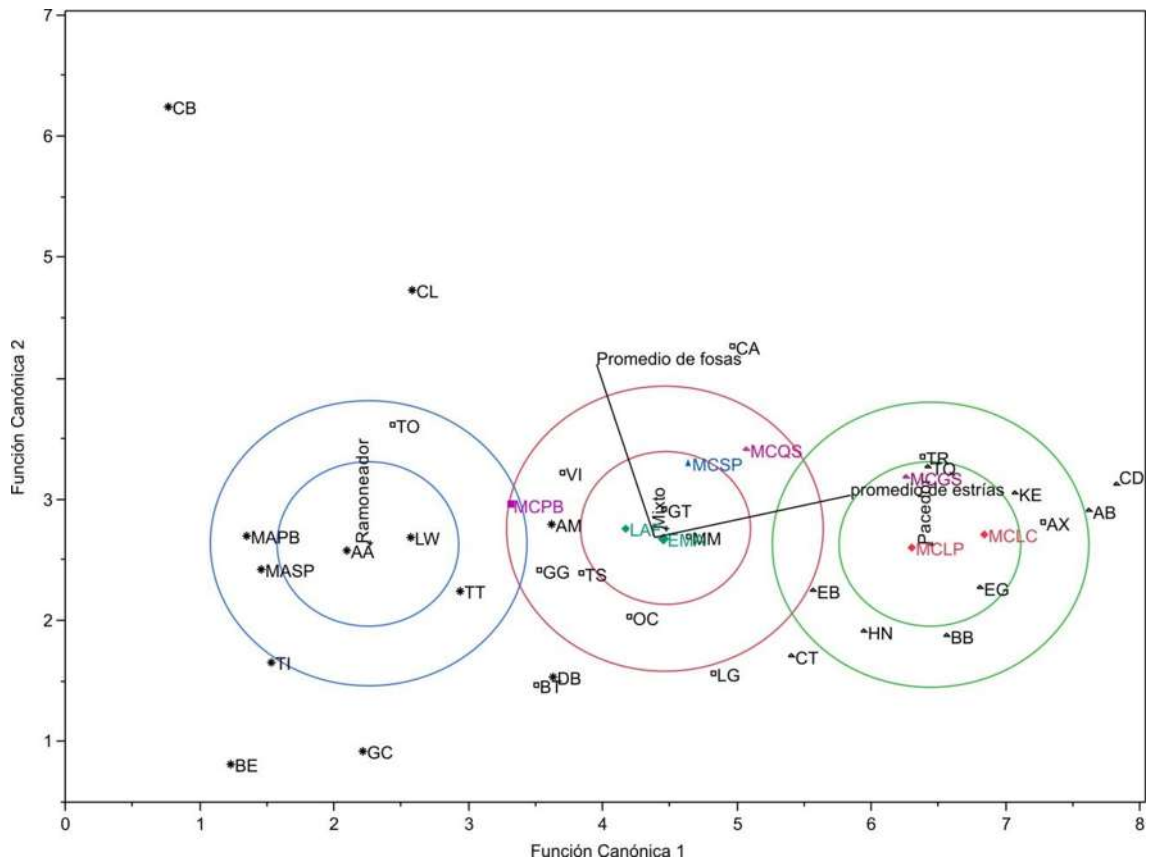
scriptus (TS), *Lama vicugna* (VI), *Ovis canadensis* (OC), *Lama glama* (LG), *Gazella thomsoni* (GT), *Capricornis sumatraensis* (CA), *Boselaphus tragocamelus* (TR), *Axis axis* (AX), *Muntiacus muntjak* (MM), *Connochaetes taurinus* (CT), *Equus burchelli* (EB), *Hippotragus niger* (HN), *Bison bison* (BB), *Tetracerus quadricornis* (TQ), *Equus grevyi* (EG), *Kobus ellipsiprymnus* (KE), *Acelaphus buselaphus* (AB), *Cervus duvauceli* (CD), *Mammuthus columbi* de Quarry G, Sheridan Co., NE, USA (MCQS), *M. columbi* de Grayson, Sheridan Co., NE, USA (MCGS) , *M. columbi* de Phosphate Beds, SC, USA (MCPB), *M. columbi* de Ingleside, San Patricio Co., TX, USA (MCSP), *Mammuth americanum* de Phosphate Beds, SC, USA (MAPB), *M. americanum* de Ingleside, San Patricio Co., TX, Ingleside, San Patricio Co., TX, USA (MASP), *Loxodonta africana* (LAF), *Elephas maximus* (EMA), *M. columbi* de La Cinta-Portalitos (MCLC) y *M. columbi* de La Piedad-Santa Ana (MCLP).

El análisis bivalente con el porcentaje de individuos con un número de estrías (0-17%) y las categorías de dieta (pacedores, ramoneadores y mixtos) (Gráfica 5), muestra que las poblaciones tienen patrones de mesodesgaste similar a los pacedores actuales *Equus grevyi*, *Hippotragus niger*, *Bison bison*, *Kobus ellipsiprymnus*, y las poblaciones de *M. columbi* de Quarry G. y Grayson Sheridan Co. NE, USA (Gráfica 4).



Gráfica 4. Análisis bivalente del porcentaje de individuos con un número de estrías (0-17%) de entre cero y 17 y las categorías de dieta; La Piedad-Santa Ana (MCLP) y La Cinta-Portalitos (MCLC), abreviaciones en gráfica 3.

El análisis multivariado discriminante con el promedio de fosas, el promedio de estrías y la dieta, indican una correcta clasificación del 86.47% con seis casos mal clasificados (Wilks' Lamda, Value 0.0 $p > 0.0001$), y confirma que las poblaciones de *Mammuthus columbi* se clasifican dentro del grupo de dieta pacedora de ambas localidades de estudio tenían una alimentación de tipo pacedor (Gráfica 5).



Gráfica 5. Análisis discriminante del promedio de fosas, promedio de estrías y el tipo de dieta; La Piedad-Santa Ana (MCLP) y La Cinta-Portalitos (MCLC), abreviaciones en gráfica 3.

DISCUSIÓN

Las poblaciones de *Mammuthus columbi* estadounidenses (Rivals *et al.*, 2012) muestran dietas muy variables (poblaciones ramoneadoras, de dieta mixta y pacedoras), lo cual confirma la flexibilidad en la dieta de esta especie tanto en México (Pérez-Crespo *et al.*, 2012a; 2012b), como en EUA (Rivals *et al.*, 2012).

El análisis de microdesgaste en este trabajo sugiere una dieta pacedora en los últimos días de vida para las poblaciones de *M. c. columbi* de La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana, como la que se observa en los ungulados actuales: la zebra *Equus grevyi* (pacedor variable, Schulz y Kaiser, 2012) los bóvidos africanos *Hippotragus niger* y *Kobus ellipsiprymnus* (pacedores variables, consumen cerca de 60-90% de monocotiledóneas, con una variación estacional o geográfica (Gagnon y Chew, 2000), el bóvido de Norteamérica *Bison bison* (especie que consume usualmente cerca de 95% of graminoides) (Leslie, 2011) y *M. columbi* de Grayson Sheridan USA (Hay, 1923).

Con lo anterior se puede corroborar la preferencia alimenticia propuesta con base en su morfología dental, por tener molares zigodontos e hipsodontes, característicos de organismos que consumen alimentos muy abrasivos (Rivals *et al.*, 2012) y tomando en cuenta que el microdesgaste dental representa los rasgos de las últimas comidas del animal, se puede inferir que en las dos localidades de estudio (La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa-Ana) se encontraban pastizales durante el Pleistoceno tardío.

CONCLUSIONES

Las poblaciones de *Mammuthus columbi* tanto de La Cinta-Portalitos como de La Piedad-Santa Ana, presentaban una alimentación altamente abrasiva al final de su vida en ambas localidades, lo cual, se relaciona con una dieta pacedora, por lo tanto, ambas áreas de estudio habrían contado con zonas abiertas compuestas por pastizales.

DISCUSIÓN GENERAL

Se determinó una sola especie del género *Mammuthus* para ambas localidades, lo cual, puede ser debido a que la especie *Mammuthus columbi* es la única especie de este género que se ha registrado en México durante Pleistoceno tardío (García-Zepeda y Garduño-Monroy, 2006; Servín-Gonzales, 2010).

Variabilidad en la dieta

Los resultados de los análisis isotópicos muestran organismos tanto pacedores C4 (dos de La Cinta-Portalitos) como de dieta mixta Mixtos C3/C4 (cuatro de La Cinta-Portalitos y cinco de La Piedad-Santa Ana). Los individuos que resultaron pacedores presentan un alto porcentaje en el consumo de plantas C4 de 69 y 76% respectivamente. Como lo menciona Koch et al. (2004) que los pacedores tienen un porcentaje de consumo mínimo de plantas C4 de 69%. Además, no se observan diferencias significativas en la alimentación entre las poblaciones de *Mammuthus columbi* de ambas localidades, presentando en promedio una dieta mixta C3/4 y una preferencia de hábitat por zonas abiertas, sin embargo, los valores de $\delta^{18}\text{O}$ si muestran diferencias significativas tanto entre las localidades de estudio como con otras localidades de México y Estados Unidos, quizá esto se deba a que la fuente de suministro de agua era distinta así como las condiciones ambientales. Lo anterior corrobora los resultados de otros estudios en los que se menciona que la especie *M. columbi* presenta cierta flexibilidad en la dieta pero no en su preferencia de hábitat (Pérez-Crespo et al., 2012a; 2012b).

El análisis de microdesgaste dental revela que las poblaciones de *M. columbi* de ambas localidades al final de su vida consumían alimentos abrasivos, principalmente pastos o herbáceas y por lo tanto tenían una dieta pacedora no encontrando diferencias entre las poblaciones de estudio como la que se observa en algunos los ungulados actuales.

La comparación de los resultados de isotopos estables y microdesgaste dental, muestra que las poblaciones tenían, en su mayoría, una alimentación mixta, sin embargo, presentaban un alto consumo de plantas C₄ y por lo tanto con tendencia a ser pasedoras, tomando en cuenta que el microdesgaste muestra los rasgos de las últimas comidas del animal como mencionan Rivals et al., (2012) en poblaciones de esta especie con dieta mixta en Norteamérica.

Inferencias paleoambientales

Con los resultados de los análisis de isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$) y microdesgaste dental de *Mammuthus columbi* se puede deducir que las dos áreas de estudio presentaban un paleoambiente heterogéneo con la presencia tanto de pastizales como de bosques o zonas cerradas en las partes más altas. Lo cual, se puede corroborar por la presencia de *Odocoileus virginianus* en ambas localidades (Díaz-Sibaja, 2013), especie que ha sido catalogada como habitantes de zonas cerradas (bosques) (Koch et al., 1998).

CONCLUSIONES GENERALES

Con la implementación de ambos métodos (Isótopos estables de ^{13}C y ^{18}O y microdesgaste dental), se pueden hacer deducciones más acertadas y complementarias sobre la preferencia alimenticia y el hábitat en diferentes momentos de la vida en las poblaciones de mamíferos extintos .

Las poblaciones de *Mammuthus columbi* de La Piedad-Santa Ana y La Cinta-Portalitos presentaban una dieta mixta con tendencia a ser pasedoras, por lo que se puede deducir que ambas localidades contaban con un ambiente heterogéneo con la posible presencia de zonas abiertas como pastizales o sabanas y con zonas cerradas como bosques en las zonas más altas.

LITERATURA CITADA

- Agenbroad L.D. y A.R. Brunelle. 1992. **Analysis of Mammoth Dentition (How To Be A Tooth Fairy) Teacher and Classroom Kit and Manual (grades 4-12)**. Northern Arizona University and the Mammoth Site of Hot Springs, So. Dakota.
- Aguirre E. 1995. **Atapuerca (Burgos, España): su contribución a las ciencias del Cuaternario**. *Revista Española de Paleontología*, 10: 58-82.
- Arellano A.R.V. y E. Azcón. 1949. **Pre-Equus horses from Goleta (Morelia) Michoacán**. Geological Society of America, Bulletin 60. 1871.
- Arroyo-Cabrales, J., O. J. Polaco, E. Johnson y A.F. Guzmán. 2002, **The Distribution of the genus *Mammuthus* in México: Deinsea 9**, Annual of the natural History Museum Rotterdam: 27–40.
- Asevedo L., R. Gisele, Winck, Dimila Mothé y S. Leonardo. 2012. **Avilla Ancient diet of the Pleistocene gomphothere *Notiomastodon platensis* (Mammalia, Proboscidea, Gomphotheriidae) from lowland mid-latitudes of South America: Stereomicrowear and tooth calculus analyses combined**. *Quaternary International*. 255, Complete, 42-52.
- Cabrera-González A., L. E. Medina-Orozco, F. Sánchez-Espinosa, M. Alcalá-de Jesús y J. M. Ayala-Gómez. 2010. **Los suelos de la Cuenca de Cuitzeo**. En: Cram S., I. Israde, M. Mendoza, I. Sommer y L. Galicia. (Ed.): **Atlas de la Cuenca del lago Cuitzeo: un análisis de la geografía del lago y su entorno socioambiental**. UNAM-UMSNH, México. pp. 44-47..
- Calandra I., U. B. Göhlich y G. Merceron. 2008. **How could sympatric megaherbivores coexist? Example of niche partitioning within a proboscidean community from the Miocene of Europe**. *Naturwissenschaften* 95(9): 831–838.
- Camacho A. y R. López. 1995. **Estudio bioestratigráfico y paleoecológico de la zona paleolacustre del lago de Cuitzeo, Michoacán, México**. Tesis Profesional. U.M.S.N.H.

- Capozza M. 2001. **Microwear analysis of *Mammuthus meridionalis* (Nesti, 1825) molar from Campo del Conte (Frosinone, Italy)**. The World of Elephants - International Congress, Rome, p. 532.
- Carranza-Castañeda O. 1976. **Rhynchotherium falconeri del rancho la Goleta, Michoacán, México**. III Congreso Latinoamericano de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. Inst. Geología, Memorias, v. 5 no.3: pp.28.
- Ceballos C. J. A., J. M. Ortega, N. M. Medina, T. Martínez, J. Rodríguez y S. González. 1994. **Análisis limnológico del lago de Cuitzeo, Michoacán, México**. UMSNH Acuática 1, Secretaria de difusión cultural. Editorial Universitaria,-Facultad de Biología, Michoacán, México.
- Cerling T. E., J. M. Harris, B. J. MacFadden, M. G. Leakey, J. Quade, V. Eisenmann y J. R. Ehleringer. 1997. **Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary**. *Nature* 389(6647): 153-158.
- Cerling T. E., Y. Wang y J. Quade. 1993, **Expansion of C4 global ecological change in the Late Miocene**. *Nature* 361, 344-345.
- Cerling, T.E., J.M. Harris y M.G. Leakey. 1999. **Browsing and grazing in elephants: the isotope record of modern and fossil proboscideans**. *Oecologia*, 120: 364-374.
- Corona-M. E., M. Montellano-Ballesteros y J. Arroyo-Cabrera. 2005. **Breve historia de la paleomastozoología en México**. II Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Río de Janeiro, pp. 82-84.
- De Niro M. J. y S. Epstein. 1978. **Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals**. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 42(5): pp. 495-506.
- Díaz-Sibaja 2013. **Los Rumiantes (Ruminantia: Bovidae y Cervidae) del Pleistoceno (Rancholabreano) de dos sitios del Centro-Occidente de México**. Tesis de maestría. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México, pp.
- Ehleringer J.R., C.B. Field, Z.F. Liz y C.Y. Kuo. 1986. **Leaf carbon isotope ratio and mineral composition in subtropical plants along an irradiance cline**. *Oecologia* 70: 520-526.

- Ehleringer J.R., R.F. Sage, L.B. Flanagan y R.W. Pearcy. 1991. **Climate change evolution of C4 photosynthesis**. *Trends in Ecology and Evolution*, 6, 95-99.
- Elguera R. J., B. C. D. Hernandez, V. R. Cacho, P. G. Rodríguez, S. A. González, M. G. Sánchez. 2000. Carta **Geológico-Minera Guadajalara F13-11, escala: 1:250,000**. Pachuca, Hidalgo, México, Consejo de Recursos Minerales.
- Feranec R.S. y B.J. MacFadden. 2000. **Evolution of the grazing niche in Pleistocene mammals from Florida: evidence from stable isotopes**. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 162, 155-169.
- Filippi M.L., M.R. Palombo, M. Barbieri, M. Capozza, P. Lacumin y A. Longinelli. 2001. **Isotope and microwear analyses on teeth of late Middle Pleistocene *Elephas antiquus* from the Rome area (La Polledrara, Casal de'Pazzi)**. The World of Elephants – International Congress, Rome, pp. 537.
- Flores P. E., M. R. Guitteaud, Escobar, M. J. López, M. J. L. Vázquez, S. R. G. Araiza, L. J. A. Ojeda, M. J., L. J. Flores, S. J. Reyes, B. J. García y S. A. Garrido. 1998. **Carta Geológico-Minera Querétaro F14-10, escala: 1:250,000**. Pachuca, Hidalgo, México, Consejo de Recursos Minerales.
- Fortelius, M., and N. Solounias. 2000. **Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing diets**. *American Museum Novitates* 3301: 1–36.
- Gagnon M y AE Chew, 2000. **Dietary preferences in extant African Bovidae**. *J. Mamm.* 81(2): 490-511.
- García-Reyes A. 2004. **Estudio stratigráfico y paleontológico de La Cinta, Michoacán, México**. Tesis profesional. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México, pp. 80.
- García-Zepeda M. L. 2006. **Nuovi dati Paleontologici della depressione lacustre di Cuitzeo, Michoacán, México**. Tesis doctoral. Università degli studi di Firenze, Italia. pp. 115.
- García-Zepeda M. L. y V. H. Garduño-Monroy. 2006. **Distribución y nuevos registros de *Mammuthus columbi* (Falconer) 1857 en el Estado de Michoacán, México**. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. *Biológicas* (8):pp. 5-17.

- García-Zepeda M. L., A. F. Tejeda, A. H. Marín-Leyva, A. L. Fuentes-Farías y J. R. López-García. 2009, **Mastofauna del Pleistoceno Tardío de La Piedad, Michoacán**. Encuentro nacional sobre diversidad, conservación y restauración ecológica en México.
- Gobierno del Estado de Michoacán. 2009. **Enciclopedia de los Municipios de México, Michoacán, La Piedad Cabadas**. [web en línea] <http://www.mexico-tenoch.com/gobernadores/michoacan/LAPIEDAD.htm> (con acceso el 23 de junio de 2012).
- Hasenaka T. y I. Carmichael. 1985. **A compilation of location, size and geomorphological parameters of volcanoes of Michoacan-Guanajato Volcanic Field, Central Mexico**. *Geofísica Internacional* 24-4: 577-607.
- Hay, O.P., 1923. **The Pleistocene of North America and Its Vertebrated Animals Form the States East of the Mississippi River and Form the Canadian Provinces East of Longitude 95°**. Carnegie Institution of Washington, Washington.
- Koch P. L., A. K. Behrensmeyer, N. Tuross y M. L. Fogel. 1990. **The fidelity of isotopic preservation during bone weathering and burial**. Annual Report of the Director Geophysical Laboratory, Carnegie Institution of Washington 1989-1990. pp. 105-110.
- Koch P. L., M. L. Fogel y N. Tuross. 1994. **Tracing the diets of fossil animals using stable isotopes**. En: Lajtha K. y R.H. Michener (ed.). **Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science**. Blackwell Scientific Publications, Series Methods in Ecology, pp. 63-92.
- Koch P. L., K. A. Hoppe y S. D. Webb. 1998. **The isotopic ecology of late Pleistocene mammals in North America**. Part 1. *Florida: Chemical Geology* 152: 119–138.
- Koch P. L., N. Tuross y M. L. Fogel. 1997. **The effects of sample treatment and diagenesis on the isotopic integrity of carbonate in biogenic hydroxylapatite**. *Journal of Archeological Science*. 24: pp. 417-429.
- Koch P.L. , N.S. Diffenbaugh y K.A. Hoppe. 2004. **The effects of late Quaternary climate and PCO₂ change on C4 plant abundance in the south-central**

- United States.** *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207, 331-357.
- Kohn M.J., M.P. McKay y J.L. Knight. 2005. **Dinning in the Pleistocene Who's on the menu?** *Geology* 33: pp. 649-652.
- Kurtén B. y E. Anderson. 1980. **Pleistocene Mammals of North America**. New York, Columbia University Press. 442p.
- Lalueza F. C. y A. Pérez-Pérez. 1993. **The diet of the Neanderthal Child Gibraltar 2 (Devil's Tower) through the study of the vestibular striation pattern.** *Journal of Human Evolution*. pp. 29-41.
- Laurito C.A. 1988. **Los Proboscidos fósiles de Costa Rica y su contexto en la América Central-Vínculos.** *Revista de Antropología del Museo Nacional de Costa Rica* 14:29-58.
- Lee-Thorp J.A. y N.J. Van Der Merwe. 1987. **Carbon isotope analysis of fossil bone apatite.** *South African Journal Science* 83: 712-715.
- Lee-Thorp J.A., N.J. Van Der Merwe y C.K. Brain. 1989. **Isotopic evidence for dietary differences between two extinct baboon species from Swartkrans.** *Journal of Human Evolution* 18:183-190.
- Lee-Thorp J.A., N.J. Van Der Merwe y C.K. Brain. 1994. **Diet of *Australopithecus robustus* at Swartkrans from stable carbon isotopic analysis:** *Journal of Human Evolution* 27:361-372.
- Leslie, D. M., Jr., 2011. **Subfamily Bovinae: Genus *Bos* and *Bubalus*** [arnee]. Pp. 573–584 in **Handbook of the Mammals of the World**, Vol. 2, Hoofed Mammals (D. E. Wilson y R. A. Mittermeier, eds.). Lynx Edicions, Barcelona, Spain. 886 pp.
- Lister, A.M. y A.V. Sher. 2001. **The origin and evolution of the woolly mammoth.** *Science* 294, 1094e1097.
- Lister, A.M. y A.V. Sher, H. van Essen y G. Wie. 2005. **The pattern and process of mammoth evolution in Eurasia.** *Quaternary International* 126-128, 49e64.
- Lister A. y P. Bahn. 2007. **Mammoths: Giants of the Ice Age**. University of California Press, Berkeley.

- Longinelli A. 1984. Oxygen **isotopes in mammalian bone phosphate: a new tool for paleohydrological and paleoclimatological research?**. *Geochemical et Cosmochimica Acta*, 48: 385-390.
- Lucas S.G., G.E. Alvarado y E. Vega. 1997. **The Pleistocene mammals of Costa Rica**. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17 (2):413-427.
- Luz, B., Y. Kolodny y M. Horowitz. 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. y T. E. Cerling. 1996. **Mammalian herbivore communities, ancient feeding ecology, and carbon isotopes: a 10 million-year sequence from the Neogene of Florida**. *J. Vert. Paleontol.* 16(1):103-115.
- Maglio V.J. 1973. **Origin and evolution of the Elephantidae**. *Transactions of The American Philosophical Society of Philadelphia, New Series* 63 (3):1-149.
- Marín-Leyva A. H. 2008. **Especies de caballos (Equus; Equidae) del Pleistoceno tardío de La Cinta Michoacán**. Tesis profesional. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México. pp. 73.
- Marín-Leyva A. H. 2011. **Caballos del Pleistoceno y sus paleoambientes en dos cuencas de Michoacán, México**. Tesis de maestría. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Michoacán, México, pp. 25.
- Marín-Leyva A. H., M. T. Alberdi, M. L. García-Zepeda, J. Ponce-Saavedra, J. Arroyo-Cabral, P. Schaaf y D. de Miguel 2013. **Dieta de *Equus conversidens* durante el Pleistoceno tardío, en el centro occidente de México**. *Memorias del VIII Congreso Latinoamericano de Paleontología y del XIII Congreso Mexicano de Paleontología*, Guanajuato, México, pp. 61-62.
- Mendivil R., A. Cortés, G. Cuevas y C. García. 1980. **Algunos aspectos fisicoquímicos y consideraciones sobre la pesca en el Lago de Cuitzeo**

- Michoacán, (Estudio trimestral 1976-1977).** Memorias del Segundo Simposio Latinoamericano de Acuicultura, T. III. pp. 1747-1782.
- Mendoza C. M. E. 2002. **Implicaciones del cambio de cobertura vegetal y uso del suelo en el balance hídrico a nivel regional. El caso de la cuenca del lago de Cuitzeo.** Tesis Doctoral, Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México. Posgrado en Ciencias de la Tierra (Geología Ambiental). pp. 186.
- Merceron G., C. Blondel, M. Brunet, S. Sen, N. Solounias, L. Viriot y E. Heintz. 2004. **The Late Miocene paleoenvironment of Afghanistan as inferred from dental microwear in artiodactyls.** *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207, pp. 143-163.
- Metcalfe, J. 2011. **Late Pleistocene climate and proboscidean paleoecology in North America: Insights from stable isotope compositions of skeletal remains.** Tesis de doctorado, The School of Graduate and Postdoctoral Studies The University of Western Ontario London, Ontario, Canada, pp. 7-67.
- Pardo M. y G. Suárez. 1995. **Shape of the subducted Rivera and Cocos plates in southern Mexico: Sismic and tectonic implications.** *J. Geophys. Res.* 100, 12357–12373.
- Pérez-Crespo V. A. 2007. **Reconstrucción paleoambiental de una comunidad Pleistocénica en México usando Isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$).** Tesis de Maestría (Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales [Biodiversidad del Neotrópico]). Instituto Politécnico Nacional (IPN) y Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca (CIIDIR-OAXACA). pp. 65.
- Pérez-Crespo, V. A., Arroyo-Cabrales, 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.

- Pérez-Crespo V. A., B. Sánchez-Chillón, J. Arroyo-Cabrales, M. T. Alberdi, O. J. Polaco, A. Santos-Moreno, M. Benammi, P. Morales-Puente y E. Cienfuegos-Alvarado. 2009. **La dieta y el hábitat del mamut y los caballos del Pleistoceno tardío de El Cedral con base en isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$)**. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 26(2):374-355.
- Pérez-Crespo V.A., J. Arroyo-Cabrales, L. M. Alva-Valdivia, P. Morales-Puente, E. Cienfuegos-Alvarado. 2012a. **Datos isotópicos ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) de la fauna pleistocénica de la Laguna de las Cruces, San Luis Potosí, México**. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 29 (2):299-307.
- Pérez-Crespo V.A., J. Arroyo-Cabrales, M. Benammi, E. Johnson, O. J. Polaco, A. Santos-Moreno, P. Morales-Puente y E. Cienfuegos-Alvarado. 2012b. **Geographic variation of diet and habitat of the Mexican populations of Columbian Mammoth (*Mammuthus columbi*)**. *Quaternary International*, 276-277:8-16.
- Pérez E. R., 2006. **Granjas porcinas y medio ambiente. Contaminación del agua de La Piedad Michoacán**. UNAM, SEMARNAT, P y V, México D.F. pp. 201.
- Perez G. M. S. y V. G. Godinez. 2007. **Pequeños vertebrados fósiles y la bioestratigrafía de La Cinta, Michoacán y Portalitos, Guanajuato**. Tesis de maestría. Facultad de Biología. UMSNH. Michoacán, México, pp. 93.
- Pichardo, M. 2001. **Valsequillo Biostratigraphy IV: Ecospecies in Paleoindian Sites**. *Anthropologischer Anzeiger Jahrgang*,. 59: 41 – 60
- Plata-Ramírez, R. A., 2012. **Camellos Fósiles de La Cinta – Portalitos y La Piedad – Santa Ana Michoacán y Guanajuato, México**. Tesis profesional. Facultad de Biología. UMSNH. Michoacán, México, pp.56.
- Quade J., T. E. Cerling, J. C. Barry, M. E. Morgan, D. R. Pilbeam, A. R. Chivas, J.A. Lee-Thorp y N.J. Van Der Merwe. 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.**
- Rivals F., G. Semprebon y A. Lister. 2012. **An examination of dietary diversity patterns in Pleistocene proboscideans (*Mammuthus*, *Palaeoloxodon*,**

- and Mammut) from Europe and North America as revealed by dental microwear.** *Quaternary International* 255; 188-195.
- Servín-Gonzales M. 2010. **Estudio de Proboscidos (*Mammuthus*, Burnet, 1830) de la Piedad Cebadas, Michoacán y sus rutas Migratorias hacia el Sur del continente Americano en el Pleistoceno.** Tesis profesional. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México, pp. 24, 28.
- Sánchez B., J. L. Prado y M. T. Alberdi. 2003. **Paleodiet, ecology, and extinction of Pleistocene gomphotheres (Proboscidea) from the Pampean Region (Argentina).** *Coloquios de Paleontología*, Vol. Ext. 1 (2003) 617-625.
- Sánchez B., J. L. Prado y M. T. Alberdi. 2004. **Feeding ecology, dispersal, and extinction of South American Pleistocene gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea).** *Paleobiology* 30:146-161.
- Schulz, E. y T. M. Kaiser. 2012. **Historical distribution, habitat requirements and feeding ecology of the genus *Equus* (Perissodactyla).** *Mammal Review*, 43: 111–123.
- Smith B.N., Epstein, S., 1971. **Two categories of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios for higher plants.** *Plant Physiology* 47: 380-384.
- Solounias N., M. Teaford y A. Walker. 1988. **Interpreting the diet of extinct ruminants: the case of a non-browsing giraffid.** *Paleobiology* 14: 287–300.
- Solounias N. y G. Semprebon. 2002. **Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids.** *Am Mus Novit* 3366:1–49.
- Sullivan, C.H. y H.W. Krueger. 1981. **Carbon isotope analysis of separate chemical phases in modern and fossil bone:** *Nature*, 301, 177-178.
- Teaford, M.F. y O.J. Oyen. 1989. **Differences in the rate of molar wear between monkeys raised on different diets.** *J. Dent. Res.* 68, 1513 e 1518
- Velazquez D. R. 2003. **Evolución Paleoambiental del Lago de Cuitzeo durante el Pleistoceno Tardío: Historia de la vegetación e implicaciones paleoclimáticas.** Tesis de Maestría. Instituto de Investigaciones Metalúrgicas. U. M. S. N. H. Morelia, Michoacán, México pp.181.

- Vogel J.C. 1978. **Isotopic assessment of the dietary habitats of ungulates.**
South African Journal of Science 74, 298-301.
- Webb S.D., 1991. **Ecogeography and the Great American Interchange.**
Paleobiology 17, 266-280.

ANEXOS

Lista de tablas

Tabla 1. Molares y muestras para isotopía.	43
Tabla 2. Medidas en milímetros de molares de <i>Mammuthus columbi</i> de La Piedad-Santa Ana y La Cinta-Portalitos.	46
Tabla 3. Relaciones isotópicas de La Piedad-Santa Ana y La Cinta-Portalitos.	48
Tabla 4. Datos individuales del análisis de microdesgaste de <i>M. columbi</i> la de Piedad-Santa Ana (LP-SA) y La Cinta-Portalitos (LC-PT).	60
Tabla 5. Resumen de datos del análisis de microdesgaste de las poblaciones de <i>M. columbi</i> de cada localidad.	60

Lista de Gráficas

Gráfica 1. Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de <i>Mammuthus columbi</i> de EUA; Florida (FL), Nuevo México (NM) y Texas(TX), México; El Cedral y Laguna de las Cruces, San Luís Potosí, Valsequillo, Estado de México, Monterrey, Cuitzeo (MX), La Piedad-Santa Ana (LP-SA) y La Cinta-Portalitos (LC-PT).	50
Gráfica 2. Análisis bivariante de valores isotópicos para zonas abiertas (elipse roja) (<i>Mylohyus</i> , <i>Mammut</i> , <i>Tapirus</i> y <i>Odocoileus</i> (▲) y zonas cerradas (elipse azul) (<i>Mammuthus columbi</i> (●)).	51
Gráfica 3. Análisis bivariante del promedio de fosas y promedio de estrías con elipses de densidad de 95%; Ramoneadores (elipse azul), consumidores mixtos (elipse roja) y pacedores (elipse verde).	61
Gráfica 4. Análisis bivariante del porcentaje de individuos con un número de estrías (0-17%) de entre cero y 17 y las categorías de dieta; La Piedad-Santa Ana (MCLP) y La Cinta-Portalitos (MCLC).	62
Gráfica 5. Análisis discriminante del promedio de fosas, promedio de estrías y el tipo de dieta; La Piedad-Santa Ana (MCLP) y La Cinta-Portalitos (MCLC).	63

Lista de figuras

Figura 1. Ubicación de las localidades; La Piedad-Santa Ana (LP-SA) y La Cinta-Portalitos (LC-PT) (Michoacán Guanajuato).	18
Figura 2. Ubicación de la localidad La Cinta-Portalitos (Marín Leyva, 2011).	19
Figura 3. Geomorfología de la zona Norte del lago Cuitzeo (Marín-Leyva, 2011).	21
Figura 4. Geología local del lago de Cuitzeo (Tomado y modificado de la carta Geológico-Minera: Morelia, E14-1, Michoacán, Edo. de México, Guanajuato, Esc. 1:250,000 1998 y Querétaro, F14-10 Querétaro, Guanajuato, Michoacán, Jalisco y Estado de México, Esc. 1:250,000 1999; en Marín-Leyva, 2011).	23
Figura 5. Columna estratigráfica tipo de La Cinta-Portalitos (Marín-Leyva, 2008; 2011).	28
Figura 6. Ubicación de la localidad La Piedad-Santa Ana (Marín-Leyva, 2011)	29
Figura 7. Geomorfología de La Piedad-Santa Ana (Marín-Leyva, 2011).	31
Figura 8. Geología local de La Piedad de Cabañas, Michoacán, Santa Ana Pacueco, Guanajuato (Tomado y modificado de la Carta Geológico-Minera: Querétaro, F14-10 Querétaro, Guanajuato, Michoacán, Jalisco y Estado de México, Esc. 1:250,000 publicada 1999 y Guadalajara, F13-12 Jalisco, Michoacán y Guanajuato, Esc. 1:250,000 publicada 2000; en Marín-Leyva, 2011).	32
Figura 9. Columna estratigráfica tipo de la Piedad Santa-Ana (Servín- Gonzales, 2010 modificado por Plata-Ramírez, 2012).	36

Datos utilizados para las comparaciones estadísticas

1.- Proporciones isotópicas de Carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y Oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$) de los Sitios de Florida tomados de Koch *et al.* (1998).

Especie	Localidad	$\delta^{13}\text{C}$ VPDB (‰)	$\delta^{18}\text{O}$ VPDB (‰)
<i>M. columbi</i>	Page Ladson	-0,2	-0,29
<i>M. columbi</i>	Page Ladson	0,5	0,38
<i>Mammut</i>	Page Ladson	-10	-1,65
<i>Mammut</i>	Page Ladson	-12,2	-0,68
<i>Mammut</i>	Page Ladson	-11	-2,04
<i>Mammut</i>	Page Ladson	-10,3	-1,07
<i>Tapirus</i>	Page Ladson	-12	-3,59
<i>Tapirus</i>	Page Ladson	-11,3	-4,46
<i>Odocoileus</i>	Page Ladson	-11,5	-4,56
<i>Odocoileus</i>	Page Ladson	-13,3	-2,14
<i>M. columbi</i>	Rock Springs	-3,9	-2,91
<i>M. columbi</i>	Rock Springs	-7,4	-2,04
<i>M. columbi</i>	Rock Springs	-1,1	0,09
<i>M. columbi</i>	Rock Springs	-2,4	0,28
<i>Tapirus</i>	Rock Springs	-13,8	-2,04
<i>Tapirus</i>	Rock Springs	-12,9	-3,98
<i>M. columbi</i>	Hornsby Springs	-5,6	0
<i>Mammut</i>	Hornsby Springs	-12,1	-1,17
<i>Mammut</i>	Hornsby Springs	-11,9	-0,58
<i>Mammut</i>	Hornsby Springs	-12,3	0,86
<i>Mammut</i>	Hornsby Springs	-11,3	0,76
<i>Mammut</i>	Hornsby Springs	-11,9	0
<i>Tapirus</i>	Hornsby Springs	-12,3	-1,07
<i>M. columbi</i>	Vero Beach Unit 2	-1,5	-0,58
<i>M. columbi</i>	Vero Beach Unit 3	-2,2	-0,49
<i>M. columbi</i>	Vero Beach Unit 4	-1,9	0,18
<i>M. columbi</i>	Vero Beach Unit 5	-2,1	-2,14
<i>Mammut</i>	Vero Beach Unit 6	-11,8	-0,87
<i>Mammut</i>	Vero Beach Unit 7	-12,7	-1,55
<i>Mammut</i>	Vero Beach Unit 8	-10,8	-2,04
<i>Myloyhus</i>	Vero Beach Unit 9	-10,8	-2,23
<i>Myloyhus</i>	Vero Beach Unit 10	-10,9	-3,3
<i>Odocoileus</i>	Vero Beach Unit 11	-15,3	0,96
<i>Odocoileus</i>	Vero Beach Unit 12	-13,2	-0,68

<i>M. columbi</i>	West Palm Beach	-0,1	-0,69
<i>M. columbi</i>	West Palm Beach	-1	-0,49
<i>Mammut</i>	West Palm Beach	-10,2	-2,63
<i>Mammut</i>	West Palm Beach	-9,7	-2,04
<i>Mammut</i>	West Palm Beach	-10,7	-2,33
<i>Mammut</i>	West Palm Beach	-9,6	-0,98
<i>Mammut</i>	West Palm Beach	-10	-2,82
<i>Mammut</i>	West Palm Beach	-9,5	-1,56
<i>Mammut</i>	West Palm Beach	-10,4	-2,53
<i>Mammut</i>	West Palm Beach	-10,2	-1,36
<i>Mammut</i>	West Palm Beach	-10,3	-1,46
<i>M. columbi</i>	Cutler Hammock	-2,9	-1,17
<i>M. columbi</i>	Cutler Hammock	0,2	0,77
<i>M. columbi</i>	Cutler Hammock	0	-0,1
<i>M. columbi</i>	Cutler Hammock	-0,9	0,19
<i>M. columbi</i>	Cutler Hammock	-0,3	-2,72
<i>M. columbi</i>	Cutler Hammock	-1,4	0,38
<i>Myloyhus</i>	Cutler Hammock	-10	0,09
<i>Myloyhus</i>	Cutler Hammock	-11,4	-3,21
<i>Odocoileus</i>	Cutler Hammock	-12,4	-1,17
<i>Odocoileus</i>	Cutler Hammock	-12,8	-0,69

2.- Proporciones isotópicas de Carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y Oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$) de los Sitios de Texas, tomados de Koch *et al.* (2004).

Especie	Localidad	$\delta^{13}\text{C}$ VPDB (‰)	$\delta^{18}\text{O}$ VPDB (‰)
<i>M. columbi</i>	Clear Creek	-2,4	1,64
<i>M. columbi</i>	Clear Creek	-1,12	-3,61
<i>M. columbi</i>	Easley Ranch	-0,78	-3
<i>M. columbi</i>	Ingleside	-2,59	-0,7
<i>M. columbi</i>	Ingleside	-1,64	-0,91
<i>M. columbi</i>	Ingleside	-1,35	-0,79
<i>M. columbi</i>	Ingleside	-0,83	-0,5
<i>M. columbi</i>	Ingleside	-0,95	-0,77
<i>M. columbi</i>	Ingleside	-1,1	-1,01
<i>M. columbi</i>	Ingleside	-1,1	-0,95
<i>M. columbi</i>	Ingleside	-0,74	-2,79
<i>M. columbi</i>	Leo Boatright Pit	-2,77	-2,29
<i>M. columbi</i>	Leo Boatright Pit	-3,01	-2,16
<i>M. columbi</i>	Leo Boatright Pit	-2,32	-0,54

<i>M. columbi</i>	Leo Boatright Pit	-7,01	-2,26
<i>M. columbi</i>	Moore Pit	-2,2	-4,05
<i>M. columbi</i>	Moore Pit	-1,29	-1,73
<i>M. columbi</i>	Moore Pit	-3,22	-1,2
<i>M. columbi</i>	Moore Pit	-1,7	-2,5
<i>M. columbi</i>	Moore Pit	-2,7	-1,16
<i>M. columbi</i>	Moore Pit	-3,91	-2,61
<i>M. columbi</i>	Moore Pit	-3,59	-2,32
<i>M. columbi</i>	Moore Pit	-2,33	-2,32
<i>M. columbi</i>	Moore Pit	-3,38	-1,79
<i>M. columbi</i>	Valley Farms	-7,56	-3,21
<i>M. columbi</i>	Valley Farms	-3,1	-4,58
<i>M. columbi</i>	Waco Mammoth	-1,75	-2,78
<i>M. columbi</i>	Waco Mammoth	-2,45	-0,46
<i>M. columbi</i>	Waco Mammoth	-2,1	-0,92
<i>M. columbi</i>	Waco Mammoth	-3,08	-1
<i>M. columbi</i>	Waco Mammoth	-3,28	-1,74
<i>M. columbi</i>	Waco Mammoth	-2,26	-1,75
<i>M. columbi</i>	Waco Mammoth	-2,67	-0,45
<i>M. columbi</i>	Waco Mammoth	-3,5	-2,84
<i>M. columbi</i>	Waco Mammoth	-2,06	-0,88
<i>M. columbi</i>	Waco Mammoth	-3,29	-0,24
<i>M. columbi</i>	Waco Mammoth	-2,78	-1,22
<i>M. columbi</i>	Waco Mammoth	-2,33	-0,33
<i>M. columbi</i>	Waco Mammoth	-2,17	-0,75
<i>M. columbi</i>	Waco Mammoth	-4,58	-0,25
<i>M. columbi</i>	Waco Mammoth	-4,72	-1,05
<i>M. columbi</i>	Congress Avenue	-0,98	-0,55
<i>M. columbi</i>	Friesenhahn	-5,09	-2,12
<i>M. columbi</i>	Friesenhahn	-1,49	-0,95
<i>M. columbi</i>	Friesenhahn	-1,36	-0,85
<i>M. columbi</i>	Friesenhahn	-2,09	-1,8
<i>M. columbi</i>	Friesenhahn	-0,06	-1,57
<i>M. columbi</i>	Friesenhahn	-1,19	-1,01
<i>M. columbi</i>	Friesenhahn	-1,7	-0,49
<i>M. columbi</i>	Friesenhahn	-0,14	-2,68
<i>M. columbi</i>	Friesenhahn	-1,21	-0,76
<i>M. columbi</i>	Friesenhahn	-3,35	-1,68
<i>M. columbi</i>	Friesenhahn	-0,02	-1,54
<i>M. columbi</i>	Friesenhahn	-1,39	-1,94
<i>M. columbi</i>	Friesenhahn	-3,87	-0,68

<i>M. columbi</i>	Friesenhahn	-1,9	-0,77
<i>M. columbi</i>	Friesenhahn	-3,35	0,14
<i>M. columbi</i>	Ben Franklin	-3,54	-0,92
<i>M. columbi</i>	Ben Franklin	-1,54	-1,45
<i>M. columbi</i>	Ben Franklin	-1,27	-1,37
<i>M. columbi</i>	Bonfire Shelter	-2,84	-1,36
<i>M. columbi</i>	Kincaid Shelter	-1,84	-0,81
<i>M. columbi</i>	Shulze Cave, level 2	-4,19	-1,77

3.- Proporciones isotópicas de Carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y Oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$) de los Sitios de Nuevo México, tomados de Koch *et al.* (2004).

Especie	Localidad	$\delta^{13}\text{C}$ VPDB (‰)	$\delta^{18}\text{O}$ VPDB (‰)
<i>M. columbi</i>	Blackwater Draw	-8,67	-6,91
<i>M. columbi</i>	Blackwater Draw	-8,64	-8,48
<i>M. columbi</i>	Blackwater Draw	-7,2	-6,78
<i>M. columbi</i>	Blackwater Draw	-0,92	-2,98
<i>M. columbi</i>	Blackwater Draw	-0,26	-1,57
<i>M. columbi</i>	Blackwater Draw	0,3	-6,51
<i>M. columbi</i>	Blackwater Draw	-1,9	-0,98
<i>M. columbi</i>	Blackwater Draw	-0,8	-3,21
<i>M. columbi</i>	Blackwater Draw	-1,6	-1,07

4.- Proporciones isotópicas de Carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y Oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$) de México (Pérez-Crespo, 2007; Pérez-Crespo *et al.*, 2009; 2012a; 2012b)

Especie	Localidad	$\delta^{13}\text{C}$ VPDB (‰)	$\delta^{18}\text{O}$ VPDB (‰)
<i>M. columbi</i>	Santa Lucia II, Est. México	-3	-4,6
<i>M. columbi</i>	Santa Lucia II, Est. México	-3,5	-4,9
<i>M. columbi</i>	Santa Lucia I, Est. México	-1,7	-4,2
<i>M. columbi</i>	Santa Lucia I, Est. México	-5,5	-3,7
<i>M. columbi</i>	Santa Isabel Ixtapa I, Est. México	-4,9	-4,6
<i>M. columbi</i>	Santa Isabel Ixtapa I, Est. México	-4,8	-4
<i>M. columbi</i>	Tocuila, Est. México	-3,5	-8,2
<i>M. columbi</i>	Tocuila, Est. México	-1,4	-13,3
<i>M. columbi</i>	Tocuila, Est. México	-4,4	-5
<i>M. columbi</i>	Tocuila, Est. México	-5,1	-5,6
<i>M. columbi</i>	Laguna de las cruces, S.L.P	-3,5	-6,1

<i>M. columbi</i>	Laguna de las cruces, S.L.P	-3,7	-5,6
<i>M. columbi</i>	Laguna de las cruces, S.L.P	-3,2	-3,5
<i>M. columbi</i>	Laguna de las cruces, S.L.P	-1,9	-6,2
<i>M. columbi</i>	El Cedral, S.L.P	-3,8	-5,1
<i>M. columbi</i>	El Cedral, S.L.P	-7,23	-4,75
<i>M. columbi</i>	El Cedral, S.L.P	-9,21	-4,62
<i>M. columbi</i>	El Cedral, S.L.P	-1,84	-4,43
<i>M. columbi</i>	El Cedral, S.L.P	-3,39	-3,8
<i>M. columbi</i>	El Cedral, S.L.P	-0,91	-4,56
<i>M. columbi</i>	Valsequillo	-2,65	-7,53
<i>M. columbi</i>	Valsequillo	-0,99	-4,7

5.- Resumen de datos del análisis de microdesgaste de ungulados de Solounias y Semprebon (2002).

Taxon	AB	N	PF	PE	% EC	% FG	% A	% EF	% EG	% EM	% 0-17
<i>Boocercus euryceros</i>	BE	15	6.7	5.1	13.3	53.3	0	100	0	0	100
<i>Tragelaphus imberbis</i>	TI	19	16.8	7.1	22.2	27.7	47.3	83.3	0	16.6	84
<i>Giraffa camelopardalis</i>	GC	28	5	8.6	54.1	20	0	91.6	0	8.3	
<i>Camelus bactrianus</i>	CB	3	79.8	9.2	100	66.6	66.6	33.3	33	33.3	100
<i>Alces alces</i>	AA	9	27.1	10	44.4	0	0	66.6	0	33.3	100
<i>Litocranius walleri</i>	LW	22	27.1	11.8	9.1	27.2	45.4	90.9	0	9.1	82
<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	TT	11	20.1	12.6	18.2	63.6	36.3	90.9	9	9.1	64
<i>Camelus dromedarius</i>	CL	7	54.	13.9	57.1	42.8	42.8	42.8	14.3	42.8	86
<i>Diceros bicornis</i>	DB	11	8.5	14.3	95.2	0	0	85.7	9.5	4.7	
<i>Antilocapra americana</i>	AM	44	25.2	15.5	53.5	79.5	69.7	37.2	0	62.7	87
<i>Taurotragus Oryx</i>	TO	20	39.8	12.2	55	55	42.1	44.4	16.6	38.8	70
<i>Budorcas taxicolor</i>	BT	15	7.9	13.7	33.3	56.2	0	100	0	0	67
<i>Gazella granti</i>	GG	41	20.4	14.8	87.8	53.6	39	39	9.7	51.2	66
<i>Tragelaphus scriptus</i>	TS	31	19	15.8	19.3	19.3	22.5	70.9	16.1	12.9	
<i>Lama vicugna</i>	VI	7	30.4	16.2	28.5	57.1	85.7	28.5	42.8	28.5	43
<i>Ovis canadensis</i>	OC	19	13.2	16.7	31.5	42.1	47.3	15.7	15.7	68.4	47
<i>Lama glama</i>	LG	6	4.9	18.4	100	0	16.6	100	0	0	50

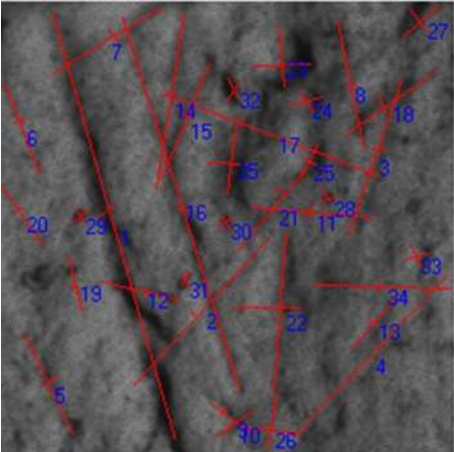
<i>Gazella thomsoni</i>	GT	23	24.0	18.5	80.9	57.1	30.4	14.2	14.2	71.4	52
<i>Capricornis sumatraensis</i>	CA	11	40.1	21.7	55.5	44.4	80	77.7	0	22.2	36
<i>Boselaphus tragocamelus</i>	TR	9	23.6	25.7	55.5	44.4	88.8	44.4	22.2	33.3	22
<i>Axis axis</i>	AX	43	13.5	28.2	75.6	9.7	9.7	52.5	22.5	25	21
<i>Muntiacus muntjak</i>	MM	10	20.4	18.9	80	72.7	30	20	0	80	40
<i>Connochaetes taurinus</i>	CT	27	4.9	20.6	44.4	40.7	7.4	44.4	7.4	48.1	11
<i>Equus burchelli</i>	EB	51	11.5	21.7	60	48.9	50	40	10	50	16
<i>Hippotragus Niger</i>	HN	5	5	22.7	0	60	0	20	40	40	0
<i>Bison bison</i>	BB	18	3.5	24.8	94.4	38.8	5.2	22.2	50	27.7	6
<i>Tetracerus Quadricornis</i>	TQ	8	22.2	25.7	50	87.5	75	87.5	0	12.5	13
<i>Equus grevyi</i>	EG	11	7.8	26.0	66.6	63.6	58.3	0	66.6	33.3	9
<i>Kobus ellipsiprymnus</i>	KE	14	17.4	27.7	57.1	76.9	53.8	20	0	80	7
<i>Acelaphus buselaphus</i>	AB	6	13.6	29.5	12.5	75	62.5	0	12.5	87.5	17
<i>Cervus duvauceli</i>	CD	26	15.8	30.5	60	16	0	12	4	84	12

6.- Resumen de datos del análisis de microdesgaste de Proboscidos fósiles tomados de Rivals *et al.* (2012).

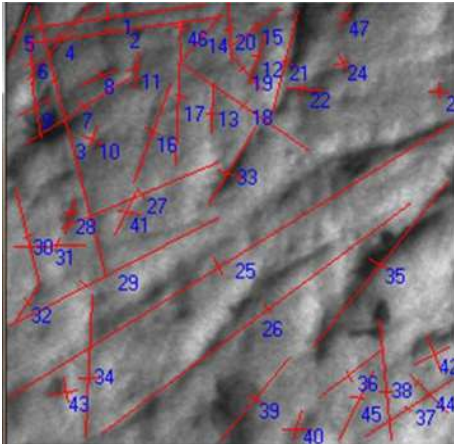
Taxon	AB	localidad	N	PF	PE	% EC	% FG	% A	SWS	% 0-17
<i>M. columbi</i>	MCQS	Quarry G, Sheridan Co., NE, USA (Hay, 1923)	5	28,6	21,2	100	0	0	1,4	0
<i>M. columbi</i>	MCGS	Grayson, Sheridan Co., NE, USA (Hay, 1923)	7	21,7	25,1	14,3	0	0	0,3	0
<i>M. columbi</i>	MCPB	Phosphate Beds, SC, USA (Sanders, 2002)	30	28,2	14,6	66,7	46,7	17	1,6	86,7
<i>M. columbi</i>	MCSP	Ingleside, San Patricio Co., TX, USA (Lundelius, 1992; Baskin y Thomas, 2007)	17	28,6	19,6	94,1	52,9	18	1,9	35,3
<i>Mammut americanum</i>	MAPB	Phosphate Beds, SC, USA (Sanders, 2002)	13	31,2	7,5	38,5	15,4	0	1,8	100
<i>M. americanum</i>	MASP	Ingleside, San Patricio Co., TX, USA (Lundelius, 1992; Baskin y Thomas, 2007)	8	27,3	7,6	25	25	13	1,9	100
<i>Loxodonta africana</i>	LAF	Angola, Kenya, Mozambique, Uganda, Zaire, Zambia	33	22,9	17,4	30,3	54,6	36	2	39,4
<i>Elephas maximus</i>	EMA	China, India, Indonesia, Sri Lanka, Vietnam	10	20,9	18,3	80	70	50	2	40

Fotos del análisis de microdesgaste: A) UM 9; B) UM 148; C) UM 726; D) CPOEI 283; E) CPOEI 285; F) CPOEI 285.

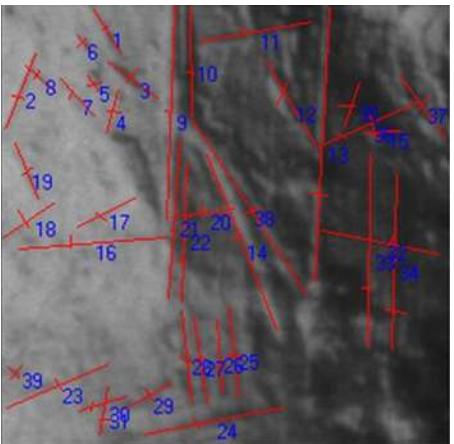
A



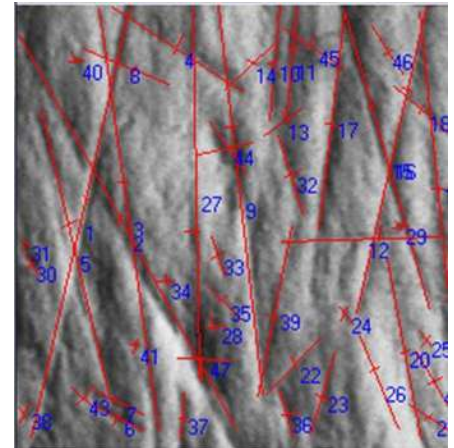
B



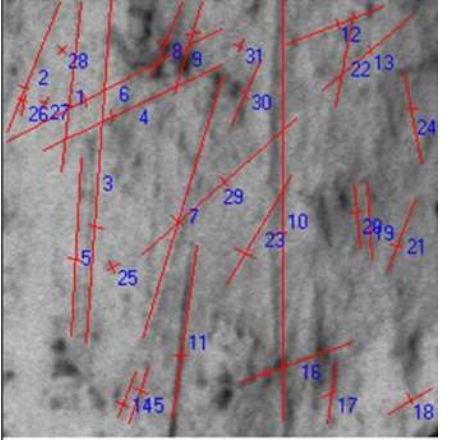
C



D



E



F

