



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE
HIDALGO

División de Estudios de Posgrado
Facultad de Biología

Programa Institucional de Doctorado en
Ciencias Biológicas
Conservación y Manejo de Recursos Naturales



“Paleoecología de dos localidades del Pleistoceno
tardío en el centro occidente de México derivada de
tres especies de caballos del género (*Equus*)”

TESIS

PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ALEJANDRO HIRAM MARÍN LEYVA

DIRECTOR:

Dr. Javier Ponce Saavedra (UMSNH)

CO-DIRECTORA:

Dra. María Luisa García Zepeda (UMSNH)



Morelia, Michoacán

Diciembre 2015

“Paleoecología de dos localidades del Pleistoceno tardío en el centro occidente de México derivada de tres especies de caballos del género (*Equus*)”



Marco Ansón

ALEJANDRO HIRAM MARÍN LEYVA

DEDICATORIA

Dedico esta tesis a mi familia, por su apoyo incondicional durante mi formación profesional y personal, a quienes debo todo lo que soy.

A mi papá Roberto por todo su apoyo, en mis proyectos y metas profesionales y personales por extraños, locos y difíciles que sean, por mi mayor ejemplo en la vida, espero ser como tú.

A mi mamá Zaida por todo su apoyo, consejos, cuidados, cariño y palabras de aliento durante toda mi vida, eres una gran mujer y una guerrera.

Mi hermano Roberto (Beto/Toti) gracias por tu amistad, apoyo, tiempo, consejos.

Mi hermano René gracias por tu amistad, apoyo, tiempo y consejos.

Mi hermanito Omar por tu amistad, apoyo, tiempo.

A mi sobrino Mikel por su cariño y alegría.

A mi sobrino Beto.

A mi abuelo Dani por todas sus anécdotas y sabiduría.

A mis, tí@s, prim@s y sobrin@s, espero poder ser un buen ejemplo para ellos y motivarlos a lograr sus metas.

A los seres queridos que durante la elaboración de este trabajo nos ha dejado físicamente, como mi abuela Ofelia Martínez, mi abuelo Rosendo Leyva y mi tía Guillermina Leyva, sé que me cuidan y apoya donde sea que estén.

A esa persona especial que ha estado conmigo durante este último año y medio. Se lo dedico a todas las personas y seres queridos, a Dios por darme oportunidad de estar y disfrutar de la vida.

AHM-L

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, a la Facultad de Biología, a la Coordinación de la Investigación Científica y a la Coordinación General de Estudios de Posgrado, en especial al señor Rector Dr. Medardo Serna y sus colaboradores por todo su apoyo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca de mantención y por el proyecto referencia: 132620.

Agradezco la Organización Especial de Investigación de La Piedad de Cabadas y sus colaboradores, en especial al Profesor Fernando Tejada y su equipo de trabajo, por abrirnos las puertas de su museo y permitirnos usar parte de su material para el desarrollo de este trabajo.

Agradezco al Museo Nacional de Ciencias Naturales y al Consejo Superior de Investigación Científica de Madrid, España, por permitirme realizar una estancia de investigación en sus instalaciones, agradezco a las especialistas Paloma Gutiérrez y Blanca Gómez del laboratorio de Restauración, y a los amigos que hice cuando estuve por allá como: Patricia Pérez, María Ríos, Oscar Sanisidro, Enrique Cantero, Veronica, Adriana, Israel M. Sanchez, Daniel Ontecillas.

Agradezco al Institut Catala de Paleontologia Miquel Crusafont, al area de Faunes del Neogen i Quaternari de Catalunya, Barcelona, España, por permitirme realizar una estancia de investigación en sus instalaciones, así como a los compañeros y amigos de esta institución como Mark Furio y Alessandro Urcioli.

Agradezco al Laboratorio Universitario de Geoquímica Isotópica (LUGIS), al Instituto de Geofísica y al Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, por permitirme realizar una estancia de investigación en sus instalaciones, y a los amigos que hice cuando estuve por allá como: Gerardo Arrieta, Teodoro Hernandez y Gabriela Solis.

Agradezco Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticul Álvarez Solórzano”, Subdirección de laboratorio y Apoyo Académico, Instituto Nacional de Antropología e Historia, por estar siempre abierto para mí, así como a los colegas: Iván, Nadja, Alejandro y Don Aurelio.

Agradezco al Laboratorio de Ecofisiología del Instituto de Investigaciones Sobre los Recursos Naturales de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, por permitirnos usar sus instalaciones para procesamiento de muestras, y especialmente a la Dra. Alma Lilia Fuentes Farías, a la Dra. Esperanza Meléndez y el Biol. Edel Pineda.

Agradezco al Dr. Javier Ponce mi Tutor por toda su, gestión, tiempo, conocimiento, aportaciones y revisiones durante todo el trabajo y sobre todo en la parte final del mismo.

A la Dra. María Luisa García Zepeda, co-asesora de tesis, por darme la oportunidad de seguir adentrándome en la Paleobiología, por su apoyo, gestión, enseñanzas, espacio, tiempo, y amistad, usted merece toda mi admiración y respeto.

A la Dra. María Teresa Alberdi, co-asesora por haberme dado la oportunidad de ampliar y conocer nuevos horizontes tanto en lo profesional como personal, por su disponibilidad, sabiduría, enseñanzas, aportaciones, revisiones, durante todo el trabajo, la admiro y respeto mucho.

Al Dr. Joaquín Arroyo Cabrales por abrir las puertas del INAH, su disponibilidad, espacio, tiempo, comentarios, revisiones, aportaciones a todo mi trabajo, lo admiro y respeto mucho.

Al Dr. Peter Schaaf por abrirme las puertas del LUGIS, su disponibilidad, espacio, tiempo, comentarios, revisiones, aportaciones a todo este trabajo, es un ejemplo para mí.

Al Dr. Daniel DeMiguel por toda su ayuda, conocimiento, tiempo, parte trascendental en el desarrollo de esta tesis.

Al Dr. Victor Adrián Perez Crespo por toda su ayuda, tiempo, conocimiento, parte trascendental en este trabajo.

Al M.C. J. Ramón López García, por sus conocimientos, espacio, tiempo, esfuerzo, amistad e impulso en la docencia.

Al Dr. Víctor Hugo Garduño Monroy, por sus conocimientos en geología, geoquímica, por su espacio, tiempo.

A todos los alumnos de la optativa de la Dra. María Luisa.

A Liliana Patricia Cerritos por todo su apoyo administrativo y gestión.

Agradezco a mis amigos y colegas del Laboratorio de Paleontología, Mayte por toda su ayuda en el laboratorio y apoyarme siempre, a Roberto, Joaquín, Ulises por su ayuda en el campo, a Tere y Raymundo por confiar en mí en su formación profesional y a mi amigo Ramon Plata por su ayuda y compañerismo.

Agradezco a mi amigo Marco Anson por adentrarme al mundo del paleoarte, y por sus hermosas ilustraciones para esta tesis.

Agradezco a todos mis amigos como Purificación, Carmen, Canelle, Canek, Bere, Giovanni, Abel, Rizos, entre otras, y que de alguna manera directa o indirecta colaboraron para el desarrollo y culminación de este trabajo.

CONTENIDO	
DEDICATORIA.....	I
AGRADECIMIENTOS	II
RESUMEN GENERAL	1
GENERAL ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN GENERAL	5
HIPÓTESIS	7
OBJETIVOS	7
Objetivo general.....	7
Objetivos específicos.....	7
METAS.....	8
DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	9
La Cinta-Portalitos	9
Ubicación geográfica	9
Clima.....	9
Fauna y flora actual	10
Geomorfología	11
Geología local.....	12
Estratigrafía y sedimentología	13
La Piedad-Santa Ana.....	14
Ubicación geográfica	14
Clima.....	15
Fauna y flora actual	15
Geomorfología	15
Geología Local.....	16
Estratigrafía y sedimentología	17
CAPÍTULO I	20
Taxonomía y adaptaciones ecomorfológicas de tres especies de caballos de tres localidades del Pleistoceno tardío en México	20

Resumen	21
Abstract.....	22
Introducción	23
Morfometría lineal y geométrica en caballos fósiles	24
Conducta ecológica	25
Influencia en la morfología.....	25
Descripción de áreas de estudio.....	26
Materiales y métodos.....	28
Resultados.....	30
Descripción de los ACP (Cuadro 1)	33
Descripción de los AVC (Cuadro 2)	34
Discusión	41
Taxonomía.....	41
Ecomorfología relación entre forma y sustrato	42
Conclusiones	43
Agradecimientos	44
Referencias bibliográficas.....	44
CAPÍTULO II	50
Dietary adaptability of Late Pleistocene Equus from West Central Mexico.....	50
Abstract.....	51
Resumen	52
Introduction.....	53
Material and Methods	54
Geographical location, fossil sites information and data collection	54
Body mass estimation.....	56
Proxies for dietary characterization.....	56
Hypsodonty index	57

Dental Mesowear	57
Dental Microwear	58
Comparative samples	59
Results.....	60
Body mass estimation.....	60
Hypsodonty index	62
Dental mesowear	62
Dental Microwear	65
Statistical Analyses	66
Discussion	69
Conclusions	72
Acknowledgements.....	73
References	74
Supplementary data.....	82
CAPÍTULO III	85
Feeding ecology and habitat of Late Pleistocene <i>Equus</i> horses from west-central Mexico using carbon and oxygen isotopes variation.....	85
Abstract.....	86
Resumen	87
Introduction	88
Diet and habitat analysis using stable isotopes	89
Regional settings	91
Materials and Methods	94
Samples, enamel preparation, and statistical analyses	94
Statistical analysis	97
Results.....	98
Analysis of $\delta^{13}\text{C}$ values.....	98
Analysis of $\delta^{18}\text{O}$ values.....	100

Discussion	103
$\delta^{13}\text{C}$ and diet.....	103
Resource partitioning in west-central Mexico.....	105
$\delta^{18}\text{O}$ and water source, elevation, and precipitation	105
Ecomorphology and diet	107
Habitat	107
Conclusions	109
Acknowledgements.....	110
References	110
Supplementary data.....	120
CAPÍTULO IV	121
Origen geográfico y movilidad residencial de los caballos: dos localidades del Centro Occidente de México durante el Pleistoceno tardío	121
Resumen	122
Abstract.....	123
Introducción	124
Relación entre el $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ el origen geográfico y los patrones de movilidad.....	125
Relación entre el $\delta^{18}\text{O}$ el origen geográfico y la movilidad residencial	126
Descripción de áreas de estudio.....	127
Materiales y métodos.....	129
Muestras de esmalte dental.....	129
Método analítico $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	129
Metodo analítico $\delta^{18}\text{O}$	130
Muestras de sedimento y roca.....	130
Análisis de datos de las relaciones de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ y $\delta^{18}\text{O}$	132
Resultados.....	133
Oxigeno $\delta^{18}\text{O}$	137
Discusión	139

Origen geográfico de los caballos de La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana	139
Movilidad residencial de los caballos de La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana	139
Implicaciones del origen geográfico y la movilidad regional de los caballos en los estudios paleoecológicos	140
Conclusiones	141
Agradecimientos	142
Referencias bibliograficas	142
Anexos	151
DISCUSIÓN GENERAL	156
CONCLUSIONES GENERALES	161
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	163

RESUMEN GENERAL

En México existen un gran número de yacimientos con fósiles de mamíferos del Pleistoceno, el registro comprende 13 órdenes, 44 familias, 147 géneros y 280 especies, incluyendo la familia Equidae la cual se originó y diversificó principalmente en Norteamérica y tiene una historia evolutiva de aproximadamente 55 Millones de años (Ma). El último representante de esta familia es el género *Equus* el cual apareció en el Plioceno (± 3.5 Ma) y se extinguió en América a finales del Pleistoceno (± 0.1 Ma). Los caballos del género *Equus* tienen dientes con coronas altas (hipsodontos), lo que se ha considerado una especialización ecológica para el consumo principalmente de elementos altamente abrasivos y plantas C₄. Sus extremidades tienen sólo un dedo funcional, el cual, dependiendo de su forma, se asume que está ligado a ciertos tipos de suelos más bien duros y ambientes más bien abiertos. El objetivo de este trabajo es conocer si el modelo que propone que la alta hipsodoncia está relacionada con la especialización de un recurso (dieta altamente abrasiva y pacedora de plantas C₄) es adecuado para tres especies de équidos: *Equus cedralensis*, *E. conversidens* y *E. mexicanus* de dos localidades en el centro occidente de México (La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana Michoacán-Guanajuato) que tiene una edad del Rancholabreano, así como probar si la morfología de las extremidades de esta especie está conectada con algún tipo de ambiente, en particular. Para ello se utilizaron análisis de morfometría geométrica (MG), mesodesgaste, microdesgaste, isótopos estables (¹³C y ¹⁸O) e isótopos radiogénicos (⁸⁷Sr/⁸⁶Sr), que permiten tener un mayor entendimiento sobre la historia y evolución del ambiente en esta zona geográfica de México durante el Pleistoceno tardío. Los resultados indican que las especies *Equus cedralensis*, *E. conversidens* y *E. mexicanus* de las poblaciones en estudio habitaron en área del Cinturón Volcánico Trans-Mexicano, poseían cierto grado de movilidad residencial, lo cual es corroborado por las características morfológicas encontradas en sus extremidades mediante los análisis de morfometría geométrica (MG), las cuales les pudieron haberles dado la capacidad de vivir en diferentes hábitats. El comportamiento alimenticio que tenían las tres especies en diferentes momentos de su vida muestra que las poblaciones de *E. cedralensis* y

E. conversidens en La Cinta-Portalitos al inicio y mitad de su vida era una dieta pacedora y de plantas C₄, mientras que al final de su vida era una dieta mixta no estacional. Las poblaciones de estas mismas especies en La Piedad-Santa Ana a lo largo de su vida tenían una dieta pacedora y de plantas C₄. *E. mexicanus* de La Cinta-Portalitos al inicio de su vida tenía una dieta mixta C₃/C₄, en la mitad de su vida una dieta pacedora y al final de su vida una dieta mixta no estacional; mientras que en La Piedad-Santa Ana su dieta era pacedora y de plantas C₄ durante toda su vida. Los resultados sugieren que las especies de caballos estudiadas, aun teniendo una dentición altamente hipsodonta, no estaban especializados en un sólo recurso alimenticio y que la hipsodoncia en lugar de ser una especialización representaba la posibilidad de explotar diferentes recursos alimenticios; En cuanto a la morfología de las extremidades, la movilidad y la dieta, no se encontró que en todos los casos exista una conexión clara entre ellas, indicando que los équidos, dependiendo de su necesidad alimenticia, se desplazaban y vivían en diferentes ambientes consumiendo diversos tipos de plantas. También se deduce un hábitat en La Cinta-Portalitos muy heterogéneo, con una mezcla de bosques mixtos en zonas de mayor altitud, pastizales o sabanas en las áreas abiertas y áreas de humedales rodeando un paleolago; mientras que para La Piedad-Santa Ana se infiere un ecosistema más seco y estacional, con escenarios más abiertos y una mayor diversidad de plantas C₄, con una menor presencia de zonas cerradas y vegetación leñosa.

Palabras clave: Équidos, Rancholabreano, morfometría geométrica, meso – microdesgaste, carbono, oxígeno, estroncio, dieta, hábitat.

GENERAL ABSTRACT

In Mexico there are a large number of sites with fossils of Pleistocene mammals, the record comprises 13 orders, 44 families, 147 genera and 280 species, including the Equidae family which originated and diversified mainly in North America and has an evolutionary history of approximately 55 million years (My). The last member of this family is the genus *Equus* which appeared in the Pliocene (± 3.5 My) and became extinct in America in the late Pleistocene (± 0.1 My). Horses of the genus *Equus* have teeth with high crowns (hypsodont), which has been considered an ecological specialization for consumption mainly of highly abrasive elements and C₄ plants. Their limbs have only one functional finger, which depending on their shape is assumed to be linked to certain types of hard soils and more open environments. The aim of this thesis was to know if the model that proposes that high hypsodont teeth are related to the specialization of one resource (highly abrasive diet and C₄ grazer), it is appropriate for three species of equids: *Equus cedralensis*, *E. conversidens*, from two localities of the west-central Mexico (La Cinta-Portalitos and La Piedad-Santa Ana Michoacán-Guanajuato) with a Rancholabrean age, and test whether the morphology of the extremities of this species is connected to a specific type of environment; using for that analysis of geometric morphometric, mesowear, microwear, stable isotopes (¹³C and ¹⁸O) and radiogenic isotopes (⁸⁷Sr/⁸⁶Sr), that allow a better understanding of history and evolution of the environment in this geographic area of Mexico during late Pleistocene. The result indicated that the populations of the species *E. cedralensis*, *E. conversidens* and *E. mexicanus* on study used to live in the area of the Trans-Mexican Volcanic Belt, and had some degree of residential mobility, which is corroborated by morphological features found in their extremities by geometric morphometric analysis (MG) which may have given them the ability to live in different habitats. The feeding behavior that had the three species at different times of his life, show that the populations of *E. cedralensis* and *E. conversidens* from La Cinta-Portalitos at the beginning and half of his life had a grazer diet and of C₄ plants, while at the end of his life a non seasonal mixed diet. The populations of these species in La Piedad-Santa Ana throughout his life had a grazer and C₄

plants diet. *E. mexicanus* from La Cinta-Portalitos at the beginning of his life had a mixed diet of C₃/C₄ plants, in the middle of his life a grazer diet and at the end of his life a non seasonal mixed diet, while in La Piedad-Santa Ana presented a grazer and C₄ plants diet throughout life. The results suggest that the study horses, while having a highly hypsodont teeth, they were not specialized in one food source, and hypsodonty rather than be a specialization gave the horses the ability to exploit different food resources. Regarding the limbs morphology, mobility and diet, not in all the cases there is a clear connection between these characteristics, indicating that the animals depending on their dietary needs were traveling and living in different environments by eating different types of plants. In addition, we deduce that the habitat of La Cinta-Portalitos was very heterogeneous with a mix of mixed forests in higher altitudes, grasslands or savannahs in open areas and wetlands surrounding a paleolake; while for La Piedad-Santa Ana drier and more open ecosystem with seasonal scenes and a wider range of C₄ plants with a lesser presence of closed areas and woody vegetation is inferred.

Keywords: Equids, Rancholabrean, geometric morphometry, meso - microwear, carbon, oxygen, strontium, diet, habitat.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La familia Equidae se originó y diversificó principalmente en Norteamérica y tiene una historia evolutiva de aproximadamente 55 Millones de años (Ma). El género *Equus* es el último representante de esta familia, apareció en el Plioceno (± 3.5 Ma) y se extinguió en América a finales del Pleistoceno (± 0.1 Ma).

Los équidos a partir del Mioceno ($\pm 23-5$ Ma) sufrieron modificaciones en la morfología de los dientes y en las extremidades. Los caballos desarrollaron dientes de coronas altas (hipsodoncia); las extremidades redujeron su número de dedos, pasando así a la utilización de un solo dedo funcional para optimizar la velocidad de carrera y el consumo de energía, ambas adaptaciones dieron a los caballos la capacidad de una alimentación abrasiva y habitar en prados extensos de biomas abiertos (MacFadden, 2005).

La adaptación de la braquiodoncia (dientes con coronas bajas) a la hipsodoncia se ha considerado una especialización ecológica. Estudios recientes hechos principalmente en zonas no tropicales, con isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$), mesodesgaste y microdesgaste, han puesto a prueba esta interpretación y se ha descubierto que diversas especies presentaron un espectro trófico de mayor amplitud, revelando que los équidos eran capaces de incluir en su dieta una baja proporción de hojas de árboles, arbustos y vegetación riparia, sin dejar de consumir pasto (Koch *et al.*, 1998 y 2004; MacFadden, *et al.*, 1999; Kaiser y Solounias, 2003; Kaiser y Franz-Odenaal, 2004; Kaiser *et al.*, 2003; Sánchez-Chillón *et al.*, 2006; Feranec, 2004, 2007; MacFadden, 2008; Bravo-Cuevas y Priego-Vargas, 2009; Van Dam y Reichart, 2009; Feranec *et al.*, 2009; Pérez-Crespo *et al.*, 2009 y 2014) y que habitaban en zonas abiertas o relativamente abiertas, lo cual se vería reflejado también en la anatomía de sus extremidades (Eisenmann, 1984; Bignon *et al.*, 2005; Van Asperen, 2010).

En México, las localidades con mamíferos fósiles del Pleistoceno son abundantes (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010), y dos de ellas son La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana, entre Michoacán y Guanajuato. En ambos yacimientos se han identificado diversos grupos de vertebrados fósiles, como mamutes, camellos, bisontes, venados y tres especies de caballos: *Equus*

cedralensis, *E. conversidens* y *E. mexicanus* Marín-Leyva (2011). A pesar de la riqueza de sitios fosilíferos en nuestro país, son pocos los estudios de inferencia de nicho trófico y hábitat (Pérez-Crespo *et al.*, 2009, 2011, 2012a, 2012b; 2014 Bravo-Cuevas y Priego-Vargas, 2009; Nunez *et al.*, 2010; Bravo-Cuevas *et al.*, 2011; Barrón-Ortiz *et al.*, 2014), origen geográfico y paleomovilidad (Pérez-Crespo, 2013) y nulos lo de ecomorfología en extremidades, por lo que es escasa este tipo de información.

El propósito de este estudio es conocer si el modelo que propone que la alta hipsodoncia está relacionada con la especialización de un recurso (dieta altamente abrasiva y pacedora de plantas C₄) y si la morfología de las extremidades esta conectada con algún tipo de ambiente, se corrobora con los fósiles de La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana con base en las inferencias de la dieta y el hábitat de tres especies de caballos del género *Equus* (*E. mexicanus*, *E. conversidens* y *E. cedralensis*); además de tener un mayor entendimiento sobre la historia y evolución del ambiente en el centro occidente de México durante el Pleistoceno tardío.

HIPÓTESIS

Las tres especies de caballos en las localidades de La Cinta–Portalitos y La Piedad-Santa Ana durante el Pleistoceno tardío, tenían diferentes nichos ecológicos que se pueden identificar por las adaptaciones en sus principales caracteres morfológicos (extremidades y dentición).

OBJETIVOS

Objetivo general

Establecer si las tres especies de caballos en las localidades de La Cinta–Portalitos y La Piedad-Santa Ana durante el Pleistoceno tardío, tenían diferentes nichos ecológicos identificables por las adaptaciones en extremidades y dentadura.

Objetivos específicos

1. Conocer las diferencias ecomorfológicas en las extremidades de los caballos en las áreas de estudio.
2. Deducir la composición de la dieta y el tipo de hábitat de las especies de *Equus cedralensis*, *E. conversidens* y *E. mexicanus* con base en los caracteres ecomorfológicos y biogeoquímicos en los dientes.
3. Inferir el mosaico de vegetación existente en el Pleistoceno tardío en las zonas de estudio.
4. Determinar si el patrón de alimentación y preferencia de hábitat de los caballos del género *Equus* de La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana, es semejante al que se conoce para los équidos del Cedral (localidad control).
5. Determinar el origen geográfico de las poblaciones de las tres especies de caballos en las localidades de La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana con base en las características biogeoquímicas en los dientes.

METAS

Contar con un análisis de morfometría geométrica aplicado a las extremidades de caballos del Pleistoceno tardío en México (La Cinta-Portalitos, La Piedad-Santa Ana y Cedral), para afinar la caracterización taxonómica y conocer sus diferencias ecomorfológicas en las extremidades.

Tener un análisis de mesodesgaste y microdesgaste de baja magnificación de c/u de las tres especies de caballos del Pleistoceno tardío de las áreas de estudio del centro occidente de México, y conocer su dieta en diferentes etapas de su vida y si existen variaciones estacionales o regionales en la misma.

Utilizar un análisis de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ Carbono y $\delta^{18}\text{O}$ Oxígeno en esmalte dentario de las tres especies de caballos del Pleistoceno tardío, para conocer la proporción de plantas que comían con la ruta metabólica C_3 o C_4 .

Obtener la correlación entre las aproximaciones dietarias de las tres especies de caballos en una misma localidad, ambas localidades y la localidad control.

Utilizar un análisis de la relación de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ en el esmalte dentario de las tres especies de caballos del Pleistoceno tardío, para conocer el origen geográfico de las poblaciones.

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

Los taxa usados en este estudio son procedentes de dos localidades que se encuentran en los límites territoriales de Michoacán y Guanajuato, ambos sitios forman parte de la región hidrológica del Lerma - Chapala, el primero de ellos, La Cinta-Portalitos ubicado en la zona norte del Lago de Cuitzeo y el segundo La Piedad-Santa Ana localizado en la rivera del bajo Lerma.

La Cinta-Portalitos

Ubicación geográfica

La Cinta-Portalitos, Michoacán y Guanajuato se ubica dentro de la cuenca de Cuitzeo, entre las coordenadas 20° 05' 09" de Latitud Norte y 101° 09' 31" de Longitud Oeste, en el borde Norte del lago de Cuitzeo, lugar donde se observa un contraste morfológico, al NE coladas de lava y centros volcánicos, al Sur la depresión lacustre (García-Reyes, 2004) (Fig. 1).

La cuenca del lago de Cuitzeo pertenece a la región hidrológica Lerma-Chapala-Santiago, se consideraba originalmente endorreica pero fue modificada por la construcción de un canal que comunica el lago de Cuitzeo con la laguna de Yuriria (Mendivil *et al.*, 1980), que le ha llevado a formar parte de una cuenca exorreica.

Clima

El clima predominante en la cuenca de Cuitzeo corresponde al templado con lluvias en verano; sin embargo, la distribución espacial de la precipitación y la temperatura indica que la cuenca se ubica en la zona transicional entre los climas templados secos y climas templados húmedos, esta variación corresponde a un incremento en la amplitud de relieve de la cuenca. La precipitación media anual es de 841.9 mm, pero es muy variable. La temperatura media anual es de 17.3 °C (Mendoza, 2002). La presencia de montañas y vegetación en las partes altas de la cuenca implica una mayor precipitación con respecto a las partes bajas, donde las lluvias son más esporádicas (Velázquez, 2003).

Fauna y flora actual

La fauna característica de la región se conforma por, Ardilla (*Sciurus aureogaster*), Coyote (*Canis latrans*), Conejo (*Sylvilagus floridanus*) y Mapache (*Procyon lotor*). En las partes bajas como lo son las áreas de cultivo de Charo y Álvaro Obregón se encuentran: Tlacuache (*Didelphys virginiana*), Tejón (*Nasua narica*), Armadillo (*Dasybus novemcinctus*) y Zorrillo (*Mephitis macroura*), de los reptiles algunas lagartijas y serpientes (Camacho y López, 1995) mientras que la vegetación es de tipo matorral subtropical es la comunidad característica del área de estudio. Se desarrolla en suelos someros y pedregosos. Aparece en lomeríos con pendiente pronunciada. La mayor parte de esta comunidad se localiza en las laderas de los cerros que no están convertidas en parcelas agrícolas, se caracteriza por ser una vegetación secundaria que se manifiesta por lo general en forma de matorral o bosquecillo, en la cual el papel primordial le corresponde al cazahuate (*Ipomoea murucoides*), al huizache (*Acacia farnesiana*), al nopal (*Opuntia* sp.), al tepame (*Acacia pennatula*), al palo dulce (*Eysenhardtia polystachya*) y al palo prieto (*Lysiloma microphylla*) (*Acacia schaffneri*, *Bursera fagaroides*, *B. cuneata*. y Arbustos como *Croton* sp., *Florestiera* sp., *Irecine* sp., *Salvia* sp., *Tridax* sp. (Rzedowski y Calderón 1987; Guevara 1995 en Velázquez, 2003).

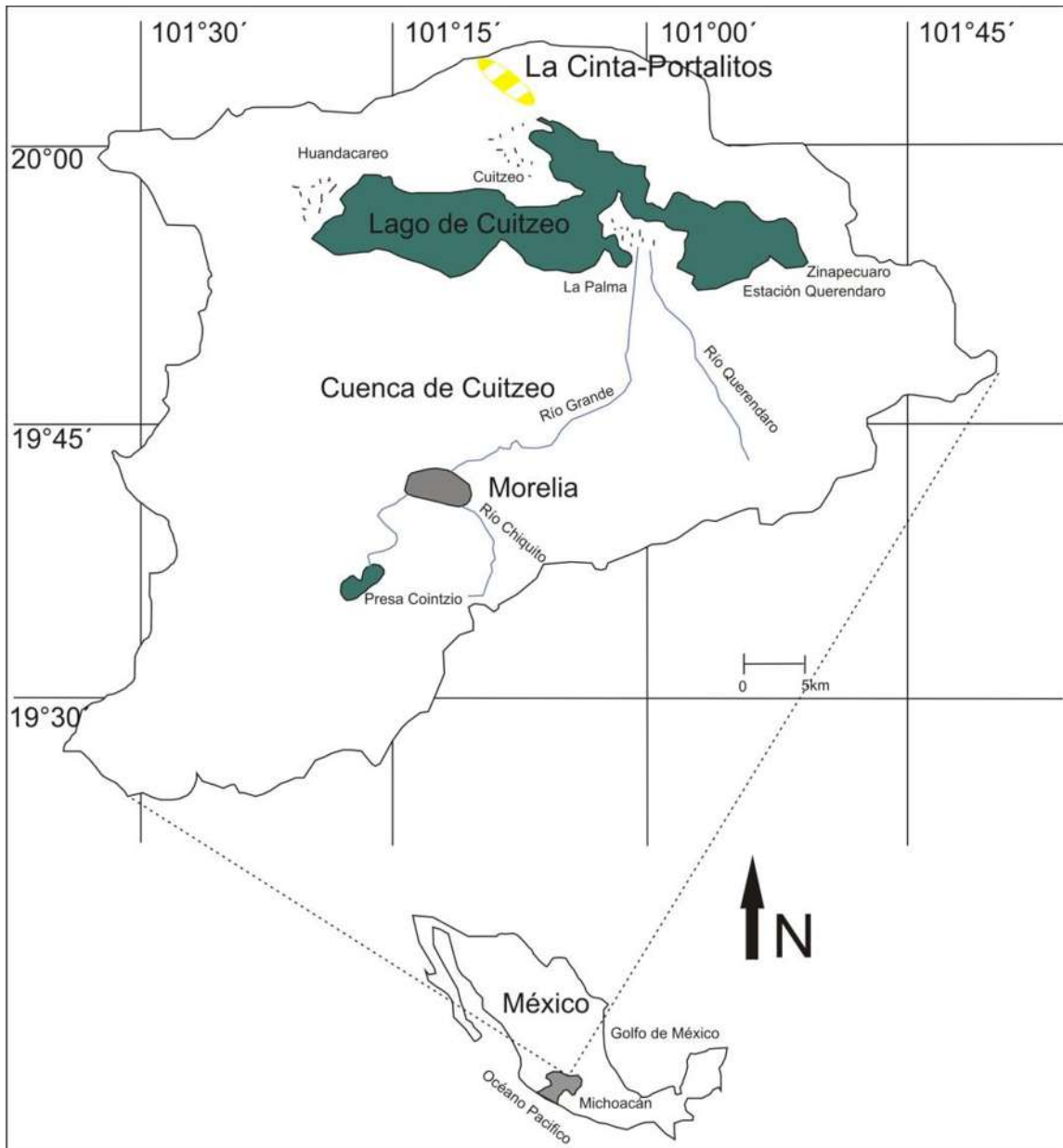


Figura 1. Ubicación de La Cinta-Portalitos, Michoacán y Guanajuato (Tomado de Marín-Leyva, 2011).

Geomorfología

En La Cinta-Portalitos existen cuatro zonas geomorfológicas, la primera que se localiza en el sector NE tiene edificios volcánicos tipo semiescudo con fallamiento normal formando del norte del graben de Cuitzeo, la segunda en el NO constituida por vulcanismo tipo monogénico y semiescudo, la tercera localizada al SO donde se encuentran las rocas volcánicas más antiguas, la cuarta zona S presenta patrón

de drenaje alterado por la actividad agrícola y corresponde a una porción de la cuenca lacustre (Marín-Leyva, 2011).

Antes de la construcción del dren o canal La Cinta, la cuenca de Cuitzeo se consideraba una cuenca endorreica pero utilizando un modelo de curvas de nivel del terreno se llegó a la conclusión, que desde el punto de vista geomorfológico la localidad estudiada 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, este curso de agua fluvial fue interrumpido por una colada de lava en la parte norte (Portalitos) (Marín-Leyva, 2011) (Fig. 2).

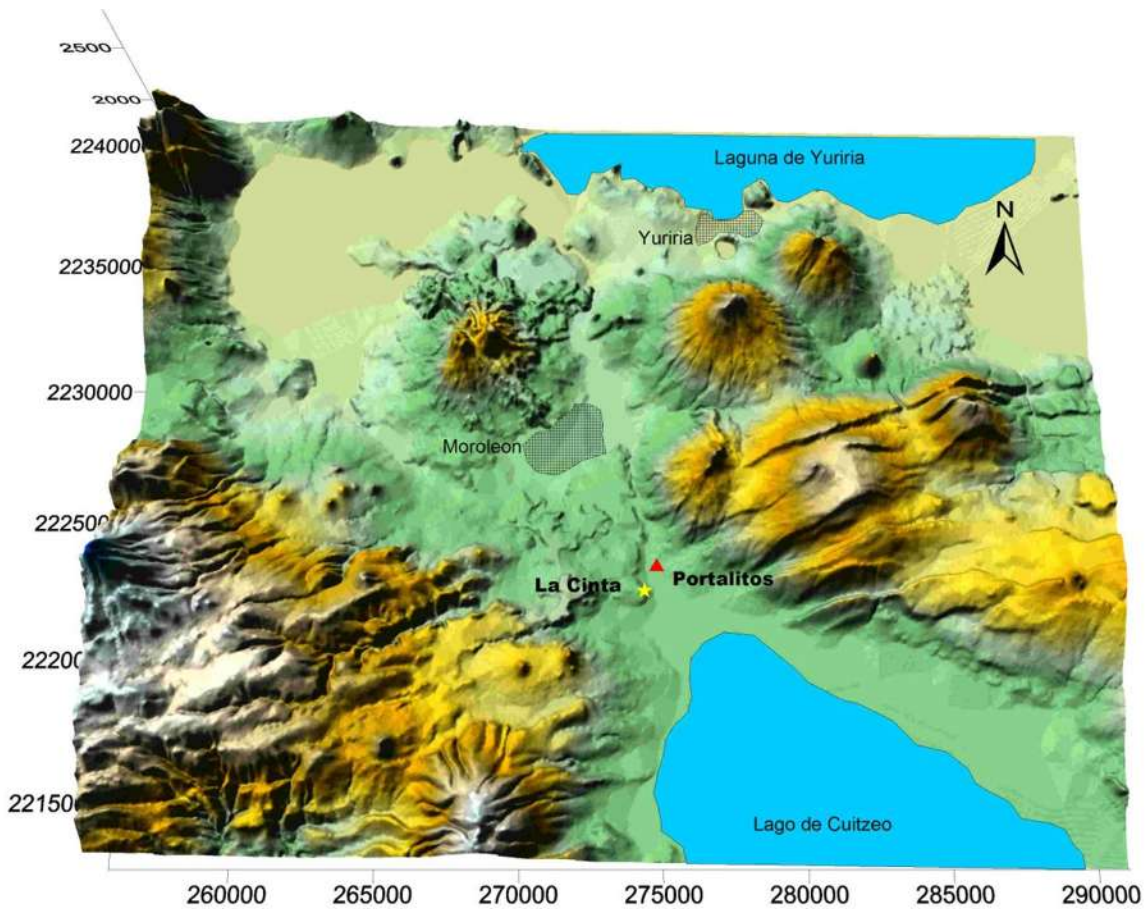


Figura. 2 Geomorfología de la zona Norte del lago Cuitzeo (Tomado de Marín-Leyva, 2011).

Geología local

La Geología de la región de La Cinta-Portalitos se divide en las siguientes unidades: Unidad volcánica de la Sierra (Huandacareo o Cuitzeo); Unidad Sierra

de Santa Ana Maya; Unidad Yuriria y la Unidad La Cinta-Portalitos (Marín-Leyva, 2011).

La geología de La Cinta-Portalitos 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. Es un derrame de esta secuencia, el que hace cambiar en el Pleistoceno tardío al lago de Cuitzeo de una cuenca exorreica a una endorreica (Marín-Leyva, 2011).

El sitio de estudio está cubierto por suelos y/o depósitos de detritos y colusiones con restos de cerámica (Marín-Leyva, 2011) (Fig. 3).

Estratigrafía y sedimentología

Columna tipo La Cinta-Portalitos, profundidad 368cm (Fig.4)

La columna tipo de esta localidad se construyó con el espesor promedio de cada una de las facies registradas en la correlación estratigráfica de Marín-Leyva (2011) que tiene ocho trincheras a lo largo del canal La Cinta en dirección Sur a Norte.

- E1.** 47 cm de arcilla (diatomita) de color café claro, con un contacto superior neto.
- E2.** 23 cm de arena volcánica (ceniza) de color oscuro, con un contacto superior transicional.
- E3.** 21 cm de una arena-arcillosa de color café amarillento, con un contacto superior erosionado.
- E4.** 41 cm de una arena volcánica (ceniza) de color oscuro, con un contacto superior erosionado.
- E5.** 31 cm de un microconglomerado de matriz (arcillo-arenosa) de color café amarillento, con clastos de riolitas (cuarzos y pómez), con un contacto superior transicional, con restos fósiles de macrovertebrados y microvertebrados.
- E6.** 90 cm de una arcilla (diatomita) de color café lechoso, con concreciones de carbonato de calcio y un contacto superior transicional.
- E7.** 49 cm de un limo-arcilloso de color café oscuro rojizo, con nódulos de oxidación, restos de cerámicas y un contacto superior transicional.
- E8.** 66 cm de un limo (suelo) de color café oscuro, con materia orgánica y raíces.

En la localidad de La Cinta-Portalitos existen definidas seis facies, estratigráficas y sedimentológicas: Facies I: lacustre, diatomita, energía baja; la Facies II: volcánica, arena, energía media; Facies III: fluvio-lacustre arena y arcilla, energía media; Biofacies IV: fluvio-lacustre, microconglomerado, energía media, con clastos de ignimbríta y restos fósiles de vertebrados del Pleistoceno; Facies V: lacustre, diatomita, energía baja; la Facies VI: suelos, limo, energía baja (Marín-Leyva, 2011) (Fig. 5).

La Biofacies fluvio-lacustre (Flujo gravítico turbidítico) de mediana a alta energía, de microconglomerado de una matriz arcillo-arenosa con clastos de ignimbríta de tipo riolítico, presenta abundantes restos fósiles de macrovertebrados y microvertebrados del Pleistoceno tardío (~160 Ka a ~10 Ka *sensu* Woodburne, 2004), de color oscuro y con sus caras lustrosas (García Zepeda, 2006; Marín-Leyva, 2008; Pérez y Godínez, 2008), estos organismos perecieron probablemente a causa de la perturbación ambiental provocada por la actividad volcánica de la facies II y fueron retransportados en esta facies (Marín-Leyva, 2011).

La corriente que transportó los restos fósiles en La Cinta-Portalitos favoreció el acarreo de piezas de forma compacta y redondeada (dientes, astrágalos y falanges 2FIII de équidos) (Marín-Leyva, 2011).

Palinología

Israde-Alcántara *et al.* (2010) menciona que para zona VI del núcleo del lago de Cuitzeo ca. 35 Ka a 18 Ka a.p., existe un sesgo en el registro de polen y diatomeas, pero encuentran pastos (Poaceae), herbáceas y arbustos (Chenopodiaceae, Amaranthaceae, Asteraceae, Ranunculaceae), y posible vegetación de galería en partes altas (*Salix* sp) de la cuenca (Cuitzeo), y un lago fluctuante con registros alternados de elementos de pantano y flora halófila.

Caballero-Miranda *et al.* (2010), mencionan que antes del último máximo glacial (UMG) en Cuitzeo la vegetación estaba compuesta por herbáceas (pastos y compuestas) y menor presencia de árboles y durante el UMG se identifican proporciones bajas de *Pinus*, *Quercus* y *Alnus*, mientras que los valores de herbáceas son abundantes (pastos, compuestas y quenopodiáceas).

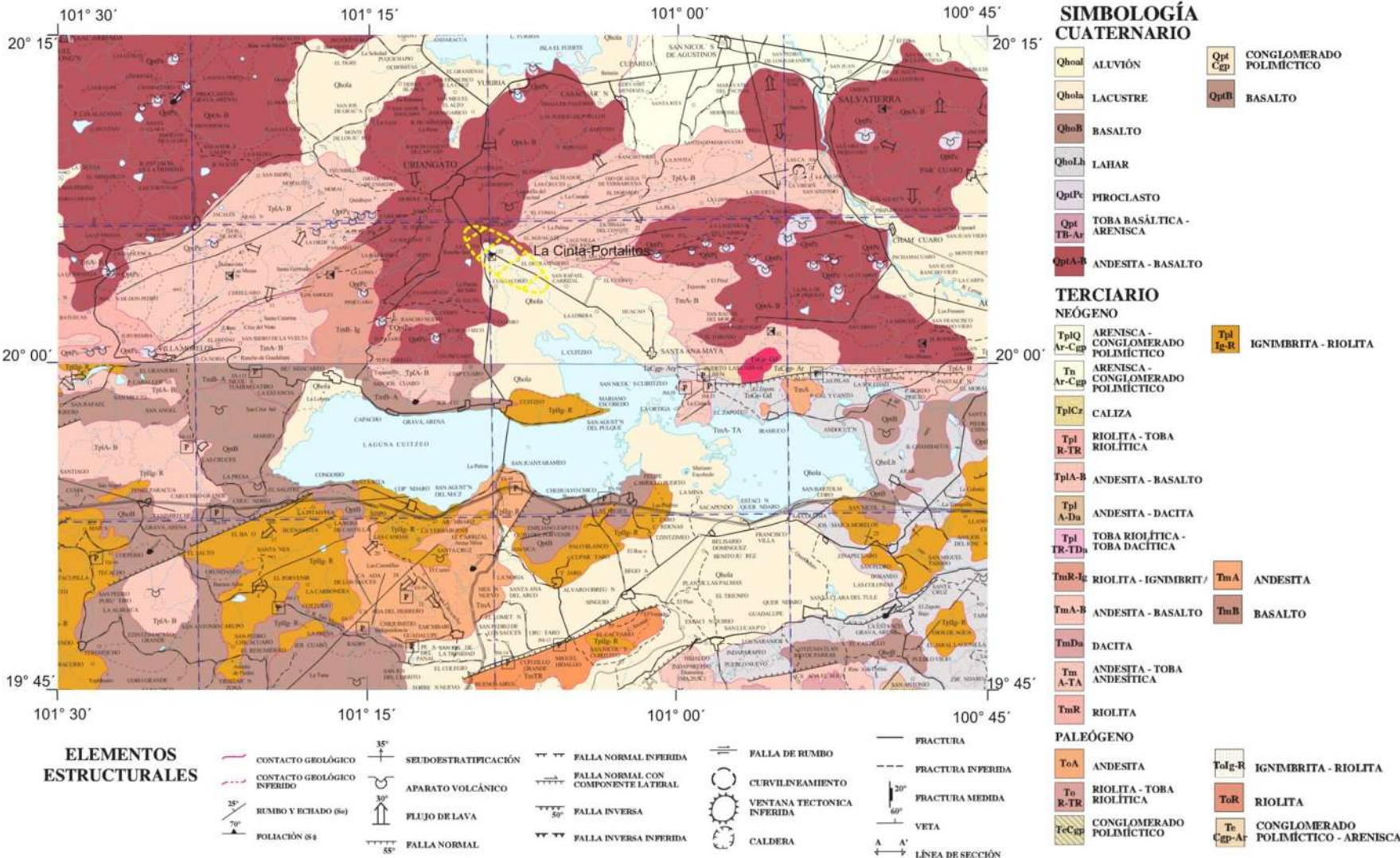


Figura 3. Geología local del lago de Cuitzeo (Tomado y modificado de la carta Geológico-Minera: Morelia, E14-1, Michoacán, Edo. de México, Guanajuato, Esc. 1:250,000 1998 y Querétaro, F14-10 Querétaro, Guanajuato, Michoacán, Jalisco y Estado de México, Esc. 1:250,000 1999).

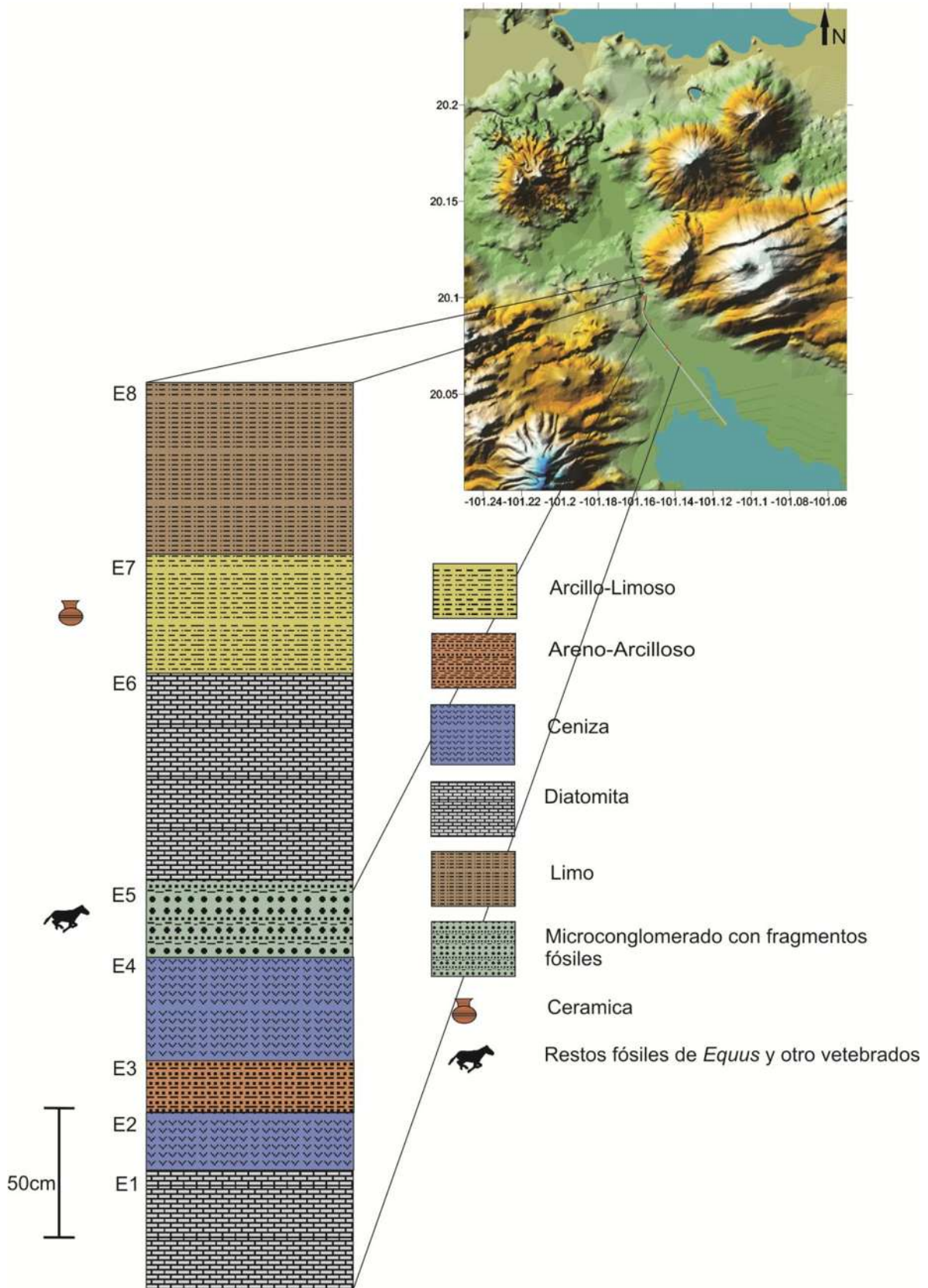


Figura 4. Columna tipo de La Cinta-Portalitos profundidad 368cm.

La Piedad-Santa Ana

Ubicación geográfica

La localidad de La Piedad-Santa Ana se localiza al borde de la ribera del río Lerma compartiendo los límites municipales de Pénjamo, Guanajuato y La Piedad, Michoacán, entre las coordenadas 102°02′-101°54′ N y 20° 23′-20°19′W, en la zona conurbada entre estas poblaciones (Fig. 6).

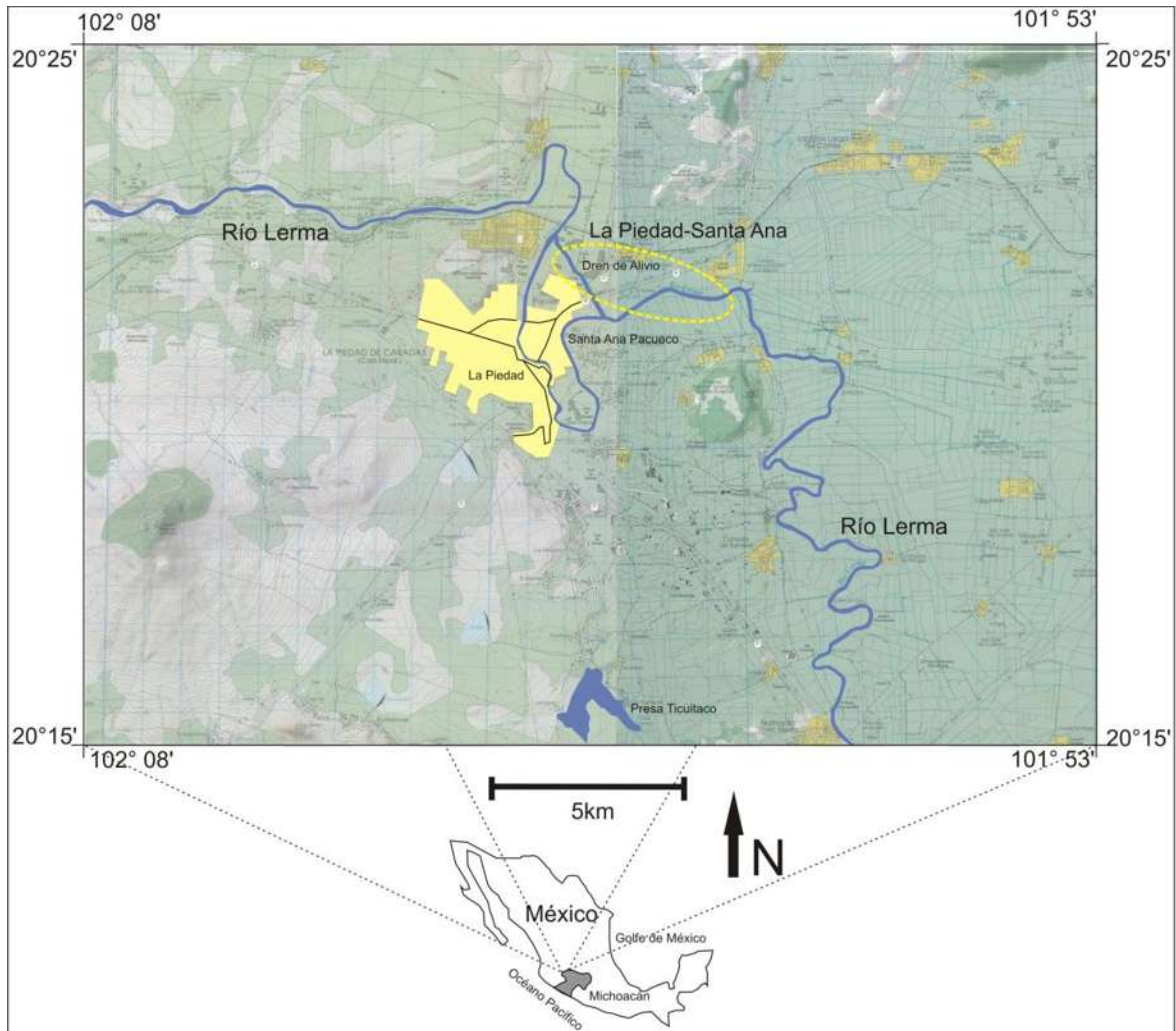


Figura 6. Ubicación de La Piedad-Santa Ana (Tomado y modificado de la carta topográfica: La Piedad de Cabadas, F13D79 Michoacán y Guanajuato, Esc. 1:50,000 y Penjamo, F14C71, Michoacán y Guanajuato, Esc. 1:50,000).

Clima

El clima preponderante en el área es semicálido subhúmedo, con lluvias en verano. Tiene una precipitación pluvial anual del 700 milímetros y temperaturas que oscilan de 3 a 38.5° C (Pérez, 2006).

Fauna y flora actual

La fauna actual la conforman la liebre, 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). La vegetación es característica de las praderas, con arbustos grandes y árboles pequeños de dos a cinco metros de altura. Entre la variedad de árboles se encuentran algunos elementos del bosque tropical caducifolio como el mezquite (*Prosopis laevigata*), huamúchil (*Pithecellobium dulce*), cazahuates (*Ipomoea murucoides*), uña de gato (*Uncaria tomentosa*), palo dulce (*Eysenhardtia polystachya*) y huizache (*Acacia farnesiana*) además de árboles y arbustos varios como el pino (*Pinus* sp.), jacaranda (*Jacaranda mimosifolia*), trueno (*Ternstroemia* sp.), eucalipto (*Eucalyptus globulus*), sabino (*Taxodium mucronatum*) y encino (*Quercus* sp.) (Pérez, 2006).

Geomorfología

En La Piedad-Santa Ana existen cinco zonas geomorfológicas, la primera 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, la segunda hacia el NO, donde el río Lerma forma su cauce entre montes y colinas que colindan con la región de los Altos de Jalisco (Pérez, 2006); la tercera hacia el O en las laderas que descienden rumbo a Yurécuaro encontrándose con la extensa planicie de la ciénaga de Chapala; la cuarta hacia el SO como una avanzada de la sierra Tarasca se observa el cerro grande o de Cujaruato (2,500 msnm); la quinta hacia 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 (INEGI F14C71, 1999; INEGI F13D79, 1999; Pérez, 2006; Marín-Leyva, 2011) (Fig.7).

Geología Local

La geología de La Piedad-Santa Ana está dividida en diferentes unidades, 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 aflora sedimento de tipo riolítico en forma de tobas y areniscas con edades desde el Paleógeno al Neógeno. En el SE afloran predominantemente sedimentos de tipo andesítico-basáltico y arenisca, con edades desde el Terciario hasta el Cuaternario. En el SO predominan los afloramientos de sedimentos basáltico-andesítico y cercano al área de estudio se presentan sedimentos de tipo aluvión del Cuaternario (Carta Geológico-Minera: F14-10 Esc. 1:250,000 1999 y F13-12 Esc. 1:250,000 2000 en Marín-Leyva, 2011) (Fig. 8).

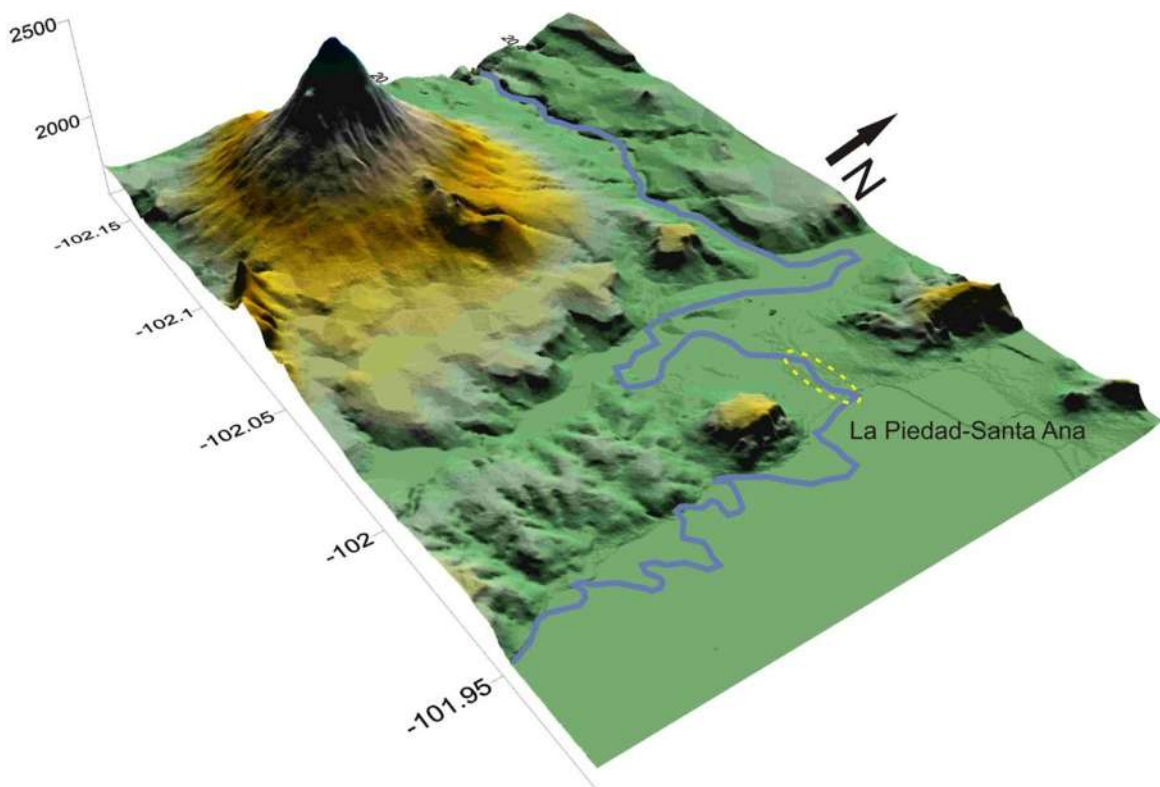


Figura 7. Geomorfología de La Piedad-Santa Ana (Tomado de Marín-Leyva, 2011).

Estratigrafía y sedimentología

Columna tipo de La Piedad-Santa Ana, profundidad 594 cm (Fig. 9).

La columna tipo de esta localidad se construyó con el espesor promedio de cada una de las facies registradas en la correlación estratigráfica de Díaz-Sibaja (2013) que tiene cuatro trincheras, tres de ellas al margen del Río Lerma y una en el cárcamo La Piedad en dirección Este a Oeste.

E1. 45 cm de arcilla arenosa de color café claro; con concreciones de carbonato de calcio, oxidación abundante y materia orgánica carbonizada. Contacto inferior desconocido y superior transicional.

E2. 8 cm de arena volcánica media, de color verde opaco, fuertemente consolidada. Con clastos de andesita, basalto, riolita y cuarzo. Contacto inferior desconocido, contacto superior fuertemente erosionado.

E3. 59 cm de micro y macroconglomerados de color amarillento, con matriz arenosa media a fina, moderadamente consolidados. Con clastos redondeados a subangulosos de hasta 4 cm de diámetro, compuestos de andesitas basálticas, basaltos, riolitas, cuarzo y fragmentos de obsidiana. Con restos fósiles de vertebrados. Contacto inferior fuertemente erosionado, contacto superior ligeramente erosionado.

E4. 30 cm de microconglomerado con matriz de arenas amarillentas gruesas y medias. Clastos de hasta 1.5 cm de diámetro, compuestos de riolita, cuarzo, andesita basáltica, pumita y escasos fragmentos de obsidiana. Contactos inferior y superior ligeramente erosionados.

E5. 30 cm de arena media amarillenta, con presencia de arenas gruesas y arcilla, así como con clastos de hasta 0.5 cm de diámetro, compuestos de riolita, andesita basáltica y cuarzo. Contacto inferior y superior ligeramente erosionado.

E6. 180 cm de limo arenoso color café oscuro. Contacto inferior neto, contacto superior moderadamente erosionado.

E7. 75 cm de diatomita blanquecina fuertemente consolidada. Con presencia de arenas medias, limo y arenas finas. Con concreciones de carbonato de calcio. Contacto inferior neto, contacto superior transicional.

E8. 87 cm de limo arenoso color café claro, con clastos de riolita y cuarzo. Contacto inferior neto, contacto superior transicional.

E9. 81 cm de suelo residual moderno (vertisol) de color negro, con presencia de arcilla expansiva y abundante material orgánico y raíces hacia la cima. Contacto inferior transicional.

En la localidad de La Piedad-Santa Ana existen definidas seis facies estratigráficas y sedimentológicas: la Facies I: fluvio lacustre, arcilla y arena, energía media a alta; Facies II: volcánica, arena, energía media; Biofacies III: micro y macroconglomerado, energía alta con restos fósiles de macrovertebrados; Facies IV: fluvial, arena y limo, energía media a alta; Facies V: lacustre, arcilla con diatomeas, energía baja; Facies VI: suelos, arcilla y limo, baja energía (Díaz-Sibaja, 2013).

En La Piedad-Santa Ana la estratigrafía y la sedimentología granulométrica, indican que el área era una cuenca fluvial, mientras que la intercalación de sedimentos finos con medianos, representan cambios de energía en el sistema, por lo que es aceptable interpretar que el río Lerma en algún momento sobrepasaba sus niveles y se escurría sobre la gran planicie de La Piedad, creando una zona de inundación y humedales que atraían a la fauna Pleistocénica del Rancho Labreano como *Mammuthus columbi*, *Bison* sp. y *Camelops* sp. (García-Zepeda *et al.*, 2009; Marín-Leyva, 2011).

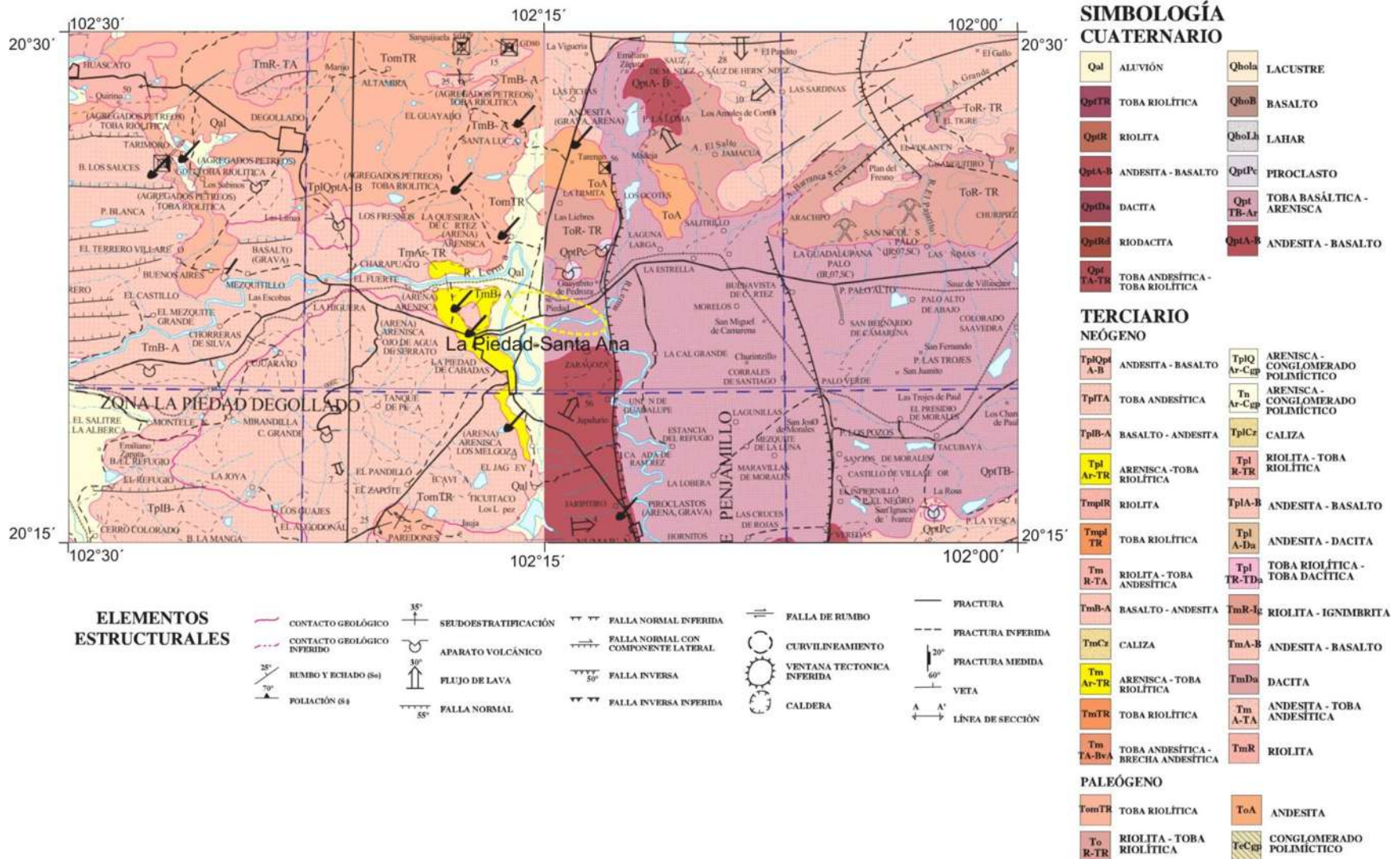


Figura 8. Geología local de La Piedad de Cabadas, Michoacán, Santa Ana Pacueco, Guanajuato (Tomado y modificado de la Carta Geológico-Minera: Querétaro, F14-10 Querétaro, Guanajuato, Michoacán, Jalisco y Estado de México, Esc. 1:250,000 publicada 1999 y Guadalajara, F13-12 Jalisco, Michoacán y Guanajuato,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

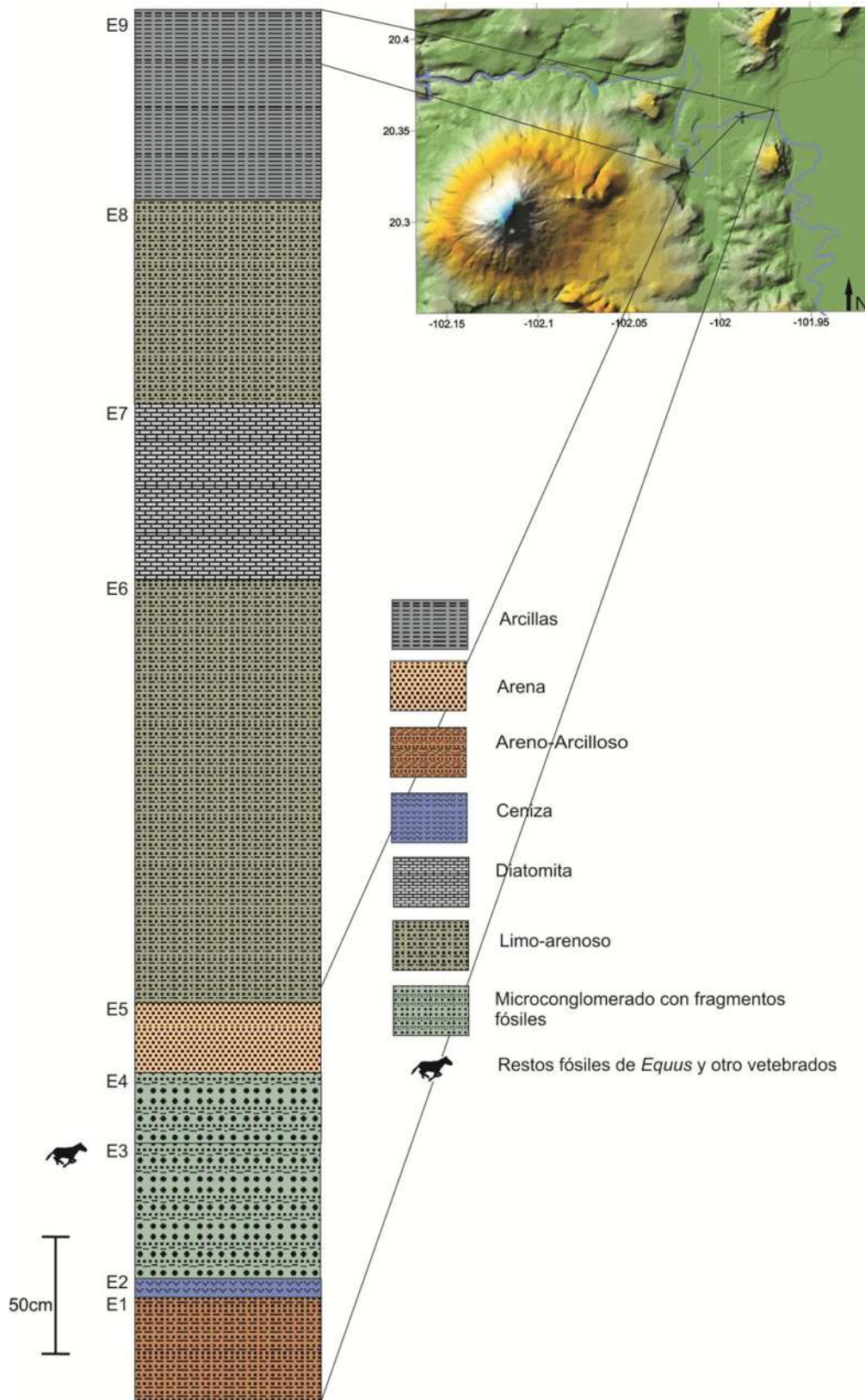


Figura 9. Columna estratigrafica tipo de La Piedad-Santa Ana.

CAPÍTULO I

Taxonomía y adaptaciones ecomorfológicas de tres especies de caballos de tres localidades del Pleistoceno tardío en México

Alejandro H. Marín-Leyva ^{a*}, María Teresa Alberdi ^b, María Luisa García-Zepeda ^a, Javier Ponce-Saavedra ^c, Peter Schaaf ^d, Joaquín Arroyo-Cabrales^f, Markus Bastir ^b.

Artículo en preparación

^a Laboratorio de Paleontología, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Edif. R 2°. Piso. Ciudad Universitaria, C.P. 58030, Morelia, Michoacán, México.

^b Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, José Gutiérrez Abascal, 2, 28006 Madrid, España.

^c Laboratorio de Entomología “Biol. Sócrates Cisneros Paz”, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Edif. B4 2°. Piso. Ciudad Universitaria. C.P. 58030, Morelia, Michoacán, México.

^d Laboratorio Universitario de Geoquímica Isotópica (LUGIS), Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación Científica S/N, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04150 México, D.F., México.

^f Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticul Álvarez Solórzano”, Subdirección de laboratorio y Apoyo Académico, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Moneda #16, Col. Centro, 06060 D.F., México.

*alexmanleyva@gmail.com

Resumen

El género *Equus* es el último representante de la Familia Equidae cuya historia evolutiva tiene aproximadamente 55 millones de años. Este género es abundante en los depósitos mexicanos del Pleistoceno. En el presente trabajo se analizan elementos de las extremidades distales (metacarpos y metatarsos terceros, primeras y segundas falanges del tercer dedo o dígito) de *E. cedralensis*, *E. conversidens* y *E. mexicanus* en tres localidades del Rancholabreano en México mediante técnicas de morfometría geométrica. El objetivo es conocer si la forma de cada elemento estudiado difiere entre las especies de équidos, y encontrar alguna relación ecomorfológica (forma vs sustrato). Los resultados comprueban la existencia de tres diferentes grupos de forma que se relacionan con las tres especies de caballo registradas en las localidades estudiadas, además de existir elementos diagnósticos explicativos y poco explicativos para la diferenciación de las tres especies de caballo del Pleistoceno en México. Finalmente con base en los tres diferentes ecomorfos se deduce que las especies pudieron vivir en microhábitats diferentes y por lo tanto poder vivir en el mismo macrohábitat, además debido a la variedad de ecomorfos en las localidades en estudio se deduce que eran ambientes heterogéneos.

Palabras clave: Rancholabreano, extremidades distales, équidos, morfometría geométrica.

Abstract

The genus *Equus* is the last member of the Equidae family whose evolutionary history is about 55 million years. This genus is abundant in Mexican Pleistocene deposits. Elements of the distal extremities (third metacarpals and metatarsals, first and second phalanx of the third digit) of three horse species (*Equus cedralensis*, *E. conversidens* and *E. mexicanus*) from three localities of Mexican RanchoLabrean were analyzed using geometric morphometric techniques, with the aim of know whether the shape of each element studied differs among species of horses and also find some ecomorphological connection (form vs. substrate). The results prove the existence of three different groups related with the three species of horses registered in the localities studied, indicating also existence of diagnostic elements for the differentiation of the three species of the Pleistocene horses in Mexico. Finally, based on the three different ecomorphs is deduced that the species could live in different microhabitats and therefore be able to live in the same macrohabitat, also the variety of ecomorphs suggest heterogeneous environments in the study localities.

Key words: RanchoLabrean, distal extremities, equids, geometric morphometric.

Introducción

La familia Equidae Gray, 1821 es un grupo monofilético cuyo registro más antiguo provienen del Eoceno temprano de Norteamérica. Los miembros de esta familia tuvieron una amplia radiación filogenética y adaptativa a partir del Mioceno al Pleistoceno, evidente sobre todo en el número de taxones, sus elementos dentales, extremidades y la masa corporal (MacFadden, 1992; Alberdi *et al.*, 2014).

En México la taxonomía del género *Equus* es complicada sobre todo para los depósitos del Pleistoceno, en donde se han registrado 25 especies, 13 de las cuales son encontradas en una sola localidad, nombradas a partir de caracteres morfológicos con una alta variación (Winans, 1985, 1989; Alberdi *et al.*, 2014)

Los trabajos más recientes que pretenden sintetizar la taxonomía de los caballos del Pleistoceno en México, usan datos morfométricos lineales en elementos craneales y postcraneales y se enfocan principalmente en los restos de tres localidades: Cedral en San Luis Potosí (Alberdi *et al.*, 2003, 2014), La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana en Michoacán-Guanajuato (Marín-Leyva, 2011), indicando la presencia de al menos tres especies de équidos durante el Rancholabreano (*North American Land Mammal Age*).

Las especies registradas para el Rancholabreano en México son: *Equus cedralensis* Alberdi *et al.*, 2014 un équido de talla pequeña, de extremidades gráciles y baja masa corporal, que pudo haber habitado zonas con suelo compactados, *E. conversidens* Owen, 1869 un caballo de talla media, extremidades robustas y mediana masa corporal, que pudo habitar zonas tanto de suelos compactos como sueltos y *E. mexicanus* Hibbard, 1955, especie de talla grande, extremidades robustas y gran masa corporal que pudo haber vivido en áreas de suelo poco compactados o sueltos (Marín-Leyva, 2011; Alberdi *et al.*, 2014).

En el presente trabajo se analizan elementos postcraneales de tres especies de caballos (*Equus cedralensis*, *E. conversidens* y *E. mexicanus*) de tres localidades del Pleistoceno tardío, dos en el centro occidente y una en el centro norte de México, mediante técnicas de morfometría geométrica en dos dimensiones, con la

finalidad de conocer si la forma de cada elemento estudiado difiere entre especies, si esta información tiene aplicaciones taxonómicas y determinar si existe alguna relación ecomorfológica entre la forma y el sustrato.

Morfometría lineal y geométrica en caballos fósiles

Los estudios de morfometría se basan en el análisis de la forma (*shape*). La forma es una aproximación al entendimiento de las diversas causas de la variación y la transformación morfológica, atribuidas a una variedad de procesos biológicos que producen las diferencias en la forma entre individuos o sus partes, como el desarrollo ontogénico, la adaptación a los factores geográficos locales, o diversificación evolutiva a largo plazo (Zeldith *et al.*, 2004; Slice, 2007).

La morfometría tradicional o lineal se encarga del estudio de medidas como por ejemplo la longitud, profundidad y anchura entre dos puntos de una forma (Fink, 1990; Zeldith *et al.*, 2004; Hammer y Harper, 2006).

La morfometría geométrica (MG) es el estudio de las coordenadas cartesianas de los puntos anatómicos (Landmarks o Semi-landmarks) que deben cumplir ciertas características como: ser homólogos, consistentes y que cubran adecuadamente la forma a estudiar. La MG se apoya en técnicas estadísticas multivariantes como son el General Procrustes Analysis (GPA) la cual coloca los Landmarks de todos los especímenes en un sistema común coordinado, en donde las diferencias en el sistema de los Landmarks reflejen la diferencias en la configuración de las formas, el análisis de componente principales (ACP), el análisis de varianza canónica (AVC) y el análisis de Funciones Discriminantes (AD) se utilizan para explorar y clasificar grupos de formas (Zeldith *et al.*, 2004; Slice, 2007).

Los trabajos de morfometría lineal en caballos del Pleistoceno están enfocados principalmente en taxonomía con aproximaciones paleoecológicas (Winans, 1985, 1989; Alberdi *et al.*, 1998, 2003, 2014; Prado y Alberdi, 1994), salvo uno orientado en ecomorfología (Eisenmann, 1984).

Mientras que en su mayoría los trabajos de MG en caballos del Pleistoceno tienen un enfoque ecomorfológico (Bignon *et al.*, 2005; Van Asperen, 2010) ya que

estos podrían dar información sobre cómo las especies se adaptan a variaciones ambientales a través de un rango de espacio temporal y cuanta variación puede ocurrir en una especie en respuesta a la presión ambiental (Van Asperen, 2010), también existe un ejemplo que utiliza la MG con fines taxonómicos en équidos del Mioceno (Calvo y Salesa, 2006). El presente trabajo sería el primero en utilizar la MG en équidos del Pleistoceno en Norteamérica.

Conducta ecológica

La conducta ecológica es un factor importante para determinar el nicho de una especie por lo tanto, en parte, define el rango de presiones de selección a los que los animales están sujetos (Van Asperen, 2010). MacFadden (1992) menciona que existe evidencia que el comportamiento ecológico y de organización social de los caballos pacesores similar al de los équidos modernos evolucionó en el Mioceno medio. El desarrollo de extensivos ambientes de pastizal con una calidad de hábitat pobre y fuertes variaciones estacionales, el aumento del tamaño corporal y de territorio, la necesidad de evadir depredadores a través de la carrera, los llevó a evolución de un estilo de vida móvil. Por lo tanto la gama de adaptaciones de dieta y locomoción que pueden ser observadas en los équidos modernos encuentra su origen en sus ancestros neógenos (Van Asperen, 2010).

Influencia en la morfología

Desde un punto de vista funcional, el aspecto principal de la movilidad que influye en la proporción y morfología de los huesos de las extremidades es la velocidad máxima de carrera y la resistencia (Gregory, 1912; Steudel y Beattie, 1993).

En caballos así como en otras especies, la anatomía de las extremidades no puede ser optimizada para máxima velocidad de carrera sino para reducir al mínimo el consumo de energía durante todas las formas de locomoción (Christiansen, 2002).

En mamíferos corredores como los caballos la longitud total de la extremidad y la longitud relativa de los segmentos de la extremidad distal se correlacionan positivamente con la máxima velocidad de carrera (Garland y Janis, 1993; Van Valkenburgh, 1987). En caballos se cree que los segmentos distales de las

extremidades se relacionan con ambientes abiertos o cerrados, mientras que las terceras falanges estrechas o anchas lo hacen con suelos compactados o sueltos y los metápodos gráciles o robustos con condiciones secas o húmedas (Eisenmann, 1984).

Descripción de áreas de estudio

De las tres áreas de donde proviene el material en estudio dos pertenecen a la provincia morfotectónica del Cinturón Volcánico Trans-Mexicano (CVTM) y una ubicada en la Sierra Madre Oriental (SMOr) y tienen una edad del Pleistoceno tardío (*sensu* Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010). El área de La Cinta-Portalitos (LC-PT) está localizada entre las comunidades de La Cinta, Michoacán, y Portalitos, Guanajuato en la Cuenca de Cuitzeo. El área de estudio de La Piedad-Santa Ana (LP-SA) se localiza en la cuenca del bajo Lerma entre las ciudades de La Piedad de Cabadas, Michoacán, y San Ana Pacueco, Guanajuato. La localidad de Cedral (CE) municipio de Cedral en San Luis Potosí se encuentra en cuenca del Altiplano. Los restos fósiles de vertebrados de estas localidades se asignan al Rancholabreano (ca 160 ka a 9.5 ka *sensu* Bell *et al.*, 2004) NALMA (*North American Land Mammal Ages*). La asociación paleontológica es variada y extensa, comprendiendo numerosos taxones de vertebrados que incluyen mamíferos, reptiles y anfibios. Los perisodáctilos son el componente más numeroso en número de restos, seguido por los proboscidios, los cetartiodáctilos y los roedores.

El área de la LC-PT (Figura 1) tiene una geomorfología heterogénea que se subdivide en cuatro zonas: NE, con volcanes tipo escudo y fallas normales, parte Norte del graben de Cuitzeo; NW, edificios volcánicos monogenéticos y tipo escudo; SW, presencia de las rocas volcánicas más antiguas, y S, lago actual y zonas con drenaje alterado por la actividad agrícola (Marín-Leyva, 2011). Seis facies litológicas y paleontológicas se reconocen para esta localidad: Facies I, lacustre, arcillas y diatomita, baja energía y lago estable; Facies II, ígnea, arenas volcánicas, energía media; Facies III, fluvio-lacustre, arena y arcilla, energía media, Biofacies IV, fluvio-lacustre, microconglomerado, energía media con restos

fósiles de macro y micro-vertebrados; Facies V, lacustre, arcillas y diatomita, baja energía, y Facies VI, suelos, limo, baja energía. La fauna asociada incluye el mamut columbino (*Mammuthus columbi*), bisonte (*Bison* sp.), camello (*Camelops hesternus*), llama (*Hemauchenia* sp.), venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), venado bura (*Odocoileus hemionus*), tayasuido (*Platygonus* sp.), otros animales incluyen roedores *Microtus* sp., *Neotoma* sp., *Sigmodon* sp. y *Spermophilus* sp., la serpiente *Elaphe guttata*, los anfibios *Lithobates pipiens* y *Ambystoma* sp. (García-Zepeda, 2006; Pérez y Godínez, 2007; Marín-Leyva, 2008, 2011; Plata-Ramírez, 2012; Díaz-Sibaja, 2013; Díaz-Sibaja *et al.*, 2014; Gutiérrez-Bedolla, 2014).

El área LP-SA (Figura 1) tiene una geomorfología homogénea, subdividida en cuatro zonas: NW, parte del río Lerma entre sierras y colinas; W, parte de las planicies de Chapala; SW, edificio volcánico del Cerro Grande; SE, parte de las grandes planicies del río Lerma. Para esta localidad se reconocen seis facies litológicas y paleontológicas: Facies I, fluvio-lacustre, arcilla con arena, energía media y alta; Facies II, volcánica, arena, energía media; Biofacies III, micro y macro-conglomerados, alta energía con fósiles de macrovertebrados; Facies IV, arena y limo, energía media y alta; Facies V, lacustre, arcilla y diátomea, energía baja; y Facies VI, suelos, arcilla y limo, energía baja. En esta área también se tiene la presencia de restos de mamuts, bisontes, camellos, llamas, venados (Plata-Ramírez, 2012; Díaz-Sibaja, 2013; Díaz-Sibaja *et al.*, 2014; Gutiérrez-Bedolla, 2014).

El área del Cedral (Figura 1) cuenta con diferentes depósitos fosilíferos, resultado de la presencia de arroyos secos que formaban un lago en el pasado. Presenta una geomorfología homogénea se caracteriza por una llanura plana, que forma parte de un valle flanqueado por tres sierras, la de catorce al SE, la de Jicote SW, y la sierra El Azul W (Reyes y Flores, 2012). Respecto a la estratigrafía, todas las capas son de carácter sedimentario en un medio acuoso, existen diferentes facies lacustres compuestas por arcilla, turba y palizada. Varios horizontes de fauna se encuentran en el depósito, estas capas tenían abundantes restos de huesos, mayormente aislados y dispersados, sin embargo una gran

concentración de huesos de caballos fue descubierta entre dos en las capas X y XII con fechamientos de radiocarbono entre 30,000 y 25,000 años AP (antes del presente) (Mirambell, 2012; Alberdi *et al.*, 2014). En esta área se tiene registro de tapires (*Tapirus* sp.), lobos (*Canis dirus*), leones (*Panthera leo atrox*), camellos (*Camelops* sp.) mastodontes (*Mammot americanum*), mamuts, así como micromamíferos y otros vertebrados (Álvarez S. y Polaco, 1982).

Una composición similar de fauna se encuentra en ambos sitios del centro occidente de México, un hecho que contrasta con los diferentes ambientes que tiene cada localidad (lacustre en LC-PT y fluvial en LP-SA). Para el área donde se localiza LC-PT existen diferentes estudios paleoambientales que incluyen análisis de polen y diatomeas fósiles (Israde-Alcántara *et al.*, 2002, 2010; Caballero *et al.*, 2010), mientras que para el área de LP-SA no existe ninguno. En el área del centro norte de México (fluvial y lacustre en EC) se han hecho diferentes trabajos paleoambientales a partir de microvertebrados, moluscos y polen (Pérez-Crespo *et al.*, 2009; Olivera-Carrasco, 2012; Sánchez y Alvarado, 2012).

Materiales y métodos

Para los análisis de morfometría geométrica se usaron los métodos y técnicas propuestos por Bookstein (1991), Zeldith *et al.* (2004) y Slice (2007), utilizando los siguientes programas TPSutilW32.exe, TPSdig2W32.exe y MorphoJ 1.04a.

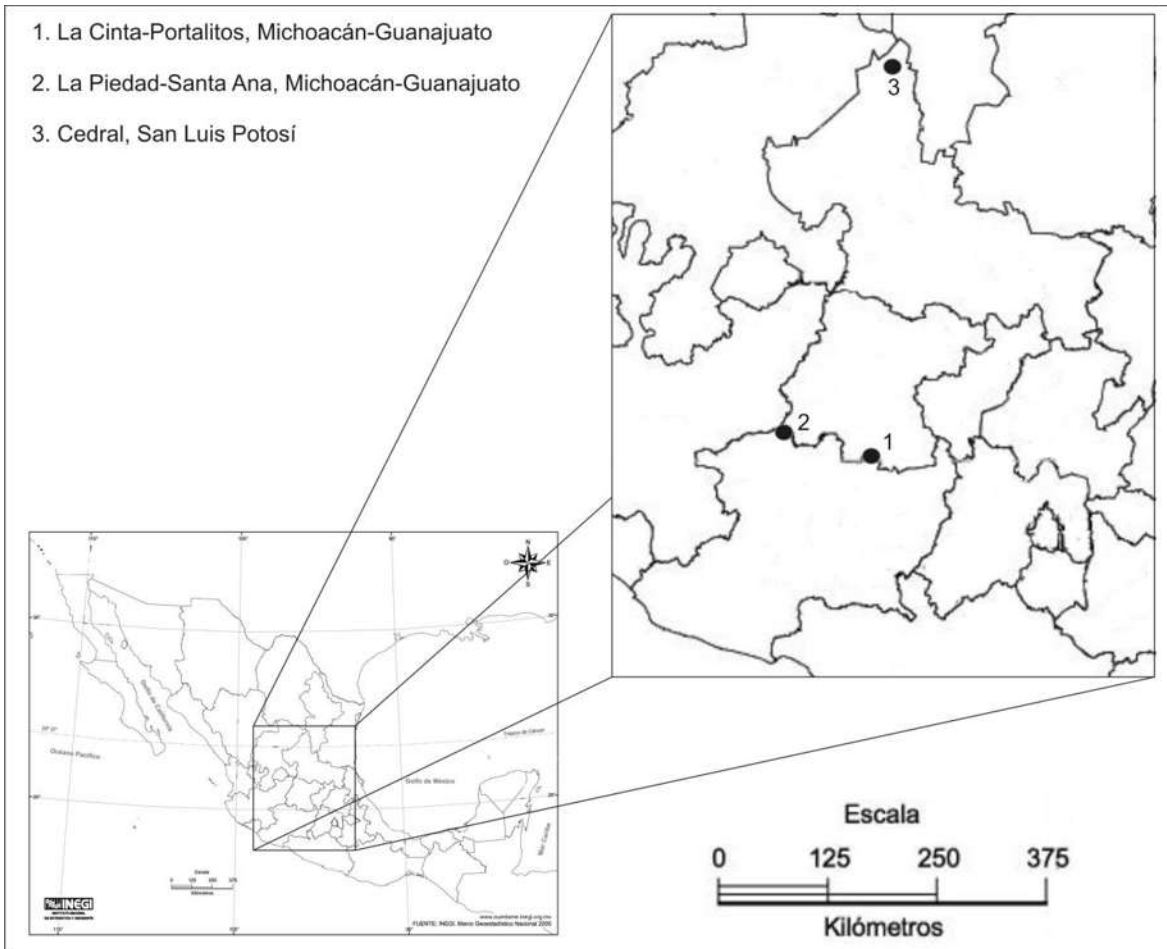


Figura 1. Localización geográfica de La Cinta-Portalitos, La Piedad-Santa Ana y Cedral.

Se analizaron restos de las tres especies de caballos, donde se incluyen las localidades de Michoacán (La Cinta-Portalitos, La Piedad-Santa Ana y Cedral). Los restos que se seleccionaron, dependiendo de su estado de conservación y ontogenia, fueron 16 metacarpos (MCIII) (La Piedad-Santa Ana: *E. cedralensis* (3) y *E. conversidens* (1)), (Cedral: *E. cedralensis* (5), *E. conversidens* (2) y *E. mexicanus* (2)), 17 metatarsos (MTIII) (La Cinta-Portalitos: *E. cedralensis* (1)), (La Piedad-Santa Ana: *E. conversidens* (1) y *E. mexicanus* (1)), (Cedral: *E. cedralensis* (6) y *E. mexicanus* (8)), 54 primeras falanges (1FIII) (La Cinta-Portalitos: *E. cedralensis* (2) y *E. conversidens* (9)), (La Piedad-Santa Ana: *E. conversidens* (2) y *E. mexicanus* (1)), (Cedral: *E. cedralensis* (21), *E. conversidens* (4) y *E. mexicanus* (15)), y 56 segundas falanges (2FIII) (La Cinta-Portalitos: *E. cedralensis* (4) y *E. conversidens* (16)), (La Piedad-Santa Ana: *E. cedralensis* (1),

E. conversidens (1)), (Cedral: *E. cedralensis* (19), *E. conversidens* (2) y *E. mexicanus* (13)). Los fósiles se encuentran depositados en la colección paleontológica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, en el museo de sitio de La Piedad Cabadas y la colección del laboratorio de Arqueozoología del Instituto Nacional de Antropología e Historia.

A cada uno de los elementos seleccionados se les tomó una fotografía con la misma escala, la misma distancia entre el ocular y el fósil, el mismo ángulo y la misma máquina fotográfica (Modelo cámara).

Para el análisis de las fotografías se hicieron los siguientes procedimientos y se utilizaron los siguientes softwares: el programa TPSÚtilW32.exe para crear un archivo TPS, después el mismo archivo se trabajó con TPSdig2W32.exe, en el cual se marcaron los Landmarks (14 en MCIII, 17 en MTIII, 10 en 1FIII, 8 en 2FIII); los cuales fueron marcadas en puntos homólogos y se eligieron con base en las variables de morfometría lineal (Eisenmann *et al.*, 1988) (Figura 2 y 3). El archivo resultante de este proceso se guardó en bloc de notas.

Después usando el software MorphoJ, se alinearon los datos usando el análisis general de procrustes (GPA), se generó una matriz de covarianza la cual se utiliza para hacer un análisis de componentes principales con la finalidad de explorar los posibles grupos de formas (*shapes*).

Usando las coordenadas procrustes se hizo un análisis de varianza canónica (CVA), método que encuentra un conjunto de ejes (combinación lineal de variables), que permite discriminar entre dos o más grupos. El CVA tiene una prueba de significancia entre los grupos y calcula las variables canónicas de todos los especímenes.

Resultados

Los resultados de ACP (Cuadro 1), gráficos de los ACP (Figura 4a y b; 5 a y b) y de los AVC (Cuadro 2) y los gráficos de los AVC (Figura 6a y b; 7a y b) se describen enseguida:

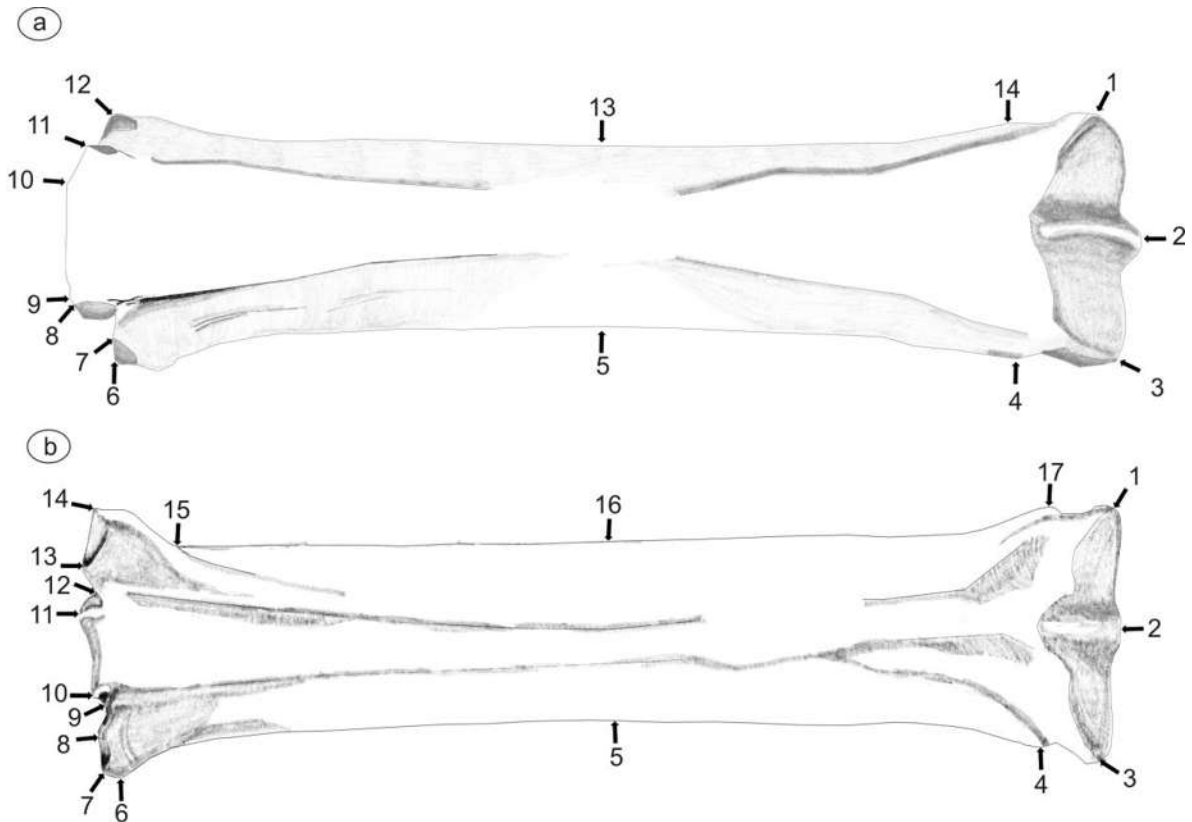


Figura 2. Landmarks de los Metacarpos y Metatarso terceros. a) Metacarpo: 1. Borde del cóndilo lateral, 2. Borde de la quilla, 3. Borde del cóndilo medial, 4. Ancho máximo medial de superficie supra-articular distal, 5. Ancho mínimo medial de la diáfisis, 6. Borde superior externo de la superficie articular del II metacarpo, 7. Borde superior interno de la superficie articular del II metacarpo, 8. Borde externo palmar de la superficie articular del trapezoide, 9. Borde interno palmar de la superficie articular del trapezoide, 10. Borde interno palmar de la superficie articular del uncinato, 11. Borde externo palmar de la superficie articular del uncinato, 12. Borde de la superficie articular del IV metacarpo, 13. Ancho mínimo lateral de la diáfisis, 14. Ancho máximo lateral de superficie supra-articular distal. b) Metatarso: 1. Borde del cóndilo lateral, 2. Borde de la quilla, 3. Borde del cóndilo medial, 4. Ancho máximo medial de superficie supra-articular distal, 5. Ancho mínimo medial de la diáfisis, 6. Borde inferior externo de la superficie articular externa del II metatarso, 7. Borde superior externo de la superficie articular externa del II metatarso, 8. Borde superior interno de la superficie articular externa del II metatarso, 9. Borde inferior de la superficie articular interna del II metatarso, 10. Borde superior de la superficie articular interna del II metatarso, 11. Borde superior de la superficie articular interna del IV metatarso, 12. Borde inferior de la superficie articular interna del IV metatarso, 13. Borde superior interno de la superficie articular externa del IV metatarso, 14. Borde superior externo de la superficie articular externa del IV metatarso, 15. Inicio de la curvatura en la diáfisis lateral en la zona proximal, 16. Ancho mínimo lateral de la diáfisis, 17. Ancho máximo lateral de superficie supra-articular distal.

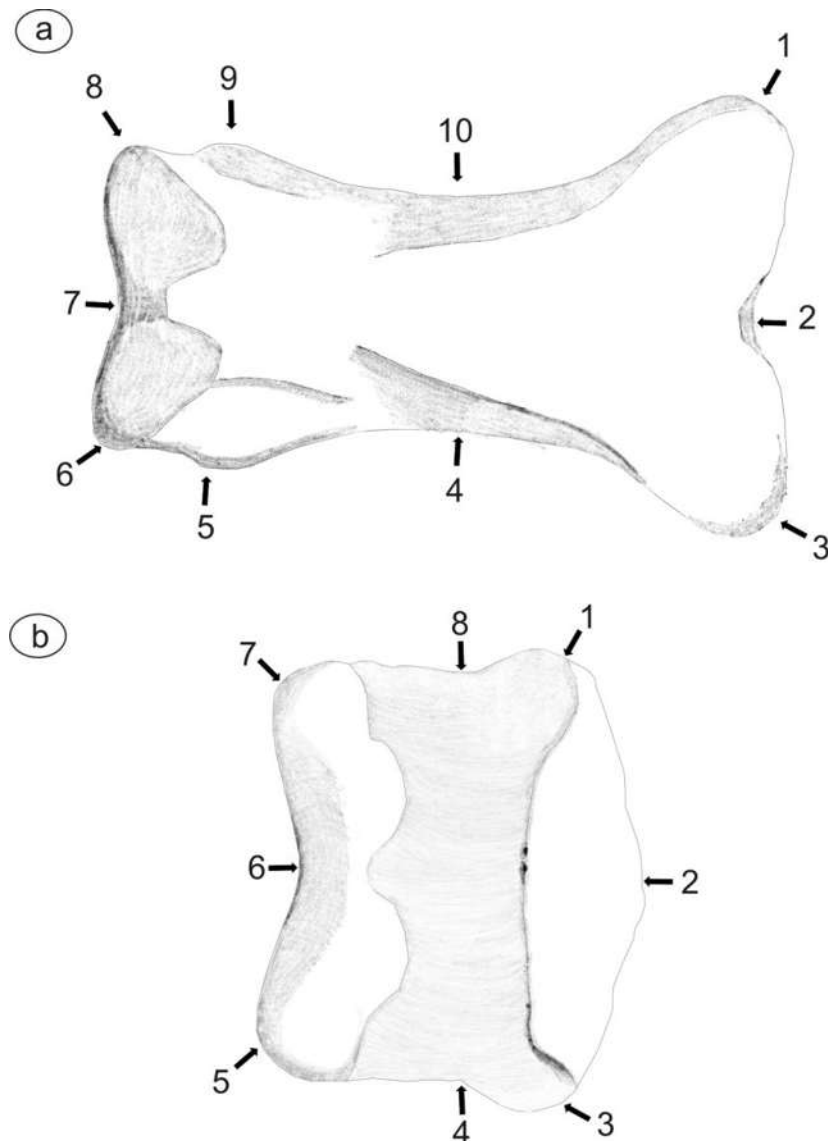


Figura 3. Landmarks de la primera y segunda falange del tercer dígito. a) Primera falange del tercer dígito: 1. Borde del tubérculo de inserción lateral, 2. Borde palmar del estrechamiento intermedio, 3. Borde del tubérculo de inserción medial, 4. Ancho mínimo medial de la diáfisis, 5. Borde del tubérculo de inserción ligamentosa medial, 6. Borde del cóndilo medial, 7. Borde medio de la superficie articular proximal, 8. Borde del cóndilo lateral, 9. Borde del tubérculo de inserción ligamentosa medial, 10. Ancho mínimo lateral de la diáfisis. b) Segunda falange del tercer dígito: 1. Borde medial de la superficie articular proximal, 2. Borde máximo de la superficie articular proximal, 3. Borde lateral de la superficie articular proximal, 4. Ancho mínimo lateral de la diáfisis, 5. Borde del cóndilo lateral, 6. Borde mínimo de la superficie articular distal, 7. Borde del cóndilo medial de la superficie distal, 8. Ancho mínimo medial de la diáfisis.

Descripción de los ACP (Cuadro 1)**MCIII**

El análisis de componentes principales del MCIII nos indica que los dos primeros componentes acumulan el 90.766% de la varianza. El componente 1 reúne el 85.555% y el 2 el 5.211% de la varianza (Cuadro 1). Con el primer componente se pueden diferenciar dos grupos de forma clara, una forma grácil y alargada, la mayoría asignados a la especie *E. cedralensis*, y una de forma robusta, la mayoría representantes de *E. mexicanus* y una forma intermedia donde se encuentran individuos de *E. conversidens* y *E. cedralensis* (Figura 4a).

MTIII

El análisis de componentes principales del MTIII indica que los dos primeros componentes acumulan el 74.558% de la varianza. El componente 1 reúne el 55.488% y el 2 el 19.071% de la varianza (Cuadro 1). Con el primer componente se pueden diferenciar dos grupos de forma clara, una forma grácil y alargada la mayoría asignados a *E. cedralensis*, y uno de talla robusta la mayoría pertenecientes a *E. mexicanus* y una forma intermedia donde se encuentra el único individuo de *E. conversidens* y otros de *E. cedralensis* y *E. mexicanus* (Figura 4b).

1FIII

El análisis de componentes principales del 1FIII nos indica que los dos primeros componentes acumulan el 89.182% de la varianza. El componente 1 reúne el 84.696% y el 2 el 4.487% de la varianza (Cuadro 1). Con el primer componente se pueden diferenciar tres grupos de forma, una grácil y alargada la mayoría asignados a *E. cedralensis*, y una forma no muy grácil o robusta compuesto en su mayoría por individuos de *E. conversidens* y algunos de *E. cedralensis* y *E. mexicanus*, y un grupo de forma robusta la mayoría pertenecientes a *E. mexicanus* (Figura 5a)

2FIII

El análisis de componentes principales de la 2FIII nos indica que los dos primeros componentes acumulan el 75.484% de la varianza. El componente 1 reúne el 68.110% y el 2 el 7.373% de la varianza (Cuadro 1). Con el primer

componente se pueden diferenciar dos grupos de forma clara, una forma rectangular, más estrecha en la articulación distal que en la articulación proximal con una mezcla de individuos de *E. cedralensis* y *E. conversidens*, y uno forma cuadrada, con una anchura similar en las articulaciones distales y proximales donde la mayoría pertenecen a *E. mexicanus* y con un individuo de *E. conversidens* y otro *E. cedralensis*, y una forma cuadrada, con la articulación distal ligeramente más ancha que la proximal donde se encuentra la mayor parte de los individuos de *E. conversidens* mezclados con *E. cedralensis* y algunos *E. mexicanus* (Figura 5b).

Descripción de los AVC (Cuadro 2)

MCIII

En el análisis de varianza canónica hecho a los MCIII encontramos diferencias significativas entre los grupos (Mahalanobis: $P=0.0130$), con el eje canónico 1 se pueden diferenciar dos grupos de forma, uno con todo los individuos de *E. mexicanus* y otro con los de *E. cedralensis* y *E. conversidens*, estas dos especies separadas por el eje canónico dos (Cuadro 2, Figura 6a).

MTIII

En el análisis de varianza canónica hecho a los MTIII no encontramos diferencias significativas entre los grupos (Mahalanobis: $P=0.0788$), posiblemente debido a que el grupo *E. conversidens* tiene un solo representante, sin embargo, con el eje canónico 1 se pueden diferenciar dos grupos de forma, uno con todo los individuos de *E. mexicanus* y otro con los especímenes de *E. cedralensis*, con el eje canónico dos se puede diferenciar un único representante de *E. conversidens* (Cuadro 2, Figura 6b).

1FIII

En el análisis de varianza canónica de 1FIII encontramos diferencias significativas entre los grupos (Mahalanobis: $P=0.0001$), con el eje canónico 1 se pueden diferenciar dos grupos de forma, uno con la mayor parte de los individuos de *E. cedralensis* y otro con los especímenes de *E. mexicanus* con algunos de *E. cedralensis*, con el eje canónico dos se pueden diferenciar un grupo con todo los individuos de *E. conversidens* (Cuadro 2, Figura 7a).

2FIII

En el análisis de varianza canónica de las 2FIII encontramos diferencias significativas entre los grupos (Mahalanobis: $P=0.0001$), con el eje canónico 1 se pueden diferenciar dos grupos de forma, uno de la mayoría de los individuos de *E. mexicanus* y uno de *E. conversidens*, otro grupo con la mayor parte de los individuos de *E. cedralensis* y *E. conversidens*, estas dos especies separadas por el eje canónico dos (Cuadro 2, Figura 7b).

Cuadro 1. Eigenvalores, porcentaje y porcentaje acumulado de explicación de la varianza de los tres primeros componentes principales de los MCIII, MTIII, 1FIII y 2FIII.

MCIII				MTIII			
Componente	Eigenvalores	% Varianza	Acumulada %	Componente	Eigenvalores	% Varianza	Acumulada %
1	0.00122984	85.555	85.555	1	0.00092773	56.886	56.886
2	0.00007491	5.211	90.766	2	0.00032801	20.113	76.999
3	0.0000344	2.393	93.159	3	0.00016128	9.889	86.888
1FIII				2FIII			
Componente	Eigenvalores	% Varianza	Acumulada %	Componente	Eigenvalores	% Varianza	Acumulada %
1	0.00646491	84.696	84.696	1	0.00243341	68.11	68.11
2	0.00034248	4.487	89.182	2	0.00026343	7.373	75.484
3	0.00020175	2.643	91.826	3	0.00021246	5.947	81.431

Cuadro 2. Eigenvalores, porcentaje y porcentaje acumulado de explicación de los dos primeros ejes del análisis de varianza canónica de MCIII, MTIII, 1FIII y 2FIII.

MCIII				MTIII			
Variable canónica	Eigenvalores	% Varianza	Acumulada %	Variable canónica	Eigenvalores	% Varianza	Acumulada %
1	10.4124677	86.955	86.955	1	14.2514305	89.180	89.180
2	1.56205343	13.045	100	2	1.82838163	10.820	100
1FIII				2FIII			
Variable canónica	Eigenvalores	% Varianza	Acumulada %	Variable canónica	Eigenvalores	% Varianza	Acumulada %
1	3.3422528	63.575	63.575	1	2.08687762	81.812	81.812
2	1.91489906	36.425	100	2	0.46394608	18.188	100

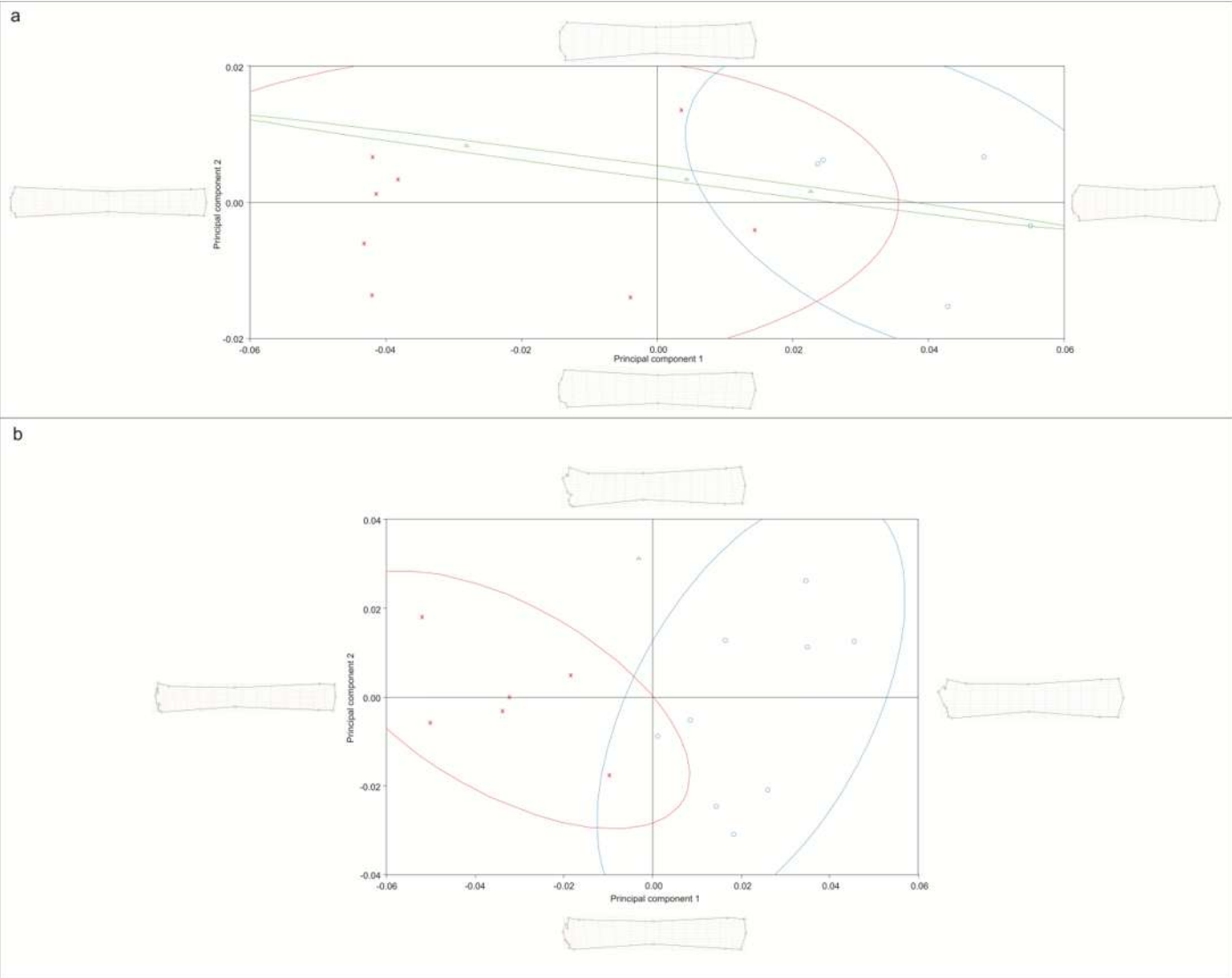


Figura 4. Representación gráfica del ACP. a) MCIII, b) MTIII. Elipses de densidad del 95%. Símbolos: asterisco = *E. cedralensis*; triangulo = *E. conversidens* y circulo = *E. mexicanus*.

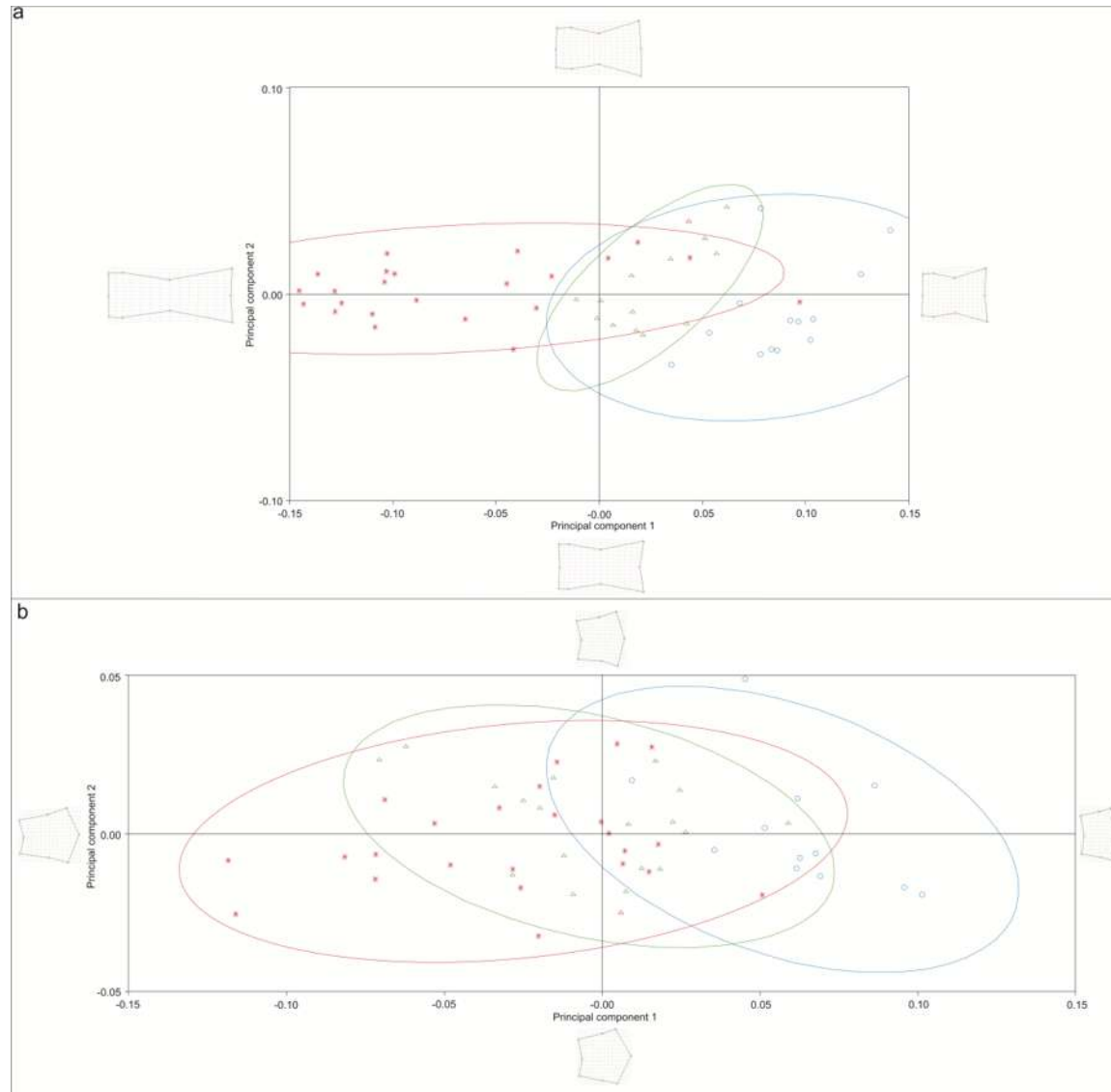


Figura 5. Representación gráfica del ACP. a) 1FIII, b) 2FIII. Elipses de densidad del 95%. Símbolos como en la figura 4.

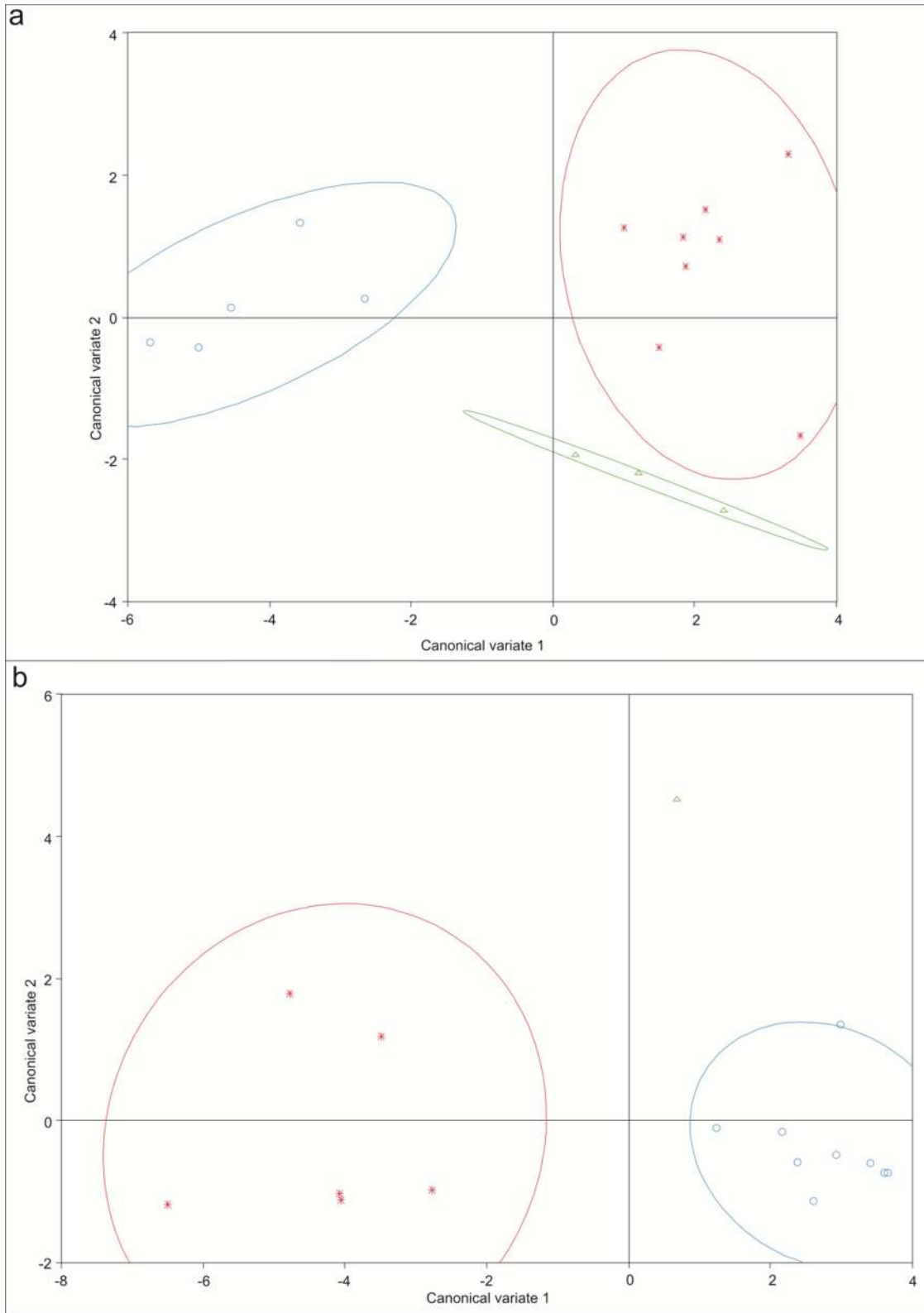


Figura 6. Representación gráfica del AVC. a) MCIII, b) MTIII. Elipses de densidad del 95%. Símbolos como en figura 4.

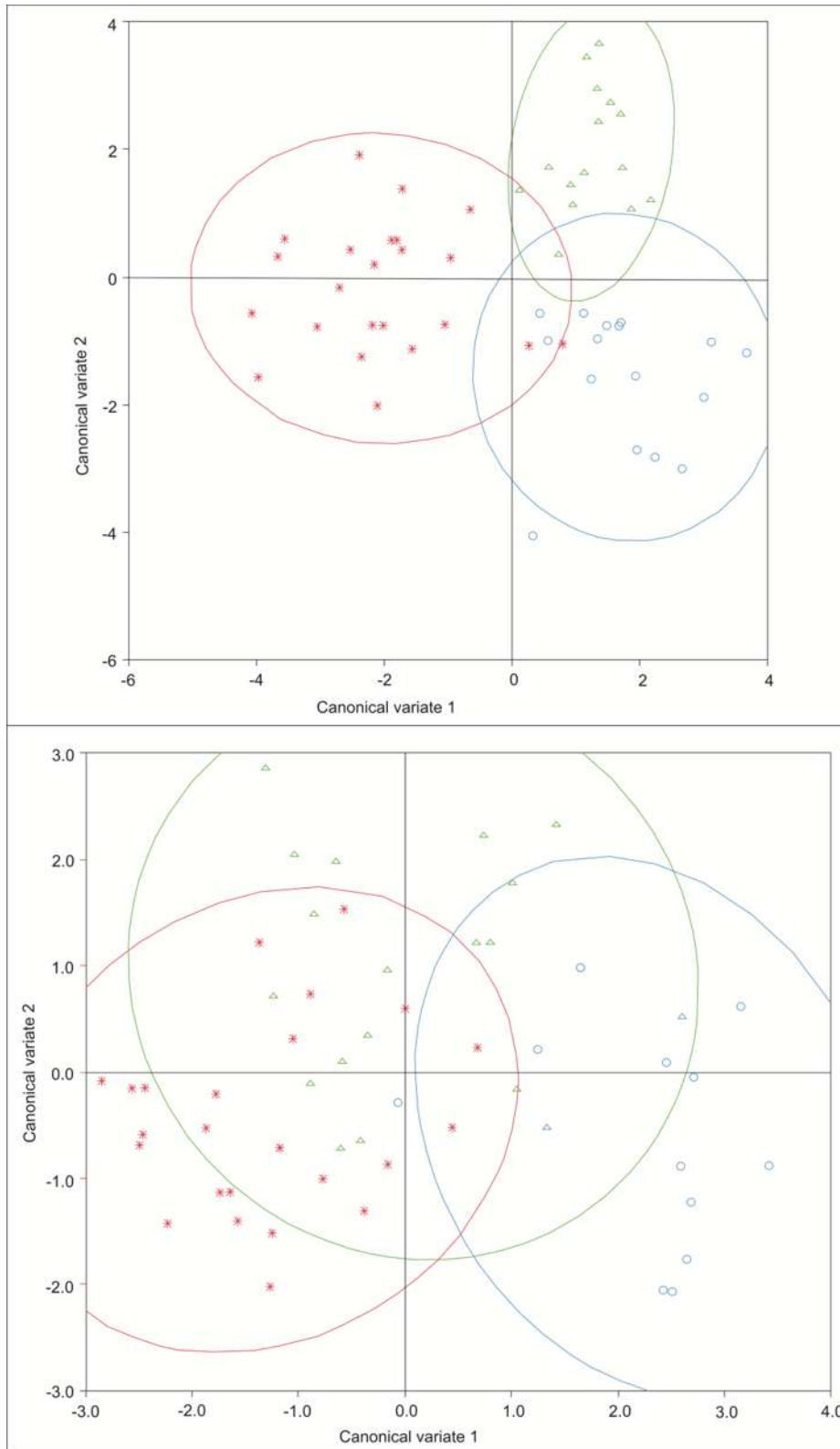


Figura 7. Representación gráfica del AVC. a) 1FIII, b) 2FIII. Elipses de densidad del 95%. Símbolos como en figura 4.

Discusión

Taxonomía

El análisis de MG realizado a los MCIII y MTIII comprueba que existen tres formas para esta estructura anatómica, una forma grácil y alargada (*E. cedralensis*), una robusta y alargada (*E. mexicanus*) y una forma intermedia (*E. conversidens*).

En el análisis de la 1FIII se comprueba también la existencia de tres grupos de forma, el grupo grácil (*E. cedralensis*), el robusto (*E. mexicanus*) bien diferenciados, el grupo de forma mediana (*E. conversidens*) parece tener características de forma similares a los otros dos grupos pero al tener un mayor número de muestras se observa una más clara separación de las otras dos formas en este análisis en relación de MCIII y MTIII. Sin embargo, se debe tener en cuenta que esta estructura presenta diferencias cuando se trata de las 1FIII anteriores y posteriores, lo que puede crear cambios de forma y por la tanto grupos heterogéneos.

En el 2FIII se comprueba la existencia de tres grupos, con elementos que pertenecen a las tres diferentes especies en cada grupo, por lo que de todas las estructuras anatómicas 2FIII es en la que presenta menor claridad para separar especies en los grupos de los huesos analizados y es la estructura que presenta mayor variación en forma de las analizadas, esto podría ser debido a las diferencias entre las anteriores y las posteriores, además como se menciona en Alberdi *et al.* (2014), las diferencias entre las especies en esta estructura sólo es en talla.

De las estructura analizadas los MCIII, MTIII y 1FIII, son las que muestran mayor claridad en la separación de los grupos de forma, mientras que la 2FIII que tiene una mayor mezcla de individuos de diferentes especies, estas diferencias en la discriminación se podrían deber al mayor número de Landmarks usados en las MCTIII, MTIII y 1FIII en relación con la 2FIII, lo que reflejaría mejor las formas analizadas.

Ecomorfología relación entre forma y sustrato

Los resultados muestran tres ecomorfos relacionados con tres especies (*E. cedralensis*, *E. conversidens* y *E. mexicanus*) cuyas características en forma en los elementos estudiados les pudieron dar la capacidad de habitar microambientes diferentes y por lo tanto poder vivir en el mismo macrohábitat. A continuación se describe cada uno de los ecomorfos y los posibles ambientes en los que pudieron vivir.

El análisis de MG indica que la especie *E. cedralensis* tenía metápodos (MCIII y MTIII) alargados, gráciles. Las primeras (1FIII) y segundas (2FIII) falanges angostas en la articulación distal, con lo que se podría aventurar la posibilidad de que las terceras falanges también fueran estrechas (3FIII). Estas características son relacionadas por Eisenmann (1984) con ambientes abiertos y condiciones secas y suelos compactados, como podría ser un pastizal o bosque abierto, hábitats que posiblemente existieron en las localidades en estudio (Pérez-Crespo *et al.*, 2009; Marín-Leyva *et al.*, 2011; Alberdi *et al.*, 2014).

Los análisis de MG muestran que la especie *E. conversidens* presentaba una forma intermedia en los huesos analizados en relación con *E. cedralensis* y *E. mexicanus*, tenía metápodos (MCIII y MTIII) alargados, medianamente robustos y ligeramente anchos en las epífisis. Las primeras (1FIII) y las segundas (2FIII) falanges son medianamente alargadas y ligeramente robustas en la articulación distal por lo que también podríamos aventurar que sus terceras falanges (3FIII) fueran algo más anchas que las de *E. cedralensis*. Estas características son correlacionadas por Eisenmann (1984) con ambientes abiertos y cerrados, condiciones secas o húmedas y suelos compactados o sueltos, como podría ser un pastizal, bosque abierto, bosque cerrado, hábitats que posiblemente existieron en las localidades en estudio (Pérez-Crespo *et al.*, 2009; Marín-Leyva *et al.*, 2011; Alberdi *et al.*, 2014).

Los resultados del análisis de MG indican que la especie *E. mexicanus* tenía metápodos (MCIII y MTIII) alargados y muy robustos. Las primeras (1FIII) y segundas (2FIII) falanges son compactas, robustas y anchas en la articulación distal que permitirían aventurar que las terceras falanges fueran más amplias

(3FIII). Para Eisenmann (1984) estas características indicarían ambientes abiertos y cerrados, con condiciones húmedas y suelos poco compactados, como podrían ser pastizales, bosques abiertos, zonas de humedales, hábitats que posiblemente existieron en las localidades en estudio (Pérez-Crespo *et al.*, 2009; Marín-Leyva *et al.*, 2011; Alberdi *et al.*, 2014).

Se recomienda el análisis de las terceras falanges mediante técnicas de MG ya que su forma parece estar muy ligada al substrato (Eisenmann, 1984) pero desgraciadamente es un elemento que generalmente aparece alterado o fragmentado y son pocas las localidades donde se puede disponer de ejemplares completos. Por ejemplo de las tres localidades estudiadas en este trabajo sólo se disponen 3FIII completas en la localidad Cedral y no de las tres especies reseñadas.

A partir de los distintos ecomorfos detectados en las localidades en estudio y las características inferidas en relación con los datos de Eisenmann (1984), se deduce que en las tres áreas en estudio dominarían ambientes heterogéneos, abiertos y cerrados, con suelos compactos y sueltos además de condiciones secas y húmedas.

Conclusiones

El análisis de morfometría geométrica de los MCIII, MTIII y 1FIII comprueba la existencia de tres diferentes grupos de forma que se relacionan con las tres especies de caballos del Pleistoceno tardío en México. Se comprueba que 2FIII no es un elemento significativo a la hora de llevar a cabo este tipo de estudios debido a la uniformidad de su forma o a la poca variabilidad de la misma.

El análisis de morfometría geométrica demuestra que existen caracteres diagnósticos, explicativos y poco explicativos para la diferenciación de las tres especies de caballos del Pleistoceno en México.

El MCIII se considera un carácter diagnóstico para diferenciar entre *E. cedralensis* y *E. mexicanus*, sin embargo poco explicativo para discriminar *E. conversidens*. El MTIII, se considera un carácter diagnóstico para diferenciar las tres especies, sin embargo sólo se tiene un ejemplar de *E. conversidens* por lo

que se deben hacer análisis con mayor número de muestras para comprobarlo. La 1FIII es un carácter explicativo para diferenciar entre *E. cedralensis* y *E. mexicanus*, y poco explicativo para discriminar *E. conversidens*. El 2FIII no es un carácter explicativo para diferenciar entre las tres especies.

Se recomienda analizar las terceras falanges ya que serían un elemento muy interesante en este tipo de trabajos debido a que su forma parece estar muy ligada al substrato (Eisenmann, 1984), sin embargo, en los sitios en estudio es un elemento que generalmente aparece alterado o fragmentado y son pocos los ejemplares completos.

Los resultados muestran tres ecomorfos relacionados a tres especies (*E. cedralensis*, *E. conversidens* y *E. mexicanus*) y a la gracilidad de la parte distal de las extremidades, estas características en forma les pudieron dar la capacidad de habitar microambientes diferentes y por lo tanto poder vivir en el mismo macrohábitat, además debido a la variedad de ecomorfos en las localidades en estudio se puede deducir que eran ambientes heterogéneos.

Agradecimientos

El autor agradece a todos los estudiantes (Facultad de Biología, UMSNH) y los colegas de la *Organización Especial de Investigación*, en La Piedad que trabajaron en las campañas campo en las localidades aquí reportadas. También al Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticul Álvarez Solórzano” INAH. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca de AHM-L.

Referencias bibliográficas

- Alberdi, M. T., Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O. J., 2003, ¿Cuántas especies de caballo hubo en una sola localidad del Pleistoceno Mexicano?: Revista Española de Paleontología, 18 (2), 205-212.
- Alberdi, M.T., Arroyo-Cabrales, J., Marín-Leyva, A.H., Polaco, O.J., 2014, Study of Cedral Horses and their place in the Mexican Quaternary: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 31(2), 221-237.

- Alberdi, M. T., Ortiz, Jaureguizar, E., Prado, J, L., 1998, A quantitative review of european Stenonoid horse: *Journal of Paleontology*, 72 (2), 371-387.
- Álvarez S, T., Polaco, O. J., 1982 (1983), Restos pleistocénicos de dos especies de *Microtus* (Rodentia: Muridae), del norte de San Luís Potosí, México: México, *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 26, 47-53.
- Bell, C.J., Lundelius Jr., E.L., Barnosky, A.D., Graham, R.W., Lindsay, E.H., Ruez Jr., D.R., Semken Jr., H.A., Webb, S.D., Zakrzewsky, R.J., 2004, Chapter 7: The Blancan, Irvingtonian and Rancholabrean Mammal Ages, *in* Woodburne, M.O., (ed.), *Late Cretaceous and Cenozoic mammals of North America: Biostratigraphy and Geochronology*: New York, Columbia University Press., 232-314
- Bignon O., Baylac M., Vigne J-D., Eisenmann V., 2005, Geometric morphometrics and the population diversity of Late Glacial horses in Western Europe (*Equus caballus arcelini*): phylogeographic and anthropological implications: *Journal of Archaeological Science* 32, 375–391.
- Bookstein, F.L., 1991, *Morphometric Tools for Landmark Data*: Cambridge University Press, Cambridge.
- Caballero, M., Lozano-García, S., Vázquez-Selem, L., Ortega, B., 2010, Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 62(3), 359-377.
- Calvo, M.D.M., Salesa, M.J., 2006, Estudio de la morfología geométrica dental del équido mioceno *Anchitherium*: implicaciones paleoecológicas: *Estudios Geológicos*, 62 (1), 103-114.
- Christiansen, P., 2002, Locomotion in terrestrial mammals: the influence of body mass, limb length and bone proportions on speed: *Zoological Journal of the Linnean Society* 136, 685–714.
- Díaz-Sibaja, R., 2013, Los rumiantes (Ruminantia: Bovidae y Cervidae) del Pleistoceno (Rancholabreano) de dos sitios del centro-occidente de México: Morelia, Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, tesis maestría, 185 pp.

- Díaz-Sibaja, R., López-García, J.R., Arroyo-Cabrales, J., Jiménez-Hidalgo, E., Tejada-Alvarado, F., Ponce-Saavedra, J., García-Zepeda, M.L., 2014, Cérvidos (Cervidae) del Rancholabreano de Michoacán-Guanajuato (resumen), en XII Congreso Nacional de Mastozoología, Puebla de los Ángeles, Puebla de Zaragoza, México: México, Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., Memorias congreso (paleontología), 1.
- Eisenmann, V., 1984, Sur quelques caracteres adaptatifs du squelette d'*Equus* (Mammalia, Pesissodactyla) et leurs implications paleoecologiques, In: Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris, 4° ser., 6, section C, n° 2, pp 185-195.
- Eisenmann, V., Alberdi M. T., de Giuli C., Staesche., 1988, Collected papers after the "New York International *Hipparion* Conference, 1981" In *Studyng Fossil Horses, I, Methodology* Eds. M. Woodburne, M., Sondaar, P., (Eds), Leiden Netherlands, E.J. Brill Leiden. pp. 72.
- Ferrusquía-Villafranca, I., Arroyo-Cabrales, J., Martínez-Hernández, E., Gama-Castro, J., Ruiz-González, J., Polaco, O.J., Johnson, E., 2010, Pleistocene mammals of México: A critical review of regional chronofaunas climate change response and biogeographic provinciality: *Quarterary International*, 212, 53-104.
- Fink, W., 1990, Data acquisition in systematic biology en Rohlf, F. J., Bookstein, F.L., (eds) *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop held at the University of Michigan: Ann Arbor Michigan, The University of Michigan Museum of Zoology*, 9-21.
- García-Zepeda, M.L., 2006, *Nuovi dati Paleontologici dalla depressione lacustre di Cuitzeo Michoacán, México: Firenze, Toscana, Italia, Morelia, Universita degli studi di Firenze*, tesis doctoral, 115 pp.
- Gregory, W.K., 1912, Notes on the principles of quadrupedal locomotion and on the mechanism of the limbs in hoofed animals: *Annals of the New York Academy of Sciences* 22, 267–294.
- Garland, T., Janis, C.M., 1993, Does metatarsal/femur ratio predict maximal running speed in cursorial mammals?: *Journal of Zoology* 229, 133–151.

- Gutiérrez-Bedolla, M., 2014, La dieta y el hábitat de *Mammuthus columbi* (Falconer, 1857) en dos localidades del Pleistoceno tardío en el centro occidente de México: Morelia, Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, tesis maestría, 89 pp.
- Hibbard, C.J., 1955, Pleistocene vertebrates from the Upper Becerra (Becerra Superior) Formation, valley of Tequixquiac, Mexico, with notes on the other Pleistocene forms: University of Michigan, Museum of Paleontology Contributions, 12, 47-96.
- Hammer O, Harper D. A. T., 2006, Paleontological Data Analysis, Blackwell Publishing Ltd, India, pp 351.
- Israde-Alcántara, I., Garduño-Monroy, V.H., Ortega-Murillo, R., 2002, Paleoambiente lacustre del Cuaternario tardío en el centro del lago de Cuitzeo: Hidrobiologica, 2, 61-78.
- Israde-Alcántara, I., Velázquez-Durán, R., Socorro, M., García, L., Vázquez, G. D., Garduño-Monroy, V.H., 2010, Evolución Paleolimnológica del Lago Cuitzeo, Michoacán durante el Pleistoceno-Holoceno: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 62(3), 345-357.
- MacFadden, B.J., 1992, Fossil Horses, Systematics, Paleobiology, and Evolution of the Family Equidae: Cambridge University Press, Cambridge.
- Marín-Leyva, A.H., 2008, Especies de caballos (*Equus*: Equidae) del Pleistoceno tardío de La Cinta, Michoacán: Morelia, Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, tesis licenciatura, 102 pp.
- Marín-Leyva A.H., 2011, Caballos del Pleistoceno y sus paleoambientes en dos cuencas de Michoacán: Morelia, Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, tesis maestría, 167 pp.
- Mirambell, E.L., 2012, Las excavaciones en Rancho "La Amapola" Cedral, un sitio arqueológico-paleontológico, pleistocénico- holocénico con restos de actividad humana, Mirambell E.L., (Ed) Instituto Nacional de Antropología e Historia, México D.F. 31-70.

- Olivera-Carrasco M.T., 2012, Moluscos continentales de Cedral, un sitio del Pleistoceno final de México en Rancho “La Amapola” Cedral, un sitio arqueológico-paleontológico, pleistocénico- holocénico con restos de actividad humana, Mirambel E.L., (Ed) Instituto Nacional de Antropología e Historia, México D.F. 225-284.
- Owen, R., 1869, On fossil remains of Equines from Central and South America referable to *Equus conversidens* Ow. *E. tau* Ow., and *E. arcidens* Ow: Philosophical Transactions of Royals Society of London, 159, 559-573.
- Pérez, G.M.S., Godínez, G.V., 2007, Pequeños Vertebrados Fósiles y La Bioestratigrafía de La Cinta, Michoacán y Portalitos, Guanajuato: Morelia, Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, tesis licenciatura, 93 pp.
- Pérez-Crespo, V.A., Sánchez C.B., Arroyo-Cabrales, J., Alberdi, M.T., Polaco, O.J., Santos-Moreno, A., Morales-Puente, P., Benammi, M., Cienfuegos-Alvarado, E., 2009, La dieta y el hábitat del mamut y los caballos del Pleistoceno tardío de El Cedral: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 26(2), 347-355.
- Prado L. J., Alberdi M. T., 1994, A Quantitative Review of the Horses *Equus* from South America, The Palaentological Association, Palaeontology, 37(2), pp. 459-481.
- Plata-Ramírez, R. A., 2012, Camellos Fósiles de La Cinta–Portalitos y La Piedad–Santa Ana Michoacán y Guanajuato, México: Morelia, Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, tesis licenciatura, 70 pp.
- Reyes C.M., Flores D.A., 2012, La geología del área de Cedral en Rancho “La Amapola” Cedral, un sitio arqueológico-paleontologico, pleistocenico-holocenico con restos de actividad humana, Mirambel E.L., (Ed) Instituto Nacional de Antropología e Historia, México D.F. 21-30.
- Sánchez M.F., Alvarado J.L., 2012, Analisis palinológico en Rancho “La Amapola” Cedral, un sitio arqueológico-paleontológico, pleistocénico-holocenico con

- restos de actividad humana, Mirambel E.L., (Ed) Instituto Nacional de Antropología e Historia, México D.F. 285-294.
- Slice D, E., 2007, Geometric Morphometrics: Annual Review of Anthropology, 36:261–81.
- Steudel, K., Beattie, J., 1993, Scaling of cursoriality in mammals, Journal of Morphology 217, 55–63.
- Van Asperen E. N., 2010, Ecomorphological adaptations to climate and substrate in late Middle Pleistocene caballoid horses: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 297, 584–596.
- Van Valkenburgh, B., 1987, Skeletal indicators of locomotor behaviour in living and extinct carnivores, Journal of Vertebrate Paleontology 7, 162–182.
- Winans, M. C., 1985, Revision of North American fossil species of the genus *Equus* (Mammalia: Perissodactyla : Equidae): University of Texas, Austin Ph. D. Dissertation.
- Winans, M. C., 1989, A quantitative study of the North America fossil species of the genus *Equus*. In: The Evolution of the Perissodactyls (Ed. D.R. Prothero and R. M. Schoch) Oxford University Press, pp.263-297.
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., H. David Sheets, D. H., Fink W, L., 2004, Geometric Morphometrics for Biologists: a Primer, Elsevier Academic Press, USA, San Diego, California, pp 456.

CAPÍTULO II

Dietary adaptability of Late Pleistocene *Equus* from West Central Mexico

Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology xxx (2015) xxx–xxx



Contents lists available at ScienceDirect

Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/palaeoDietary adaptability of Late Pleistocene *Equus* from West Central MexicoAlejandro H. Marín-Leyva^{a,*}, Daniel DeMiguel^b, María Luisa García-Zepeda^a, Javier Ponce-Saavedra^c, Joaquín Arroyo-Cabrales^d, Peter Schaaf^e, María Teresa Alberdi^f^a Laboratorio de Paleontología, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Edif. B 2°, Piso, Ciudad Universitaria, C.P. 58030 Morelia, Michoacán, Mexico^b Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Edifici Z, Campus de la UAB, C/ de las Columnes s/n, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona, Spain^c Laboratorio de Entomología "Biol. Sócrates Cáceres Paz", Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Edif. B4 2°, Piso, Ciudad Universitaria, C.P. 58030, Morelia, Michoacán, Mexico^d Laboratorio de Arqueozoología "M. en C. Tizal Álvarez Solórzano", Subdirección de Laboratorio y Apoyo Académico, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Moneda #16, Col. Centro, 06060, Distrito Federal, Mexico^e Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de Investigación Científica 5/N, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04750 México, Distrito Federal, Mexico^f Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, José Gutiérrez Abascal, 2, 28002 Madrid, Spain

ARTICLE INFO

Article history:
Received 19 May 2015
Accepted 15 October 2015
Available online xxxxx

Editor: D.J. Bottjer

Keywords:
Equids
Dental mesowear/microwear
Paleoecology
Environment change
Rancholabrean

ABSTRACT

Most of the Pleistocene species of *Equus* from Mexico have been considered to be grazers and highly specialized on the basis of their craniodental features, and therefore analogous to their modern relatives from an ecological point of view. Here we rely on dental wear analyses of three different species of Rancholabrean *Equus* that exhibit differences in limb proportions and body mass and occurred in two different habitats in order to test whether species exhibited more heterogeneous dietary capabilities compared to modern horses. Overall, and although our analyses show grazer lifestyles, there is a significant degree of dietary variability among taxa according to the site, apparently as a response to differences in climate and environmental conditions, with intermediate feeding preferences on the basis of the last items consumed during the last days prior to death in some cases. Accordingly, fossil *Equus* might have been more sensitive to different environments and diverse in terms of dietary preferences, thus incorporating a higher proportion of browse vegetation if necessary, than their modern relatives. These results highlight the dietary plasticity of certain fossil species, and evidence the caution that should be paid when reconstructing the ecology of fossil species using their modern relatives as analogs.

© 2015 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

The horses of the genus *Equus* are the end members of a family with a wide geographic distribution and high diversity of genera and species (MacFadden, 2005). Several species of *Equus* inhabited large parts of North America during the late Pleistocene (Winans, 1989) and became extinct around 10,000 years ago in the New World (MacFadden, 2005).

Overall, extant *Equus* have a variable body mass, which reflects adaptation to different climates and habitats (from semi-desert habitats to high mountain ecosystems) (Alberdi et al., 1995; Rubenstein, 2011), and they have high-crowned (or hypsodont) dentitions (Damuth and Janis, 2011), and primarily grazer diets (Schulz and Kaiser, 2012), although leaves of trees and shrubs constitute a significant part of the diet of some populations (Mohr, 1971; Janzen, 1981; Berger, 1986).

Pleistocene *Equus* have been mainly considered to be grazer species based on their craniodental features and their dental wear signatures (Bravo-Cuevas et al., 2011; Mihlbachler et al., 2011), and they are therefore commonly used as indicators of open and arid ecosystems (MacFadden, 2005). However, several works based on dental mesowear

(Kaiser and Franz-Odenaal, 2004) and stable isotope signatures (Pérez-Crespo et al., 2009) have asserted that some horse *Equus* from the Pleistocene exhibited mixed feeder (both browsing and grazing) diets.

Equus were widely distributed in Mexico during the Rancholabrean, and occupied various morphotectonic provinces and different environments (Ferrusquia-Villafranca et al., 2010). This lead us to think that the species of horses of late Pleistocene of Mexico should have a degree of dietary variance like some extant horses, that would reflecting the environmental conditions of the sites where they used to feed, and therefore prove that the equids do not have to be correlated with some a specific diet or habitat.

Interestingly, in West Central Mexico there are two fossil localities exhibiting an impressive variability of *Equus* species (*Equus cedralemis* Alberdi et al., 2014) with small size and slender limbs, *Equus conversidens* Owen (1869) with medium size and robust limbs and *Equus mexicanus* Hibbard (1955) large size and robust limbs) that are similar in age (Rancholabrean) and location, but highly different from a paleoenvironmental point of view. In this respect, one of the fossil localities implies the existence of a paleo-lake and is characterized by a heterogeneous geomorphology and different ecological niches, while the other concerns a fluvial system and a more homogeneous

* Corresponding author.
E-mail address: alexmanleyva@gmail.com (A.H. Marín-Leyva).

<http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.10.019>
0031-0182/© 2015 Elsevier B.V. All rights reserved.

Please cite this article as: Marín-Leyva, A.H., et al., Dietary adaptability of Late Pleistocene *Equus* from West Central Mexico, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* (2015), <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.10.019>

Abstract

Most of the Pleistocene species of *Equus* from Mexico have been considered to be grazers and highly specialized on the basis of their craniodental features, and therefore analogous to their modern relatives from an ecological point of view. Here we rely on dental wear analyses of three different species of Rancholabrean *Equus* that exhibit differences in limb proportions and body mass and occurred in two different habitats in order to test whether species exhibited more heterogeneous dietary capabilities compared to modern horses. Overall, and although our analyses show grazer lifestyles, there is a significant degree of dietary variability among taxa according to the site, apparently as a response to differences in climate and environmental conditions, with intermediate feeding preferences on the basis of the last items consumed during the last days prior to death in some cases. Accordingly, fossil *Equus* might have been more sensitive to different environments and diverse in terms of dietary preferences, thus incorporating a higher proportion of browse vegetation if necessary, than their modern relatives. These results highlight the dietary plasticity of certain fossil species, and evidence the caution that should be paid when reconstructing the ecology of fossil species using their modern relatives as analogues.

Keywords: Equids, Dental mesowear/microwear, Paleoecology, environment change, Rancholabrean.

Resumen

La mayoría de las especies de *Equus* en México han sido consideradas pacedoras y altamente especialistas en función de sus características craneodentales, y por lo tanto ser análogos a sus parientes actuales desde un punto de vista ecológico. En este trabajo se hace un análisis de desgaste dental de tres diferentes especies de *Equus* del Rancholabreano que tenían diferentes proporciones en extremidades y masa corporal en dos diferentes hábitat con el propósito de comprobar si las especies exhibían capacidades dietéticas más heterogéneas en comparación con los caballos modernos. En general, y aunque nuestros análisis muestran estilos de vida pacedor, existe un importante grado de variabilidad en la dieta entre los taxones de acuerdo con el sitio, al parecer como respuesta a las diferencias en el clima y las condiciones ambientales, con las preferencias de alimentación intermedias con base en los últimos elemento consumidos durante los últimos días antes de la muerte en algunos casos. En consecuencia, fósil *Equus* podrían haber sido más sensibles a diferentes ambientes y más diversos en términos de preferencias dietéticas, incorporando así una mayor proporción de la vegetación de ramoneo si fuera necesario, en relación a sus parientes modernos. Estos resultados ponen de manifiesto la plasticidad de la dieta de algunas especies fósiles, y evidencian la precaución que se debe tener al reconstruir la ecología de las especies fósiles que utilizan sus parientes modernos como análogos.

Palabras clave: Équidos, Dental mesowear/microwear, Dental, Paleoecology, cambio ambiental, Rancholabreano.

Introduction

The horses of the genus *Equus* are the end members of a family with a wide geographic distribution and high diversity of genera and species (MacFadden, 2005). Several species of *Equus* inhabited large parts of North America during the late Pleistocene (Winans, 1989) and became extinct around 10,000 years ago in the New World (MacFadden, 2005).

Overall, extant *Equus* have a variable body mass, which reflects adaptation to different climates and habitats (from semi-desert habitats to high mountain ecosystems) (Alberdi *et al.*, 1995; Rubenstein, 2011), and they have high-crowned (or hypsodont) dentitions (Damuth and Janis, 2011), and primarily grazer diets (Schulz and Kaiser, 2012), although leaves of trees and shrubs constitute a significant part of the diet of some populations (Janzen, 1981; Berger, 1986; Mohr, 1971).

Pleistocene *Equus* have been mainly considered to be grazer species based on their craniodental features and their dental wear signatures (Bravo-Cuevas *et al.*, 2011; Muhlbachler *et al.*, 2011), and they are therefore commonly used as indicators of open and arid ecosystems (MacFadden, 2005). However, several works based on dental mesowear (Kaiser and Franz-Odenaal, 2004) and stable isotope signatures (Pérez -Crespo *et al.*, 2009) have asserted that some horse *Equus* from the Pleistocene exhibited mixed feeder (both browsing and grazing) diets.

Equus were widely distributed in Mexico during the Rancholabrean, and occupied various morphotectonic provinces and different environments (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010). This lead us to think that the species of horses of late Pleistocene of Mexico should have a degree of dietary variance like some extant horses, that would reflecting the environmental conditions of the sites where they used to feed, and therefore prove that the equids do not have to be correlated with some a specific diet or habitat.

Interestingly, in West Central Mexico there are two fossil localities exhibiting an impressive variability of *Equus* species (*Equus cedralensis* Alberdi *et al.* (2014) with small size and slender limbs, *E. conversidens* Owen (1869) with medium size

and robust limbs and *E. mexicanus* Hibbard (1955) large size and robust limbs) that are similar in age (Rancholabrean) and location, but highly different from a paleoenvironmental point of view. In this respect, one of the fossil localities implies the existence of a paleo-lake and is characterized by an heterogeneous geomorphology and different ecological niches, while the other concerns a fluvial system and a more homogeneous geomorphology and habitats (Marín-Leyva, 2011). Accordingly, we consider this scenario as an excellent example for evaluating the variability of the genus from a paleoecological perspective. Hereby it is tested whether *Equus* body mass and dietary capabilities are always homogeneous or significantly differ according to environmental conditions.

Material and Methods

Geographical location, fossil sites information and data collection

The material here studied belongs to the Late Pleistocene sites of La Cinta-Portalitos (LC-PT) (Cuitzeo Basin) and La Piedad-Santa Ana (LP-SA) (Lerma River Basin), both located in West Central Mexico, and only separated by around 100 kilometers (Figure 1). Vertebrates from these sites are dated as Rancholabrean NALMA (c.a. 160 Ka to 9.5 Ka, Bell *et al.*, 2004). The faunal assemblage is varied and extensive, with numerous vertebrate taxa (also including amphibians and reptiles) of which 14 are large mammals. The perissodactyls are the most numerous and important components of the terrestrial ecosystems, followed by proboscideans, artiodactyls, and rodents.

Fossils from LC-PT (Fig. 1a) belong to fluvial-lacustrine facies. The associated large fauna includes the proboscidean *Mammuthus columbi*, the bovid *Bison* sp., the camelids *Camelops hesternus* and *Hemiauchenia* sp., the cervid *Odocoileus virginianus*, and the tayasuid *Platygonus* sp. Other fauna includes the rodents *Microtus* sp., *Neotoma* sp., *Syngmodon* sp. and *Spermophilus* sp., the reptiles *Elaphe guttata* and the amphibians *Lithobates pipiens* and *Ambystoma* sp. (García-Zepeda, 2006; Pérez and Godínez, 2007; Marín-Leyva, 2008, 2011; Plata-Ramírez, 2012; Díaz-Sibaja, 2013; Gutiérrez-Bedolla, 2014). The material from LP-SA (Fig. 1b) belongs to fluvial deposits, originated from the interposition of fine-

and medium-sized sediments. There is also the presence of the proboscidea *Mammuthus columbi*, the bovid *Bison sp.*, the camelids *Camelops hesternus* and *Hemiauchenia sp.*, and the cervid *Odocoileus virginianus* (Plata-Ramírez, 2012; Díaz-Sibaja, 2013; Gutiérrez-Bedolla, 2014). A similar faunal composition is thus evident in both sites, a fact that contrasts with the different (lake and fluvial, respectively) environments that they represent. Several paleoenvironmental studies (including analyses of palynoflora and diatoms) have been carried out in LC-PT (Israde-Alcántara *et al.*, 2002, 2010; Caballero *et al.*, 2010), but no paleoenvironmental reconstructions exist of LP-SA.

Our study was applied to the dentition (for mesowear and microwear analyses, and hypsodonty evaluation) and the skeleton (for body mass inferences) of three species of the horse *Equus* (*Equus cedralensis* Alberdi *et al.*, 2014, *E. conversidens* Owen, 1869 and *E. mexicanus* Hibbard, 1955). Thus, a total of 96 dental (13 upper fourth premolars [P4], 16 upper first molars [M1], 28 upper second molars [M2], 31 upper third molars [M3], and 8 lower third molars [m3]), and 21 limb remains (4 third metacarpals [MCIII] and 17 first phalanxes of the central digit [1FIII]) were selected for analysis (Table 1). The material analyzed is housed at the Facultad de Biología of the Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (Morelia, Michoacán, México), and the Organización Especial de Investigación (La Piedad Cabadas, Michoacán, México).

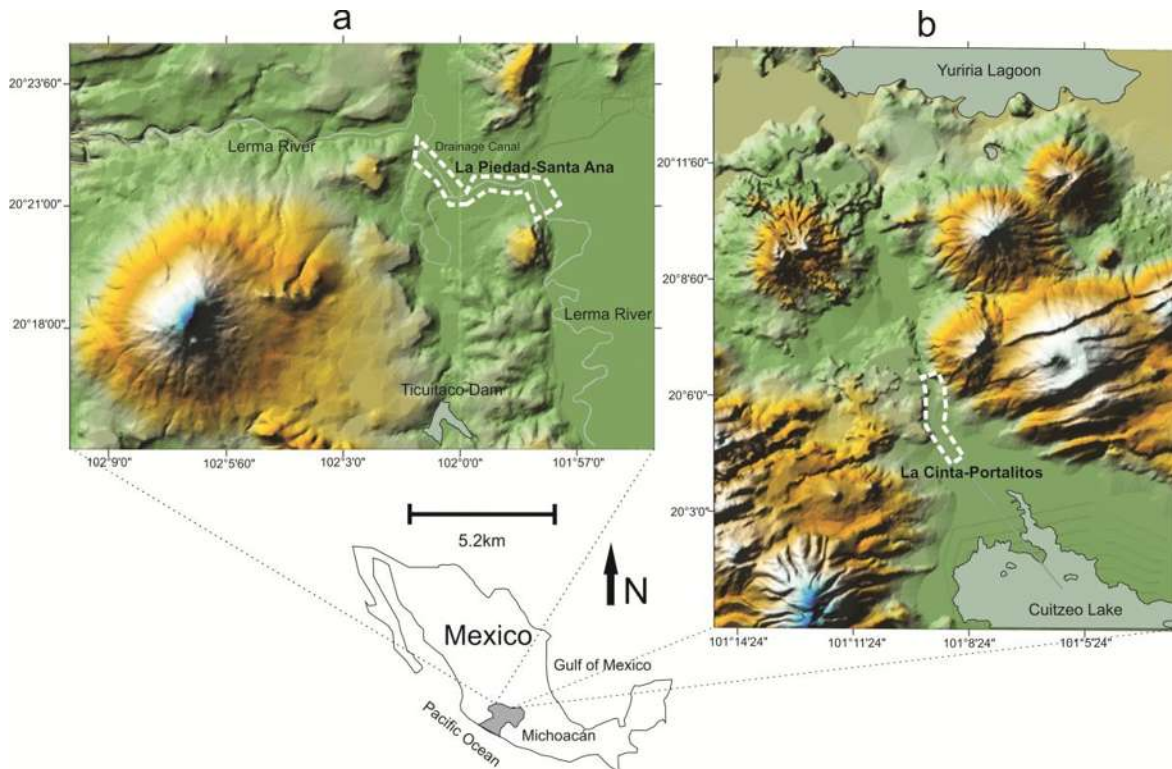


Figure 1. Geographical location of La Cinta-Portalitos (a) and La Piedad-Santa Ana (b).

Body mass estimation

Because body size is somewhat related to with ecological aspects, such as food resources, type of habitat, and density, dispersion and demography of populations (Brown, 1995), we estimated the body mass of the three species of horses from both sites (except for *E. mexicanus* from LC-PT, since there are not sufficient remains for infer its mass) following Alberdi *et al.* (1995) and using the distal minimal depth of the lateral condyle of the third metacarpal (MCIII) and the proximal depth of the first phalanx of the central digit (1FIII) (Eisenmann *et al.*, 1988).

Proxies for dietary characterization

There are several methods for inferring a species diet, and thus reconstructing the environmental and climatic conditions of the ecosystems where past ungulates occurred. Here we use the degree of hypsodonty of a species, since it is somewhat related with the foods and/or with the abrasiveness of the exogenous particles consumed (Janis, 1988; Damuth and Janis, 2011). As non-morphological methods,

dental meso- and microwear analyses provide more direct information on the properties of the foods consumed independently from adaptation (Fortelius and Solounias 2000; Solounias and Semprebon 2002; Solounias *et al.*, 2000). These latter methodologies are also focused on teeth, which tend to dominate fossil assemblages and provide short- (hours, days) and long-term (weeks, months) dietary signals of the species, and have previously been applied to fossil horses (Kaiser *et al.*, 2000; Kaiser and Fortelius, 2003; Kaiser and Solounias, 2003; Kaiser and Franz-Odenaal, 2004; Rivals and Athanassiou, 2008; Bravo-Cuevas *et al.*, 2011; Muhlbachler *et al.*, 2011; Schulz and Kaiser, 2012). Other non-morphological methods commonly used for paleodietary assessment are those that use the stable isotope geochemistry, such as stable carbon isotope ratios that are related to the photosynthetic pathways C₃, C₄ and CAM of the plants, usually obtained in fossil tooth enamel (Koch *et al.*, 1998; MacFadden *et al.*, 1999). Here we are concerned in the use in tandem of tooth micro- and mesowear (see further explanation of the methods below) in order to provide insights into both the short- (hours, days) and long-term (weeks, months) diets of fossil horses from West Central Mexico.

Hypsodonty index

Also, and in order to provide data on the diet and abrasiveness of the items ingested, we measured crown height in fossil equids according to the index proposed by Janis (1988). The hypsodonty Index (HI) for the lower third (unworn) molars was determined as m₃ height divided by m₃ width. As a result, the term brachydont is restricted to ungulates with an index of less than 1.5; the term mesodont is here applied to ungulates with an index ranging between 1.5 and 3; the term hypsodont is applied to those species with an index greater than 3 (and highly hypsodont to species with indices of a greater value than 4.75).

Dental Mesowear

Mesowear is a method developed by Fortelius and Solounias (2000) to provide insights on the abrasiveness of the items eaten (both foods and exogenous particles as dust and grit) and characterize dietary traits of species (Fortelius and Solounias, 2000; DeMiguel *et al.*, 2008, 2011, 2012; Kaiser, 2003; Kaiser *et al.*, 2003; Rivals and Semprebon, 2006; Rivals *et al.*, 2007; Semprebon and Rivals,

2007, 2010), and is based on the physical properties of food as reflected in the relative amounts of wear that they cause on the teeth (Fortelius and Solounias, 2000). In selecting specimens, preference was given to M2 if available. If not, M1 and M3 (and P4 if necessary) dental positions were selected according to Kaiser and Solounias (2003). Teeth of medium height were used to avoid change to the mesowear signature caused by ontogenetic-age (Rivals *et al.*, 2007). We evaluated the mesowear traditional variables, occlusal relief (classified as either high or low) and cusp shape (scored as sharp, rounded, and blunt according to their degree of facet development). Then, following Kaiser *et al.* (2009), traditional variables were converted to a single mesowear score (MS) as follows: A combination of high relief and sharp cusps was assigned a score of 0; a combination of high relief and rounded cusps was assigned a score of 1; a combination of low relief and sharp cusps was assigned a score of 2; a combination of low relief and rounded cusps was assigned a score of 3; and a combination of low relief and blunt cusps was assigned a score of 4. Essentially, low abrasion mesowear signatures are related to browser species whereas that high abrasion patterns are typical of a grazer diet.

Dental Microwear

Microwear is the result of the abrasion of a tooth's surface by food items and exogenous abrasives consumed. The method applied in this study was performed following the procedure developed by Solounias and Moelleken (1992), which has been widely used for dietary research. Microscopic features (scratches and pits) were examined at 500x magnification using an Environmental Scanning Electron Microscope (ESEM). In order to increase sample size, we abandoned the original microwear method, limited to the second upper (M2) and lower (m2) molars, and micrographs of the occlusal enamel surfaces of the investigated teeth were taken in the paracone enamel band on the mesial area of the prefossette of all available P4, M1, M2 and M3, following Rivals *et al.* (*in press*), in a 0.20 mm² delimited area. We extended sample size to all these specimens because of taphonomic alterations in the enamel bands of most of the available M2 that prevented for suitable analyses of the microscopic marks. Microwear features were directly

categorized on the basis of the ratio length/width (pits: ratio= 4, scratches: $4 < \text{ratio} < 100$), and analyzed with Microwear 4.02 software (Ungar, 2002) by a single author (AHM-L) in order to avoid inter-observer error. The number of scratches and pits were transformed into a density score in order to simplify the comparison with other taxa (Rivals and Deniaux, 2003). Overall, a high density of scratches usually reflects abrasive diets (such as those of extant grazers), while a high density of pits reveals low abrasive diets (such as those of extant browsers).

Comparative samples

Data reported in Janis (1988) was used for the HI of the extant species. The mesowear pattern of fossil species was investigated through comparisons with a database compiled by Fortelius and Solounias (2000) for 54 living species with well-known diets. Alternative "conservative" (14 browsers, 28 mixed feeders, and 12 grazers) and "radical" (18 browsers, 17 mixed feeders, and 19 grazers) dietary classifications were used to accommodate cases where dietary information is controversial or unclear (see DeMiguel *et al.* (2011) for further explanation). With regard to microwear, the comparative extant database of Solounias *et al.* (2000) was followed for reference. This dataset includes 30 extant species with well-known diets: 7 leaf browsers; 3 fruit browsers; 7 grazers 9 seasonal; and 4 non-seasonal (or meal by meal) mixed feeders. The results of this study were compared with those derived from other authors for other Pleistocene fossil horses: *Equus capensis* from Elandsfontein (South Africa, 0.4-0.7 Ma) (Kaiser and Franz-Odendaal, 2004), *Equus mosbachensis* from the Arago Cave (France, 0.45 Ma) (Kaiser and Franz-Odendaal, 2004), and *Equus conversidens* from five different sites from Hidalgo (México, 0.16-0.01 Ma) (Bravo-Cuevas *et al.*, 2011).

Statistical procedures

Chi-square tests were applied to estimate differences in body mass between fossil taxa. For mesowear analysis, bivariate diagrams were made using the mesowear scores and the HI of 54 and 49 extant species for comparison with fossil horses. For the microwear analysis, a bivariate diagram was made using the density score of scratches and pits of 30 extant species to compare with extinct species of *Equus*. For meso- and microwear analyses, hierarchical cluster

analyses were performed using the Ward's method and the Euclidean distance and the variables %high occlusal relief, %round cusps and % blunt cusps for mesowear and scratch and pit density for microwear. Discriminant analyses was carried out using the same variables, leaving as outgroups this study's populations. For the mesowear analysis the conservative and radical classification was used as a group category. For microwear we used the categories: browser (leaf browsing, fruit browsing); grazer; seasonal mixed feeders and non-seasonal mixed feeders.

Results

Body mass, hypsodonty index, and meso- and microwear results of fossil species are given in Table 1 (and supplementary data).

Body mass estimation

Equus cedralensis has an estimated body mass of 126 kg (LP-SA) and 145.5 kg (LC-PT) using the MCIII and 1FIII respectively; *E. conversidens* of 229.5 kg (LP-SA) and 307.9 kg (LC-PT) using the MCIII and 1FIII respectively; and *E. mexicanus* of 476.7 kg (LP-SA) using the 1FIII.

According to the statistical tests, there is no significant differences in body mass between the populations of *E. cedralensis* (X^2 , $p=0.7324$) from LC-PT and LP-SA, and the populations of *E. conversidens* (X^2 , $p=0.3798$) from both sites. In contrast, there are significant differences in body mass between *Equus cedralensis*, *E. conversidens* and *E. mexicanus* (X^2 , $p=0.0006$). This indicates that the population of each species displayed the same body mass in each fossil site and different body mass between species was found.

Comparison to the body mass of extant horses shows, we found that *E. cedralensis* was a different size to that of any extant horse, whereas that *E. conversidens* exhibits a similar size to those of *E. zebra* (260 kg), *E. africanus* (220 kg), *E. hemionus* (250 kg), *E. kiang* (300 kg) and *E. przewalskii* (350 kg) (Alberdi *et al.*, 1995). Finally, *E. mexicanus* has a similar body mass to both *E. grevyi* (400 kg) and *E. quagga* (400 kg) (Alberdi *et al.*, 1995).

Table 1. Summary of body mass estimation, hypsodonty index and mesowear and microwear patterns. Abbreviations: m3, third lower molar; HI, hypsodonty index; N, number of individuals; %H, %L, percentage of individuals with high and low occlusal relief; %s, %r, %b, percentage of individuals with sharp, rounded and blunt cusps; MS, mesowear score; S, scratches/mm²; P, pits/mm²; (SD), standard deviation.¹Inferences of body size based on the third metacarpal (MCIII) and ²the first phalanx of the central digit (1FIII).

Species	Locality	Body mass		HI		Mesowear						Microwear			
		N	kg	N	m3	N	%H	%L	%s	%r	%b	MS	N	S(SD)	P(SD)
<i>E. cedralensis</i>	LC-PT	7 ²	145.5 ²	2	5.15	20	56.8	43.2	24.3	62.2	13.5	1.72	10	1977.5(221.258)	350(92.779)
<i>E. conversidens</i>	LC-PT	2 ²	344.7 ²	3	5.99	31	28.6	71.4	21.4	67.9	10.7	2.32	11	1906.81(294.76)	422.72(86.21)
<i>E. mexicanus</i>	LC-PT	—	—	2	5.06	7	7.7	92.3	23.1	38.5	38.5	3.01	6	1808.33(383.29)	350(83.66)
<i>E. cedralensis</i>	LP-SA	3 ¹	126.0 ¹			11	21.1	78.9	15.8	78.9	5.3	2.47	9	1452.77(425.81)	336.11(158.66)
<i>E. conversidens</i>	LP-SA	1 ¹ /7 ²	229.5 ¹ /297.3 ²			11	0.0	100	15	65.0	20.0	3.04	7	1439.29(579.84)	210(125.71)
<i>E. mexicanus</i>	LP-SA	1 ²	476.7 ²	1	5.68	8	13.3	86.7	20	66.7	13.3	2.71	5	1420(505.01)	265(152.68)

Table 2. Summary of discriminate analyses. Mesowear using conservative (A) and radical (B) classifications, and microwear (C). Key for dietary assignments: browsers (B), mixed feeders (M); seasonal (S-M) and non-seasonal mixed feeders (NS-M); grazers (G).

Extant classification rate Classification	Mesowear						Microwear				
	A (71.93%)			B (75.44%)			C (93.33%)				
	Conservative predicted group			Radical predicted group			Predicted group				
Original group	B	M	G	B	M	G	B	S-M	NS-M	G	
Species/ localities											
<i>E. cedralensis</i> / LC-PT			X			X			X		
<i>E. conversidens</i> / LC-PT			X			X			X		
<i>E. mexicanus</i> / LC-PT			X			X			X		
<i>E. cedralensis</i> / LP-SA			X			X				X	
<i>E. conversidens</i> / LP-SA			X			X				X	
<i>E. mexicanus</i> / LP-SA			X			X				X	
Total of fossil populations (N(%))			6(100%)			6(100%)			3(50%)	3(50%)	

Hypsodonty index

The mean hypsodonty value (HI) obtained is 5.15 for *Equus cedralensis*, 5.99 for *E. conversidens* and 5.06 for *E. mexicanus* from LC-PT, and 5.68 for *E. mexicanus* from LP-SA (Table 1), which indicate highly hypsodont teeth for all the species. It must be noted that there were no available m3s to calculate the HI for *E. cedralensis* and *E. conversidens* from LP-SA.

Dental mesowear

In terms of mesowear signature, all the taxa analyzed show different patterns of abrasion in their teeth. Overall, all the *Equus* species exhibit wear patterns dominated by low relief and rounded cusps. Despite this general trend, a more heterogeneous mesowear for the species from LC-PT, is observed which points towards a somewhat high dietary flexibility exhibited by the species in this site.

The population of *Equus cedralensis* from LC-PT (43.2%L, 62.2%r, 13.5%b and 1.72MS) has a lower value of low relief and predominant rounded cusps, and a lower mesowear score than its relative from LP-SA (78.9%L, 78.9%r, 5.3%b and 2.47MS) (Table 1). As such, the former shows similarities in mesowear with like the extant mixed feeder *Saiga tatarica* and the grazers *Alcelaphus buselaphus* and *Connochaetes taurinus*, whereas the latter points towards a higher proportion of abrasives in the diet, thus suggesting similarity with the grazer *Damaliscus lunatus*. *Equus conversidens* (71.4%L, 67.9%r, 10.7%b, and 2.32MS) from LC-PT displays mesowear with a predominance of both low relief and rounded cusps (Table 1), suggesting similarity to *D. lunatus*. In contrast the population from LP-SA (100%L, 65%r, 20%b and 3.04MS) exhibits higher values of low relief and blunt cusps, and a higher mesowear score, thus resembling the extant grazer *Ceratotherium simum*. As such, *Equus conversidens* from LC-PT also exhibits lower levels of abrasion than its relative from LP-SA. Finally, *Equus mexicanus* from LC-PT (92.3%L, 38.5%r, 38.5%b and 3.01MS) has a very high value of low relief, blunt cusps, and mesowear score (Table 1), similar to the grazers *E. quagga* and *E. grevyi*. In contrast, its relative from LP-SA (86.7%L, 66.7%r, 13.3%b, and 2.71MS) is characterized by a predominance of low relief and rounded cusps, and has

mesowear more similar to that of *D. lunatus*. In this occasion, *Equus mexicanus* seems to have exhibited a more abrasive diet in LC-PT than in LP-SA.

When the mesowear score is analyzed in combination with the type of diet exhibited today by different ungulates (Fig. 2a), *E. cedralensis* from LC-PT overlaps with both extant grazers (*Alcelaphus buselaphus*, *Connochaetes taurinus*) and intermediate species more inclined to grazing (*Rucervus duvaucelii*, *Saiga tatarica* and *Axis axis*), whereas the remaining extinct *Equus* clearly fall into the grazer domain. The figure also depicts that species from LC-PT cover a wider range of relative abrasiveness than those from LP-SA.

The bivariate diagram of hypsodonty index and mesowear score (Fig. 2b) reveals diet-related patterns in fossil and extant ungulates. More specifically, and among extant horses, *E. burchelli* and *E. grevyi* have a mesowear score of 3 and 2.93 and HI of 5.83 and 5.8, respectively, indicating high levels of abrasion in diet and extremely hypsodont teeth. Among fossil horses, *E. cedralensis* from LC-PT displays a mesowear score of 1.72 and highly hypsodont teeth, with an HI of 5.15, hereby being similar in these attributes to the mixed feeder *Saiga tatarica* and the grazers *Alcelaphus buselaphus* and *Connochaetes taurinus*, and indicating therefore a somewhat less abrasive diet than *E. burchelli* and *E. grevyi*. The populations of *E. conversidens* from LC-PT and *E. mexicanus* from both LC-PT and LP-SA show mesowear scores ranging from 2.32 to 2.71, and highly to extremely hypsodont teeth, with HI from 5.06 to 5.99, thus overlapping with the extant grazers *Damaliscus lunatus*, *Ceratotherium simum* and the zebras *E. grevyi* and *E. quagga*, and indicating highly abrasive diets.

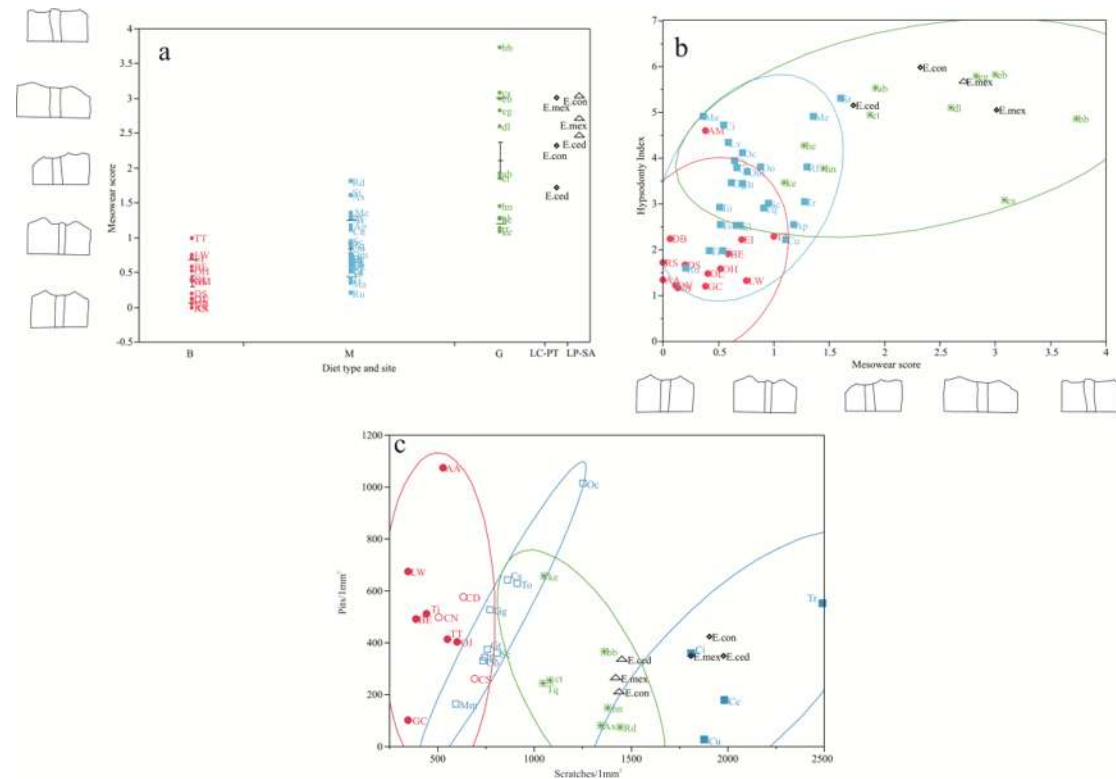


Figure 2. Diagram of mesowear score vs. diet (a). Bivariate diagram showing hypsodonty index and mesowear score (b). Bivariate diagram showing scratch and pit densities (c). Symbols: full circles, leaf browsers (a and b); empty circles, fruit browser (c); full squares, mixed feeders (a and b) and non-seasonal mixed feeder (c); empty squares, seasonal mixed feeders (c); asterisks, grazers; diamonds, LC-PT; triangles, LP-SA. The ellipses being defined as the 95% confidence intervals. Abbreviations: *Alces alces*: AA; *Ammodorcas clarkei*: El; *Antilocapra americana*: AM; *Tragelaphus euryceros*: BE; *Capreolus capreolus*: OL; *Dicerorhinus sumatrensis*: DS; *Diceros bicornis*: DB; *Giraffa camelopardalis*: GC; *Litocranius walleri*: LW; *Odocoileus hemionus*: OH; *Odocoileus virginianus*: OV; *Okapia johnstoni*: OJ; *Rhinoceros sondaicus*: RS; *Tragelaphus strepsiceros*: TT; *Cephalophus dorsalis*: CD; *Cephalophus niger*: CN; *Cephalophus silvicultor*: CS; *Aepyceros melampus*: Me; *Antidorcas marsupialis*: Ma; *Axis axis*: Ax; *Axis porcinus*: Ap; *Boselaphus tragocamelus*: Tr; *Budorcas taxicolor*: Bt; *Camelus dromedarius*: Cl; *Capra ibex*: Ci; *Capricornis sumatraensis*: Cs; *Cervus elaphus canadensis*: Cc; *Rucervus duvaucelii*: Rd; *Rusa unicolor*: Cu; *Nanger granti*: Gg; *Eudorcas thomsonii*: Gt; *Lama glama*: Lg; *Vicugna vicugna*: Lv; *Ourebia ourebi*: Oo; *Ovibos moschatus*: Om; *Ovis canadensis*: Oc; *Redunca fulvorufula*: Rf; *Rhinoceros unicornis*: Ru; *Saiga tartarica*: St; *Syncerus caffer*: Sc; *Taurotragus oryx*: To; *Tetracerus quadricornis*: Tq; *Tragelaphus angasii*: Ta; *Tragelaphus imberbis*: Ti; *Tragelaphus scriptus*: Ts; *Muntiacus muntjak*: Mm; *Alcelaphus buselaphus*: ab; *Alcelaphus lichtensteini*: al; *Bison bison*: bb; *Ceratotherium simum*: cs; *Connochaetes taurinus*: ct; *Damaliscus lunatus*: dl; *Equus quagga*: eb; *Equus grevyi*: eg; *Hippotragus equinus*: he; *Hippotragus niger*: hn; *Kobus ellipsiprymnus*: ke; *Redunca redunca*: rr.

Dental Microwear

Overall, the *Equus* species from LC-PT displays a microwear comprising of high scratching and intermediate pitting, similar to extant non-seasonal mixed feeders, while horses from LP-SA show a moderately high scratching and low pitting incidences, thereby more overlapping with extant grazers. All these facts indicate a more variable and less abrasive diet in LC-PT and a more homogeneous and abrasive diet en LP-SA.

More specifically, the population of *E. cedralensis* from LC-PT shows enamel surfaces comprised of high scratching (1977 scratches/mm²) and intermediate pitting (350 pits/mm²), similar to those of the extant non-seasonal mixed feeders *Rusa unicolor* and *Capra ibex*. In contrast, *E. cedralensis* from LP-SA has less intensively striated enamel surfaces (1452 scratches/mm²) and intermediate pit incidences (336 pits/mm²), similar to the signatures exhibited by the grazer *Bison bison*. *E. conversidens* from LC-PT also shows high striation (1906 scratches/mm²) and intermediate pitting (422 pits/mm²), thus resembling the extant non-seasonal mixed feeders *Cervus elaphus canadensis* and *Capra ibex*. Teeth of *E. conversidens* from LP-SA are characterized by a moderately high scratching (1439 scratches/mm²) and low pit incidences (210 pits/mm²), similar to the grazer *Hippotragus niger*. Finally, teeth of *E. mexicanus* from LC-PT indicate a high scratching (1808 scratches/mm²) and an intermediate pitting signature (350 pits/mm²); a microwear pattern similar to that of the non-seasonal mixed feeder *Capra ibex*. Examination of *E. mexicanus* from LP-SA shows moderately high scratching (1420 scratches/mm²) and low pitting (265 pits/mm²), more similar to the grazer *Bison Bison*.

Figure 2c shows a bivariate plot of the densities score (scratches vs. pit densities) for extant ungulates and extinct horses. It shows that the averages of scratches and pits are greater (specially the former) in *Equus* from LC-PT. This fact situates the equids from LC-PT in the non-seasonal mixed feeder domain, and the populations from LP-SA within the grazer domain.

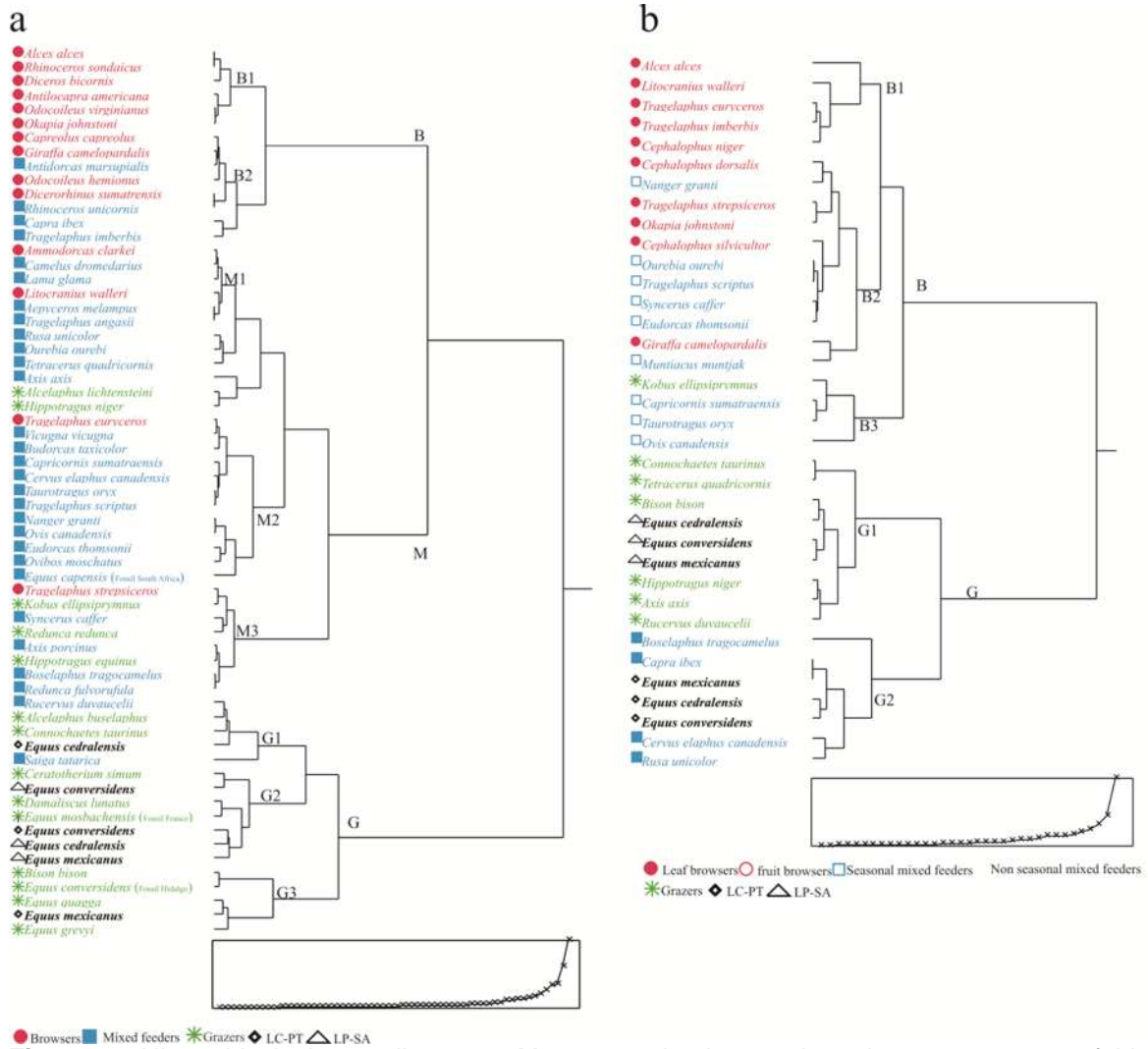


Figure 3. Hierarchical cluster diagrams. Mesowear dendrogram based on percentage of high occlusal relief, round cusps and blunt cusps (a). Microwear dendrogram based on scratch and pit densities (b).

Statistical Analyses

The cluster analysis based on dental mesowear signatures (Fig. 3a) yields two main clusters separating browsers and mixed feeders (B+M) from grazers (G). Within this former group, two clear tendencies are observed; one consisting of low levels of abrasion and associated with browsing diets (subcluster B), the other consisting of intermediate levels of abrasives and mixed diets (subcluster M). Extinct *Equus*, with the exception of *E. capensis* from South Africa, are grouped with gazer species in cluster G. *E. cedralensis* from LC-PT is grouped in subcluster G1, together with two extant mixed feeders (*Saiga tatarica*, *Rucervus duvaucelii*)

and two grazers (*Alcelaphus buselaphus* and *Connochaetes taurinus*). *E. mexicanus* from LC-PT is included in subcluster G3, together with extant *B. bison*, and the African zebras (*E. grevyi* and *E. quagga*), and fossil *E. conversidens* from (five deposits from Hidalgo State), which are characterized by very high levels of abrasion and pure grazing diets. The remaining fossil *Equus* clump together with other grazers (e.g, *D. lunatus*, *C. simum*, *A. buselaphus*) in subcluster G2, thus displaying somewhat lower levels of abrasives in their diets.

The cluster analysis based on the microwear signatures (Fig. 3b) yields two main cluster separating browsers and seasonal mixed feeders (B) from grazers and non-seasonal mixed feeders (G). In this former group, two clear tendencies are observed, one consisting in low scratches associated with browsing diets (B1), the other consisting of intermediate levels of scratches associated with seasonal mixed feeder diets (B2 and B3). All the extinct *Equus* are grouped in the cluster G, which is divided into two subclusters; one with high levels of scratches and low levels of pits, thereby associated with grazer diets (G1), and the second subcluster showing higher levels of striations and intermediate to high levels of pits, thereby related to non-seasonal mixed feeder habits (G2). All the species from LP-SA are grouped in G1 with extant grazers, whereas populations from LC-PT appear clustered in G2 with non-seasonal mixed feeders.

The discriminant analyses of mesowear provided a satisfactory dietary discrimination, with 71.93% of extant taxa correctly classified according to the conservative classification (Wilks's lambda, Value 0.2923464 $p > 0.0001$), and 75.44% to the radical (Wilks's lambda, Value 0.3279821 $p > 0.0001$). The analyses classified all the fossil *Equus* as grazers (Table 2, Fig. 4a and 4b).

There was also a very high discrimination for the microwear analysis, with a correct classification rate of 93.33% (Wilks's lambda, Value 0.0805682 $p > 0.0001$). Results show a wider spectrum of dietary assignments amongst fossils according to the last items ingested, with *Equus* from LC-PT being classified as non-seasonal mixed feeders, and *Equus* from LP-SA being considered as grazers (Table 2, Figure 4c).

Discussion

Results obtained for the fossil species of *Equus* here analyzed show different limb proportions (Marín-Leyva, 2011) and significant body mass differences, as observed today in the sympatric horses *E. grevyi*- *E. africanus* and *E. grevyi* -*E. quagga* in West Africa, and *E. zebra*-*E. quagga* in Southwest Africa. Accordingly, different ecological preferences (Forsten, 1998; Alberdi *et al.*, 1995) and/or microhabitats could be also deduced for *E. cedralensis*, *E. conversidens* and *E. mexicanus* in West Central Mexico.

Further, data and argument from two independent methodologies of dietary assessment and morphological traits (hypsodonty analyses) conclude that fossil *Equus* here analyzed were mainly grazers. This additionally can be deduced from the mesowear signature and their highly hypsodont cheek teeth. However, there is a significant degree of variation shown in the dental wear features across the *Equus* sample. Species were not dependent on a limited type of vegetation and, consequently, were able to exploit different food resources. In this regard, and if compared with the highly specialized ecology of extant *Equus*, fossil horses were somewhat diverse in terms of foods ingested and had a significant eclectic behavior according to the site in where they inhabited, which is confirmed by the microwear signature, a more sensitive measure of fluctuations in feeding related to seasonality.

Hypsodonty values indicate highly hypsodont dentitions for all the fossil taxa analyzed (Table 1), showing similarity to extant grazers *Alcelaphus buselaphus*, *Damaliscus lunatus*, *Equus quagga* and *Equus grevyi*, among others.

The mesowear analysis indicates that the fossil horses here analyzed had highly abrasion dominated diets, similar to those exhibited today by most extant grazers. However, we found a certain degree of variability in the mesowear signature of the species, with taxa from LC-PT having more heterogeneous patterns than those from LP-SA. As such, the locality of LC-PT could have accommodated both grazers (*E. conversidens* and *E. mexicanus*) and either more variable grazers or grass-dominated mixed feeders (*E. cedralensis*). In LP-SA, all the species show a

more homogeneous mesowear, and highly specialized (grazing) diets with a stronger emphasis on abrasive items.

These differences are even more pronounced when the dental microwear is observed, as more eclectic feeding patterns were exhibited by *Equus* species from LC-PT, with taxa displaying diets more similar to those of extant non-seasonal mixed feeders. In contrast, *Equus* species from LP-SA apparently relied more strongly on grasses and abrasives shortly prior to death.

Differences in signatures between mesowear and microwear have been reported previously for other extinct ungulates (e.g. Rivals and Semprebon, 2006; Merceron *et al.*, 2007; Rivals *et al.*, 2008, Rivals *et al.*, 2010; Barrón-Ortiz *et al.*, 2014), since these two methods reflect dietary preferences at different scales; mesowear shows the overall abrasive nature of the diet over a relatively long period of time (months to years), whereas microwear provides information on the food consumed shortly prior to an individual's death, a phenomenon referred to as the "Last Supper Effect" (Grine, 1986). We assume therefore that the variation in wear signatures (both among species belonging to the same locality and also between localities) could be attributed to the display of different diets (i.e., dietary plasticity) and levels of non organic abrasives (grit and dust). This points towards a certain flexibility and adaptive ability in fossil *Equus* from West Central Mexico, probably higher than that exhibited today by species of the genus. Such a heterogeneous behavior is attributable to 1) a more effective partitioning of the vegetal resources for avoiding competition, and 2) differences in the environmental conditions (and seasonal fluctuations) of the localities here investigated, since they represent two very distinct ecosystems. These same facts have been observed for other numerous genera of herbivorous mammals, when the extinct taxa exhibited more diverse paleodiets and paleoecology than their extant relatives. Such mammals include, among others, Pleistocene populations of *Bison* from North America (Rivals and Semprebon, 2011), Miocene giraffids (Solounias *et al.*, 2000), and Camelidae and Antilocapridae (Semprebon and Rivals, 2007, 2010).

Since diets of fossil artiodactyls and perissodactyls tend to reflect habitats (DeMiguel *et al.*, 2010, 2011), the wear signals and assignments here obtained can

be used as proxies for the paleoenvironmental reconstruction of the sites. Despite this link between diet (and dental wear patterns) and habitat is generally accepted and widely used in paleoecological studies, they are not always directly related, and some inconsistencies exist in this respect. For example, and because grass and browse material can be available in open and closed habitats in some ecosystems, it is possible to obtain a dental wear signal related with grazing in some closed-habitats, and a pattern associated with browsing in open environments. In order to solve this, a very successful way to establish closed vs. open habitats is to perform stable isotope studies in the teeth of the ungulate community (Pérez-Crespo *et al.*, 2009; 2014) and/or studies of the paleovegetation of each fossil locality. Because a study of the stable isotopes of fossil *Equus* teeth of both fossil localities is in progress by the authors, we have reinforced our results obtained from dental wear analyses with additional data from pollen assemblages of the fossil localities from previous published works (Israde-Alcántara *et al.*, 2010).

Overall, two possible different types of feeding styles in LC-PT are represented (grazer and non-seasonal mixed feeder), which are indicative of a mixture of components, including abrasive grass and herbs, and non organic particles, and more soft browse elements such as shrub and trees. This allows the reconstruction LC-PT as a mixed (both closed and open area) ecosystem, with a strong component of environmental heterogeneity. This finding is in concordance with its varied faunal association and a wide range of feeding styles obtained, as reflected by the record of forest dwelling browsers such as *Odocoileus* (Koch *et al.*, 1998), grazer taxa adapted to more open areas such as *Bison* (Koch *et al.*, 2004), and ecologically intermediate taxa such as *Mammuthus columbi*, *Camelops* and *Hemiauchenia* (Koch *et al.*, 1998; Feranec and MacFadden, 2000; Feranec, 2007; Higgins and MacFadden, 2009; Semprebon and Rivals, 2010, Pérez-Crespo *et al.*, 2012, Gutiérrez-Bedolla, in press). Further, the presence of amphibians registered by Pérez and Godínez (2007) suggests an area with permanent water. The results shown here from wear patterns are also consistent with vegetation data, as pollen studies (Israde-Alcántara *et al.*, 2010) from the site show a great variation in the

floral composition with the presence of grasses, herbs and shrubs (Poaceae, *Cheno-Am*, *Ambrosia*, Asteraceae, *Cirsium* and *Thalictrum*) and some elements of gallery vegetation. According to all these, a highly heterogeneous habitat is deduced for LC-PT, with a mixture of forest in the areas of higher altitude, grassland or savanna in the open areas and wetlands near the lake.

In contrast, the grazing diets (and little dietary heterogeneity) of *Equus* from LP-SA reflect a drier and more seasonal ecosystem, with more open scenarios and a higher diversity of grasses and abrasives. This is corroborated by an abundance of *Bison* (Koch *et al.*, 2004). Certainly, the presence of other taxa in this fossil site such as *Odocoileus*, *Mammuthus columbi*, *Camelops* and *Hemiauchenia* (Koch *et al.*, 1998; Feranec and MacFadden, 2000; Feranec, 2007; Semprebon and Rivals, 2010; Mattioli, 2011; Pérez-Crespo *et al.*, 2012; Gutiérrez-Bedolla, in press) informs of the presence of woody vegetation such as shrubs and trees. This is compatible with the dietary homogeneity that we found in this site, since *Equus* species from LP-SA would have been probably restricted to the more open landscapes.

Conclusions

Most of the sympatric species of fossil *Equus* from West Central Mexico have shown significant differences in limb proportions and body mass, which apparently could reflect adaptations to different ecological niches during the late Pleistocene (Rancholabrean), and a more heterogeneous ecology (and higher adaptive ability) if compared to extant species of the genus, which are known to be strict grazers of open environments.

Mesowear and hypsodonty analyses concluded that fossil assemblages of horses were mainly grazers. However, there is a certain degree of variability in mesowear patterns among taxa, with species from LC-PT exhibiting a higher dietary plasticity (and more heterogeneous diets) than those from LP-SA. Our results indicate therefore that late Pleistocene *Equus* apparently relied on more diverse food resources than their modern relatives and, importantly, responded to differences in climate and habitat. This is indeed confirmed by microwear

signatures, which are more sensitive to seasonal fluctuations in feeding. Thus, it is suggested the presence of more eclectic feeders in the LC-PT, and more strict or pure grazer in LP-SA. Therefore, differences in wear signatures (both among species belonging to the same locality and also between localities) could be attributed to different diets (i.e., dietary plasticity) and/or levels of non-organic abrasives (grit and dust).

As diets of fossil ungulates tend to reflect habitats, the two possible different types of feeding styles in LC-PT (grazer and non-seasonal mixed feeder) are indicative of mixed habitats, with abundant presence of abrasive grass and herbs and non organic particles, and a certain amount of soft browse elements (such as shrub and trees). In contrast, the grazing diets of *Equus* from LP-SA reflect a drier and more seasonal ecosystem, with more open scenarios and a higher diversity of grasses. Previous paleomastological evidence, however, also suggests the presence of woody vegetation, such as shrubs and trees.

Overall, our results highlight the dietary flexibility of some fossil species, and evidence that caution should be paid when reconstructing their paleoecology using their modern relatives as analogues, as some other works have pointed out before (Semperebon and Rivals, 2007, 2010; Rivals and Semperebon, 2011).

Acknowledgements

The authors thank all the students (Facultad de Biología, UMSNH) and colleagues (Organización Especial de Investigación, La Piedad) who have worked in the field campaigns of the localities here reported. We also would like to thank two journal referees, who wished to stay anonymous, for their very positive feedback, very careful reviews, many useful comments, remarks and corrections which helped to improve the manuscript. This work was funded by the Mexican Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACYT (ref. 132620 and grant to AHM-L) and the Spanish Ministerio de Economía y Competitividad (JCI-2011-11697 to DDM).

References

- Alberdi, M.T., Prado, J.L., Ortiz-Jaureguizar, E., 1995. Patterns of body size change in fossil and living Equini (Perissodactyla). *Biol. J. Linn. Soc.* 54, 340-370.
- Alberdi, M.T., Arroyo-Cabrales, J., Marín-Leyva, A.H., Polaco, O.J., 2014. Study of Cedral Horses and their place in the Mexican Quaternary. *Rev. Mex. Cienc. Geol.* 31 (2), 221-237.
- Barrón-Ortiz C.R., Theodor J.M., Arroyo-Cabrales J.A., 2014. Dietary resource partitioning in the Late Pleistocene horses from Cedral, north-central Mexico: evidence from the study of dental wear. *Rev. Mex. Cienc. Geol.* 31 (2), 260-269.
- Bell, C.J., Lundelius Jr., E.L., Barnosky, A.D., Graham, R.W., Lindsay, E.H., Ruez Jr., D.R., Semken Jr., H.A., Webb, S.D., Zakrzewsky, R.J., 2004. Chapter 7: The Blancan, Irvingtonian and Rancholabrean Mammal Ages, in: Woodburne, M.O., (Ed.), *Late Cretaceous and Cenozoic mammals of North America: Biostratigraphy and Geochronology*. Columbia University Press., New York, pp. 232-314.
- Berger, J., 1986. *Wild horses of the Great Basin*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 326
- Bravo-Cuevas, V.M., Priego-Vargas, E. Jiménez-Hidalgo J., 2011. Taxonomía y hábito alimentario de *Equus conversidens* (Perissodactyla, Equidae) del Pleistoceno Tardío (Rancholabreano) de Hidalgo, centro de México. *Rev. Mex. Cienc. Geol.* 28 (1), 65-82.
- Brown J.H., 1995. The composition of biotas: Patterns of body size, abundance, and energetic, in: Brown J.H., (Ed), *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 76-101.
- Caballero, M., Lozano-García, S., Vázquez-Selem, L., Ortega, B., 2010. Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. *Bol. Soc. Geol. Mex.* 62 (3), 359-377.

- Damuth, J., Janis, C.M., 2011. On the relationship between hypsodonty and feeding ecology in ungulate mammals, and its utility in palaeoecology. *Biol. Rev.* 86, 733-58.
- DeMiguel D., Fortelius M., Azanza B., Morales J., 2008. Ancestral feeding state of ruminants reconsidered: earliest grazing adaptation claims a mixed condition for Cervidae. *BMC Evol. Biol.* 8, 1-13.
- DeMiguel, D., Azanza, B., Morales, J., 2010. Trophic flexibility within the oldest Cervidae lineage to persist through the Miocene climatic optimum. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 289, 81-92.
- DeMiguel, D., Azanza, B., Morales, J., 2011. Paleoenvironments and paleoclimate of the Middle Miocene of central Spain: A reconstruction from dental wear of ruminants. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 302, 452-463.
- DeMiguel, D., Quiralte, V., Azanza, B., Montoya, P., Morales, J., 2012. Dietary behaviour and competition for vegetal resources in two Early Miocene peccoran ruminants from Central Spain. *Geodiversitas* 34 (2), 425-443.
- Díaz-Sibaja, R., 2013, Los rumiantes (ruminantia: bovidae y cervidae) del Pleistoceno (Rancholabreano) de dos sitios del centro-occidente de México. Master's Thesis, Facultad de Biología, PIMCB, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, pp.185.
- Eisenmann, V., Alberdi M.T., De Giuli C., Staesche., 1988. Volume I: Methodology. in Woodburne M., Sondaar P. (Eds), *Studying Fossil Horses Collected papers after the "New York International Hipparion Conference 1981"*, E.J. Brill Leiden, pp. 72.
- Ferrusquía-Villafranca, I., Arroyo-Cabrales, J., Martínez-Hernández, E., Gama-Castro, J., Ruiz-González, J., Polaco, O.J., Johnson, E., 2010. Pleistocene mammals of México: A critical review of regional chronofaunas climate change response and biogeographic provinciality. *Quat. Int.* 212, 53-104.
- Feranec, R.S., 2007. Ecological generalization during adaptive radiation: evidence from Neogene mammals. *Evol. Ecol. Res.* 9, 555–577.

- Feranec, R.S., MacFadden, B., 2000. Evolution of the grazing niche in Pleistocene mammals from Florida: evidence from stable isotopes. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 162, 155-169.
- Forsten, A., 1988. Middle Pleistocene replacement of stenorhinid horses by caballid horses: ecological implications. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 65, 23-33.
- Fortelius, M., Solounias, N., 2000. Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. *Am. Mus. Novit.* 3301, 1-36.
- García-Zepeda, M.L., 2006. Nuovi dati Paleontologici dalla depressione lacustre di Cuitzeo Michoacán, México. Ph.D. Thesis, Università degli studi di Firenze, Italia, pp. 115.
- Grine, F.E., 1986. Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and *Paranthropus*: a quantitative analysis of permanent molar microwear. *J. Hum. Evol.* 15, 783-822.
- Gutiérrez-Bedolla, M., García-Zepeda, M.L., López-García, J.R., Arroyo-Cabrales, J., Marín-Leyva, A.H., Méndez-Herrera, E., Fuentes-Farías, A.L., (in press). Diet and habitat of *Mammuthus columbi* (Falconer, 1857) from two Late Pleistocene localities in central western Mexico, *Quat. Int.* 2015, <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2015.08.022>.
- Hibbard, C.J., 1955. Pleistocene vertebrates from the Upper Becerra (Becerra Superior) Formation, valley of Tequixquiac, Mexico, with notes on the other Pleistocene forms. *University of Michigan, Museum of Paleontology Contributions* 12, 47-96.
- Higgins, P., MacFadden, B.J., 2009. Seasonal and geographic climate variabilities during the Last Glacial Maximum in North America: Applying isotopic analysis and macrophysical climate models. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 283, 15-27.
- Israde-Alcántara, I., Garduño-Monroy, V.H., Ortega-Murillo, R., 2002. Paleoambiente lacustre del Cuaternario tardío en el centro del lago de Cuitzeo. *Hidrobiologica*, 2, 61-78.

- Israde-Alcántara, I., Velázquez-Durán, R., Socorro, M., García, L., Vázquez, G.D., Garduño-Monroy, V.H., 2010. Evolución Paleolimnológica del Lago Cuitzeo, Michoacán durante el Pleistoceno-Holoceno. Bol. Soc. Geol. Mex. 62 (3), 345-357.
- Janis, C.M., 1988. An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals and the correlation of these factors with dietary preferences, in: Russel, D.E., Santorio J.P., Signogneau-Russel, D. (Eds.), Teeth revisited: proceedings of the VII international symposium on dental morphology. Museum National de Histoire Naturelle, Memoirser, pp. 367–387.
- Janzen, D.H., 1981. Guanacaste tree seed-swallowing by Costa Rican range horses. Ecology 62, 587–592.
- Kaiser, T.M., 2003. The dietary regimes of two contemporaneous populations of *Hippotherium primigenium* (Perissodactyla, Equidae) from the Vallesian (Upper Miocene) of Southern Germany. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 198 (3-4), 381-402.
- Kaiser, T.M., Fortelius, M., 2003. Differential mesowear in occluding upper and lower molars: opening mesowear analysis for lower molars and premolars in hypsodont horses. J. Morphol. 258 (1), 67-83.
- Kaiser, T.M., Solounias, N., 2003. Extending the tooth mesowear method to extinct and extant equids. Geodiversitas 25 (2), 321-345.
- Kaiser, T.M., Franz-Odenaal, T.A., 2004. A mixed-feeding *Equus* species from the Middle Pleistocene of South Africa. Quat. Res. 62, 316-323.
- Kaiser T.M., Solounias, N., Fortelius, M., Bernor R.L., Schrenk F., 2000. Tooth mesowear analysis on *Hippotherium primigenium* from the Vallesian Dinotheriensande (Germany)-A blind test study. Carlinea 58, 103-114.
- Kaiser, T.M., Benor, R.L., Scott, R.S., Franzen, L.Jens., Solounias, N., 2003. New Interpretations of the Systematics and Palaeoecology of the Dorn-Dürkheim 1 Hipparions (Late Miocene, Turolian Age [MN11]), Rheinhessen, Germany. Senckenb. Lethaea 83, 103-133.

- Kaiser, T.M., Brasch, J., Castell C.J., Schulz, E., Clauss, M., 2009. Tooth wear in captive wild ruminant species differs from that of free-ranging conspecifics. *Mamm. Biol.* 74, 425-437.
- Koch, P.L., Hoppe, K.A., Webb, S.D., 1998. The isotopic ecology of late Pleistocene mammals in North America: Part 1. Florida. *Chem. Geol.* 152, 119–138.
- Koch, P.L., Diffenbaugh, N.S., Hoppe, K.A., 2004. The effects of late Quaternary climate and $\delta^{13}C$ change on C_4 plant abundance in the south–central United States. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 207, 331–357.
- MacFadden, B.J., 2005. Fossil Horses-Evidence for Evolution. *Science* 307, 1728–1730.
- MacFadden, B.J., Cerling, T.E., Harris, J.M., Prado, J., 1999. Ancient latitudinal gradients of C_3/C_4 grasses interpreted from stable isotopes of New World Pleistocene horse (*Equus*) teeth. *Global Ecol. Biogeogr.* 8, 137-149.
- Marín-Leyva, A.H., 2008. Especies de caballos (*Equus*: Equidae) del Pleistoceno tardío de La Cinta, Michoacán. Bachelor's Thesis, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México, pp. 102.
- Marín-Leyva, A.H., 2011. Caballos del Pleistoceno y sus paleoambientes en dos cuencas de Michoacán, México. Master's Thesis, Facultad de Biología, PIMCB, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, pp. 167.
- Mattioli, S., 2011. Family Cervidae (Deer), in: Wilson D.E., Mittermeier R.A. (Eds), *Handbook of the mammals of the world. Vol. 2 Hoofed mammals.* Lynx Edicions, Barcelona, pp. 885.
- Merceron, G., Schulz, E., Kordos, L., Kaiser, T.M., 2007, Paleoenvironment of *Dryopithecus branchoi* at Rudabanya, Hungary: evidence from dental meso- and micro-wear analyses of large vegetarian mammals. *J. Hum. Evol.* 53 (4), 331-349.
- Mihlbachler, M.C., Rivals, F., Solounias, N., Semprebon, G.M., 2011. Dietary change and evolution of horses in North America. *Science* 331, 1178-81

- Mohr, E., 1971. The Asiatic Wild Horse. J.A. Allen and Co. Ltd., London, pp. 124.
- Owen, R., 1869. On fossil remains of Equines from Central and South America referable to *Equus conversidens* Ow. *E. tau* Ow., and *E. arcidens* Ow. Phil. Trans. R. Soc. Lond. 159, 559-573.
- Pérez, G.M.S., Godínez, G.V., 2007. Pequeños Vertebrados Fósiles y La Bioestratigrafía de La Cinta, Michoacán y Portalitos, Guanajuato. Bachelor's Thesis, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México, pp. 93.
- Pérez-Crespo, V.A., Sanchez-Chillón, B., Arroyo-Cabrales, J., Alberdi, M.T., Polaco, O.J., Santos-Moreno, A., Morales-Puente, P., Benammi, M., Cienfuegos-Alvarado, E., 2009. La dieta y el hábitat del mamut y los caballos del Pleistoceno tardío de El Cedral con base en isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$). Rev. Mex. Cienc. Geol. 26 (2), 347-355.
- Pérez-Crespo, V.A., Alva-Valdivia, L.M., Arroyo-Cabrales, J., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., Otero, F.J., 2014. Marcadores Biogeoquímicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$: Inferencia sobre dieta y hábitat de mamíferos que habitaron en el Pleistoceno tardío en México. Monografías del Instituto de Geofísica UNAM, México D.F., pp. 63.
- Pérez-Crespo, V.A., Arroyo-Cabrales, J., Alva-Valdivia, L.M., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., 2012. Datos isotópicos ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) de la fauna pleistocénica de la Laguna de las Cruces, San Luis Potosí, México. Rev. Mex. Cienc. Geol. 29 (2), 299-307.
- Plata-Ramírez, R.A., 2012. Camellos Fósiles de La Cinta–Portalitos y La Piedad–Santa Ana Michoacán y Guanajuato, México. Bachelor's Thesis, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México, pp. 70.
- Rivals, F., Deniaux B., 2003. Microwear analysis for investigating the diet of an argali population (*Ovis ammon antiqua*) of mid-Pleistocene age, Caune de l'Arago cave, eastern Pyrenees, France. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 193, 443-455.

- Rivals, F., Athanassiou, A., 2008. Dietary adaptations in an ungulate community from the late Pliocene of Greece: *Palaeogeogr, Palaeoclimatol, Palaeoecol* 265, 134-139.
- Rivals, F., Semprebon, G.M., 2006., A comparison of the dietary habits of a large sample of the Pleistocene pronghorn *Stockoceros onusrosagris* from the Papago Springs Cave in Arizona to the modern *Antilocapra Americana*. *J. Vert. Paleontol.* 26, 495-500.
- Rivals, F., Semprebon, G.M., 2011. Dietary plasticity in ungulates: Insight from tooth microwear analysis. *Quat. Int.* 245 (2), 279-284.
- Rivals, F., Mihlbachler, M.C., Solounias, N., 2007. Effect of ontogenetic-age distribution in fossil and modern samples on the interpretation of ungulate paleodiets using the mesowear method. *J. Vert. Paleontol.* 27 (3), 763-767.
- Rivals, F., Schulz, E., Kaiser, T.M., 2008. Climate-related dietary diversity of the ungulate faunas from the middle Pleistocene succession (OIS 14-12) at the Caune de l'Arago (France). *Paleobiology* 34 (1), 117-127.
- Rivals, F., Mihlbachler, M.C., Solounias, N., Mol, D., Semprebon, G.M., de Vos, J., Kalthoff, D.C., 2010. Palaeoecology of the Mammoth Steppe fauna from the late Pleistocene of the North Sea and Alaska: Separating species preferences from geographic influence in paleoecological dental wear analysis. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 286 (1-2), 42-54.
- Rivals, F., Julien, M-A., Kuitens, M., van Kolfschoten, T., Serangeli, J., Drucker, D.G., Bocherens, H., Conard, N.J., *in press*. Investigation of equid paleodiet from Schöningen 13 II-4 through dental wear and isotopic analyses: Archaeological implications. *J. Hum. Evol.* doi:10.1016/j.jhevol.2014.04.002.
- Rubenstein, D.I., 2011. Family Equidae (Horses and Relatives), in: Wilson D.E., Mittermeier R.A. (Eds), *Handbook of the mammals of the world. Vol. 2 Hoofed mammals.* Lynx Edicions, Barcelona, pp. 885.
- Schulz, E., Kaiser, T.M., 2012. Historical distribution, habitat requirement and feeding ecology of the genus *Equus* (Perissodactyla). *Mammal Rev.* 1-18.
- Semprebon, G.M., Rivals, F., 2007. Was grass more prevalent in the pronghorn past? An assessment of the dietary adaptations of Miocene to Recent

- Antilocapridae (Mammalia: Artiodactyla). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol, Palaeoecol.* 253, 332-347.
- Semprebon, G.M., Rivals, F., 2010. Trends in the paleodietary habits of fossil camels from the Tertiary and Quaternary of North America. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 295 (1-2), 131-145.
- Solounias, N., Moelleken, S.M.C., 1992. Tooth microwear analysis of *Eotragus sansaniensis* (Mammalia: Ruminantia), one of the oldest known bovids. *J. Vert. Paleontol.* 12, 113–121.
- Solounias, N., McGraw, W.S., Hayek, L.-A., Werdelin, L., 2000. The paleodiet of the Giraffidae, in: Vrba, E.S., Schaller, G.B. (Eds.), *Antelopes, Deer, and Relatives: Fossil Record, Behavioural Ecology, Systematics, and Conservation*. Yale University Press New Haven and London, New York, 84–95.
- Solounias, N., Semprebon, G., 2002. Advances in the Reconstruction of Ungulate Ecomorphology with Application to Early Fossil Equids. *Am. Mus. Novit.* 3366, 1-49.
- Ungar P, S., 2002, *Microware software 4.02* (04.10.2002) Buffalo edition Fayetteville-AR, USA.
- Winans, M.C., 1989. A quantitative study of North American fossil species of the genus *Equus*, in: Prothero, D.R., Schoch, R.M., (Eds), *The Evolution of Perissodactyls*, Oxford University Press, USA, pp. 263-297.

Supplementary data**Supplementary Table 1.** Individual data used in the mesowear and microwear analysis.

Species	UF No.	Tooth position (side)	Site	POR	PCS	MOR	MCS	S	P
<i>E. cedralensis</i>	UM 106	P4 (L)	LC-PT			L	b		
<i>E. cedralensis</i>	UM 153	P4 (R)	LC-PT	H	s	H	s	1650	350
<i>E. cedralensis</i>	UM 163	P4 (L)	LC-PT	H	s	L	r		
<i>E. cedralensis</i>	UM 103	M2 (L)	LC-PT			L	r	2300	350
<i>E. cedralensis</i>	UM 181	M1/2 (L)	LC-PT	L	b	L	b		
<i>E. cedralensis</i>	UM 93	M1/2 (L)	LC-PT	H	r	L	r		
<i>E. cedralensis</i>	UM 135	M2 (L)	LC-PT	H	s	H	r	2325	450
<i>E. cedralensis</i>	UM 200	M1/2 (L)	LC-PT	L	r	L	r		
<i>E. cedralensis</i>	UM 442	M2 (R)	LC-PT	L	r	H	r	2125	350
<i>E. cedralensis</i>	UM 529	M1/2 (R)	LC-PT	H	r	H	r		
<i>E. cedralensis</i>	UM 418	M1/2 (R)	LC-PT	H	s	H	s		
<i>E. cedralensis</i>	UM 683	M1/2 (R)	LC-PT	L	b	L	b		
<i>E. cedralensis</i>	UM 164	M1/2 (R)	LC-PT	H	r	H	r		
<i>E. cedralensis</i>	UM 708	M1/2 (L)	LC-PT	H	s	H	r		
<i>E. cedralensis</i>	UM 715	M2 (R)	LC-PT	L	s			2075	400
<i>E. cedralensis</i>	UM 678	M3 (R)	LC-PT	L	s	L	r	1825	225
<i>E. cedralensis</i>	UM 40	M3 (R)	LC-PT	H	r	L	r	1900	275
<i>E. cedralensis</i>	UM 696	M3 (R)	LC-PT	H	r	H	r	1875	375
<i>E. cedralensis</i>	UM 334	M3 (R)	LC-PT	L	r	H	r	1800	525
<i>E. cedralensis</i>	UM 144	M1 (L)	LC-PT	H	r	H	r	1900	250
<i>E. conversidens</i>	UM 185	P4 (L)	LC-PT	H	r	H	r	1825	400
<i>E. conversidens</i>	UM 126	P4 (L)	LC-PT	L	b	L	r	1650	550
<i>E. conversidens</i>	UM 527	P4 (L)	LC-PT	L	b	L	r		
<i>E. conversidens</i>	UM 124	M1/2 (L)	LC-PT	L	r	H	r		
<i>E. conversidens</i>	UM 444	M1/2 (L)	LC-PT	L	s	L	r		
<i>E. conversidens</i>	UM 445	M2 (L)	LC-PT	H	s	H	s	1625	550
<i>E. conversidens</i>	UM 129	M2 (R)	LC-PT	L	r	H	r	2375	400
<i>E. conversidens</i>	UM 94	M1/2 (R)	LC-PT	L	r	L	b		
<i>E. conversidens</i>	UM 272	M2 (L)	LC-PT	L	s			2525	500
<i>E. conversidens</i>	UM 339	M2 (L)	LC-PT	H	s	H	s	1975	275
<i>E. conversidens</i>	UM 525	M1/2 (L)	LC-PT	L	r	L	b		
<i>E. conversidens</i>	UM 528	M2 (R)	LC-PT	H	r	H	r	1650	425
<i>E. conversidens</i>	UM 168	M1/2 (L)	LC-PT	L	r	L	b		
<i>E. conversidens</i>	UM 375	M1/2 (L)	LC-PT			H	s		
<i>E. conversidens</i>	UM 524	M1/2 (L)	LC-PT	H	s	H	s		
<i>E. conversidens</i>	UM 677	M1 (L)	LC-PT	H	s	H	s	1800	325
<i>E. conversidens</i>	UM 695	M1/2 (R)	LC-PT	H	r				
<i>E. conversidens</i>	UM 716	M1/2 (L)	LC-PT	L	r				

Supplementary Table 1 Continued.

Species	UF No.	Tooth position (side)	Site	POR	PCS	MOR	MCS	S	P
<i>E. conversidens</i>	UM 178	M3 (R)	LC-PT	L	r	L	r	1725	450
<i>E. conversidens</i>	UM 127	M3 (R)	LC-PT			L	r		
<i>E. conversidens</i>	UM 152	M3 (L)	LC-PT	L	r	L	r	1925	375
<i>E. conversidens</i>	UM 330	M3 (L)	LC-PT	L	r	L	r		
<i>E. conversidens</i>	UM 189	M3 (L)	LC-PT	L	r	L	r		
<i>E. conversidens</i>	UM 99	M3 (R)	LC-PT	L	r	L	r		
<i>E. conversidens</i>	UM 198	M3 (R)	LC-PT	L	b	L	r		
<i>E. conversidens</i>	UM 165	M3 (L)	LC-PT	L	r	L	r	1900	400
<i>E. conversidens</i>	UM 105	M3 (L)	LC-PT	L	r	L	r		
<i>E. conversidens</i>	UM 199	M3 (L)	LC-PT	L	s	L	r		
<i>E. conversidens</i>	UM 376	M3 (L)	LC-PT	L	r	L	r		
<i>E. conversidens</i>	UM 710	M3 (L)	LC-PT	L	r	L	r		
<i>E. conversidens</i>	UM 448	M3 (L)	LC-PT	L	r				
<i>E. mexicanus</i>	UM 96	P4 (R)	LC-PT	L	b	L	b	2175	400
<i>E. mexicanus</i>	UM 101	M1 (L)	LC-PT			H	r		
<i>E. mexicanus</i>	UM 110	M1 (R)	LC-PT	L	s	L	r	1375	250
<i>E. mexicanus</i>	UM 97	M2 (R)	LC-PT	L	b	L	b	1400	250
<i>E. mexicanus</i>	UM 526	M2 (R)	LC-PT	L	s	L	s	2225	350
<i>E. mexicanus</i>	UM 104	M3 (L)	LC-PT	L	b	L	r	1650	450
<i>E. mexicanus</i>	UM 700	M3 (R)	LC-PT	L	r	L	r	2025	400
<i>E. cedralensis</i>	CPOEI 40	P4 (R)	LP-SA	L	r				
<i>E. cedralensis</i>	CPOEI 265	P4 (R)	LP-SA			H	r	1550	475
<i>E. cedralensis</i>	CPOEI 252	P4 (R)	LP-SA	L	r	L	r	1750	225
<i>E. cedralensis</i>	CPOEI 80	M2 (L)	LP-SA	L	s	L	r	2300	300
<i>E. cedralensis</i>	CPOEI 171	M2 (R)	LP-SA	H	s	L	r	1075	350
<i>E. cedralensis</i>	CPOEI 190	M2 (L)	LP-SA	L	r	H	r	850	325
<i>E. cedralensis</i>	UM 560	M2 (L)	LP-SA	L	r	L	s	1575	300
<i>E. cedralensis</i>	CPOEI 34	M1/2 (R)	LP-SA	L	r	L	b		
<i>E. cedralensis</i>	CPOEI 264	M2 (L)	LP-SA	L	r	L	r	1525	250
<i>E. cedralensis</i>	CPOEI 263	M2 (L)	LP-SA			L	r	1175	125
<i>E. cedralensis</i>	UM 567	M3 (R)	LP-SA	H	r	L	r	1275	675
<i>E. conversidens</i>	CPOEI 38	P4 (L)	LP-SA	L	r	L	r	2700	325
<i>E. conversidens</i>	CPOEI 170	M1/2 (L)	LP-SA			L	r		
<i>E. conversidens</i>	CPOEI 262	M2 (R)	LP-SA	L	s	L	r	1275	100
<i>E. conversidens</i>	UM 557	M3 (R)	LP-SA	L	b	L	r	1425	375
<i>E. conversidens</i>	CPOEI 185	M3 (R)	LP-SA			L	s	1425	75
<i>E. conversidens</i>	UM 556	M3 (R)	LP-SA	L	r	L	b	1200	75
<i>E. conversidens</i>	CPOEI 283	M3 (L)	LP-SA	L	r	L	r		
<i>E. conversidens</i>	CPOEI 266	M3 (L)	LP-SA	L	s	L	r	1025	275

Supplementary Table 1 Continued.

Species	UF No.	Tooth position (side)	Site	POR	PCS	MOR	MCS	S	P
<i>E. conversidens</i>	CPOEI 257	M3 (R)	LP-SA	L	r	L	r		
<i>E. conversidens</i>	CPOEI 255	M3 (L)	LP-SA	L	r	L	b	1025	250
<i>E. conversidens</i>	CPOEI 260	M3 (R)	LP-SA	L	r	L	b		
<i>E. mexicanus</i>	CPOEI 254	P4 (L)	LP-SA	L	r	L	r		
<i>E. mexicanus</i>	CPOEI 253	P4 (L)	LP-SA			L	r	1025	125
<i>E. mexicanus</i>	CPOEI 39	M2 (L)	LP-SA	L	s	L	r	1175	125
<i>E. mexicanus</i>	CPOEI 85	M2 (L)	LP-SA	L	r	L	b	1275	375
<i>E. mexicanus</i>	CPOEI 159	M3 (R)	LP-SA	L	s	L	r	2300	350
<i>E. mexicanus</i>	CPOEI 259	M3 (L)	LP-SA	L	b	L	b		
<i>E. mexicanus</i>	CPOEI 256	M3 (R)	LP-SA	L	r	L	r	1325	400
<i>E. mexicanus</i>	CPOEI 165	M1/2 (L)	LP-SA	H	s	H	r		

Abbreviations: La Cinta-Portalitos, LC-PT; La Piedad-Santa Ana, LP-SA; paracone occlusal relief, POR; paracone cusps shape, PCS; metacone occlusal relief, MOR; metacone cusps shape, MCS; scratches/mm², S; pits/mm², P; lower, L; high, H; sharp, s; rounded, r; blunt, b; upper fourth premolars, P4; upper first molars, M1; upper second molars, M2; upper third molars, M3; right: R; left: L.

CAPÍTULO III

Feeding ecology and habitat of Late Pleistocene Equus horses from west-central Mexico using carbon and oxygen isotopes variation

Alejandro H. Marín-Leyva ^{1*}, Joaquín Arroyo-Cabrales ², María Luisa García-Zepeda ¹, Javier Ponce-Saavedra ³, Peter Schaaf⁴, Víctor Adrián Pérez-Crespo ⁵, Pedro Morales-Puente ⁵, Edith Cienfuegos-Alvarado ⁵, María Teresa Alberdi ⁶.

Enviado a: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*.

¹ Laboratorio de Paleontología, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Edif. R 2°. Piso. Ciudad Universitaria, C. P.58030, Morelia, Michoacán, Mexico. E-mail: *alexmanleyva@gmail.com

² Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticul Álvarez Solórzano”, Subdirección de laboratorio y Apoyo Académico, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Moneda #16, Col. Centro, 06060 D.F., Mexico.

³ Laboratorio de Entomología “Biol. Sócrates Cisneros Paz”, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Edif. B4 2°. Piso. Ciudad Universitaria. C.P. 58030, Morelia, Michoacán, Mexico.

⁴ Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación Científica S/N, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04150 México, D.F., Mexico.

⁵ Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación Científica S/N, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04150 México, D.F., Mexico.

⁶ Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, José Gutiérrez Abascal, 2, 28006 Madrid, Spain.

Abstract

Using carbon and oxygen stable isotopes we analyzed the diet and habitat of three late Pleistocene horses (*Equus mexicanus*, *E. conversidens*, and *E. cedralensis*) from two localities in west-central Mexico. Our objective was to evaluate dietary adaptability and resource partitioning, which would reflect the environmental conditions of the localities on which horses fed, and would support the ecological scenario predicted from morphology and ecomorphology. Our preliminary results show the presence of two feeding styles in La Cinta-Portalitos indicating some resource partition and a more diverse environment: one of *E. mexicanus* with a diet composed by C₃/C₄ plants, and another one of *E. conversidens* and *E. cedralensis* with high consumption of C₄ plants. Contrastingly, in La Piedad-Santa Ana only one feeding group was present, in which the three horse species fed mainly on C₄ plants, thus possibly demonstrating the absence of resource partitioning and the abundance of a single food plant resource for horses. The major dietary variation we recorded was in *E. mexicanus*, followed by that in *E. cedralensis*, and *E. conversidens*, which evidences that in the past horses exhibited a more diverse diet related both to an eclectic behavior and to the varied environmental conditions in which they lived. We also found that the ecological predictions (habitat) based on ecomorphological characteristics were supported for some populations, but not for others; this indicates a complex relation between body mass, limb proportions and diet, more research being needed for better understanding of this relation. Finally, our results suggest a highly heterogeneous habitat with a mixture of C₃ and C₄ plants in La Cinta-Portalitos, and a more open scenario with a higher diversity of C₄ plants and presence of woody vegetation in La Piedad-Santa Ana.

Keyword: Mexican horses, Rancholabrean, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$, resource partitioning

Resumen

Se analiza la dieta y el hábitat usando isotopos estables de carbono y oxígeno de tres especies de caballos del Pleistoceno tardío (*Equus mexicanus*, *E. conversidens* y *E. cedralensis*) en dos localidades del centro occidente de México. El objetivo fue encontrar la capacidad de adaptación de la dieta y la partición de los recursos, lo que reflejaría las condiciones ambientales de las localidades que utilizaban para alimentarse, y apoyaría la ecología predicha por la morfología y ecomorfología. Los resultados muestran la presencia de dos tipos de alimentación en La Cinta-Portalitos, uno conformado por *E. mexicanus* con una dieta compuesta por plantas C₃/C₄ y otro por *E. conversidens* y *E. cedralensis* con un alto consumo de plantas C₄, indicando repartición de recursos y un ambiente más diverso, mientras que para La Piedad-Santa Ana sólo se identificó un grupo alimenticio conformado por las tres especies, con una dieta principalmente compuesta por plantas C₄, lo que demostraría la no partición de recursos o la abundancia de uno. También que *E. mexicanus* exhibe la mayor variación alimenticia, seguido por *E. cedralensis* y *E. conversidens*, evidencia de que algunos caballos en el pasado tenían una dieta más diversa relacionada con un comportamiento más ecléctico y que variaba con las condiciones ambientales donde vivían. Se encontró que en algunas poblaciones las predicciones ecológicas (hábitat) con base en características ecomorfológicas se cumplían, sin embargo, en otras no, por lo que la relación entre la masa corporal, las proporciones de las extremidades y dieta es compleja y se necesita de mayor investigación para su mejor entendimiento. Finalmente, los resultados sugieren un hábitat altamente heterogéneo con una mezcla de plantas C₃ y C₄ para La Cinta-Portalitos, y un escenario más abierto con una diversidad de plantas C₄ más alta y con la presencia de vegetación leñosa de plantas C₃ en La Piedad-Santa Ana.

Palabras clave: Caballos mexicanos, Rancholabreano, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$, repartición de recursos.

Introduction

Values for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ in fossil and current cetartiodactyls, perissodactyls, and proboscideans tend to reflect diet and habitats (Cerling and Harris, 1999; MacFadden *et al.*, 1999; Feranec and MacFadden, 2000; Pérez-Crespo *et al.*, 2009, 2012a, 2012b, 2014; Gutiérrez-Bedolla *et al.*, in press), and can be used as proxies for the paleoenvironmental reconstruction of the sites.

During the Pleistocene in Mexico more than 25 species of *Equus* horses have been reported, see further discussion in Alberdi *et al.* (2014). In the Rancholabrean North American Land Mammal Age (NALMA) (ca. 160 ka to 9.5 ka – Bell *et al.*, 2004), in west-central and north-central Mexico region horses were represented by three species: *Equus mexicanus* Hibbard, 1955; *E. conversidens* Owen, 1869; and *E. cedralensis* Alberdi *et al.*, 2014. These species had similar morphologies relating them to the genus *Equus*, however noticeable differences exist in some craniodental measurements, limb proportions, and body mass: the species *E. mexicanus* was large, had robust limbs, and a high body mass; *E. conversidens* was medium-sized, had robust limbs, and an intermediate body mass; and *E. cedralensis* was small-sized, had slender limbs, and a low body mass (Marín-Leyva, 2011; Alberdi *et al.*, 2014).

We have assumed that these three horse species were sympatric since they have been found together in at least three localities in Mexico, one in the north-central region studied by Alberdi *et al.* (2014) in Cedral, San Luis Potosí, and two in the west-central region reported by Marín-Leyva (2011) from La Cinta-Portalitos and La Piedad-Santa Ana, in the states of Michoacán and Guanajuato. Based on that assumption, we proposed that the morphological and ecomorphological differences in size, limb proportions, and body mass could have provided these sympatric species the ability of living in different microhabitats and of having different diets by means of sharing the same macrohabitat through resource use and partitioning.

The two known localities of *Equus* in west-central Mexico were dated by Marín-Leyva (2011) as Late Pleistocene: La Cinta-Portalitos, with presence of a paleolake and characterized by an heterogeneous geomorphology and diversity of

ecological niches; and La Piedad-Santa Ana, with a fluvial system and more homogeneous geomorphology and habitat diversity. Both sites are about 100 kilometers apart and are located in the Lerma-Chapala Basin within the Trans-Mexican Volcanic Belt morphotectonic province (*sensu* Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010) (Figure 1a and b). These sites provide an excellent opportunity to evaluate the diet and habitat of two populations of the three above-mentioned sympatric horse species by means of stable carbon and oxygen isotopes, with the objective of finding the degree of dietary adaptability and resource partitioning that would reflect the environmental conditions of the localities they used to feed upon, also providing support to the predicted habitat based on morphology and ecomorphology.

Diet and habitat analysis using stable isotopes

The main reason why stable isotopes extracted from fossils can be used for research on past ecological or environmental conditions is because the plants and surface waters in terrestrial landscapes show different isotopic proportions that are transferred to the consumer organisms (Fricke, 2007).

Based on the fact that there are three metabolic pathways in plants for photosynthesis and carbon fixation –C₃ or Calvin-Benson cycle metabolism (O’Leary, 1981; Lee-Thorp *et al.*, 1989; Koch *et al.*, 1998; Cerling *et al.*, 1997), C₄ or Hatch-Slack cycle metabolism (Bender, 1971; Smith and Epstein, 1971; Vogel, 1978; Ehleringer *et al.*, 1986, 1991; Cerling *et al.*, 1993), and CAM or crassulacean acid metabolism (Andrade, *et al.*, 2007; Decker and de Wit, 2005)– the stable isotopes of carbon can be used for inferring dietary preferences and type of habitat of Pleistocene herbivore and carnivore mammals (for example: Koch *et al.*, 1998; MacFadden *et al.*, 1999; Feranec and MacFadden, 2000; Feranec, 2004; Palmqvist *et al.*, 2003; Pérez-Crespo *et al.*, 2009, 2012a, 2012b, 2014).

Large ungulate mammals incorporate to their tooth enamel the carbon contained in the plant they consume with an additional enrichment of $\delta^{13}\text{C}$ of $14\text{‰} \pm 0.5 \text{‰}$ (Cerling and Harris, 1999). Mammals feeding exclusively on C₃ plants have $\delta^{13}\text{C}$ values of from -19‰ to -9‰ , while those consuming only C₄ plants have $\delta^{13}\text{C}$ values between -2‰ and $+2 \text{‰}$. Animals with a mixed diet will show $\delta^{13}\text{C}$ values

intermediate to those in C₃ and C₄ plants (Hofmann and Stewart, 1972; MacFadden and Cerling, 1996). Because of this, the relative proportion in the consumption of C₃ and C₄ plants in the diet of a fossil animal allows for obtaining data about the ecological behavior of extinct species (Koch *et al.*, 1998).

Oxygen is another stable isotope used for obtaining data on environmental conditions (temperature and precipitation) from mammal tooth enamel (Longinelli, 1984; Longinelli and Nuti, 1973; Kolodny *et al.*, 1983; D'Angela and Longinelli, 1990; Hoppe *et al.*, 2005). Oxygen isotopes are useful because mammal's teeth mineralize under a constant temperature (~37° C) in balance with corporal water, the water used for drinking determining the values of δ¹⁸O present in the body (Luz *et al.*, 1984; Bryant and Froelich, 1995; Kohn, 1996; Hoppe *et al.*, 2005).

The isotopic composition of oxygen in the teeth of mammals is related with oxygen entering and leaving the body (Bryant and Froelich, 1995; Kohn, 1996; Sponheimer and Lee-Thorp, 2001). The main oxygen sources are atmospheric O₂, oxygen from liquid water, and oxygen from food (Sponheimer and Lee-Thorp, 2001). The main ways in which the body gets rid of oxygen are: breathing (CO₂), excretion of liquid water, and emissions of water vapor. This is interesting because animals have different physiological mechanisms for relieving heat stress (Wong *et al.*, 1988).

For ¹⁸O we follow Hoppe *et al.* (2005) conception of horses being obligate drinkers in which ¹⁸O values are controlled by the isotopic composition of the water they drink. Some studies show that the ¹⁸O values in bones and teeth of modern equids from different latitudes correlate with the ¹⁸O values of local water (Bryant *et al.*, 1994; Sánchez *et al.*, 1994; Delgado *et al.*, 1995); however other works show that in extreme conditions, such as in arid zones, modern horses from a single population can display a wide range of ¹⁸O values going from 4.5 ‰ to 6.5 ‰ (Hoppe *et al.*, 2004a), while in temperate environments this same value is of approximately of 5 ‰ (Hoppe *et al.*, 2005).

Regional settings

The two areas where materials herein studied were collected are within the hydrological region of Lerma-Chapala and were dated as Late Pleistocene. The area of La Cinta-Portalitos (hereafter abbreviated as LC-PT) is located between the villages of La Cinta, Michoacán, and Portalitos, Guanajuato within the Cuitzeo Basin. The studied area La Piedad-Santa Ana (hereafter abbreviated as LP-SA) is located within the Lower Lerma Basin between the town of La Piedad de Cabadas, Michoacán, and Santa Ana Pacueco, Guanajuato (Figure 1). Vertebrates from the latter two localities were assigned to the Rancholabrean NALMA dated at ca. 160 ka to 9.5 ka (Bell *et al.*, 2004; García-Zepeda, 2006; Díaz-Sibaja, 2013) because there are no radiometric ages of ^{14}C for both sites, and therefore, an accurate temporary location is lacking for samples. The faunal assemblage is varied and extensive, comprising numerous vertebrate taxa including amphibians and reptiles, of which 14 are large mammals weighting above 44 kg. The perissodactyls are the most numerous and important components of the terrestrial ecosystems, followed by proboscideans, cetartiodactyls, and rodents.

The LC-PT area (Figure 1a) has a heterogeneous geomorphology that is subdivided in four zones: NE, with shield type volcanic buildings with normal faults, part of the northern portion of Cuitzeo graben; NW, with monogenetic and shield type volcanic buildings; SW, with presence of the oldest volcanic rocks; and S, with drainage altered by agricultural activity and a portion of the extant lake (Marín-Leyva, 2011). Six lithological and paleontological facies are recognized for this locality: Facies I, lacustrine, clay with diatoms, low energy and stable lake; Facies II, igneous, volcanic sand, medium energy; Facies III, fluvial-lacustrine, sand and clay, medium energy; Biofacies IV, fluvial-lacustrine, microconglomerate, medium energy with micro and macro vertebrate fossils; Facies V, lacustrine, clay with diatoms, low energy; and Facies VI, soils, silt, low energy (Figure 2a). All the vertebrates' remains are located in one single stratigraphic layer that form the Biofacies IV with a time resolution according to Behrensmeyer *et al.* (1992) of 10^{-3} - 10^1 years. The associated large fauna includes mammoth (*Mammuthus columbi*), giant bison (*Bison latifrons*), ancient bison (*Bison antiquus*), camel (*Camelops*

hesternus), llama (*Hemiauchenia* sp.), white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*), mule deer (*Odocoileus hemionus*), deer (*Odocoileus lucas*), and tayassuid (*Platygonus* sp.). Other vertebrates include the rodents *Microtus* sp., *Neotoma* sp., *Sigmodon* sp., and *Spermophilus* sp., the snake *Elaphe guttata*, and the amphibians *Lithobates pipiens* and *Ambystoma* sp. (García-Zepeda, 2006; Pérez and Godínez, 2007; Marín-Leyva, 2008, 2011; Plata-Ramírez, 2012; Díaz-Sibaja, 2013; Díaz-Sibaja *et al.*, 2014; Gutiérrez-Bedolla *et al.*, in press).

The site of LC-PT was dated indirectly by Marín-Leyva (2011) using stratigraphic layers, sedimentation rates, and 18 accelerator mass spectroscopy (AMS) ^{14}C dates from Israde *et al.* (2010), who found that the vertebrate remains from LC-PT could have an age of between 32,565 and 18,500 years before present (BP). However, these dates assigned to the fossil site, need to be taken carefully because they were not made directly from the fossils.

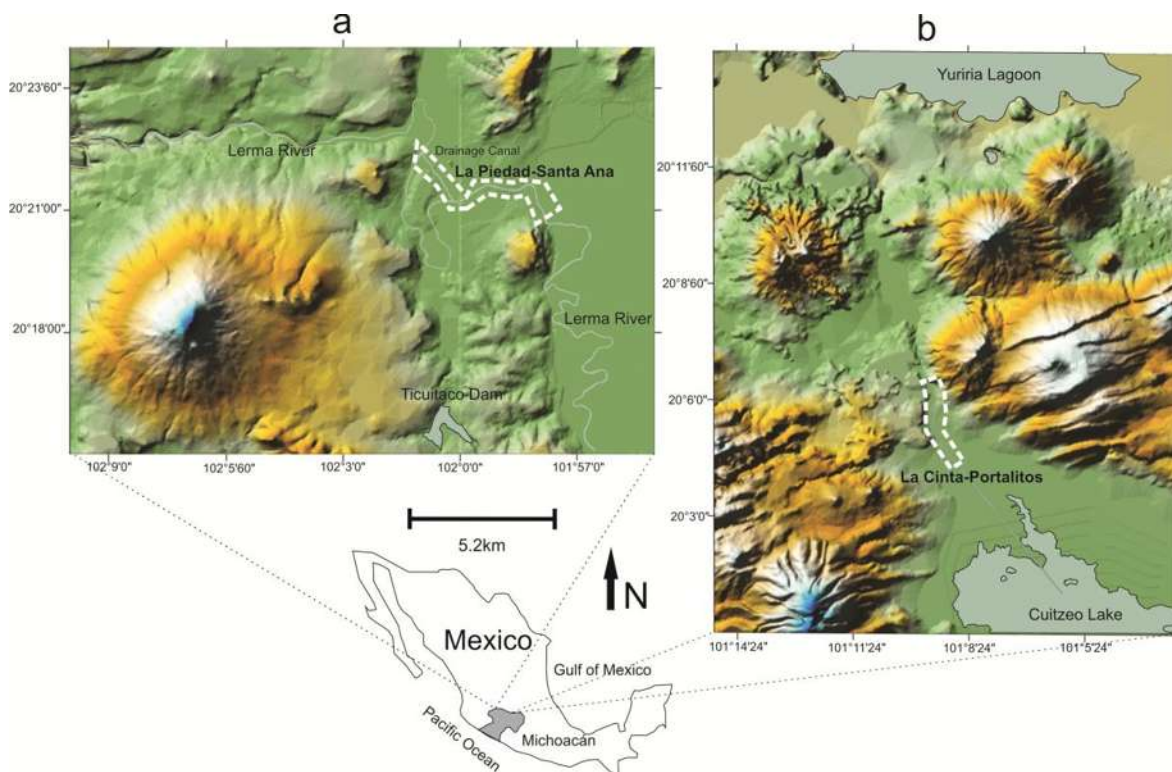


Figure 1. Geographical location of La Cinta-Portalitos (a) and La Piedad-Santa Ana (b). Figure taken from Marín-Leyva *et al.*, in press.

The LP-SA area (Figure 1b) has a homogeneous geomorphology that is subdivided in four zones: NW, part of the Lerma River between highland and hills; W, part of the Chapala plains; SW, with the volcanic building of Cerro Grande; SE, part of the Lerma River Great Plains. For this site six lithological and paleontological facies are recognized: Facies I, fluvio-lacustrine, sand with clay, medium to high energy; Facies II, igneous, volcanic sand, medium energy; Biofacies III, micro and macro-conglomerate, high energy with macrovertebrate fossils; Facies IV, fluvial, sand and silt, medium to high energy; Facies V, lacustrine, clay with diatoms, low energy; and Facies VI, soils, clay, silt with sand, low to medium energy (Figure 2b). Like in the fossil site of LC-PT all the vertebrates' remains from LP-SA are located in one single stratigraphic layer that forms the Biofacies III with a time resolution according to Behrensmeyer *et al.* (1992) of 10^0 - 10^4 years. In this site there is also presence of mammoth, giant bison, ancient bison, camel, llamas and white-tailed deer (Plata-Ramírez, 2012; Díaz-Sibaja, 2013; Díaz-Sibaja *et al.*, 2014; Gutiérrez-Bedolla *et al.*, in press).

The fossil sites contain similar taxa richness, including marker species characteristic of Rancholabrean age, like *Bison latifrons* and *Bison antiquus* (Bell *et al.*, 2004). According with Díaz-Sibaja (2013) and the ranges of radiocarbon ages for these two species of *Bison*, the sites of LC-PT and LP-SA could have a relative age of between 51 ± 1.5 and 8.39 ± 0.14 ka BP.

A similar fauna composition is found in both localities, a fact that contrasts with the different environments in which they inhabited (lacustrine in LC-PT and fluvial in LP-SA). Several paleoenvironmental studies including analyses of pollen and diatoms have been carried out in LC-PT (Israde-Alcántara *et al.*, 2002, 2010; Caballero *et al.*, 2010), but no paleoenvironmental reconstructions are available for LP-SA.

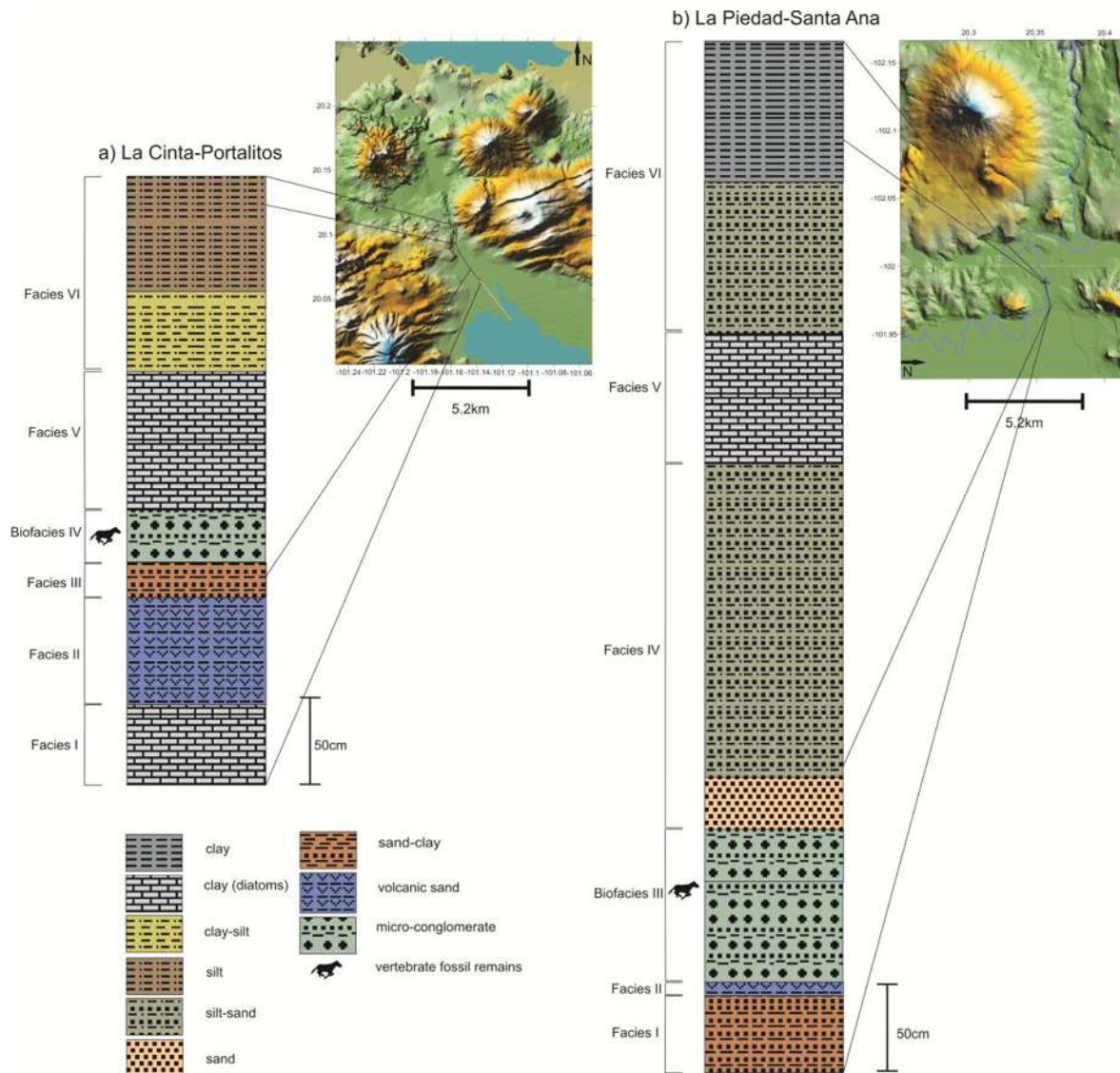


Figure 2. Simplified stratigraphic column: a) La Cinta-Portalitos and b) La Piedad-Santa Ana. Using stratigraphic data from Marín-Leyva (2011) and Díaz-Sibaja (2013).

Materials and Methods

Samples, enamel preparation, and statistical analyses

Individual premolars and molars belonging to the genus *Equus* collected from the Biofacies IV in LC-PT and Biofacies III from LP-SA were assigned to species according to morphometry of craniodental characteristics following Marín-Leyva (2011) and Alberdi *et al.* (2014), and specimens of the same taxon were grouped as a population. Samples of the teeth used in this study are presented in figure 3.

Only five samples were available for our study, despite that Hoppe *et al.* (2005) recommended a larger sample size of more than nine specimens per population. Therefore, according with Hoppe *et al.* (2005) our results can be considered to be preliminary. However, we consider our data to be meaningful for comparison with other samples of the same species from Cedral SLP (Perez-Crespo *et al.*, 2009).

For this study we chose the fourth upper premolar (P4), and the third upper molar (M3), because these teeth mineralize from ~16 to 54 and ~18 to 58 months after nursing, respectively (quasi-contemporaneous) (Hoppe *et al.*, 2004b).

We followed the technique proposed by Koch *et al.* (1997) for enamel extraction and pretreatment. Previous x-ray diffraction (XRD) studies show that there are no diagenetic alterations in the enamel of the analyzed teeth (García-Reyes, 2004). Using a Dremel power drill with a dentist bit, 20 mg of enamel were obtained from each premolar and molar. In order to assure that the bulk sample represents material mineralized during an entire year of growth, the enamel was collected from a region encompassing ~3 to ~4 cm vertically (Hoppe *et al.*, 2004b). The enamel sample was powdered with an agate mortar and pestle, and sieved to obtain the finest powder. 10 ml of 30 % hydrogen peroxide were added and the samples incubated for two hours at room temperature. The peroxide was then decanted and the sample was washed three times with distilled water.



Figure 3. Photographs of dental elements from LC-PT and LP-SA of the horse species *Equus mexicanus*, *E. conversidens* and *E. cedralensis*. Up = occlusal view; low = labial view. a) UM 104; b) UM 165; c) UM 40; d) CPOEI 256; e) CPOEI 266; f) UM 567. Scale bar 3 cm. Further information of these teeth see supplementary Table 1.

After washing, a 1 M acetic acid and sodium acetate solution was added, leaving it to incubate for nine hours at room temperature. The solution was then decanted and the sample was again washed three times with distilled water. Finally, any remaining water was eliminated by addition of ethyl alcohol and samples were dried in an oven at 90° C for 12 h.

Samples were sent to the *Laboratorio Universitario de Geoquímica Isotópica* (LUGIS) at the Geology Institute of UNAM, and assayed with a Finnigan MAT 253

mass spectrometer with a dual inlet system, and GasBench auxiliary equipment with a GC Pal autosampler with a temperature-controlled aluminum plate adjoined to the mass spectrometer (Révész and Landwehr, 2002). Standards were analyzed in duplicate to accomplish a higher precision. Results were reported as $\delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}}$ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$, and they were normalized using NBS-19, NBS-18 and LSVEC to the Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) scale in accordance with the corrections described by Coplen (1988) and by Werner and Brand (2001). For this technique, the standard deviation was 0.2 ‰ for oxygen and 0.2 ‰ for carbon.

Statistical analysis

Sample data ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) of the three species (*E. mexicanus*, *E. conversidens*, and *E. cedralensis*) were analyzed statistically, first by obtaining the mean, standard deviation, minimum, maximum, and range, and afterwards by applying an analysis of variance (ANOVA). To statistically distinguish differences between groups, paired comparisons were made using Tukey-Kramer HSD comparison of all pairs. Probability level for the statistical test was 95% ($p < 0.05$); JMP 7.0 SAS Institute software programs were utilized.

The formula proposed by Koch *et al.* (2004, 2007) was used for obtaining a percentage approximation to a C_3 or a C_4 diet:

$$(100)\delta^{13}\text{C}_{\text{sample}} = (100-X)\delta^{13}\text{C}_{100\%\text{C}_3\text{enamel}} + (X)\delta^{13}\text{C}_{100\%\text{C}_4\text{enamel}}, \quad \text{Equation 1}$$

where enamel $\delta^{13}\text{C}_{100\%\text{C}_3}$ value is -12.5 ‰ and enamel $\delta^{13}\text{C}_{100\%\text{C}_4}$ value is 2.5 ‰, corresponding to estimates for the Late Pleistocene (Koch *et al.*, 2004, 2007).

We also analyzed the values of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ obtained by Pérez-Crespo *et al.* (2009) in Cedral (CE) in order to find out if horses from the two localities at west-central Mexico had the same diet as in the locality from north-central Mexico.

In order to transform the $\delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}}$ values into $\delta^{18}\text{O}_{\text{VSMOW}}$ values, Faure's (1977) equation was used.

Results

Analysis of $\delta^{13}\text{C}$ values

In tables 1 and 2 we show for each studied taxon the mean, standard deviation, maximum, minimum, range, variance, standard error, and the lower and upper confidence intervals of consumed $\delta^{13}\text{C}$ and $\%C_4$. The individual data values are available in supplementary data table 1.

The mean $\delta^{13}\text{C}$ value for *E. cedralensis* samples from La Cinta-Portalitos was of 0.32 ‰ ($\%C_4$, 85.49), and that same value was of -0.61 ‰ ($\%C_4$, 79.28) for samples from LP-SA. The mean $\delta^{13}\text{C}$ values for the populations of *E. conversidens* were of -0.91 ‰ ($\%C_4$, 77.27) for LC-PT and of -0.49 ‰ ($\%C_4$, 80.05) for LP-SA. For the populations of *E. mexicanus* for LC-PT the mean value of $\delta^{13}\text{C}$ was -2.45 ‰ ($\%C_4$, 67.0), and for LP-SA it was -0.86 ‰ ($\%C_4$, 77.57) (Figure 4a).

Significant differences were found between $\delta^{13}\text{C}$ values of the three species from the two Mexican west-central localities (ANOVA: degrees of freedom: 5; *F* Ratio: 3.1390, $p > F$: 0.0255) and the Tukey-Kramer HSD paired comparisons indicated that the populations of *Equus cedralensis* and *E. mexicanus* from LC-PT showed significant differences. The rest of the populations presented similar values to both species with statistical difference (Figure 4a).

The ANOVA (degrees of freedom: 8; *F* Ratio: 10.3935, $p > F$: 0.0001) including conspecific populations from the site in north-central Mexico (Cedral, SLP) and the paired comparisons made using Tukey-Kramer HSD, showed that one of the populations of *E. cedralensis* from LC-PT had significantly different values of $\delta^{13}\text{C}$ relative to the population of the same species from Cedral. The populations of *E. conversidens* from west-central and north-central Mexico had similar mean values of $\delta^{13}\text{C}$, but were significantly different from populations of *E. cedralensis* and *E. mexicanus* from Cedral. The two populations of *E. mexicanus* from west-central Mexico were significantly different in $\delta^{13}\text{C}$ values from the conspecific population from north-central Mexico (Figure 4a).

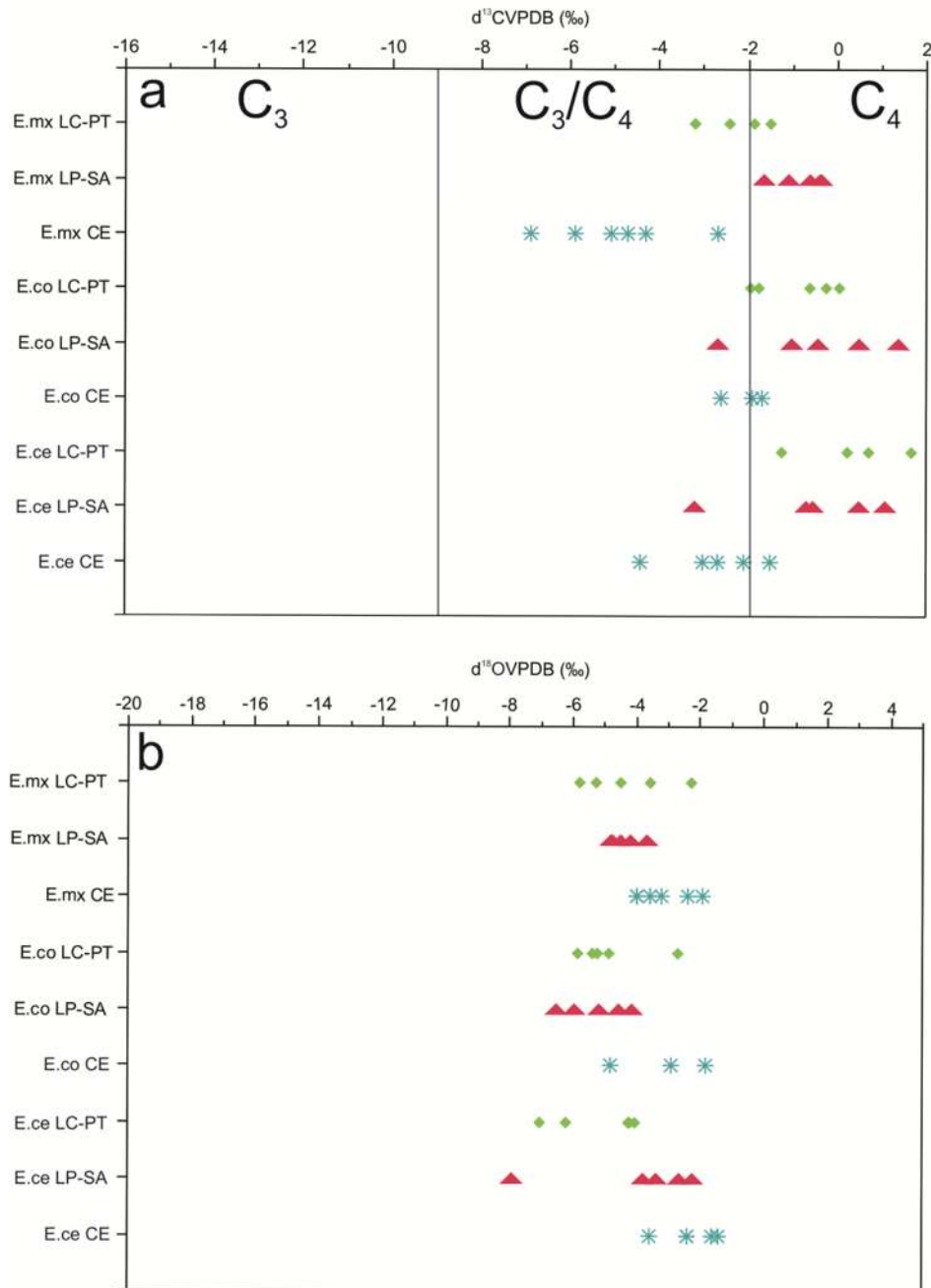


Figure 4. Comparison between individual values of $\delta^{13}C$ (a) and $\delta^{18}O$ (b) of the species under study and the population from Cedral (Pérez-Crespo *et al.*, 2009). Species abbreviations: *Equus cedralensis* = E.ce; *E. conversidens* = E.co; *E. mexicanus* = E.mx. Sites abbreviations: La Cinta-Portalitos = LC-PT; La Piedad-Santa Ana = LP-SA; Cedral = CE. Symbols: diamonds = LC-PT; triangles = LP-SA; asterisks = CE. Values are expressed in ‰ VPDB.

Analysis of $\delta^{18}\text{O}$ values

In table 3 we show the mean, standard deviation, maximum, minimum, range, variance, standard error, and lower and upper confidence intervals of $\delta^{18}\text{O}$. The individual data values are available in supplementary data table 1.

The mean $\delta^{18}\text{O}$ value of *E. cedralensis* from LC-PT was of -5.14 ‰, and from LP-SA of -4.03 ‰. The mean $\delta^{18}\text{O}$ value for the populations of *E. conversidens* from LC-PT was of -4.80 ‰, and from La Piedad-Santa of -5.33 ‰. For the populations of *E. mexicanus* from LC-PT, the mean $\delta^{18}\text{O}$ value was of -4.28 ‰, and for those from LP-SA it was of -4.44 ‰ (Figure 4b).

No significant differences in $\delta^{18}\text{O}$ values were found between populations of *E. cedralensis*, *E. conversidens*, and *E. mexicanus* from the two Mexican west-central localities (ANOVA: degrees of freedom: 5; *F* Ratio: 0.6590, $p > F$: 0.6578). The paired comparisons with Tukey-Kramer HSD indicated that the populations of these three species have similar mean values of $\delta^{18}\text{O}$ (Figure 4b).

The ANOVA (degrees of freedom: 8; *F* Ratio: 3.0280, $p > F$: 0.0108) including the same species populations from the site in north-central Mexico (Cedral, SLP) and the paired comparisons made using Tukey-Kramer HSD, showed that the populations of *E. cedralensis* from LC-PT and *E. conversidens* from LP-SA had significant difference in the values of $\delta^{18}\text{O}$ with the population of *E. cedralensis* and *E. conversidens* from Cedral. The rest of the species and populations presented similar values of $\delta^{18}\text{O}$ (Figure 4b).

Table 1. Summary values from $\delta^{13}\text{C}$ expressed in ‰ VPDB.

Species	Site	N†	Mean	SD	Min	Max	Range	Variance	Std Err	L CI	U CI
<i>E. cedralensis</i>	LC-PT	5	0.32	1.05	-1.24	1.68	2.91	1.10	0.47	-0.98	1.63
<i>E. conversidens</i>	LC-PT	5	-0.91	0.90	-1.93	0.03	1.97	0.80	0.40	-2.02	0.20
<i>E. mexicanus</i>	LC-PT	5	-2.45	0.77	-3.22	-1.50	1.72	0.60	0.35	-3.41	-1.49
<i>E. cedralensis</i>	LP-SA	5	-0.61	1.64	-3.23	1.05	4.28	2.69	0.73	-2.64	1.43
<i>E. conversidens</i>	LP-SA	5	-0.49	1.54	-2.71	1.34	4.05	2.37	0.69	-2.40	1.42
<i>E. mexicanus</i>	LP-SA	5	-0.86	0.56	-1.70	-0.39	1.32	0.31	0.25	-1.55	-0.17

†Notes and Abbreviations: LC-PT = La Cinta-Portalitos; LP-SA = La Piedad-Santa Ana; N = sample number; SD= standard deviation; Min = minimum; Max = maximum; Ran = range; Std Err = standard error; L CI = lower confidence interval; U CI = upper confidence interval. Values are expressed in ‰ VPDB.

Table 2. Summary values from % of C₄ consumed.

Species	Site	N†	Mean	SD	Min	Max	Range	Variance	Std Err	L CI	U CI
<i>E. cedralensis</i>	LC-PT	5	85.49	7.01	75.10	94.53	19.43	49.08	3.13	76.79	94.19
<i>E. conversidens</i>	LC-PT	5	77.27	5.97	70.44	83.55	13.11	35.61	2.67	69.86	84.68
<i>E. mexicanus</i>	LC-PT	5	67.01	5.16	61.88	73.36	11.48	26.63	2.31	60.60	73.41
<i>E. cedralensis</i>	LP-SA	5	79.28	10.94	61.77	90.30	28.53	119.77	4.89	65.69	92.87
<i>E. conversidens</i>	LP-SA	5	80.04	10.26	65.24	92.26	27.03	105.30	4.59	67.30	92.79
<i>E. mexicanus</i>	LP-SA	5	77.57	3.70	71.97	80.76	8.79	13.72	1.66	72.97	82.17

†Notes and Abbreviations: C₄% = percentage of C₄ plants consumed based on Equation 1 $(100)\delta^{13}\text{C}_{\text{sample}} = (100-X)\delta^{13}\text{C}_{100\%C_3\text{enamel}} + (X)\delta^{13}\text{C}_{100\%C_4\text{enamel}}$, where enamel $\delta^{13}\text{C}_{100\%C_3}$ value is -12.5 ‰ and enamel $\delta^{13}\text{C}_{100\%C_4}$ value is 2.5 ‰, corresponding to estimates for the Late Pleistocene (Koch *et al.* 2004, 2007); LC-PT = La Cinta-Portalitos; LP-SA = La Piedad-Santa Ana; N = sample number;; SD= standard deviation; Min = minimum; Max = maximum; Ran = range; Std Err = standard error; L CI = lower confidence interval; U CI = upper confidence interval. Values are expressed in ‰ VPDB.

Table 3. Summary values from $\delta^{18}\text{O}$ expressed in ‰ VPDB.

Species	Site	N†	Mean	SD	Min	Max	Range	Variance	Std Err	L CI	U CI
<i>E. cedralensis</i>	LC-PT	5	-5.14	1.40	-7.05	-4.02	3.04	1.96	0.63	-6.88	-3.40
<i>E. conversidens</i>	LC-PT	5	-4.80	1.24	-5.85	-2.68	3.17	1.54	0.55	-6.34	-3.26
<i>E. mexicanus</i>	LC-PT	5	-4.28	1.40	-5.77	-2.28	3.50	1.96	0.63	-6.02	-2.54
<i>E. cedralensis</i>	LP-SA	5	-4.03	2.27	-7.94	-2.28	5.66	5.14	1.01	-6.85	-1.22
<i>E. conversidens</i>	LP-SA	5	-5.33	0.97	-6.58	-4.22	2.36	0.94	0.43	-6.53	-4.13
<i>E. mexicanus</i>	LP-SA	5	-4.44	0.47	-4.84	-3.71	1.13	0.22	0.21	-5.02	-3.85

†Notes and Abbreviations: LC-PT = La Cinta-Portalitos; LP-SA = La Piedad-Santa Ana; N = sample number; SD= standard deviation; Min = minimum; Max = maximum; Ran = range; Std Err = standard error; L CI = lower confidence interval; U CI = upper confidence interval. Values are expressed in ‰ VPDB.

Discussion

$\delta^{13}\text{C}$ and diet

The mean $\delta^{13}\text{C}$ values of the two populations of small-sized slender horse species *Equus cedralensis* from west-central Mexico indicate that they had similar diets mostly composed by C_4 plants. The population from LC-PT had a diet with a high consumption of C_4 plants (85.49 %); in fact, this population ingested the highest levels of C_4 plants of all analyzed taxa. The population from LP-SA also had a diet with a high consumption of C_4 plants (79.28 %), with the exception of one individual that ate 61.77 % of C_4 plants, which could show a tendency to a mixed feeder diet (C_3/C_4). In comparison with the populations under study, the populations of *E. cedralensis* from Cedral exhibit a mixed feeder diet with consume tendency to C_4 plants (Pérez-Crespo, *et al.*, 2009), indicating that this species could eat different percentage of C_3 (34.94 %) and C_4 (65.06%) plants.

For the medium-sized, robust species *Equus conversidens*, the two populations from west-central Mexico had similar diets, mostly composed by C_4 plants. The population from LC-PT had a diet with a high consumption of C_4 plants (77.27 %). The population from LP-SA also had a diet with a high consumption of C_4 plants (80.04 %), with the exception of one individual that ate 65.23 % of C_4 plants, thus showing a tendency to a mixed feeding diet (C_3/C_4). The comparison of the study populations with the one from Cedral analyzed by Pérez-Crespo *et al.* (2009) showed that in both regions *E. conversidens* had a diet mainly composed by C_4 plants; however, the populations from Cedral ate more C_3 plants, which also evidenced the capacity of this species to ingest C_3 and C_4 plants.

In the case of the large and robust horse species *E. mexicanus*, the populations from west-central Mexico had a different type of diet. The population from LC-PT had a C_3/C_4 mixed feeder diet with tendency to consume C_4 plants, with 32.99 % ingestion of C_3 plants and 67.01 % of C_4 plants, while the population from LP-SA had a diet with a higher consumption of C_4 plants of 77.57 %. This difference in diet could be explained by a more eclectic dietary behavior, different environmental conditions for each site, or that horse specimens of one locality had different absolute age than those from the other, and other possible explanations. The

comparisons of the populations under study with that from Cedral indicate that *E. mexicanus* may have had different dietary behaviors within its geographic distribution. In LP-SA the species was mainly a C₄ feeder, in LC-PT it was a C₃/C₄ mixed feeder with a tendency to a C₄ diet, and in Cedral it was a C₃/C₄ mixed feeder with 50 % consumption of each carbon type plants; this could indicate an eclectic dietary behavior in the consumption of plants of *E. mexicanus* related with the vegetation available in the region they occupied.

The different feeding styles observed in sites from west-central and north-central Mexico (mainly composed by C₄, C₃/C₄ with a tendency to C₄, and 50 % C₃/C₄) indicates that, during the Mexican Late Pleistocene in the sites of LC-PT, LP-SA, and Cedral, *E. mexicanus* was the horse species with the greatest diet diversity and more eclectic dietary behavior. Similarly, the horse with the second most variable diet observed in the three sites was *E. cedralensis*, with a diet mainly composed by C₄ plants in both west-central sites, and a C₃/C₄ diet in the north-central Mexico site. Finally the horse with the more homogenous dietary behavior observed in both regions was *E. conversidens* with a diet mainly of C₄ plants.

Our results agree with previous reports stating that not all Late Pleistocene Mexican horses from these areas were exclusive C₄ plant eaters, because these species can ingest plant material having different levels of abrasiveness (i.e., from trees, shrubs and grasses) (Barrón-Ortiz *et al.*, 2014; Marín-Leyva *et al.*, in press), and different hypotheses were proposed to explain that dietary heterogeneity: 1) Dietary variability in some species like *E. mexicanus* and *E. cedralensis* related to an eclectic dietary behavior observed in other *Equus* populations by MacFadden *et al.* (1999), Perez-Crespo *et al.* (2009), and Prado *et al.* (2011); 2) Resource partitioning (similar sympatric species compete for resources) like shown by Koch *et al.* (1998); and 3) Extant (Hoppe *et al.*, 2004a) and fossil (Kaiser, 2003) horses diet depended on the type and amount of food available for eating, which would be dependent on environmental conditions.

Resource partitioning in west-central Mexico

Our preliminary results suggest two different diet types among horse species in the locality of LC-PT, one with high consumption of C₄ plants for *E. cedralensis* and *E. conversidens*, and one with consumption of C₃/C₄ plants for *E. mexicanus*. We also found a high range percentage range (18.48 %) of ingestion of C₄ plants between populations. This could be evidencing resource partitioning between horse species in order to avoid competition, which could be supported by the existence in this area of a more diverse environment providing a more ample diversity of available food sources from either C₃ or C₄ plants. The latter result is corroborated by the two different dietary behaviors found by Marín-Leyva *et al.* (in press) in the same site using meso- and microwear analysis.

The three horse species in LP-SA showed a diet with high consumption of C₄ plants, and a low percentage of ingestion of C₄ plants (2.47 %). Only two individuals, each of *E. cedralensis* and *E. conversidens*, showed a diet of mixed C₃/C₄ feeder (UM 567: 61.67 %C₄ and CPOEI 267: 23 %C₄); an evidence discarding the existence in the area of resource partitioning between horse species. This could be due to a high abundance of C₄ plants permitting the coexistence of the three horse species, an explanation corroborated by the single dietary behavior found by Marín-Leyva *et al.* (in press) in the same locality using meso- and microwear analysis.

δ¹⁸O and water source, elevation, and precipitation

Based on the mean, range and similarities of δ¹⁸O values we observed in populations of *E. cedralensis*, *E. conversidens* and *E. mexicanus* from west-central Mexico (Table 1), it could be inferred that these extinct horses drank water from a similar source and presented a similar variability of δ¹⁸O as that observed in extant horses (Hoppe *et al.*, 2004a, 2005).

Sánchez *et al.* (2004) observed in fossil gomphotheres that lived in South America that the δ¹⁸O values in enamel decreased at higher altitudes, suggesting that a low concentration of δ¹⁸O would be characteristic of high elevation areas. Based on the observations of Sánchez *et al.* (2004), our results would indicate that the δ¹⁸O values in the studied horses might correspond to high altitude areas. This

relation between low $\delta^{18}\text{O}$ values and higher altitude is associated to the continuous condensation of atmospheric vapor and rainout of the condensed phase, which takes place when air masses climb up along the slopes of high mountains and cool off as a consequence of adiabatic expansion, causing $\delta^{18}\text{O}$ enrichment of precipitated water, relative to $\delta^{18}\text{O}$ values in remainder vapor (Gonfiantini *et al.*, 2001). We however observed some individuals from LP-SA with $\delta^{18}\text{O}$ values that would correspond to low elevation areas like: CPOEI 252: -2.28 ‰ and CPOEI 265: -2.70 ‰, both identified as *E. cedralensis*. This could indicate that elevation did not affect the $\delta^{18}\text{O}$ values in this region, or that individuals with extreme $\delta^{18}\text{O}$ values were migrants. Another two explanations for this observation would be that we analyzed different moments of mineralization in the teeth, similar to the findings of Pérez-Crespo *et al.* (2012b) for some populations of *Mammuthus columbi* from Mexico, or that the dynamics of enrichment and depletion of $\delta^{18}\text{O}$ is similar in these two localities belonging to the Lerma-Chapala basin, located less than 100 km away, and at a similar elevation (Priego *et al.*, 2003).

The differences found in the mean $\delta^{18}\text{O}$ values between populations of *E. cedralensis* and *E. conversidens*, but not of *E. mexicanus*, from west-central and north-central Mexico, could be explained by different factors affecting the dynamics of enrichment and depletion of $\delta^{18}\text{O}$ in surface water, such as altitude, latitude, temperature, distance from the sea, rainy seasons, and the effects in precipitation patterns caused by Mexico's complex topography (Sánchez *et al.*, 2004; Metcalfe, 2006; Wassenaar *et al.*, 2009). Another factor that should be taken into account is the amount effect (related to the volume of precipitation). This amount effect may in tropical regions cause that isotopic values of oxygen in rainwater become more negative in summer, because of the large amount of rainfall during this season both from hurricanes and monsoons (Dansgaard, 1964). Bradbury (1997, 2000) noted that during the last glacial maximum the western area of the Trans-Mexican Volcanic Belt experienced increased humidity and precipitation due to the migration to the south of the intertropical convergence zone, as well as to an increased intensity and frequency of northern winds that caused an extensive regime of rains similar to a monsoon (Caballero *et al.*, 2010). However, given the

lack of any radiometric dating it is not possible to indicate whether the differences between oxygen isotopic values observed in horses are due to heavy rains during the last glacial maximum.

Ecomorphology and diet

According to the ecomorphological characteristic of each horse species, *E. cedralensis* and *E. conversidens* are assumed to have lived in open environments on compacted soils (Marín-Leyva, 2011; Alberdi *et al.*, 2014), therefore exhibiting diets with high level of consumption of C₄ plants. This hypothesis is corroborated in all studied horse populations from western-central and north-central Mexico, with the exception of *E. cedralensis* from Cedral, which exhibited a diet with 35 % C₃ plant consumption. Marín-Leyva (2011) and Alberdi *et al.* (2014) assumed that *E. mexicanus* lived in more closed environments on uncompacted soil and, therefore, its diet would show an increased ingestion of C₃ plants, this hypothesis was corroborated in two populations displaying a C₃/C₄ mixed diet, one from the west-central locality LC-PT, and another one from north-central Mexico (Cedral). This assumption was, however, not corroborated in the population of *E. mexicanus* from one of the west-central localities (LP-SA) that displayed a consumption of 77.5 % of C₄ plants. The observed ecomorphological and dietary characteristics of the studied horse species could evidence that these ecomorphological characteristics give horses a different degree of capacity for living in different niches, therefore avoiding competition for food resources; however, depending on the horses' needs they could live in different environments and eat different types of plants, like did the populations studied by Hoppe *et al.* (2004a). More research needs to be made about the relation of body mass, limb proportions and diet to arrive to more robust conclusions.

Habitat

Our preliminary results from stable isotopes of ¹³C and ¹⁸O analyses found two possible dietary behaviors in LC-PT (C₄ grazer and C₃/C₄ mixed feeder), and the individual δ¹³C values indicate minimal and maximal presences of C₄ plants (61.87 % and 94.52 %, respectively), indicating a mixture in the diet of plant components from a highly heterogeneous environment with open and closed vegetation types

containing more or less proportions of grasses, herbs, shrubs and trees. The latter assumption is corroborated by the two types of diet found by Marín-Leyva *et al.* (in press), which indicates the presence of vegetation elements with different physical properties. This finding is in accordance with the varied fossil faunal association of the locality and the wide range of feeding styles reflected by the record of forest dwelling browsers such as *Odocoileus* (Koch *et al.*, 1998), grazer taxa adapted to more open areas such as *Bison* (Koch *et al.*, 2004; Pérez-Crespo *et al.*, 2014), and ecologically intermediate taxa such as *Mammuthus columbi*, *Camelops* and *Hemiauchenia* (Koch *et al.*, 1998; Feranec and MacFadden, 2000; Feranec, 2007; Higgins and MacFadden, 2009; Pérez-Crespo *et al.*, 2012b, 2014; Gutiérrez-Bedolla, in press). Further, the presence of amphibians registered by Pérez and Godínez (2007) suggests an area with presence of permanent bodies of water. The isotopic contents of fossil horse teeth we observed are also consistent with vegetation data inferred from pollen studies made in the site by Israde-Alcántara *et al.* (2010), who found an ample variety of vegetation types and flora, with presence of grasses (Poaceae), herbs and shrubs (Chenopodiaceae, Amaranthaceae, Asteraceae, Ranunculaceae), and elements from riparian (gallery) forests (*Salix* sp.). Based on these facts, we deduced that the habitat at LC-PT was highly heterogeneous with a mixture of mixed forests in higher altitude areas, grassland or savanna in the open areas, and wetlands surrounding a paleolake.

In contrast, our preliminary results from LP-SA indicate a drier and more seasonal ecosystem with more open scenarios and a higher diversity of C₄ plants in this locality, where the dominant feeding type was C₄ grazer with the exception of two individuals with C₃/C₄ diets, the individual $\delta^{13}\text{C}$ values indicates maximal and minimal presences of C₄ plants (61.77 % and 92.26 %, respectively), which was corroborated by the single type of diet found by Marín-Leyva *et al.* (in press) indicating the abundance of highly abrasive plant components. These paleoenvironmental inferences are corroborated by the abundance in the site of fossil *Bison* (Koch *et al.*, 2004; Pérez-Crespo *et al.*, 2014). Certainly, the two individuals with C₃/C₄ diets that we observed and the reports of other taxa (*Odocoileus*, *Mammuthus columbi*, *Camelops* and *Hemiauchenia*) in this fossil site

(Koch *et al.*, 1998; Feranec and MacFadden, 2000; Feranec, 2007; Pérez-Crespo *et al.*, 2012b, 2014; Gutiérrez-Bedolla, in press) are indicators of the presence of woody vegetation (shrubs and trees). This is compatible with the dietary homogeneity that we found in this site, since *Equus* species from LP-SA would have been probably restricted to the more open landscapes.

Conclusions

The isotopic analyses assayed in the fossil tooth enamel of three species of horses from two localities in west-central Mexico, indicate the presence of two feeding styles in La Cinta-Portalitos: one conformed by *E. mexicanus* with a diet composed by C₃/C₄ plants, and another represented by *E. conversidens* and *E. cedralensis* with high consumption of C₄ plants, while for La Piedad-Santa Ana only one feeding group was observed to be present, which was shared by the three species (*E. mexicanus*, *E. conversidens* and *E. cedralensis*) with a diet mainly composed by C₄ plants.

If our preliminary results are further corroborated, the horse species with the greatest diet diversity and more eclectic behavior during the late Pleistocene in the west-central and north-central areas of Mexico was *E. mexicanus*, followed by *E. cedralensis*, and *E. conversidens*. This indicated that horses were not exclusive C₄ plants eaters, likely due to dietary variability, resource partitioning, or type and amount of available food depending upon the environment.

The two feeding types in La Cinta-Portalitos could be evidence of some resource partitioning and environment diversity in this area, while for La Piedad-Santa Ana the presence of only one feeding type would indicate absence of resource partitioning and the abundance of a single type of food plant.

We found that the $\delta^{18}\text{O}$ values could either vary among regions or be the same within each region, and assumed this to be due to the dynamics of enrichment and depletion of $\delta^{18}\text{O}$ in surface water in Mexico, a process that can be influenced by different geographic factors, the migratory movements of animals during their life, and the age at which the teeth are mineralized.

The ecomorphological characteristics of some horse populations could predict the type of diet; however those predictions are not true for other populations indicating that relationships between body masses, limb proportions and diet are more complex, more research being needed to reach to more robust conclusions.

Using the type of diet and the associated taxa found in each locality as a proxy for habitats, we found that La Cinta-Portalitos locality had high habitat heterogeneity with forest in the higher areas, grassland or savanna in lower, open areas, and wetlands close to a lake. In contrast, La Piedad-Santa Ana was a more open scenario with a higher diversity of C₄ plants and presence of woody vegetation including shrubs and trees.

Acknowledgements

The authors thank all the students (*Facultad de Biología*, UMSNH) and colleagues (*Organización Especial de Investigación*, La Piedad) who worked in the field campaigns in the localities here reported. We thank the Laboratorio de Ecofisiología (INIRENA, UMSNH), *Laboratorio Universitario de Geoquímica Isotópica* (LUGIS, UNAM), Francisco J. Otero, and Rafael Puente for samples analysis. We also thank Juan Pablo Bernal and an anonymous reviewer for their comments, which significantly improved the manuscript. This work was funded by the Mexican Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) (ref. 132620 and grant to AHM-L).

References

- Alberdi, M.T., Arroyo-Cabrales, J., Marín-Leyva, A.H., Polaco, O.J., 2014, Study of Cedral Horses and their place in the Mexican Quaternary: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 31(2), 221-237.
- Andrade, J.L., de la Barrera, E., Reyes-García, C., Ricalde, M.F., Vargas-Soto, G., Cervera, C.J., 2007, El metabolismo ácido de las crasuláceas: diversidad, fisiología ambiental y productividad: *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 87, 37-50.

- Barrón-Ortiz C.R., Theodor J.M., Arroyo-Cabrales J.A., 2014, Dietary resource partitioning in the Late Pleistocene horses from Cedral, north-central Mexico: evidence from the study of dental wear: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 31(2), 260-269.
- Bell, C.J., Lundelius Jr., E.L., Barnosky, A.D., Graham, R.W., Lindsay, E.H., Ruez Jr., D.R., Semken Jr., H.A., Webb, S.D., Zakrzewsky, R.J., 2004, Chapter 7: The Blancan, Irvingtonian and Rancholabrean Mammal Ages, *in* Woodburne, M.O., (ed.), *Late Cretaceous and Cenozoic mammals of North America: Biostratigraphy and Geochronology*: New York, Columbia University Press., 232-314.
- Behrensmeyer, A.K., Hook, R.S., Badgley, C.E., Boy, J.A., Chapman, R.E., Dodson, P., Gastaldo, R.A., Graham, R.W., Martin, L.D., Olsen, P.E., Spicer, R.A., Taggart, R.E., Wilson, M.V.H., 1992, Paleoenvironmental contexts and taphonomic modes, *in* Behrensmeyer, A.K., Damuth, J.D., DiMichelle, W.A., Potts, R., Sues, H.-D., Wing, S.L., (eds), *Terrestrial ecosystems through time: The evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*: University of Chicago Press, Chicago., 15-136.
- Bender, M.M., 1971, Variations in the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ Ratios of Plants in Relation to the Pathway of Photosynthetic Carbon Dioxide Fixation: *Phytochemistry*, 10, 1239-1245.
- Bradbury, J.P., 1997, Sources of glacial moisture in Mesoamerica: *Quaternary International*, 43-44, 97-110.
- Bradbury, J.P., 2000. Limnologic history of Lago de Paztcuaro, Michoacán, México for the past 48,000 years: impact of climate and man: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 163, 69-95.
- Bryant, J.D., Froelich, P.N., 1995, A model of oxygen isotope fractionation in body water of large mammals: *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 59, 4523–4537.
- Bryant, J.D., Luz, B., Froelich, P.N., 1994, Oxygen isotopic composition of fossil horse tooth phosphate as a record of continental paleoclimate: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 107, 303–316.

- Caballero, M., Lozano-García, S., Vázquez-Selem, L., Ortega, B., 2010, Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 62(3), 359-377.
- Cerling, T.E., Harris, J.M. 1999, Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies: *Oecologia*, 120(3), 347-363.
- Cerling, T.E., Harris, J.M., MacFadden, B.J., Leakey, M.G., Quade, J., Eisenmann, V. Ehleringer, J.R., 1997, Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundry: *Nature*, 389, 153-158.
- Cerling, T.E., Wang, Y., Quade, J., 1993, Expansion of C₄ global ecological change in the Late Miocene: *Nature*, 361, 344-345
- Coplen, T.B., 1988, Normalization of oxygen and hydrogen isotope data: *Chemical Geology*, 72, 293-297.
- D'Angela, D., Longinelli, A, 1990, Oxygen isotopes in living mammal's bone phosphate: further results: *Chemical Geology (Isotope Geoscience Section)*, 86, 75-82.
- Dansgaard, W., 1964, Stable isotopes in precipitation: *Tellus*, 16(4), 436-468.
- Decker, J.E., de Wit, M.J., 2005, Carbon isotope evidence CAM photosynthesis in the Mesozoic: *Terra Nova*, 18, 9-17.
- Delgado, H.A., Iacumin, P., Stenni, B., Sánchez C.B., Longinelli, A., 1995, Oxygen isotope variations of phosphate in mammalian bone and tooth enamel: *Geochemical et Cosmochimica Acta*, 59, 4299-4305.
- Díaz-Sibaja, R., 2013, Los rumiantes (Ruminantia: Bovidae y Cervidae) del Pleistoceno (Rancholabreano) de dos sitios del centro-occidente de México: Morelia, Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, tesis maestría, 185 pp.
- Díaz-Sibaja, R., López-García, J.R., Arroyo-Cabrales, J., Jiménez-Hidalgo, E., Tejeda-Alvarado, F., Ponce-Saavedra, J., García-Zepeda, M.L., 2014, Cérvidos (Cervidae) del Rancholabreano de Michoacán-Guanajuato (resumen), en XII Congreso Nacional de Mastozoología, Puebla de los

- Ángeles, Puebla de Zaragoza, México: México, Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., Memorias congreso (paleontología), 1.
- Ehleringer, J.R., Field, C.B., Liz, Z.F., Kuo, C.Y., 1986, Leaf carbon isotope ratio and mineral composition in subtropical plants along an irradiance cline: *Oecologia*, 70, 520-526.
- Ehleringer, J.R., Sage, R.F., Flanagan, L.B., Pearcy, R.W., 1991, Climate change evolution of C₄ photosynthesis: *Trends in Ecology and Evolution*, 6, 95-99.
- Faure, G., 1977, *Principles of Isotope Geology*: New York, John Wiley and Sons, 464 pp.
- Feranec, R.S., MacFadden, B.J., 2000, Evolution of the grazing niche in Pleistocene mammals from Florida: evidence from stable isotopes: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 162, 155-169.
- Feranec, R.S., MacFadden, B.J., 2006, Isotopic discrimination of resource partitioning among ungulates in C₃-dominated communities from the Miocene of Florida and California: *Paleobiology*, 32, 191-205.
- Feranec, R.S., 2004, Isotopic evidence of saber-tooth development, growth rate, and diet from the adult canine of *Smilodon fatalis* from Rancho La Brea: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 206(3-4), 303-310.
- Feranec, R.S., 2007, Ecological generalization during adaptive radiation: evidence from Neogene mammals: *Evolutionary Ecology Research*, 9, 555–577.
- Ferrusquía-Villafranca, I., Arroyo-Cabrales, J., Martínez-Hernández, E., Gama-Castro, J., Ruiz-González, J., Polaco, O.J., Johnson, E., 2010, Pleistocene mammals of México: A critical review of regional chronofaunas climate change response and biogeographic provinciality: *Quaternary International*, 212, 53-104.
- Fricke, H., 2007, Stable isotope geochemistry of bonebed fossil: Reconstructing Paleoenvironments, Paleocology, and Paleobiology in Roger, R.A., Eberth D.A., Fiorillo A.R., (eds.), *Bonebeds Genesis, Analysis, and Paleobiological Significance*: Chicago, USA, The University of Chicago Press 437-490.

- García-Reyes, A., 2004, Estudio estratigráfico y paleontológico de la La Cinta, Michoacán México: Morelia, Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, tesis licenciatura, 80 pp.
- García-Zepeda, M.L., 2006, Nuovi dati Paleontologici dalla depressione lacustre di Cuitzeo Michoacán, México: Firenze, Toscana, Italia, Morelia, Università degli studi di Firenze, tesis doctoral, 115 pp.
- Gonfiantini, R., Roche, M-Al., Olivry, J-C., Fontes, J-C., Zuppi, G.M., 2001, The altitude effect on the isotopic composition of tropical rains: *Chemical Geology*, 181, 147-167.
- Gutiérrez-Bedolla M, García-Zepeda M.L., López-García J.R., Arroyo-Cabrales J., Marín-Leyva A.H., Méndez-Herrera E., Fuentes-Farías A.L., *in press*, Diet and habitat of *Mammuthus columbi* (Falconer, 1857) from two Late Pleistocene localities in central western Mexico: *Quaternary International*, [dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2015.08.022](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.08.022).
- Hibbard, C.J., 1955, Pleistocene vertebrates from the Upper Becerra (Becerra Superior) Formation, valley of Tequixquiac, Mexico, with notes on the other Pleistocene forms: University of Michigan, Museum of Paleontology Contributions, 12, 47-96.
- Higgins, P., MacFadden, B.J., 2009, Seasonal and geographic climate variabilities during the Last Glacial Maximum in North America: Applying isotopic analysis and macrophysical climate models: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 283(1-2), 15-27.
- Hoppe, K.A., Amundson, R., Vavra, M., McClaran, M.P., Anderson, D.L., 2004a, Isotope analyses of equid teeth from modern North American feral horses: implications for paleoenvironmental reconstructions: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203, 299–311.
- Hoppe, K.A., Stover, S.M., Pascoe, J.R., Amundson, R., 2004b, Patterns of tooth enamel biomineralization in modern domestic horses: Implications for isotopic microsampling: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 206, 355–365.

- Hoppe, K.A., Stuska, S., Amundson, R., 2005, The implications for paleodietary and paleoclimatic reconstructions of intrapopulation variability in the oxygen and carbon isotopes of teeth from modern feral horses: *Quaternary Research*, 64(2), 138-146.
- Hofmann, R.R., Stewart, D.R.M., 1972, Grazer or browser: a classification based on stomach structure and feeding habits of East Africa ruminants: *Mammalia*, 36, 226-240.
- Israde-Alcántara, I., Garduño-Monroy, V.H., Ortega-Murillo, R., 2002, Paleoambiente lacustre del Cuaternario tardío en el centro del lago de Cuitzeo: *Hidrobiologica*, 2, 61-78.
- Israde-Alcántara, I., Velázquez-Durán, R., Socorro, M., García, L., Vázquez, G. D., Garduño-Monroy, V.H., 2010; Evolución Paleolimnológica del Lago Cuitzeo, Michoacán durante el Pleistoceno-Holoceno: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 62(3), 345-357.
- Kaiser, T.M., 2003, The dietary regimes of two contemporaneous populations of *Hippotherium primigenium* (Perissodactyla, Equidae) from the Vallesian (Upper Miocene) of Southern Germany: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 198(3-4), 381-402.
- Koch, P.L., 2007, Isotopic study of the biology of modern and fossil vertebrates, in Michener, R., Lajtha, K., (eds), *Stable isotopes in ecology and environmental science*: Oxford United Kingdom, 2nd Edition, Blackwell publishing., 99-154.
- Koch, P.L., Diffenbaugh, N.S., Hoppe, K.A., 2004, The effects of late Quaternary climate and PCO₂ change on C₄ plant abundance in the south-central United States: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207(3-4), 331-357.
- Koch, P.L., Hoppe, K.A., Webb, S.D., 1998, The isotopic ecology of late Pleistocene mammals in North America. Part 1. Florida: *Chemical Geology*, 152, 119-138.

- Koch, P.L., Tuross, N., Fogel, M.L., 1997, The effects of sample treatment and diagenesis on the isotopic integrity of carbon in biogenic hydroxylapatite: *Journal of Archaeological Science*, 24, 417-429.
- Kohn, M.J., 1996, Predicting animal $\delta^{18}\text{O}$: accounting for diet and physiological adaptation: *Geochemical et Cosmochimica Acta*, 60, 4811-4829.
- Kolodny, Y., Luz, B., Navon, O., 1983, Oxygen isotope variation in phosphate of biogenic apatites, I. Fish bone apatite-rechecking the rules of the game: *Earth Planetary Science Letter*, 64, 398-404.
- Lee-Thorp, J.A., Van Der Merwe, N.J., Brain, C.K., 1989, Isotopic evidence for dietary differences between two extinct baboon species from Swartkrans: *Journal of Human Evolution*, 18, 183-190.
- Longinelli, A., 1984, Oxygen isotopes in mammalian bone phosphate: a new tool for paleohydrological and paleoclimatological research?: *Geochemical et Cosmochimica Acta*, 48, 385-390.
- Longinelli, A., Nuti, S., 1973, Revised phosphate-water isotopic temperature scale: *Earth Planetary Science Letter*, 19, 373-376.
- Luz, B., Kolodny, Y., Horowitz, M., 1984, Fractionation of oxygen isotopes between mammalian bone-phosphate and environmental drinking water: *Geochemical et Cosmochimica Acta*, 48, 1689-1693.
- MacFadden, B.J., Cerling, T.E., 1996, Mammalian herbivore communities, ancient feeding ecology, and carbon isotopes: a 10 million-year sequence from the Neogene of Florida: *Journal of Vertebrate Palaeontology*, 16, 103-115.
- MacFadden, B.J., Cerling, T.E., Harris, J.M., Museum, F., 1999, Ancient latitudinal gradients of C_3/C_4 grasses interpreted from stable isotopes of New World Pleistocene horse (*Equus*) teeth: *Global Ecology and Biogeography*, 137-149.
- Marín-Leyva, A.H., 2008, *Especies de caballos (Equus: Equidae) del Pleistoceno tardío de La Cinta, Michoacán: Morelia, Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, tesis licenciatura, 102 pp.*

- Marín-Leyva A.H., 2011, Caballos del Pleistoceno y sus paleoambientes en dos cuencas de Michoacán: Morelia, Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, tesis maestría, 167 pp.
- Marín-Leyva, A.H., DeMiguel, D., García-Zepeda M.L., Ponce-Saavedra, J., Arroyo-Cabrales, J., Schaaf, P., Alberdi, M.T., *in press*, Diet adaptability of Late Pleistocene *Equus* from West Central Mexico: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, doi:10.1016/j.palaeo.2015.10.019.
- Metcalf, S.E., 2006, Late Quaternary environments of the northern deserts and central Transvolcanic belt of México: Annals of Missouri Botanical Garden, 93, 258-73.
- O'Leary, M.H., 1988, Carbon isotopes in photosynthesis: BioScience, 38, 328–336.
- Owen, R., 1869, On fossil remains of Equines from Central and South America referable to *Equus conversidens* Ow. *E. tau* Ow., and *E. arcidens* Ow: Philosophical Transactions of Royals Society of London, 159, 559-573.
- Palmqvist, P., Gröcke, D.R., Arribas, A., Fariña, R.A., 2003, Paleoecological reconstruction of a lower Pleistocene large mammal community using biogeochemical ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{18}\text{O}$, Sr: Zn) and ecomorphological approaches: Paleobiology, 29, 205-229.
- Pérez, G.M.S., Godínez, G.V., 2007. Pequeños Vertebrados Fósiles y La Bioestratigrafía de La Cinta, Michoacán y Portalitos, Guanajuato: Morelia, Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, tesis licenciatura, 93 pp.
- Pérez-Crespo, V.A., Arroyo-Cabrales, J., Alva-Valdivia, I.M., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., 2011, Diet and habitat definitions for Mexican glyptodonts from Cedral (San Luis Potosí, México) based on stable isotope analysis: Geological Magazine, 149(1), 153-157.
- Pérez-Crespo, V.A., Sánchez C.B., Arroyo-Cabrales, J., Alberdi, M.T., Polaco, O.J., Santos-Moreno, A., Morales-Puente, P., Benammi, M., Cienfuegos-Alvarado, E., 2009, La dieta y el hábitat del mamut y los caballos del

- Pleistoceno tardío de El Cedral: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26(2), 347-355.
- Pérez-Crespo, V.A., Arroyo-Cabrales, J., Alva-Valdivia, L.M., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., 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., Arroyo-Cabrales, J., Benammi, M.,B., Johnson E., Polaco., O.J., Santos-Moreno A., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., 2012b, Geographic variation of diet and habitat of the Mexican populations of Columbian Mammoth (*Mammuthus columbi*): *Quaternary International*, 276-277, 8-16.
- Pérez-Crespo, V.A., Alva-Valdivia, L.M., Arroyo-Cabrales, J., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., Otero, F.J., 2014, Marcadores Biogeoquímicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$: Inferencia sobre dieta y hábitat de mamíferos que habitaron en el Pleistoceno tardío en México: México D.F., Monografías del Instituto de Geofísica UNAM, 63 pp.
- Prado, J.L., Sánchez, C.B., Alberdi, M.T., 2011, Ancient feeding ecology inferred from stable isotopic evidence from fossil horses in South America over the past 3 Ma: *BioMed Central Ecology*, 11, 1-13.
- Priego, A., Morales, H., Fregoso, A., Márquez, R., Cotler, H., 2003, Diagnóstico Bio-Físico, en Dirección de manejo integral de cuencas hídricas (ed.), Diagnóstico bio-físico y socio-económico de la cuenca Lerma-Chapala: México Distrito Federal, Instituto Nacional de Ecología, 13-85.
- Plata-Ramírez, R. A., 2012, Camellos Fósiles de La Cinta–Portalitos y La Piedad–Santa Ana Michoacán y Guanajuato, México: Morelia, Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, tesis licenciatura, 70 pp.
- Révész, K.M., Landwehr, J.M., 2002, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ isotopic composition of CaCO_3 measured by continuous flow isotope ratio mass spectrometry: statistical evaluation and verification by application to Devils Hole core DHe11 calcite: *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 16, 1012-2114.

- Sánchez C.B., Prado, J. L., Alberdi M.T., 2004, Feeding ecology, dispersal, and extinction of South American Pleistocene gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea): *Paleobiology*, 30(1), 146-161.
- Sánchez C.B., Alberdi M. T., Leone G., Bonadonna F. P., Stenni B., Longinelli A., 1994, Oxygen isotopic composition of fossil equid tooth and bone phosphate: an archive of difficult interpretation: *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 107, 317-328.
- Smith, B. N. Epstein, S. 1971, Two categories of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios for higher plants: *Plant Physiology*, 47, 380–4.
- Sponheimer, M., Lee-Thorp, J.A., 2001, The oxygen isotope composition of mammalian enamel carbonate from Morea Estate, South Africa: *Oecologia* 126, 153-157.
- Vogel, J.C. 1978, Isotopic assessment of the dietary habitats of ungulate: *South African Journal of Science*, 74, 298– 301.
- Wassenaar, L.I., Van Wilgenburg, S.L., Larson, K., Hobson, K.A., 2009, A groundwater isoscape ($\delta^{18}\text{O}$) for México: *Journal of Geochemical Exploration*, 102, 123-136.
- Werner, R.A., Brand, W.A., 2001, Referencing strategies and techniques in stable isotope ratio analysis: *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 15, 501-519.
- Wong, W.W., Cochran W.J., Klish, W.J., Smith, E.O., Lee, L.S., Klein, P.D., 1988, In vivo isotope fractionation factors and the measurement of deuterium and oxygen-18-dilution spaces from plasma, urine, saliva, respiratory water vapor, and carbon dioxide: *The American Journal of Clinical Nutrition*, 47, 16.

Supplementary data**Supplementary Table 1.** Isotopic data and percent C₄ plants in diets for Late Pleistocene horses from two localities in west-central Mexico.

Taxon	UF no. †	Part	Site	δ¹³C_{VPDB}	Percent C₄	δ¹⁸O_{VPDB}	δ¹⁸O_{SMOW}
<i>E. cedralensis</i>	UM 153	P4 R	LC-PT	-1.24±0.2	75.10±1.33	-4.23±0.2	26.68±0.2
<i>E. cedralensis</i>	UM 678	M3 R	LC-PT	0.24±0.2	84.95±1.33	-7.05±0.2	23.85±0.2
<i>E. cedralensis</i>	UM 40	M3 R	LC-PT	0.69±0.2	87.96±1.33	-4.02±0.2	26.89±0.2
<i>E. cedralensis</i>	UM 696	M3 R	LC-PT	0.24±0.2	84.90±1.33	-4.19±0.2	26.72±0.2
<i>E. cedralensis</i>	UM 334	M3 R	LC-PT	1.68±0.2	94.53±1.33	-6.22±0.2	24.69±0.2
<i>E. conversidens</i>	UM 527	P4 L	LC-PT	0.03±0.2	83.55±1.33	-5.39±0.2	25.52±0.2
<i>E. conversidens</i>	UM 105	M3 L	LC-PT	-1.93±0.2	70.44±1.33	-5.24±0.2	25.67±0.2
<i>E. conversidens</i>	UM 165	M3 L	LC-PT	-0.60±0.2	79.31±1.33	-4.84±0.2	26.06±0.2
<i>E. conversidens</i>	UM 330	M3 L	LC-PT	-0.26±0.2	81.57±1.33	-2.68±0.2	28.23±0.2
<i>E. conversidens</i>	UM 376	M3 L	LC-PT	-1.78±0.2	71.47±1.33	-5.85±0.2	25.05±0.2
<i>E. mexicanus</i>	UM 686	P4 L	LC-PT	-1.50±0.2	73.36±1.33	-3.55±0.2	27.36±0.2
<i>E. mexicanus</i>	UM 530	P4 L	LC-PT	-1.89±0.2	70.74±1.33	-5.77±0.2	25.14±0.2
<i>E. mexicanus</i>	UM 95	P4 R	LC-PT	-3.21±0.2	61.91±1.33	-2.28±0.2	28.63±0.2
<i>E. mexicanus</i>	UM 700	M3 R	LC-PT	-2.43±0.2	67.14±1.33	-5.29±0.2	25.62±0.2
<i>E. mexicanus</i>	UM 104	M3 L	LC-PT	-3.22±0.2	61.88±1.33	-4.51±0.2	26.4±0.2
<i>E. cedralensis</i>	CPOEI 189	P4 R	LP-SA	0.45±0.2	86.36±1.33	-3.83±0.2	27.07±0.2
<i>E. cedralensis</i>	CPOEI 265	P4 R	LP-SA	-0.56±0.2	79.57±1.33	-2.70±0.2	28.20±0.2
<i>E. cedralensis</i>	CPOEI 269	P4 R	LP-SA	-0.74±0.2	78.39±1.33	-3.40±0.2	27.50±0.2
<i>E. cedralensis</i>	CPOEI 252	P4 R	LP-SA	1.05±0.2	90.30±1.33	-2.28±0.2	28.62±0.2
<i>E. cedralensis</i>	UM 567	M3 R	LP-SA	-3.23±0.2	61.77±1.33	-7.94±0.2	22.96±0.2
<i>E. conversidens</i>	CPOEI 267	P4 R	LP-SA	-2.71±0.2	65.24±1.33	-4.22±0.2	26.69±0.2
<i>E. conversidens</i>	CPOEI 185	M3 R	LP-SA	-0.48±0.2	80.12±1.33	-6.58±0.2	24.33±0.2
<i>E. conversidens</i>	CPOEI 266	M3 L	LP-SA	-1.05±0.2	76.33±1.33	-6.00±0.2	24.91±0.2
<i>E. conversidens</i>	CPOEI 257	M3 R	LP-SA	0.44±0.2	86.27±1.33	-4.62±0.2	26.29±0.2
<i>E. conversidens</i>	CPOEI 255	M3 L	LP-SA	1.34±0.2	92.26±1.33	-5.24±0.2	25.67±0.2
<i>E. mexicanus</i>	CPOEI 37	P4 L	LP-SA	-0.39±0.2	80.76±1.33	-4.54±0.2	26.37±0.2
<i>E. mexicanus</i>	CPOEI 254	P4 L	LP-SA	-0.67±0.2	78.88±1.33	-4.84±0.2	26.07±0.2
<i>E. mexicanus</i>	CPOEI 253	P4 L	LP-SA	-0.43±0.2	80.47±1.33	-4.84±0.2	26.06±0.2
<i>E. mexicanus</i>	CPOEI 259	M3 L	LP-SA	-1.13±0.2	75.77±1.33	-4.25±0.2	26.65±0.2
<i>E. mexicanus</i>	CPOEI 256	M3 R	LP-SA	-1.70±0.2	71.97±1.33	-3.71±0.2	27.19±0.2

†Notes and Abbreviations: All sample from two localities La Cinta-Portalitos (LC-PT) and La Piedad-Santa Ana (LP-SA). Fossils are stored in Colección Paleontológica, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UM) and Colección Paleontológica, Organización Especial de Investigación (CPOEI). UF No. refers to cataloged specimens. Part of tooth analyzed. Abbreviations: L = left; R = right; P4 = fourth upper premolar; M3 = third upper molar; VPDB = Vienna Pee Dee Belemnite Limestone, SMOW: Vienna Standard Mean Ocean Water. Percentage of C₄ plants consumed based on Equation 1 $(100)\delta^{13}C_{\text{sample}} = (100-X)\delta^{13}C_{100\%C_3\text{enamel}} + (X)\delta^{13}C_{100\%C_4\text{enamel}}$, where enamel $\delta^{13}C_{100\%C_3}$ value is -12.5 ‰ and enamel $\delta^{13}C_{100\%C_4}$ value is 2.5 ‰, corresponding to estimates for the Late Pleistocene (Koch *et al.* 2004). $\delta^{18}O_{\text{smow}}$ is calculated follows Equation 2 $^{18}O_{\text{smowCO}_3} = 1.030901 * \delta^{18}O_{\text{VPDB}} + 30.91$, where $\delta^{18}O_{\text{VPDB}}$ is the value obtained here for the sample (Faure, 1977).

CAPÍTULO IV

Origen geográfico y movilidad residencial de los caballos: dos localidades del Centro Occidente de México durante el Pleistoceno tardío

Alejandro H. Marín-Leyva ^{a*}, Peter Schaaf ^b, Gabriela Solís-Pichardo ^c, Teodoro Hernández-Treviño ^b, María Luisa García-Zepeda ^a, Javier Ponce-Saavedra ^d, Joaquín Arroyo-Cabrales ^f, María Teresa Alberdi ^g

En preparación

^a Laboratorio de Paleontología, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Edif. R 2°. Piso. Ciudad Universitaria, C.P. 58030, Morelia, Michoacán, México.

^b Laboratorio Universitario de Geoquímica Isotópica (LUGIS), Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación Científica S/N, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04150 México, D.F., México.

^c Laboratorio Universitario de Geoquímica Isotópica (LUGIS), Depto. de Geoquímica, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación Científica S/N, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04150 México, D.F., México.

^d Laboratorio de Entomología “Biol. Sócrates Cisneros Paz”, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Edif. B4 2°. Piso. Ciudad Universitaria. C.P. 58060, Morelia, Michoacán, México.

^f Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticul Álvarez Solórzano”, Subdirección de laboratorio y Apoyo Académico, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Moneda #16, Col. Centro, 06060 D.F., México.

^g Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, José Gutiérrez Abascal, 2, 28006 Madrid, España.

[*alexmanleyva@gmail.com](mailto:alexmanleyva@gmail.com)

Resumen

El uso de los valores de isótopos radiogénicos de Estroncio ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) e isótopo estable de Oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$) han revolucionado los estudios de paleomovilidad. En el presente trabajo se analizaron las relaciones de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ y $\delta^{18}\text{O}$ en el esmalte de tres especies de caballos (*E. cedralensis*, *E. conversidens* y *E. mexicanus*) de dos localidades del centro occidente de México (La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana, Michoacán - Guanajuato) del Rancholabreano con el objetivo de establecer el origen geográfico de las poblaciones y conocer si presentaban movilidad residencial. Los resultados de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ sugieren que el posible origen geográfico de los caballos de La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana es el Campo Volcánico Michoacán-Guanajuato, Campo Geotérmico Los Azufres y Campo Volcánico Valle de Bravo-Zitácuaro; y que los équidos pudieron haberse desplazado entre ambas localidades. Los valores similares de $\delta^{18}\text{O}$ entre las especies y los sitios corroboran éstos hechos. Se detecta que individuos de una misma especie manifestaban diferente comportamiento de movilidad residencial y el taxón con mayor capacidad de desplazamiento era *E. mexicanus* seguido de *E. cedralensis* y *E. conversidens*. Se demuestra que los caballos fósiles pueden tener un origen geográfico similar pero movilidad residencial amplia como sus representantes actuales, por lo que para hacer inferencias paleoambientales con base en équidos se recomienda conocer si son animales que tengan firmas de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ similares a las del yacimiento, y tener en cuenta que algunos individuos en algún momento de su vida podrían haber habitado otras áreas geográficas.

Palabras clave: Estroncio, Oxígeno, paleomovilidad, équidos, Rancholabreano.

Abstract

The use of radiogenic strontium isotopes ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) and stable oxygen isotopes ($\delta^{18}\text{O}$) has transformed paleomobility studies. We performed an analysis $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ and $\delta^{18}\text{O}$ analyses in tooth enamel of three horse species (*E. cedralensis*, *E. conversidens* and *E. mexicanus*) from two localities in the west central Mexico (La Cinta-Portalitos and La Piedad-Santa Ana, Michoacán - Guanajuato) with a Rancholabrean age with the aim of establishing the geographical origin of populations and find if they had residential mobility. The $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ results suggest that the possible geographical origin of the horses from La Cinta-Portalitos and La Piedad-Santa Ana is the Michoacán-Guanajuato Volcanic Field, Los Azufres Geothermal Field and the Valle de Bravo-Zitácuaro Volcanic Field; and that the equids could have moved between both localities. This was corroborated by similar $\delta^{18}\text{O}$ values between species and both sites. We also detected that individuals from the same species used to have different residential mobility behaviors and the taxon with the biggest capacity of displacement was *E. mexicanus* followed of *E. cedralensis* and *E. conversidens*. It was demonstrated that fossil horses can have a similar geographic origin but wide residential mobility like the extant species, therefore, for paleoenvironmental inferences based on horses it is recommended to know if they are animals that have signatures of $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ similar to the fossil site, and consider that some horse individuals at some point in their lives could have lived in other geographical areas.

Key words: Strontium, Oxygen, paleomobility, equids, Rancholabrean.

Introducción

El uso de los análisis de Estroncio radiogénico ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) y el isótopo estable de oxígeno (^{18}O) han transformado los estudios de paleomovilidad, ya que se pueden aplicar para examinar el origen geográfico o patrones de migración de las poblaciones de algunos mamíferos del Pleistoceno como *Mammut* sp., *Mammuthus* sp., *Sylvilagus* sp., *Odocoileus* sp., *Tapirus* sp. y *Equus* sp. (Hoppe *et al.*, 1999; Hoppe y Koch, 2007) y del Holoceno como *Ovis* sp., *Lama* sp. y *Vicugna* sp. (Balasse *et al.*, 2002; Goepfert *et al.*, 2013). Esta información es crítica en los trabajos que evalúan tasas de evolución y extinción, reconstrucciones paleoambientales y paleoclimáticas.

En México, en depósitos del Pleistoceno tardío, se conoce la presencia de al menos tres especies de caballos del género *Equus* (*E. mexicanus* Hibbard, 1955, *E. conversidens* Owen, 1969 y *E. cedralensis* Alberdi *et al.*, 2014), las cuales se han utilizado para deducir características paleoambientales del yacimiento donde fueron recolectados, a través de sus dietas inferidas mediante marcadores ecomorfológicos como el meso y microdesgaste (Bravo-Cuevas *et al.*, 2011; Barrón-Ortiz, 2014; Marín-Leyva *et al.*, 2014) y biogeoquímicos como los isótopos estables de ^{13}C y ^{18}O (Pérez-Crespo *et al.*, 2009, 2012, 2014) aunque el verdadero origen geográfico de las poblaciones de estas especies no es conocido.

Conocer el origen geográfico, el ámbito hogareño, la movilidad residencial, el rango de desplazamiento y el comportamiento migratorio de las especies extintas, puede ayudar a determinar el posible efecto de los cambios ambientales sobre los taxones extintos así como su relación con las causas de extinción de la megafauna del Pleistoceno tardío, o si las inferencias paleoambientales deducidas a través de los restos fósiles de un yacimiento, realmente representan los datos del área de estudio.

En este trabajo se analizó la relación de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ en el esmalte dental de tres especies de caballos (*Equus mexicanus*, *E. conversidens* y *E. cedralensis*), así como en sedimentos y roca de dos localidades del centro occidente de México (La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana), ubicadas en el provincia morfotectónica del Cinturón Volcánico Trans-Mexicano (CVT-M) (*sensu* Ferrusquía-Villafranca *et*

al., 2010), a menos de 100 km de distancia una de otra, con la finalidad de determinar el origen geográfico de los ejemplares analizados de estas especies.

Relación entre el $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ el origen geográfico y los patrones de movilidad.

El Estroncio es un elemento traza que se encuentra en las rocas ígneas, metamórficas y sedimentarias, así como también en aguas superficiales, subterráneas, el suelo, las plantas y los animales. Este elemento tiene cuatro isótopos (^{84}Sr , ^{86}Sr , ^{87}Sr y ^{88}Sr) de los cuales el ^{87}Sr es radiogénico y se forma del decaimiento del ^{87}Rb (Faure y Mensing, 2005; Slovak y Paytan, 2011).

Debido a su masa atómica alta, los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ cambian muy poco conforme pasan de la roca intemperizada al suelo y luego a la cadena alimenticia (Hurst y Davis 1981; Beard y Johnson 2000; Fietzke y Eisenhauer 2006; De Souza *et al.*, 2007; Wakabayashi *et al.*, 2007; Halicz *et al.*, 2008; Ruggeberg *et al.*, 2008). Por lo tanto, los valores de la relación $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ en los suelos, agua subterránea, vegetación y fauna reflejarán en su mayoría los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de las rocas madre (Capo *et al.*, 1998).

Diversos trabajos han demostrado que los análisis de la relación de los isótopos de Estroncio ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) de los tejidos de un animal pueden ser usados para conocer el origen geográfico, los patrones de movilidad y la migración de animales fósiles y actuales (Price *et al.*, 1994; Chamberlain *et al.*, 1997; Hoppe *et al.*, 1999; Hoppe, 2004; Ábelová, 2006; Hoppe y Koch, 2007; Britton *et al.*, 2009).

El método del Estroncio funciona debido a que el Sr sustituye al Ca en la red trófica y se deposita en los cristales de hidroxiapatita en el esmalte dental o en los huesos (Comar *et al.*, 1957), con lo que los valores de las relaciones de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de los herbívoros (esmalte y hueso) serán igual a las relaciones de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de las plantas ingeridas (Price *et al.*, 1985), que equivalen al Sr soluble en el suelo. El Sr del suelo a su vez varía con la entrada del elemento procedente de la roca madre o atmosférico (Gosz y Moore, 1989; Miller *et al.*, 1993). Así, cuando las relaciones $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de los suelos localmente son homogéneas y regionalmente heterogéneas, las relaciones $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de los animales no locales difieren de las de los de fauna residente (Hoppe y Koch, 2007).

Relación entre el $\delta^{18}\text{O}$ el origen geográfico y la movilidad residencial

En la naturaleza existen tres diferentes isótopos estables de Oxígeno (^{16}O , ^{17}O y ^{18}O) que pueden formar parte de las moléculas de agua H_2O , siendo el ^{17}O y ^{18}O los menos abundante (Darling *et al.*, 2006; Sulzman *et al.*, 2007).

Dependiendo del medio ambiente existe una proporción diferente de isótopos ligeros (^{16}O) y pesados (^{18}O), ya que las moléculas de agua (H_2^{16}O) son preferentemente evaporadas en relación con el agua (H_2^{18}O), mientras que en la condensación las moléculas de agua con el isótopo pesado son predominantemente precipitadas (Goepfert *et al.*, 2013), por lo que el valor de $\delta^{18}\text{O}$ ($\delta = ([R_{\text{muestra}}/R_{\text{standard}}]-1) \times 1000$, donde $R_{\text{muestra}} = ^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$, $R_{\text{standard}} = \text{Vienna Pee Dee Belemnite}$ o *Vienna Standard Mean Ocean Water* Pérez-Crespo *et al.*, 2009) del agua meteórica de localidad está influenciada por la cantidad de lluvia, altitud, latitud, distancia a la costa y la temperatura (Epstein y Mayeda, 1953; Dansgaard, 1964; Bowen y Wilkinson, 2002).

Existen trabajos que han demostrado que los valores del $\delta^{18}\text{O}$ en el esmalte dental pueden ser utilizados en conjunto con valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ en estudios de origen geográfico, movilidad residencial y estacional, así como migración en mamíferos (Balasse *et al.*, 2002; Britton *et al.*, 2009; Henton *et al.*, 2010; Goepfert *et al.*, 2013).

El método del ^{18}O funciona debido a que los carbonatos y fosfatos en el hidroxiapatita de los dientes se precipita en equilibrio con el agua corporal (Longinelli, 1966), por lo que los valores de $\delta^{18}\text{O}$ del esmalte dental están directamente relacionados con el agua meteórica consumida, la que a su vez depende del agua precipitada que se enriquece y empobrece en ^{18}O por diversos factores (por ejemplo: latitud y altitud) con lo que un área geográfica limitada con características físicas similares tendrá valores semejantes de $\delta^{18}\text{O}$ (Longinelli, 1966; Longinelli y Nuti, 1973; Luz *et al.*, 1984; D'Angela y Longinelli, 1990). Así, que cuando los valores de $\delta^{18}\text{O}$ de un animal son parecidos a los del agua superficial de la localidad, quiere decir que bebían de esa zona (Goepfert *et al.*, 2013).

Descripción de áreas de estudio

Las dos áreas de donde proviene el material tanto de rocas, sedimento y restos fósiles pertenecen a la provincia morfotectónica del Cinturón Volcánico Trans-Mexicano (CVTM) (*sensu* Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010). El área de La Cinta-Portalitos (desde ahora abreviado como LC-PT) está localizada entre las comunidades de La Cinta, Michoacán, y Portalitos, Guanajuato en la Cuenca de Cuitzeo. El área de estudio de La Piedad-Santa Ana (desde ahora abreviado como LP-SA) se localiza en la cuenca del bajo Lerma entre las ciudades de La Piedad de Cabadas, Michoacán y Santa Ana Pacueco, Guanajuato (Figura 1). Los restos fósiles de vertebrados de estas localidades se asignan al Rancholabreano (ca 160 ka a 9.5 ka *sensu* Bell *et al.*, 2004) NALMA (*North American Land Mammal Ages*). El conjunto paleontológico es variado y extenso, comprendiendo numerosos taxones de vertebrados que incluyen mamíferos, reptiles y anfibios. Los perisodáctilos son el componente más numeroso en restos, seguido por los proboscidios, los cetartiodáctilos y los roedores.

El área de la LC-PT (Figura 1) tiene una geomorfología heterogénea que se subdivide en cuatro zonas: NE, con volcanes tipo escudo y fallas normales, parte Norte del graben de Cuitzeo; NW, edificios volcánicos monogenéticos y tipo escudo; SW, presencia de las rocas volcánicas más antiguas, y S, lago actual y zonas con drenaje alterado por la actividad agrícola (Marín-Leyva, 2011). Seis facies litológicas y paleontológicas se reconocen para esta localidad: Facies I, lacustre, arcillas y diatomita, baja energía y lago estable; Facies II, volcánica, arenas, energía media; Facies III, fluvio-lacustre, arena y arcilla, energía media, Biofacies IV, fluvio-lacustre, microconglomerado, energía media con restos fósiles de macro y micro-vertebrados; Facies V, lacustre, arcillas y diatomita, baja energía, y Facies VI, suelos, limo, baja energía. La fauna asociada incluye el mamut columbino (*Mammuthus columbi*), bisonte (*Bison* sp.), camello (*Camelops hesternus*), llama (*Hemauchenia* sp.), venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), venado bura (*Odocoileus hemionus*), tayasuido (*Platygonus* sp.), otros animales incluyen roedores *Microtus* sp., *Neotoma* sp., *Sigmodon* sp. y *Spermophilus* sp., la serpiente *Elaphe guttata*, los anfibios *Lithobates pipiens* y *Ambystoma* sp. (García-

baja; y Facies VI, suelos, arcilla y limo, energía baja. En esta área también se tiene la presencia de restos de mamuts, bisontes, camellos, llamas, venados (Plata-Ramírez, 2012; Díaz-Sibaja, 2013; Díaz-Sibaja *et al.*, 2014; Gutiérrez-Bedolla, 2014).

La composición de la fauna fósil en ambos sitios del centro occidente de México es similar, un hecho que contrasta con los diferentes ambientes que tienen cada localidad (lacustre en LC-PT y fluvial en LP-SA). Para el área donde se localiza LC-PT existen diferentes estudios paleoambientales que incluyen análisis de polen y diatomeas fósiles (Israde-Alcántara *et al.*, 2002, 2010; Caballero *et al.*, 2010), mientras que para el área de LP-SA no existe ninguno.

Materiales y métodos

Los premolares y molares individuales correspondientes al género *Equus* fueron colectados de la Biofacies IV de LC-PT y la Biofacies III de LP-SA y asignados a especie de acuerdo a características cráneo-dentales morfométricas siguiendo a Marín-Leyva (2011) y Alberdi *et al.* (2014). Las especies del mismo taxón fueron agrupadas como una población.

Muestras de esmalte dental

Se tomaron fragmentos de esmalte (*bulk sample*) de entre 30 a 40 mm de forma vertical del mesostilo de terceros y cuartos premolares superiores (P3/4) y terceros molares superiores (M3) de dos individuos de cada una de las tres especies de caballos fósiles (*Equus mexicanus*, *E. conversidens* y *E. cedralensis*) de las localidades LC-PT y LP-SA, para determinar la composición isotópica $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ y $\delta^{18}\text{O}$ en que sería aproximadamente un año de crecimiento del diente (Koch *et al.*, 1998; Hoppe *et al.*, 2004b) asegurándose de no dejar fragmentos de contacto entre dentina-esmalte-cemento en la muestra final (Schaaf *et al.*, 2012).

Método analítico $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$

Los fragmentos de esmalte (~25-50 mg) fueron pretratados siguiendo a Schaaf *et al.* (2012) y Pérez-Crespo (2013), primero con H_2O_2 y H_2O , seguido por un tratamiento con ácido nítrico 1.5 N (HNO_3), H_2O y etanol ($\text{CH}_3\text{CH}_2\text{OH}$), después con un proceso de intercambio iónico con cloruro de amonio (NH_4Cl), y una fase

con ácido acético 0.1 N (CH₃COOH), los residuos son pesados y se añade un trazador (*Spike*) de ⁸⁴Sr con concentración y peso conocidos para determinar la concentración de Sr vía dilución isotópica, y finalmente se disuelven en HNO₃ 8N.

Posteriormente para evitar interferencias isobáricas (⁸⁷Rb-⁸⁷Sr), el Sr se aisló otros elementos como Rb, K, Ca y Ba por cromatografía de intercambio de iones usando micro-columnas de Teflón® rellenas con 350 µl de resina Sr-Spec® (Eichrom) siguiendo el procedimientos descrito en Schaaf *et al.* (2012).

Metodo analítico δ¹⁸O

El pretratamiento del esmalte para la obtención del δ¹⁸O se hizo siguiendo la técnica de Koch *et al.*, (1997). Los fragmentos de 20 mg se pulverizaron un mortero y pistilo de ágata. Después son tratadas y limpiadas químicamente con peróxido de hidrogeno (H₂O₂), una solución de ácido acético (CH₃COOH) y acetato de sodio (NaCH₃COO), y finalmente etanol (CH₃CH₂OH).

Muestras de sedimento y roca

Se recolectaron muestras de sedimentos de los estratos fosilíferos en ambos yacimientos así como de rocas con diferente composición (ácida, básica o intermedia) que estuvieran a una distancia no mayor de 30 kilómetros de las localidades (Cuadro 2).

Las muestras de sedimento (AML 12 – 01 S y AML 12 – 03 S) y clastos poco consolidados (AML 12 – 05 WR) primero se molieron, tamizaron y separaron por diferentes tamaños de grano. Las partículas más finas se mezclaron con H₂O bi-destilada y se pasaron a través de una malla fina separando las arcillas y limos. Los sedimentos finos (arcillas y limos) se colectaron en una cápsula de porcelana y se secaron en un horno a una temperatura de 60°C, después la muestra se cuarteó obteniendo dos alícuotas de 20 mg.

Las muestras de roca (AML 12 – 00 WR, AML 12 – 04 WR y AML 12 – 06 WR), primero se fragmentaron a clastos de aproximadamente 5 cm con una prensa hidráulica, estos se lavaron con H₂O bi-destilada y se secaron a temperatura ambiente, los fragmentos se trituraron con una quebradora de quijadas hasta tener un tamaño aproximado de un 1 cm. Los clastos se cuartearon y pulverizaron en un

mortero de anillos, este polvo se cuarteó nuevamente obteniendo dos alícuotas de 120 mg.

Las muestras se colocaron en bombas de Teflón[®], se pesaron y se les agregó un trazador (*Spike*) combinado de ^{84}Sr - ^{149}Sm - ^{154}Nd con concentración y peso conocidos para determinar la concentración de Sr, vía dilución isotópica (Pérez-Crespo, 2013; Pompa-Mera, 2014).

Las muestras pasaron un proceso de digestión química siguiendo a Schaaf *et al.*, (2005), Pérez-Crespo (2013) y Pompa-Mera (2014), primero usando ácido perclórico (HClO_4) y ácido fluorhídrico (HF) para liberar los compuestos orgánicos y digerir el sílice en forma de SiF_4 , continuando con ácido clorhídrico (HCl) 2N y 6N hasta que se disuelvan completamente obteniendo un compuesto de cloratos.

Con la finalidad de evitar reducción de intensidad de señal por la presencia de Calcio (Ca) o interferencias isobáricas (^{87}Rb - ^{87}Sr), y una correcta medida en del Sr en el espectrómetro, las muestras se someten a un proceso de separación de Sr y Tierras raras usando columnas de vidrio de cuarzo, de 17.5 cm de alto con un radio interior de 0.9 cm y rellenas con 16 cm de resina catiónica Dowex 50wx12 (mesh 200-400) siguiendo el proceso descrito por Pompa-Mera (2014).

Medición de las relaciones de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ y $\delta^{18}\text{O}$.

Los análisis isotópicos de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ se hicieron en el Laboratorio Universitario de Geoquímica Isotópica (LUGIS), Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) con un espectrómetro de masas con fuente iónica térmica marca Thermo Scientific modelo Triton Plus. El espectrómetro cuenta con 9 colectores Faraday ajustables y todas las mediciones se hicieron de manera estática.

Las muestras de Sr se cargaron como cloruros y se midieron como iones metálicos. Se analizaron 60 relaciones isotópicas para Sr. Los valores ($1\text{sd} = \pm 1\sigma_{\text{abs}}$) se refieren a los errores durante la medición, en los últimos dos dígitos. Todas las relaciones isotópicas de Sr se corrigieron por fraccionamiento de masas vía normalización a $^{86}\text{Sr}/^{88}\text{Sr} = 0.1194$. Valores del LUGIS para el estándar NBS 987 (Sr): $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr} = 0.710240 \pm 11$ ($\pm 1\sigma_{\text{abs}}$, $n = 25$). La reproductibilidad relativa (1σ)

de las concentraciones de Sr es de $\pm 1.8\%$. Los blancos analíticos obtenidos en el tiempo de los análisis de las muestras de este trabajo resultaron: 0.87 ng Sr.

Las muestras de carbonatos para los análisis isotópicos de $\delta^{18}\text{O}$ se hicieron también en el LUGIS, Laboratorio de Isótopos Estables, Instituto de Geología, con un espectrómetro de masas modelo Finningan MAT 253, con un sistema dual de introducción de muestras y un equipo auxiliar Gas Bench con un automuestreador GC Pal y plancha de aluminio con termostato acoplado al espectrómetro de masas.

Las medidas de $\delta^{18}\text{O}$ en los carbonatos se tomaron siguiendo al procedimiento descrito por Révész y Landwehr (2002). Los resultados han sido reportados como $\delta^{18}\text{O}$, y normalizados usando NBS-19, NBS-18 and LSVEC, a la escala *Vienna Pee Dee Belemnite* (VPDB) con las correcciones de Coplen (1988) y Wener y Brand (2001).

Análisis de datos de las relaciones de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ y $\delta^{18}\text{O}$

Se obtuvo la media, desviación estándar y el rango de los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de los dientes, sedimentos y rocas de LC-PT y LP-SA.

Se hicieron análisis de varianza (ANOVA), comparaciones de medias pareadas (Tukey-Kramer HSD) y gráficas bi-variantes, entre los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de las tres especies fósiles, con la de los sedimentos y rocas de LC-PT y de LP-SA, así como con las relaciones de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de individuos de *Mammuthus columbi* procedentes del yacimiento de Laguna de las Cruces en San Luis Potosí (Pérez-Crespo, 2013) (Cuadro1, Anexo 1), suelos y rocas de diferentes localidades Michoacán, Guanajuato, Jalisco, Colima, el Estados de México correspondientes al Cinturón Volcánico Trans-Mexicano (CVT-M), (Campo Volcánico Michoacán-Guanajuato (CVM-G), el Área Arandas-Atotonilco (AAr-At), el Campo Volcánico Acatlán (CVA), el Campo Geotérmico Los Azufres (CGLA), la Cadena Volcánica Cántaro-Colima (CVC-C) y el Campo Volcánico Valle de Bravo-Zitácuaro (CVV-Z)) y de San Luis Potosí ubicadas en la Mesa Central (MC) *sensu* Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2010) (Laguna de las Cruces (L Cr) y El Tepetate (TE)) y la Sierra Madre Oriental (SMOr) *sensu* Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2010) (Cedral

(CE), Mina de San Antonio (MSA), Paso del Águila (PAG)), obtenidos de Gómez-Tuena *et al.* (2007), Maldonado-Sánchez y Schaaf (2005), Pérez-Crespo (2013), Verma y Hasenaka (2004) y Verma *et al.* (1985, 2005, 2010) (Figura 1, Cuadro 1, Anexo 2). Todas las pruebas estadísticas se hicieron utilizando el *software* JMP 7 SAS.

Resultados

Los cuadros 2 al 6 muestran los valores de las relaciones de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ y $\delta^{18}\text{O}$, la media, la desviación estándar, el mínimo, máximo y rango de los caballos, sedimentos y rocas en estudio de LC-PT y LP-SA.

Estroncio $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$

La comparación de los valores individuales y la desviación estándar $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de los caballos en estudio indica que no existe similitud con los valores de los *Mammuthus columbi* de Laguna de las Cruces o con algún sedimento de San Luis Potosí, pero sí con algunas rocas del CVM-G, CGLA y CVV-Z (Figura 2).

Los valores individuales y sus desviaciones estándar de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de los cuatro ejemplares de *E. cedralensis* indican que los dos individuos de LC-PT (UM 40 y UM 696) tienen valores similares, mientras que los dos individuos de LP-SA (UM 567 y CPOEI 252) tienen valores diferentes; y dos individuos, uno de LC-PT (UM 696) y uno de LP-SA (UM 567) tienen valores semejantes a los sedimentos de LC-PT (AML 12-01 S) (Figura 2 y 3a, Cuadro 2 y 5).

Cuadro 1. Resumen de las relaciones de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de los dientes (*Mammuthus columbi*), sedimentos y rocas del CVT-M, MC y SMO. Tomados: Gómez-Tuena *et al.* (2007), Maldonado-Sánchez y Schaaf (2005), Pérez-Crespo (2013), Verma y Hasenaka (2004) y Verma *et al.* (1985, 2005, 2010) (Anexo 2).

CV o Localidad†	N	Media	SD	Mínimo	Máximo	Rango
CVC-C	32	0.703560	0.000306	0.702798	0.703950	0.001152
CVA	10	0.703809	0.000143	0.703612	0.704016	0.000404
AAr-At	8	0.703636	0.000220	0.703330	0.703960	0.000630
CVM-G	42	0.703838	0.000339	0.703199	0.704398	0.001199
CGLA	19	0.704055	0.000267	0.703443	0.704404	0.000961
CVV-Z	14	0.703714	0.000411	0.703223	0.704355	0.001132
M.col LCr	4	0.705833	0.000345	0.705506	0.706270	0.000764
LCr	2	0.705902	0.000045	0.705870	0.705933	0.000063
TE	1	0.706237				
PAG	1	0.707094				
CE	2	0.707135	0.000067	0.707087	0.707182	0.000095
MSA	3	0.707610	0.000173	0.707410	0.707711	0.000301

† Abreviaturas y notas: CV = Campo volcánico; N = Numero de muestras; SD = desviación estándar; CVC-C = Cadena Volcánica Cántaro-Colima; CVA = Cadena Volcánica Acatlán; AAr-At = Área Arandas-Atotonilco; CVM-G = Campo Volcánico Michoacán-Guanajuato; CGLA = Campo Geotérmico Los Azufres; CVV-Z = Campo Volcánico Valle de Bravo-Zitácuaro; M. col = *Mammuthus columbi* de Laguna de las Cruces; L Cr = Laguna de las Cruces; TE = El Tepetate; PAG = Paso del Águila; CE = Cedral; MSA = Mina de San Antonio.

Cuadro 2. Relaciones de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de los dientes analizados.

Muestra	Especie	Diente	Localidad	Long.†	Lat.	$^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	SD	$\delta^{18}\text{O}$
UM 40	<i>E. cedralensis</i>	M3 D	LC-PT	101.153	20.086	0.704145	±31	-4.02
UM 696	<i>E. cedralensis</i>	M3 D	LC-PT	101.153	20.086	0.704131	±35	-4.19
UM 165	<i>E. conversidens</i>	M3 I	LC-PT	101.153	20.086	0.704038	±33	-4.84
UM 376	<i>E. conversidens</i>	M3 I	LC-PT	101.153	20.086	0.704071	±39	-5.85
UM 104	<i>E. mexicanus</i>	M3 I	LC-PT	101.153	20.086	0.704180	±38	-4.51
UM 700	<i>E. mexicanus</i>	M3 D	LC-PT	101.153	20.086	0.704017	±37	-5.29
CPOEI 252	<i>E. cedralensis</i>	P3/4 D	LP-SA	101.970	20.361	0.704144	±33	-2.28
UM 567	<i>E. cedralensis</i>	M3 D	LP-SA	101.970	20.361	0.704022	±30	-7.94
CPOEI 185	<i>E. conversidens</i>	M3 D	LP-SA	101.970	20.361	0.704078	±33	-6.58
CPOEI 255	<i>E. conversidens</i>	M3 I	LP-SA	101.970	20.361	0.704040	±32	-5.24
CPOEI 259	<i>E. mexicanus</i>	M3 I	LP-SA	101.970	20.361	0.704164	±34	-4.25
CPOEI 254	<i>E. mexicanus</i>	P3/4 I	LP-SA	101.970	20.361	0.704100	±36	-3.71

† Abreviaturas: Long. = Longitud; Lat. = latitud; SD = desviación estándar multiplicado por 10^6 ; M 3 = tercer molar superior; P3/4 = tercer o cuarto premolar superior; LC-PT = La Cinta-Portalitos; LP-SA = La Piedad-Santa Ana.

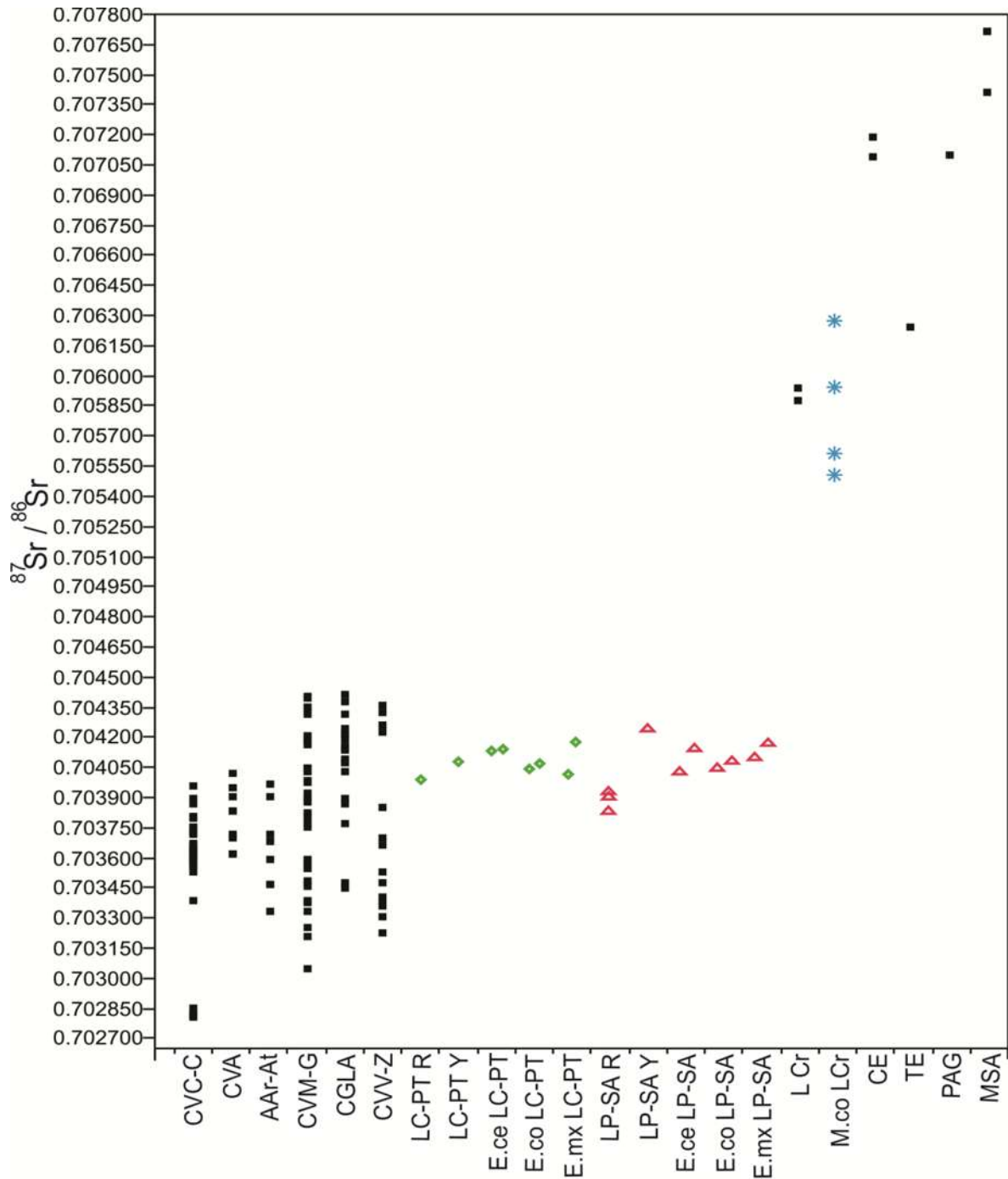


Figura 2. Los valores de la relación $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ del esmalte, sedimento y rocas. Abreviaturas: E. ced = *E. cedralensis*; E. con = *E. conversidensis*; E. mex = *E. mexicanus*; LC-PT = La Cinta-Portalitos; LP-SA = La Piedad-Santa Ana; R = roca; Y = Sedimentos del yacimiento; M. col = *Mammuthus columbi* de Laguna de las Cruces, y como en la figura 1. Símbolos: rombos = caballos de LC-PT; triángulos = caballos LP-SA; asteriscos = mamuts de L Cr; cuadros = muestras de roca de los sitios de comparación.

Los valores individuales y sus desviaciones estándar de los cuatro ejemplares de *E. conversidens* (UM 165, UM 376, CPOEI 185 y CPOEI 255) de LC-PT y LP-SA tienen valores similares entre sí y con los sedimentos de LC-PT (AML 12-01 S). Los individuos (UM 165) de LC-PT y (CPOEI 255) de LP-SA exhiben valores semejantes a los del basalto de LC-PT (AML 12-00 WR) (Figura 2 y 3a, Cuadro 2 y 5).

Los valores individuales y las desviaciones estándar de los cuatro individuos de *E. mexicanus*, muestran que (UM 104 y UM 700) de LC-PT tienen valores diferentes, mientras (CPOEI 254 y CPOEI 259) de LP-SA exhiben valores similares, también que dos individuos (UM 700) de LC-PT y (CPOEI 254) LP-SA muestran valores similares a los sedimentos de LC-PT (AML 12-01 S), y el individuo (UM 104) de LC-PT posee valores semejantes a los sedimentos de LP-SA (AML 12-03 S) (Figura 2 y 3a, Cuadro 2 y 5).

El análisis de varianza (ANOVA) indica que existen diferencias significativas (F Ratio = 54.9049, prob \leq 0.0001), entre los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ analizados. Mientras la prueba de Tukey-Kramer HSD muestra que las poblaciones de caballos en estudio presentan valores significativamente diferentes a los de los *Mammuthus columbi* de Lagunas de las Cruces y a todos los suelos de San Luis Potosí, sin embargo, la prueba de Tukey-Kramer HSD muestra que los caballos presentan similitudes con los valores de los suelos, rocas de los yacimientos así como con los de AAr-At, CVA, CVM-G, CGLA y CVV-Z (Figura 2, Cuadro 1, 3 y 6).

El análisis de varianza (ANOVA) indica que no existen diferencias significativas (F Ratio = 0.6328, prob \leq 0.6839), entre los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ analizados de las tres especies de caballos en ambos sitios. La prueba de Tukey-Kramer HSD muestra también que en promedio los caballos en estudio tienen valores similares de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ entre sí, sin embargo, algunas poblaciones presentan mayores similitudes que otras, como las poblaciones de *E. cedralensis* (LC-PT) y *E. mexicanus* (LP-SA), las poblaciones de *E. mexicanus* (LC-PT) y *E. cedralensis* (LP-SA), las dos poblaciones de *E. conversidens* (LC-PT y LP-SA) (Figura 2 y 3a, Cuadro 3).

Oxígeno $\delta^{18}\text{O}$

El análisis de varianza (ANOVA) indica que no existen diferencias significativas (F Ratio = 0.3676, prob \leq 0.8541), entre los valores de $\delta^{18}\text{O}$ analizados de las tres especies de caballos en ambos sitios. La prueba de Tukey-Kramer HSD muestra también que en promedio los caballos en estudio tienen valores similares de $\delta^{18}\text{O}$ entres sí, sin embargo, algunas poblaciones presentan mayores similitudes que otras, como las poblaciones de *E. mexicanus* (LP-SA) y *E. cedralensis* (LC-PT), las poblaciones de *E. mexicanus* (LC-PT) y *E. cedralensis* (LP-SA), las dos poblaciones de *E. conversidens* (LC-PT y LP-SA) (Figura 3b, Cuadro 4).

Cuadro 3. Resumen de las relaciones de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de los dientes.

Especie	Localidad	N†	Media	SD	Mínimo	Máximo	Rango
<i>E. cedralensis</i>	LC-PT	2	0.704138	0.000001	0.704131	0.704145	0.000014
<i>E. conversidens</i>	LC-PT	2	0.704055	0.000002	0.704038	0.704071	0.000033
<i>E. mexicanus</i>	LC-PT	2	0.704099	0.000115	0.704017	0.704180	0.000163
<i>E. cedralensis</i>	LP-SA	2	0.704083	0.000009	0.704022	0.704144	0.000122
<i>E. conversidens</i>	LP-SA	2	0.704059	0.000027	0.704040	0.704078	0.000038
<i>E. mexicanus</i>	LP-SA	2	0.704132	0.000005	0.704100	0.704164	0.000064

†Abreviaturas: N = Numero de muestras; SD = desviación estándar; LC-PT = La Cinta-Portalitos; LP-SA = La Piedad-Santa Ana.

Cuadro 4. Resumen de las relaciones de $\delta^{18}\text{O}$ de los dientes.

Especie	Localidad	N†	Media	SD	Mínimo	Máximo	Rango
<i>E. cedralensis</i>	LC-PT	2	-4.11	0.12	-4.19	-4.02	0.17
<i>E. conversidens</i>	LC-PT	2	-5.35	0.71	-5.85	-4.84	1.01
<i>E. mexicanus</i>	LC-PT	2	-4.90	0.55	-5.29	-4.51	0.78
<i>E. cedralensis</i>	LP-SA	2	-5.11	4.00	-7.94	-2.28	5.66
<i>E. conversidens</i>	LP-SA	2	-5.91	0.95	-6.58	-5.24	1.34
<i>E. mexicanus</i>	LP-SA	2	-3.98	0.38	-4.25	-3.71	0.54

†Abreviaturas: N = Numero de muestras; SD = desviación estándar; LC-PT = La Cinta-Portalitos; LP-SA = La Piedad-Santa Ana.

Cuadro 5. Relaciones de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de los sedimentos, rocas.

Muestra	T. de Roca†	Localidad	Long.	Lat.	$^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	SD
AML 12-00 WR	B	LC-PT	101.154	20.088	0.703986	±38
AML 12-01 S	SY	LC-PT	101.156	20.098	0.704077	±31
AML 12-03 S	SY	LP-SA	102.008	20.324	0.704240	±33
AML 12-04 WR	B	LP-SA	101.964	20.299	0.703923	±34
AML 12-05 WR	DP	LP-SA	102.037	20.326	0.703897	±35
AML 12-06 WR	A	LP-SA	102.036	20.326	0.703824	±39

† Abreviaturas: T. de roca = Tipo de roca; B = Basalto; SY = Sedimento yacimiento; DP = Deposito piroclásticos; A = Andesita; Long. = Longitud; Lat. = latitud; SD = desviación estándar multiplicado por 10^6 .

Cuadro 6. Resumen de las relaciones de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de las rocas de La Piedad-Santa.

Localidad†	N	Media	SD	Mínimo	Máximo	Rango
LP-SA R	3	0.703881	0.000051	0.703824	0.703923	0.000099

† Abreviaturas: N = Numero de muestras; SD = desviación estándar; LP-SA = La Piedad-Santa Ana; R = roca.

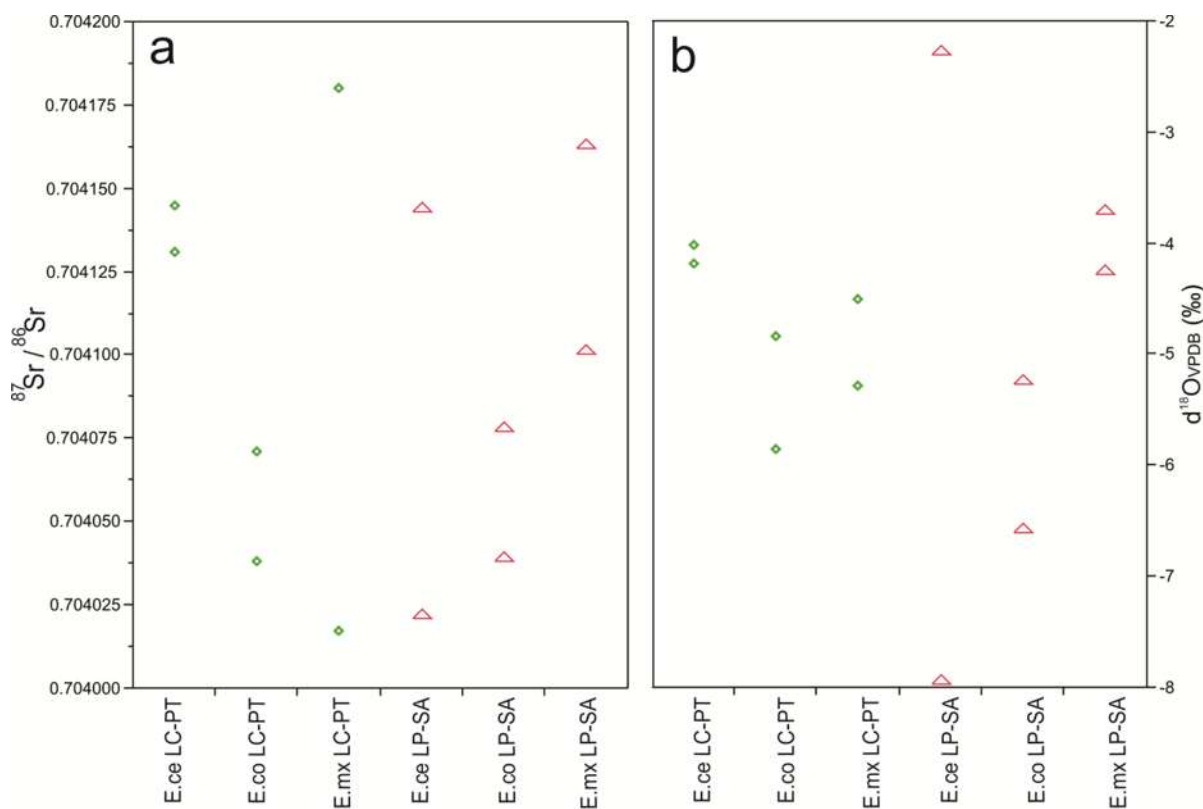


Figura 3. a) Valores de la relación $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ del esmalte y b) Valores de $\delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}}$ (‰) del esmalte. Abreviaturas y símbolos como en la figura 2.

Discusión

Origen geográfico de los caballos de La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana

En promedio las poblaciones de caballos de las dos localidades tienen las mismas relaciones de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ lo que sugiere que habitaban en un área con suelos con una composición isotópica similar de Estroncio, lo que posiblemente indicaría que vivían en la misma zona geográfica, lo cual es apoyado por los resultados encontrados de $\delta^{18}\text{O}$ los cuales muestran que la fuente de agua que los caballos probablemente utilizaban para beber, se enriquecía o empobrecía con ^{18}O por los mismo factores, debido a la cercanía geográfica de ambos sitios (LC-PT y LP-SA).

Los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ muestran que el posible origen geográfico de los caballos en estudio podría estar en la parte occidental del Cinturón Volcánico Trans-Mexicano más específicamente en el área que comprende el CVM-G, CGLA y CVV-Z, las cuales están ubicadas a menos de 120 kilómetros de distancia de los yacimientos (LC-PT Y LP-SA) lo que indicaría que estas especies podrían tener un patrón de desplazamiento similar al de la cebra de las praderas (*Equus quagga*) en Berger (2004) o al de los équidos de Florida en Estados Unidos de América (Hoppe y Koch, 2007).

Movilidad residencial de los caballos de La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana

Los valores individuales de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ muestran que ejemplares de caballos recolectados en el depósito de una localidad pueden tener relaciones de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ similares a individuos del mismo taxón o de diferente especie de otra localidad, incluso a sedimentos de otro yacimiento, por ejemplo algunos individuos de las tres especies encontrados en los depósitos de LP-SA presentan valores parecidos a los del sedimento de LC-PT (UM 567, CPOEI 185, CPOEI 255 y CPOEI 254), lo que indica que individuos del mismo taxón manifestaban diferentes comportamiento de movilidad residencial y un posible desplazamiento de fauna entre las dos localidades.

La variación individual de los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ podría ser evidencia de movilidad residencial en los caballos de LC-PT y LP-SA, la cual estaría relacionada con las diferentes características morfológicas (masa corporal y forma extremidades) que cada especie tenía (Marín-Leyva, 2011; Alberdi *et al.*, 2014), peculiaridades que les pudieron otorgar una mayor o menor capacidad de desplazamiento a cada una de las especies.

E. cedralensis que presenta valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ muy similares entre sí y parecidos a los de yacimiento de LC-PT, a excepción de un ejemplar de LP-SA (UM 567) cuyo valor de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ es diferente a los de otros individuos de esta especie, se puede deducir que aunque tenía una masa corporal ligera y extremidades gráciles (Marín-Leyva, 2011; Alberdi *et al.*, 2014) poseía cierto grado de movilidad residencial.

E. conversidens, cuyos valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ muestran poca variación individual entre todos los ejemplares analizados, también pudo presentar movilidad residencial debido a que los dos caballos analizados en LP-SA (CPOEI 185 y CPOEI 255) exhiben similitudes con los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ del yacimiento de LC-PT; además de ser un équido que tenía una masa corporal media y extremidades más o menos robustas (Marín-Leyva, 2011; Alberdi *et al.*, 2014).

E. mexicanus es la especie que pudo tener la mayor movilidad regional debido a que sus valores individuales de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ tienen la mayor variación de las tres especies analizadas. Este caballo con una talla corporal grande por lo que necesitaba de un mayor territorio para satisfacer sus necesidades energéticas (Lindstedt *et al.*, 1986) y extremidades robustas que le pudieron dar la capacidad de vivir en diferentes ambientes (Marín-Leyva, 2011; Alberdi *et al.*, 2014).

Implicaciones del origen geográfico y la movilidad regional de los caballos en los estudios paleoecológicos

Los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ y $\delta^{18}\text{O}$ muestran que los caballos en estudio pueden tener un mismo origen geográfico y presentar una mayor o menor capacidad de desplazamiento que se traduce en movilidad regional. Esto indicaría que algunas características paleoecológicas (tipos de vegetación y zonas abiertas o cerradas) inferidas a través de análisis de dieta (meso y microdesgaste e isotopos estables

de ^{13}C) en caballos de talla pequeña y media como *E. cedralensis* y *E. conversidens* realmente reflejan las condiciones ambientales en los alrededores cercanos al depósito; mientras que los équidos de talla grande como *E. mexicanus* podrían tener señales alimenticias resultado de la vegetación ingerida en una zona diferente a los depósitos donde fueron encontrados sus restos. Por ello, para deducir el paleoambiente usando la firma alimenticia de mamíferos de gran tamaño, se recomienda conocer si realmente los individuos y por lo tanto las poblaciones en estudio tienen un origen geográfico cercano al yacimiento y si presentan una movilidad residencial limitada, en congruencia a lo mencionado por Hoppe y Koch (2007) que dicen que el uso de taxones con comportamientos migratorios tiene importantes repercusiones al momento de hacer reconstrucciones paleoambientales.

Conclusiones

El uso de la relación $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ apoyado por los valores de $\delta^{18}\text{O}$ ayuda a conocer el origen geográfico de poblaciones de mamíferos fósiles y actuales.

Los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ y $\delta^{18}\text{O}$ sugieren que los caballos habitaban en un área con suelos y fuentes de agua superficiales con una composición isotópica similar, lo que posiblemente indicaría que vivían en la misma zona geográfica.

Los resultados de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ demuestran que el posible origen geográfico de los caballos de La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana es el Campo Volcánico Michoacán-Guanajuato, Campo Geotérmico Los Azufres y Campo Volcánico Valle de Bravo-Zitácuaro, y que los équidos pudieron haberse desplazado entre ambas localidades.

Los valores individuales de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ muestran que los individuos de un mismo taxón manifestaban diferentes comportamientos de movilidad residencial y que el taxón con la mayor capacidad de desplazamiento era *E. mexicanus* seguido de *E. cedralensis* y *E. conversidens*.

También se prueba que las inferencias paleoambientales con base en *E. cedralensis* y *E. conversidens* reflejan las condiciones ambientales del sitio,

mientras que las deducidas a partir de los datos de *E. mexicanus* podrían mostrar las condiciones ecológicas de otras localidades.

Los resultados de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ sugieren que las especies de caballos fósiles pueden tener un origen geográfico similar pero movilidad residencial amplia como sus representantes actuales, por lo que para hacer inferencias paleoambientales con base en équidos, se recomienda conocer si son animales que tengan firmas de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ similares a las del yacimiento y tener en cuenta que algunos individuos en algún momento de su vida podrían haber habitado en otras áreas geográficas.

Agradecimientos

Los autores agradecen a todos los estudiantes (Facultad de Biología, UMSNH) y los colegas de (*Organización Especial de Investigación*, La Piedad), que trabajaron en las campañas de campo en las localidades aquí reportadas. También al Laboratorio Universitario de Geoquímica Isotópica (LUGIS) del Instituto de Geofísica de la UNAM y a los técnicos Ing. Vianney Meza y Gerardo Arrieta. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca de AHM-L.

Referencias bibliográficas

- Ábelová, M., 2006, Migration pattern inferred from *Ursus spelaeus* Rosenmuller tooth from Tmava Skala cave (Slovak republic) using strontium isotope analyses: *Scientific Annals, School of Geology Aristotle University of Thessaloniki*, 98, 123-126.
- Alberdi, M.T., Arroyo-Cabrales, J., Marín-Leyva, A.H., Polaco, O.J., 2014, Study of Cedral Horses and their place in the Mexican Quaternary: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 31(2), 221-237.
- Barrón-Ortiz C.R., Theodor J.M., Arroyo-Cabrales J.A., 2014, Dietary resource partitioning in the Late Pleistocene horses from Cedral, north-central Mexico: evidence from the study of dental wear: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 31(2), 260-269.

- Beard, B.L., Johnson, C.M., 2000, Strontium isotope compositions of skeletal material can determine the birth place and geographic mobility of animals and humans. *Journal of Forensic Science*, 45(5), 1049–1061.
- Bell, C.J., Lundelius Jr., E.L., Barnosky, A.D., Graham, R.W., Lindsay, E.H., Ruez Jr., D.R., Semken Jr., H.A., Webb, S.D., Zakrzewsky, R.J., 2004, Chapter 7: The Blancan, Irvingtonian and Rancholabrean Mammal Ages, *in* Woodburne, M.O., (ed.), *Late Cretaceous and Cenozoic mammals of North America: Biostratigraphy and Geochronology*: New York, Columbia University Press., 232-314.
- Berger, J., 2004, The Last Mile: How to Sustain Long-Distance Migration in Mammals: *Conservation Biology*, 18, 320–331.
- Bravo-Cuevas, V.M., Priego-Vargas, E. Jiménez-Hidalgo J., 2011, Taxonomía y hábito alimentario de *Equus conversidens* (Perissodactyla, Equidae) del Pleistoceno Tardío (Rancholabreano) de Hidalgo, centro de México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 28(1), 65-82.
- Britton, K., Grimes, V., Dau, J., Richards, M.P., 2009, Reconstructing faunal migrations using intra-tooth sampling and strontium and oxygen isotope analyses: a case study of modern caribou (*Rangifer tarandus granti*): *Journal of Archaeological Science* 36, 1163–1172.
- Bowen, G. J. Wilkinson, B., 2002, Spatial distribution of $\delta^{18}\text{O}$ in meteoric precipitation: *Geology*, 30 (4): 315-318.
- Caballero, M., Lozano-García, S., Vázquez-Selem, L., Ortega, B., 2010, Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 62(3), 359-377.
- Capo, R.C., Stewart, B.W., Chadwick, O.A., 1998, Strontium isotopes as tracers of ecosystems processes: theory and methods: *Geoderma*, 82,197–225.
- Chamberlain, C.P., Blum, J.D., Holmes, R.T., 1997, The use of isotope tracers for identifying populations of migratory birds: *Oecologia*, 109,132–141.
- Comar, C.L., Russell, R.S., Wasserman, R.H., 1957, Strontium-Calcium movement from soil to man: *Science*, 126, 485–492.

- Coplen, T.B., 1988, Normalization of oxygen and hydrogen isotope data: *Chemical Geology*, 72, 293-297.
- Dansgaard, W., 1964, Stable isotopes in precipitation: *Tellus* 16, 436–468.
- Darling, W.G., Bath, A.H., Gibson, J.J., Rozanski, K., 2006, Isotopes in water, *in* Leng, M.J., (ed.), *Isotopes in Palaeoenvironmental research*: Dordrecht, The Netherlands, Springer, 1-68.
- D'Angela, D., Longinelli, A., 1990. Oxygen isotopes in living mammal's bone phosphate: further results: *Chemical Geology*, 86, 75–82.
- De Souza G.F., Reynolds B.C., Bourdon B., 2007, Evidence for stable strontium isotope fractionation during chemical weathering. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 71, A22.
- Díaz-Sibaja, R., 2013, Los rumiantes (Ruminantia: Bovidae y Cervidae) del Pleistoceno (Rancholabreano) de dos sitios del centro-occidente de México: Morelia, Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, tesis maestría, 185 pp.
- Díaz-Sibaja, R., López-García, J.R., Arroyo-Cabrales, J., Jiménez-Hidalgo, E., Tejeda-Alvarado, F., Ponce-Saavedra, J., García-Zepeda, M.L., 2014, Cérvidos (Cervidae) del Rancholabreano de Michoacán-Guanajuato (resumen), en XII Congreso Nacional de Mastozoología, Puebla de los Ángeles, Puebla de Zaragoza, México: México, Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., Memorias congreso (paleontología), 1.
- Epstein, S., Mayeda, T.K., 1953, Variations of the $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ratio in natural waters: *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 4, 213.
- Faure, G. Mensing T.M., 2005, *Isotopes: principles and applications*. Hoboken N.J., Wiley, pp. 928.
- Fietzke, J., Eisenhauer, A., 2006, Determination of temperature dependent stable strontium isotope ($^{88}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) fractionation via bracketing standard MC-ICP-MS: *Geochemistry Geophysics Geosystems*, 7 (8), 1-6.
- Ferrusquía-Villafranca, I., Arroyo-Cabrales, J., Martínez-Hernández, E., Gama-Castro, J., Ruiz-González, J., Polaco, O.J., Johnson, E., 2010, Pleistocene mammals of México: A critical review of regional chronofaunas climate

- change response and biogeographic provinciality: *Quaternary International*, 212, 53-104.
- García-Zepeda, M.L., 2006, Nuovi dati Paleontologici dalla depressione lacustre di Cuitzeo Michoacán, México: Firenze, Toscana, Italia, Morelia, Università degli studi di Firenze, tesis doctoral, 115 pp.
- Gosz, J.R., Moore, D.I., 1989, Strontium isotope studies of atmospheric inputs to forested watersheds in New Mexico: *Biogeochemistry*, 8, 115–134.
- Gómez-Tuena, A., Langmuir, C.H., Goldstein, S.L., Straub, S.M., Ortega-Gutiérrez, F., 2007, Geochemical evidence for slab melting in the Trans-Mexican Volcanic Belt: *Journal of Petrology*, 48 (3), 537-562.
- Gutiérrez-Bedolla, M., 2014, La dieta y el hábitat de *Mammuthus columbi* (Falconer, 1857) en dos localidades del Pleistoceno tardío en el centro occidente de México: Morelia, Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, tesis maestría, 89 pp.
- Halicz, L., Segal, I., Fruchter, N., 2008, Strontium stable isotopes fractionate in the soil environments?: *Earth and Planetary Science Letters*, 272, 406–411.
- Henton, E., Meier-Augenstein, W. Kemp, H. F., 2010, The use of oxygen isotopes in sheep molars to investigate past herding practices at the Neolithic settlement of Catalhöyük, central Anatolia: *Archaeometry*, 52, 429-49.
- Hibbard, C.J., 1955, Pleistocene vertebrates from the Upper Becerra (Becerra Superior) Formation, valley of Tequixquiac, Mexico, with notes on the other Pleistocene forms: University of Michigan, Museum of Paleontology Contributions, 12, 47-96.
- Hoppe, K.A., Koch, P.L., Carlson, R.W., Webb, S.D., 1999, Tracking mammoths and mastodons: reconstruction of migratory behavior using strontium isotope ratios: *Geology*, 27, 439–442.
- Hoppe, K.A., 2004a, Late pleistocene mammoth herd structure, migration patterns, and Clovis hunting strategies inferred from isotopic analyses of multiple death assemblages: *Paleobiology* 30:129–145.
- Hoppe, K.A., Stover, S.M., Pascoe, J.R., Amundson, R., 2004b, Patterns of tooth enamel biomineralization in modern domestic horses: Implications for

- isotopic microsampling: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 206, 355–365.
- Hoppe, K. A., Koch, P.L., 2007, Reconstructing the migration patterns of late Pleistocene mammals from northern Florida, USA: *Quaternary Research*, 68, 347–352.
- Hurst, R.W., Davis, T.E., 1981, Strontium isotopes as tracers of airborne fly ash from coal-fired power plants: *Environmental Geology* 3:363–367.
- Israde-Alcántara, I., Garduño-Monroy, V.H., Ortega-Murillo, R., 2002, Paleoambiente lacustre del Cuaternario tardío en el centro del lago de Cuitzeo: *Hidrobiologica*, 2, 61-78.
- Israde-Alcántara, I., Velázquez-Durán, R., Socorro, M., García, L., Vázquez, G. D., Garduño-Monroy, V.H., 2010; Evolución Paleolimnológica del Lago Cuitzeo, Michoacán durante el Pleistoceno-Holoceno: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 62(3), 345-357.
- JMP®, Version 7. SAS Institute Inc., Cary, NC, 1989-2007.
- Koch, P.L., Hoppe, K.A., Webb, S.D., 1998, The isotope ecology of late Pleistocene mammals in North America part 1: Florida: *Chemical Geology*, 152, 119–138.
- Koch, P.L., Tuross, N., Fogel, M.L., 1997, The effects of sample treatment and diagenesis on the isotopic integrity of carbon in biogenic hydroxylapatite: *Journal of Archaeological Science*, 24, 417-429.
- Lindstedt, S.L., Miller, B.J., Buskirk, S.W., 1986, Home range, time and body size in mammals: *Ecology*, 67(2), 413-418.
- Longinelli, A., 1966. Ratios of oxygen-18: oxygen-16 in phosphate and carbonate from living and fossil marine organisms: *Nature*, 211 (5052), 923–927.
- Longinelli, A., Nuti, S., 1973. Oxygen isotope measurements of phosphate from fish teeth and bones: *Earth and Planetary Science Letters*, 20, 337–340.
- Luz, B., Kolodny, Y., Horowitz, M., 1984. Fractionation of oxygen isotopes between mammalian bone-phosphate and environmental drinking water: *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48, 1689–1693.

- Maldonado-Sánchez, G., Schaaf, P., 2005, Geochemical and isotope data from the Acatlán Volcanic Field western Trans-Mexican Volcanic Belt: Origin and Evolution: *Lithos* 82, 455-470.
- Marín-Leyva, A.H., 2008, Especies de caballos (*Equus*: Equidae) del Pleistoceno tardío de La Cinta, Michoacán: Morelia, Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, tesis licenciatura, 102 pp.
- Marín-Leyva, A.H., 2011, Caballos del Pleistoceno y sus paleoambientes en dos cuencas de Michoacán: Morelia, Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, tesis maestría, 167 pp.
- Miller, E.K., Blum, J.D., Friedland, A.J., 1993, Determination of soil exchangeable cation loss and weathering rates using Sr isotopes: *Nature* 362, 438–441.
- Owen, R., 1869, On fossil remains of Equines from Central and South America referable to *Equus conversidens* Ow. *E. tau* Ow., and *E. arcidens* Ow: *Philosophical Transactions of Royal Society of London*, 159, 559-573.
- Pompa-Mera, V., 2014, Estudio geológico, geoquímico y geocronológico de la sila María Madre, Nayarit: Universidad Nacional Autónoma de México, Ciencias de la Tierra, Distrito Federal, México, tesis Doctorado, 227 pp.
- Pérez-Crespo V. A., 2013, Aplicación de los marcadores biogeoquímicos $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ y $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ en la dieta y los hábitos de los megaherbívoros del Pleistoceno tardío de México: Universidad Nacional Autónoma de México, Ciencias Biológicas, Distrito Federal, México, tesis Doctorado, 163 pp.
- Pérez-Crespo, V.A., Sánchez C.B., Arroyo-Cabrales, J., Alberdi, M.T., Polaco, O.J., Santos-Moreno, A., Morales-Puente, P., Benammi, M., Cienfuegos-Alvarado, E., 2009, La dieta y el hábitat del mamut y los caballos del Pleistoceno tardío de El Cedral: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26(2), 347-355.
- Pérez-Crespo, V.A., Arroyo-Cabrales, J., Alva-Valdivia, L.M., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., 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., Alva-Valdivia, L.M., Arroyo-Cabrales, J., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., Otero, F.J., 2014, Marcadores Biogeoquímicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$: Inferencia sobre dieta y hábitat de mamíferos que habitaron en el Pleistoceno tardío en México: México D.F., Monografías del Instituto de Geofísica UNAM, 63 pp.
- Pérez, G.M.S., Godínez, G.V., 2007. Pequeños Vertebrados Fósiles y La Bioestratigrafía de La Cinta, Michoacán y Portalitos, Guanajuato: Morelia, Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, tesis licenciatura, 93 pp.
- Plata-Ramírez, R. A., 2012, Camellos Fósiles de La Cinta–Portalitos y La Piedad–Santa Ana Michoacán y Guanajuato, México: Morelia, Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, tesis licenciatura, 70 pp.
- Price, T.D., Connor, M., Parsen, J.D., 1985, Bone chemistry and the reconstruction of diet: strontium discrimination in white-tailed deer: *Journal of Archaeological Science*, 12, 419–442.
- Price, T.D., Johnson, C.M., Ezzo, J.A., Jonathan, E., Burton, J.H., 1994, Residential mobility in the prehistoric Southwest United States; a preliminary study using strontium isotope analysis: *Journal of Archaeological Science*, 21, 315–330.
- Révész, K.M., Landwehr, J.M., 2002, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ isotopic composition of CaCO_3 measured by continuous flow isotope ratio mass spectrometry: statistical evaluation and verification by application to Devils Hole core DHe11 calcite: *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 16, 1012-2114.
- Ruggeberg, A., Fietzke, J., Liebetrau V., 2008, Stable strontium isotopes ($\delta^{88}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) in cold-water corals—a new proxy for reconstruction of intermediate ocean water temperatures: *Earth Planetary Science Letters*, 269,570–575.

- Schaaf, P., Solís, G., Manzanilla, R.L., Hernández, T., Lailson, B., Horn, P., 2012, Isótopos de estroncio aplicados a estudios de migración humana en el centro de barrio de Teopancazco, Teotihuacan, en: Manzanilla, R.L. (ed), Estudios arqueométricos del centro de barrio de Teopancazco en Teotihuacan: Instituto de Investigaciones Antropológicas, UNAM, Distrito Federal, México, 425-448.
- Slovak N.M., Paytan, A., 2011, Applications of Sr Isotopes in Archaeology, in: Baskaran, M., (ed.), Handbook of environmental isotope: Berlin, Springer, 743-787.
- Sulzman, E.W., 2007, Stable isotope chemistry and measurement: a primer, *in* Michener, R., Lajtha, K., (eds), Stable isotopes in ecology and environmental science: New York, USA, Blackwell publishing, 1-21.
- Verma, S.P., Lopez-Martinez, M., Terrell, D.J., 1985, Geochemistry of Tertiary igneous rocks from Arandas-Atotonilco area, northeast Jalisco, Mexico: *Geofísica Internacional*, 24, 31-45.
- Verma, S.P., Hasenaka, T., 2004, Sr, Nd, and Pb isotopic and trace element geochemical constraints for a veined-mantle source of magmas in the Michoacan-Guanajuato Volcanic Field, west-central Mexican Volcanic Belt: *Geochemical Journal*, 38(1), 43-65.
- Verma, S.P., Torres-Alvarado, I.S., Satir, M., Dobson, P.F., 2005, Hydrothermal alteration effects in geochemistry and Sr, Nd, Pb, and O isotopes of magmas from the Los Azufres geothermal field (Mexico): a statistical approach: *Geochemical Journal*, 39(2), 141-163.
- Verma, S.P., Luhr, J.F. 2010, Sr, Nd, and Pb isotopic evidence for the origin and evolution of the Cántaro–Colima volcanic chain, Western Mexican Volcanic Belt: *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 197(1), 33-51.
- Wakabayashi T., Ohno T., Fukushi Y., 2007, Simultaneous determination of mass-dependent isotopic fractionation and radiogenic isotope variation of Sr in geochemical samples: *Geochimica et Cosmochimica Acta* 71: A1079.

Werner, R.A., Brand, W.A., 2001, Referencing strategies and techniques in stable isotope ratio analysis: *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 15, 501-519.

Anexos.

Anexo 1. Relaciones de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ en el esmalte de los mamutes de Laguna de las Cruces (Tomadas de Pérez-Crespo, 2013).

Muestra	Especie	N†	Localidad	Longitud	Latitud	$^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	SD
DP-1975	<i>M. columbi</i>	1	Laguna de las Cruces	102.0167	22.7167	0.705506	±39
DP-1976	<i>M. columbi</i>	2	Laguna de las Cruces	102.0167	22.7167	0.705615	±73
DP-1978	<i>M. columbi</i>	2	Laguna de las Cruces	102.0167	22.7167	0.705940	±09
DP-1979	<i>M. columbi</i>	1	Laguna de las Cruces	102.0167	22.7167	0.706270	±31

†Notas y abreviaturas: N = número de muestras procesadas por cada individuo; SD = Desviación estándar (1σ) *abs* multiplicado por 10^6 ; *M. columbi* = *Mammuthus columbi*.

Anexo 2. Relaciones de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de las rocas y sedimentos de Michoacán, Guanajuato, Colima, Jalisco, Estado de México y San Luis Potosí.

Volcán, Cerro o Sitio	Muestra	Longitud	Latitud	T. Roca†	$^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	Error	Ref.	Área
Arandas-Atotonilco	S1	102.208	20.682		0.703680	±30	1	AAr-At
Arandas-Atotonilco	S2	102.238	20.703		0.703460	±20	1	AAr-At
Arandas-Atotonilco	S3	102.158	20.673		0.703710	±60	1	AAr-At
Arandas-Atotonilco	S4	102.213	20.622		0.703960	±50	1	AAr-At
Arandas-Atotonilco	S5A	102.532	20.718	BA	0.703330	±30	1	AAr-At
Arandas-Atotonilco	S5B	102.532	20.718	BA	0.703460	±60	1	AAr-At
Arandas-Atotonilco	S6	102.543	20.688		0.703900	±50	1	AAr-At
Arandas-Atotonilco	S8	102.435	20.782		0.703590	±40	1	AAr-At
	H-569A	101.226	20.243	TB	0.703569	±31	2	CVM-G
	H-569A	101.226	20.243	TB	0.703547	±32	2	CVM-G
	H-569A	101.226	20.243	TB	0.703586	±30	2	CVM-G
San Jorge	H-439	101.533	20.465	TB	0.703376	±26	2	CVM-G
C. La Cruz	H-542	102.079	19.019	TB	0.704178	±25	2	CVM-G
C. La Pilita	Jor46	101.726	18.947	BTA	0.704333	±23	2	CVM-G
C. La Pilita	Jor46	101.726	18.947	BTA	0.704344	±39	2	CVM-G
La Cal	H-558A	101.216	20.538	BTA	0.703704	±22	2	CVM-G
Santa Teresa	H-555A	100.998	20.497	BTA	0.704390	±32	2	CVM-G
Santa Teresa	H-555A	100.998	20.497	BTA	0.704398	±28	2	CVM-G
C. El Tecolote	H-520	101.493	19.397	BTA	0.704313	±24	2	CVM-G
V. El Jorullo	Jor11	101.720	18.790	BTA	0.704040		2	CVM-G
C. El Melón	H-517B	101.182	20.060	BTA	0.703874	±17	2	CVM-G
Hacienda Estrada	H-564L	101.227	20.387	TA	0.703380	±13	2	CVM-G

Anexo 2. Continuación.

Volcán, Cerro o Sitio	Muestra	Longitud	Latitud	T. Roca	$^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	Error	Ref.	Área
Zacán	H-417A	102.293	19.565	B	0.703765	±32	2	CVM-G
C. Colorado	H-408A	102.220	19.846	B	0.703199	±32	2	CVM-G
C. Pelón	H-426B	101.913	19.298	B	0.704044	±19	2	CVM-G
C. El Cajete	H-536L	101.639	19.273	BA	0.704030	±28	2	CVM-G
C. El Cajete	H-536L	101.639	19.273	BA	0.704038	±25	2	CVM-G
C. San Miguel	H-517A	102.095	19.273	BA	0.703245	±36	2	CVM-G
C. San Miguel	H-517A	102.095	19.273	BA	0.703325	±18	2	CVM-G
La Loma	H-550	100.711	19.879	BA	0.703455	±24	2	CVM-G
La Loma	H-551	100.711	19.879	BA	0.703474	±19	2	CVM-G
La Loma	H-552	100.711	19.879	BA	0.703476	±22	2	CVM-G
C. Los Asmoles	H-736	102.129	19.589	BA	0.703899	±29	2	CVM-G
C. Los Asmoles	H-416A	102.223	19.553	BA	0.703791	±29	2	CVM-G
C. Los Asmoles	H-416A	102.223	19.553	BA	0.703807	±28	2	CVM-G
C. Los Asmoles	H-416A	102.223	19.553	BA	0.703823	±47	2	CVM-G
C. Las Brujas	H-640A	100.652	20.520	BA	0.704026	±32	2	CVM-G
C. Las Brujas	H-640A	100.652	20.520	BA	0.704023	±22	2	CVM-G
V. La Mina	H-622	101.434	19.713	BA	0.703979	±25	2	CVM-G
V. La Mina	H-623	101.434	19.713	BA	0.703975	±26	2	CVM-G
Costo	H-510T	102.069	19.444	BA	0.704162	±23	2	CVM-G
C. El Comalito	H-400A	102.546	19.902	BA	0.703745	±25	2	CVM-G
Hacienda La Alberca	H-437T	101.769	19.906	A	0.703369	±30	2	CVM-G
C. Buena-Vista	H-821	102.609	19.156	A	0.703582	±26	2	CVM-G
C. Buena-Vista	H-822	102.609	19.156	A	0.703540	±21	2	CVM-G
V. El Estribo	H-422B	101.641	19.511	A	0.704204	±30	2	CVM-G
V. El Estribo	H-422B	101.641	19.511	A	0.704178	±22	2	CVM-G
Hacienda El Ticuicho	H-423B	101.813	19.499	A	0.704194	±21	2	CVM-G
C. Las Cabras	H-674	101.894	19.826	D	0.703879	±18	2	CVM-G
C. Las Cabras	H-675	101.894	19.826	D	0.703920	±23	2	CVM-G
Los Azufres	H-550	100.711	19.879	BA	0.703468	±12	3	CGLA
Los Azufres	LA19a	100.672	19.745	R	0.704073	±25	3	CGLA
Los Azufres	LA66	100.714	19.759	R	0.704025	±22	3	CGLA

Anexo 2. Continuación.

Volcán, Cerro o Sitio	Muestra	Longitud	Latitud	T. Roca	$^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	Error	Ref.	Área
Los Azufres	LA80	100.721	19.801	R	0.704238	±23	3	CGLA
Los Azufres	LA24	100.622	19.767	R	0.704183	±19	3	CGLA
Los Azufres	LA70	100.664	19.787	R	0.704149	±21	3	CGLA
Los Azufres	LA29	100.568	19.708	BA	0.703443	±28	3	CGLA
Los Azufres	LA60	100.636	19.830	A	0.704208	±26	3	CGLA
Los Azufres	AZ-26-20	100.666	19.782	R	0.704372	±12	3	CGLA
Los Azufres	AZ-26-120	100.666	19.782	R	0.704141	±12	3	CGLA
Los Azufres	AZ-26-340	100.666	19.782	R	0.704404	±10	3	CGLA
Los Azufres	AZ-26-440	100.666	19.782	R	0.704313	±10	3	CGLA
Los Azufres	AZ-26-540	100.666	19.782	D	0.704072	±11	3	CGLA
Los Azufres	AZ-26-620	100.666	19.782	BA	0.703888	±11	3	CGLA
Los Azufres	AZ-26-740	100.666	19.782	D	0.704090	±12	3	CGLA
Los Azufres	AZ-26-1080	100.666	19.782	D	0.703764	±11	3	CGLA
Los Azufres	AZ-52-520	100.686	19.829	D	0.704136	±11	3	CGLA
Los Azufres	AZ-52-820	100.686	19.829	A	0.704212	±9	3	CGLA
Los Azufres	AZ-52-1860	100.686	19.829	A	0.703860	±11	3	CGLA
V. Cántaro	M81-17	103.626	19.787	BA	0.702849	±24	4	CVC-C
V. Cántaro	M81-17	103.626	19.787	BA	0.702798	±12	4	CVC-C
V. Cántaro	M81-17	103.626	19.787	BA	0.702816	±10	4	CVC-C
V. Cántaro	M81-17	103.626	19.787	BA	0.702810	±9	4	CVC-C
V. Cántaro	M79-234	103.610	19.797	A	0.703661	±22	4	CVC-C
V. Cántaro	M79-234	103.610	19.797	A	0.703664	±24	4	CVC-C
V. Cántaro	M79-169	103.611	19.825	D	0.703604	±9	4	CVC-C
V. Cántaro	M79-231	103.613	19.713	D	0.703621	±27	4	CVC-C
V. Cántaro	M79-231	103.613	19.713	D	0.703626	±27	4	CVC-C
V. Cántaro	1004-505	103.610	19.824	D	0.703648	±21	4	CVC-C
V. Cántaro	1004-505	103.610	19.824	D	0.703629	±20	4	CVC-C
V. Nevado Colima	1004-122	103.614	19.558	BTA	0.703596	±11	4	CVC-C
V. Nevado Colima	1004-126	103.617	19.561	TA	0.703383	±14	4	CVC-C
V. Nevado Colima	1004-121	103.616	19.554	A	0.703556	±10	4	CVC-C

Anexo 2. Continuación.

Volcán, Cerro o Sitio	Muestra	Longitud	Latitud	T. Roca	$^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	Error	Ref.	Área
V. Nevado Colima	1004-105	103.608	19.565	A	0.703529	±13	4	CVC-C
V. Nevado Colima	M81-21	103.587	19.648	D	0.703596	±11	4	CVC-C
V. Nevado Colima	M82-4	103.601	19.277	TA	0.703751	±24	4	CVC-C
V. Nevado Colima	S8.1	103.565	19.534	A	0.703577	±34	4	CVC-C
V. Nevado Colima	Col-30	103.627	19.505	A	0.703573	±27	4	CVC-C
V. Nevado Colima	1004-421	103.627	19.526	A	0.703554	±23	4	CVC-C
V. Nevado Colima	S33	103.599	19.526	BTA	0.703950	±28	4	CVC-C
V. Nevado Colima	S34	103.599	19.526	BTA	0.703606	±23	4	CVC-C
V. Nevado Colima	S34	103.599	19.526	BTA	0.703643	±11	4	CVC-C
V. Nevado Colima	S34	103.599	19.526	BTA	0.703631	±13	4	CVC-C
V. Nevado Colima	A-38	103.599	19.526	B	0.703725	±21	4	CVC-C
V. Nevado Colima		103.599	19.526	B	0.703710	±14	4	CVC-C
Basanite-minette	SAY-5A	103.758	19.664	TB	0.703793	±17	4	CVC-C
Basanite-minette	SAY-5A	103.758	19.664	TB	0.703800	±13	4	CVC-C
Basanite-minette	SAY-6E	103.755	19.629	BTA	0.703730	±28	4	CVC-C
Basanite-minette	SAY-6E	103.755	19.629	BTA	0.703747	±14	4	CVC-C
Basanite-minette	1004-501	103.493	19.629	TB	0.703888	±25	4	CVC-C
Basanite-minette	1004-502	103.493	19.629	TB	0.703868	±20	4	CVC-C
C. rosario	ZIT-99-1a	100.200	19.220		0.703377	±12	5	CVV-Z
Colorines	ZIT-99-2	100.220	19.190		0.703469	±10	5	CVV-Z
Sto. Tomas Platanos	ZIT-99-3	100.260	19.180		0.703223	±10	5	CVV-Z
Agua zarca	ZIT-99-5	100.280	19.100		0.703523	±10	5	CVV-Z
C. Coyotes	ZIT-99-28*	100.430	19.390		0.703397	±12	5	CVV-Z
C. El molcajete	ZIT-99-31	100.490	19.410		0.703663	±10	5	CVV-Z
La Soledad	ZIT-99-30	100.490	19.420		0.704321	±12	5	CVV-Z
Las Pilas	ZIT-99-25	100.470	19.440		0.703306	±10	5	CVV-Z
Tesmaltepec	ZIT-99-8	100.060	19.050		0.704355	±10	5	CVV-Z
C. Tezontle	ZIT-99-9	100.090	19.030		0.703847	±10	5	CVV-Z
El Peñon	ZIT-99-10	100.100	19.040		0.703351	±12	5	CVV-Z
Potrero de Tenayac	ZIT-99-12	100.190	19.050		0.704253	±10	5	CVV-Z
C. Pelon	ZIT-99-14	100.250	19.070		0.703692	±12	5	CVV-Z

Anexo 2. Continuación.

Volcán, Cerro o Sitio	Muestra	Longitud	Latitud	T. Roca	$^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	Error	Ref.	Área
Las Pilas	ZIT-99-26	100.460	19.430		0.704217	±10	5	CVV-Z
Laguna de las Cruces	LA	102.017	22.717	S	0.705933	±38	6	L Cr
Laguna de las Cruces	LA2	102.017	22.717	S	0.705870	±39	6	L Cr
Cedral	EC1	100.717	23.817	S	0.707182	±39	6	EC
Cedral	EC2	100.717	23.817	S	0.707087	±32	6	EC
Mina de San Antonio	SA2	100.451	22.649	S	0.707410	±31	6	MSA
Mina de San Antonio	SAF	100.451	22.649	S	0.707710	±38	6	MSA
Mina de San Antonio	SASF	100.451	22.649	S	0.707711	±32	6	MSA
Paso del Águila	PA	100.582	22.278	S	0.707094	±41	6	PSA
El Tepetate	TE	100.900	21.750	S	0.706237	±32	6	TE
Santa Ana	SA M-32	103.655	20.425	BA	0.703618	±36	7	CVA
Acatlán Ignimbrite	BV M-48	103.655	20.411	BA	0.703693	±38	7	CVA
Santa Ana	SA JR-65	103.583	20.426	BA	0.703612	±36	7	CVA
La Jaguquera	JQ M-8	103.595	20.468	TA	0.703711	±35	7	CVA
La Coronilla II	PL M-33	103.595	20.436	TA	0.703826	±34	7	CVA
Cruz Vieja	GA M-13	103.586	20.496	D	0.703948	±33	7	CVA
La Lima	LM JR-14	103.568	20.394	D	0.704016	±39	7	CVA
Pozos	PZ JR-99	103.575	20.355	D	0.703940	±40	7	CVA
Acatlán Ignimbrite	WP JR-20	103.609	20.415	P	0.703898	±39	7	CVA
Acatlán Ignimbrite	BP JR-22	103.609	20.415	P	0.703829	±40	7	CVA

†Notas y abreviaturas: Error ± = Error ± = error de la relación $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ en los dos últimos dígitos. Los errores de las referencias 1-5 corresponden a 2 SE ($2\sigma_{\text{Mean}}$), mientras para las referencias 6-7 son de 1 SD ($1\sigma_{\text{abs}}$). T. Roca = Tipo de Roca; Ref. = Referencia; V = Volcán; C = Cerro; B= Basalto; TB = Traquibasaltos; BTA = Basalto traquiandesita; BA = Basalto andesita; TA = Traquiandesita; A = Andesita; D = Dacita; R = Riolita; S = Suelo; CVC-C = Cadena Volcánica Cántaro-Colima; CVA = Campo Volcánico Acatlán; AAr-At = Área Arandas-Atotonilco; CVM-G = Campo Volcánico Michoacán-Guanajuato; CGLA = Campo Geotérmico Los Azufres; CVV-Z = Campo Volcánico Valle de Bravo-Zitácuaro; M. col = *Mammuthus columbi* de Laguna de las Cruces; L Cr = Laguna de las Cruces; TE = El Tepetate; PAG = Paso del Águila; MSA = Mina de San Antonio; 1 = Verma *et al.* (1985); 2 = Verma *et al.* (2004); 3 = Verma *et al.* (2005); 4 = Verma *et al.* (2010); 5 = Gómez-Tuena *et al.* (2007); 6= Pérez-Crespo (2013); 7 = Maldonado-Sánchez y Schaaf (2005).

DISCUSIÓN GENERAL

Las poblaciones de las especies *Equus cedralensis* y *E. conversidens* en los dos sitios del centro occidente de México poseían cierto grado de movilidad residencial inferido por los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ y $\delta^{18}\text{O}$, lo cual es corroborado por las características morfológicas encontradas en sus extremidades mediante los análisis de morfometría geométrica (MG) las cuales les pudieron haber dado la capacidad de vivir en diferentes hábitats, como *E. cedralensis* en ambientes abiertos, condiciones secas y suelos compactados y *E. conversidens* en ambientes abiertos y cerrados, condiciones secas o húmedas y suelos compactados o sueltos de acuerdo con Eisenmann (1984). Estas inferencias son comprobadas por el comportamiento alimenticio que tenían en diferentes momentos de su vida ambas especies, en los primeros años de vida (14-58 meses) las poblaciones de ambos sitios (LC-PT y LP-SA) presentaban una dieta compuesta principalmente por plantas C_4 , igual a las poblaciones de Cedral, SLP (Pérez-Crespo *et al.*, 2009), mientras que en la parte media de su vida ambas poblaciones se alimentaban con componentes abrasivos (gramíneas y herbáceas) similar al Cedral, SLP (Barrón-Ortiz *et al.*, 2014); sin embargo la población de *E. cedralensis* de LC-PT tiene los menores valores de mesodesgaste de todas las poblaciones en estudio, esto posiblemente por la ingesta de componentes más suaves (hojas de árboles o arbustos), entretanto la dieta al final de la vida señala que las poblaciones de *E. cedralensis* y *E. conversidens* en LC-PT exhiben una alimentación mixta con elementos poco abrasivos y altamente abrasivos (hojas de plantas leñosas, pastos y herbáceas) y las poblaciones de LP-SA mantenía el patrón de ingesta de elementos abrasivos (gramíneas y herbáceas) parecida a la de Cedral SLP (Barrón-Ortiz *et al.*, 2014).

Las poblaciones de *E. mexicanus* en los dos sitios del centro occidente de México muestran la mayor movilidad regional inferido con los valores de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ y $\delta^{18}\text{O}$, corroborado por las características morfológicas encontradas en sus extremidades mediante los análisis de MG las cuales le pudieron haber dado la capacidad de vivir en diferentes hábitats, como: son ambientes abiertos y cerrados, con condiciones húmedas y suelos poco compactados, lo cual es

comprobado en parte por el comportamiento alimenticio que tenía en diferentes momentos de vida, ya en los primeros años de vida (14-58 meses) en LC-PT presenta una dieta compuesta por plantas C₃/C₄ al igual que en Cedral SLP (Pérez-Crespo *et al.*, 2009) y en LP-SA por plantas C₄, en la parte media de vida ambas poblaciones exhiben patrones de una alimentación altamente abrasiva (gramíneas y herbáceas) similar a Cedral SLP (Barrón-Ortiz *et al.*, 2014), mientras que en la parte final de vida la población de LC-PT exhibe una alimentación mixta integrada por elementos poco abrasivos y altamente abrasivos (hojas de plantas leñosas, pastos y herbáceas) entretanto la población de LP-SA mantiene el patrón de consumo de elementos abrasivos (gramíneas y herbáceas) parecido a Cedral SLP (Barrón-Ortiz *et al.*, 2014).

Los resultados de ⁸⁷Sr/⁸⁶Sr y δ¹⁸O indican que los caballos fósiles del centro occidente de México pudieron haber tenido una gran capacidad de movilidad al igual que algunos équidos actuales (Berger, 2004), mientras que los análisis de MG sugieren que la forma de las extremidades les daba a estos équidos la capacidad de vivir en diferentes ambientes (Eisenmann, 1984), además los resultados muestran que las especies de caballos estudiadas aun teniendo una dentición altamente hipsodonta (relacionada con una dieta altamente abrasiva y de plantas C₄), pueden tener diferentes o similares tipos de alimentación a lo largo de su vida, (ejemplo: los caballos de LP-SA tienen señales en los dientes de una dieta homogénea mientras que en LC-PT las dietas son más heterogéneas), lo cual se puede explicar con tres diferentes hipótesis: 1) La variabilidad de dieta en algunas especies (ejemplo: *E. mexicanus*) está relacionada con un comportamiento alimenticio ecléctico observado en otras poblaciones de *Equus* como en MacFadden *et al.* (1999), Pérez-Crespo *et al.* (2009) y Prado *et al.* (2011), 2) Partición de recurso (especies similares simpátricas compiten por los recursos) como muestra Koch *et al.* (1998); y 3) La dieta de los équidos actuales (Hoppe *et al.*, 2004a) y fósiles (Kaiser, 2003) depende del tipo y cantidad de comida disponible para su consumo, la cual a su vez depende de las condiciones ambientales del sitio donde viven, indicando que los caballos del centro occidente de México no estaban especializados en un solo recurso alimenticio y que la

hipsodoncia en lugar de ser una especialización les daba a los équidos la capacidad de explotar diferentes recursos alimenticios corroborado por MacFadden *et al.* (1999) y Feranec (2007), comprobando la hipótesis propuesta en este trabajo que menciona que las tres especies de caballos tenían diferentes nichos ecológicos por lo que podían coexistir y satisfacer sus necesidades energéticas.

Los resultados sugieren que la forma de las extremidades les daba a los caballos la capacidad de vivir en diferentes nichos y una habilidad diferenciada de movilidad, lo cual es apoyado por los diversos patrones de alimentación comprobando la hipótesis de este trabajo, sin embargo, no siempre existe una conexión clara entre la morfología de las extremidades, la movilidad y la dieta, ya que caballos con miembros de locomoción ligados a ambientes abiertos tenían dietas mixtas y taxones con dietas preferentemente pacedoras tenían miembros distales vinculados con diferentes tipos de hábitat, indicando que los équidos dependiendo de su necesidad alimenticia se desplazaban y vivían en diferentes ambientes ingiriendo diversos tipos de plantas, corroborado por Berger (2004) y Hoppe *et al.* (2004a).

Hábitat

La dieta de los perisodáctilos tiende a reflejar los hábitats (Kaiser, 2003; MacFadden *et al.*, 1999; Rival *et al.*, en prensa). Sin embargo, a pesar de que la relación entre la dieta (patrones de desgaste dental) y el hábitat es generalmente aceptada y ampliamente usada en estudios paleoecológicos (DeMiguel *et al.*, 2010, 2011) no siempre existe una conexión directa, y algunas inconsistencias se podrían presentar al respecto. Por ejemplo, debido a que el material para pacer y ramonear puede estar disponible en hábitats y ecosistemas cerrados y abiertos, es posible obtener firmas de desgaste dental relacionadas con una dieta pacedora en un hábitat cerrado, y patrones asociados con ramoneo en ambientes abiertos. Por lo que con el fin de resolver esto, la manera más exitosa de establecer hábitats abiertos contra cerrados es el análisis de isótopos estables en la comunidad de

ungulados (Pérez-Crespo *et al.*, 2009, 2014) y los estudios de paleovegetación en cada localidad fosilífera.

Teniendo en consideración lo anterior se usaron las señales de desgaste dental (meso y microdesgaste) en conjunto con los valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ en el esmalte y las asignaciones de dieta aquí obtenidas, así como las características ambientales que se pueden inferir a través de los elementos de las extremidades distales, como indicadores para la reconstrucción paleoambiental de los sitios.

La variedad de ecotipos encontrados con los análisis de MG tanto en LC-PT y LP-SA nos sugieren la presencia en las áreas en estudio de ambientes heterogéneos, abiertos y cerrados, con suelos compactos y sueltos además de condiciones secas y húmedas con base en lo sugerido por Eisenmann (1984).

En el área de LC-PT los resultados de mesodesgaste indican una dieta pacedora, mientras que el microdesgaste una alimentación mixta no estacional y los valores de $\delta^{13}\text{C}$ dietas con un alto consumo de plantas C_4 y con alternancia de C_3/C_4 , además los valores individuales de $\delta^{13}\text{C}$ en algunos caballos indican una presencia mínima y máxima de plantas C_4 de (61.87 % y 94.52 %, respectivamente) lo que mostraría un ambiente muy heterogéneo con ambientes abiertos y cerrados, con vegetación de gramíneas, herbáceas, arbustos y árboles. Esta conclusión está de acuerdo con la variada asociación faunística fósil de la localidad y la amplia gama de estilos de alimentación de los otros taxones, como el ramoneador de bosque *Odocoileus* sp. (Koch *et al.*, 1998), los taxones pacedores adaptados a zonas más abiertas como *Bison* (Koch *et al.*, 2004; Pérez-Crespo *et al.*, 2014), y las especies ecológicamente intermedias como *Mammuthus columbi*, *Camelops* y *Hemiauchenia* (Koch *et al.*, 1998; Feranec y MacFadden, 2000; Feranec, 2007; Higgins y MacFadden, 2009; Semprebon y Rivals, 2010; Pérez-Crespo *et al.*, 2012, 2014; Gutiérrez-Bedolla, en prensa). Además, la presencia de anfibios registrados por Pérez y Godínez (2007) sugiere una zona con presencia de cuerpos de agua permanentes. Las firmas de desgaste dental y los contenidos isotópicos de los dientes fósiles de caballos que observamos también son consistentes con los datos de vegetación inferidos a partir de estudios de polen realizados en el sitio por Israde-Alcántara *et al.* (2010), quienes

encontraron una amplia variedad de tipos de vegetación, con presencia de gramíneas (Poaceae), hierbas y arbustos (Chenopodiaceae, Amaranthaceae, Asteraceae, Ranunculaceae), y elementos de ribera (Galería) bosques (*Salix* sp.). En base a estos hechos, hemos deducido que el hábitat en LC-PT fue muy heterogéneo con una mezcla de bosques mixtos en zonas de mayor altitud, pastizales o sabanas en las áreas abiertas, y los humedales que rodean un paleolago.

En contraste en el área de LP-SA, los resultados del mesodesgaste, microdesgaste y $\delta^{13}\text{C}$ indican una dieta con alto consumo de componentes abrasivos y plantas C_4 , salvo dos individuos con una alimentación C_3/C_4 , sugieren un ecosistema más seco y estacional con escenarios más abiertos y una mayor diversidad de plantas C_4 en esta localidad, además los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de algunos individuos indican la presencia mínima y máxima de plantas C_4 (61.77 % y 92.26 %, respectivamente). Estas inferencias paleoambientales son corroboradas por la abundancia en el sitio de fósiles del género *Bison* sp. (Koch *et al.*, 2004; Pérez-Crespo *et al.*, 2014). Ciertamente, los dos individuos con dietas C_3/C_4 observados, y los reportes de otros grupos taxonómicos fósiles (*Odocoileus*, *Mammuthus columbi*, *Camelops* y *Hemiauchenia*) en este yacimiento, son indicadores de la presencia de vegetación leñosa (arbustos y árboles) (Koch *et al.*, 1998; Feranec y MacFadden, 2000; Feranec, 2007; Higgins y MacFadden, 2009; Semprebon and Rivals, 2010; Pérez-Crespo *et al.*, 2012, 2014; Gutiérrez-Bedolla, en prensa). Todo esto es compatible con la homogeneidad de la dieta que encontramos en este sitio, ya que las especies de *Equus* de LP-SA se pudieron haber restringido a los paisajes más abiertos.

CONCLUSIONES GENERALES

- El análisis de morfometría geométrica muestra la existencia de tres ecomorfos relacionados con las tres especies (*E. cedralensis*, *E. conversidens* y *E. mexicanus*), con características en forma que les pudieron dar la capacidad de habitar microambientes diferentes y por lo tanto poder vivir en el mismo macrohábitat.
- Los resultados del meso-microdesgaste e isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$, muestran que las poblaciones de *E. cedralensis* y *E. conversidens* de La Cinta-Portalitos al inicio y mitad de su vida tenían una dieta pacedora y de plantas C_4 , y al final de su vida una dieta mixta no estacional, mientras que las poblaciones de La Piedad-Santa Ana a lo largo de su vida tenían una dieta pacedora y de plantas C_4 . Para *E. mexicanus* de La Cinta-Portalitos al inicio de su vida tenía una dieta mixta C_3/C_4 , en la mitad de su vida una dieta pacedora y al final de su vida una dieta mixta no estacional, mientras que en La Piedad-Santa Ana presentó una dieta pacedora y de plantas C_4 .
- Los resultados sugieren que las especies de caballos estudiadas aun teniendo una dentición altamente hipsodonta (relacionada con una dieta altamente abrasiva y de plantas C_4), pueden tener diferentes o similares tipos de alimentación a lo largo de su vida, indicando que los caballos del centro occidente de México no estaban especializados en un solo recurso alimenticio y que la hipsodoncia en lugar de ser una especialización les daba a los équidos la capacidad de explotar diferentes recursos alimenticios. Esto está de acuerdo con los datos de MacFadden *et al.* (1999) y Feranec (2007).
- Las especies de caballos en diferentes sitios del Pleistoceno tardío mexicano, podían tener diversos patrones de alimentación a lo largo de su vida indicando heterogeneidad alimenticia.
- El análisis de Estroncio $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ sugiere que todos los caballos de La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana pudieron tener como origen

geográfico el Campo Volcánico Michoacán-Guanajuato, el Campo Geotérmico Los Azufres y el Campo Volcánico Valle de Bravo-Zitácuaro, también indica que debido a las características morfológicas de sus extremidades y tipo de dieta pudieron tener mayor o menor capacidad de desplazamiento dentro de esta área.

- Los resultados sugieren que no siempre existe una conexión clara entre la morfología de las extremidades, la movilidad y la dieta, indicando que los équidos dependiendo de su necesidad alimenticia se desplazaban y vivían en diferentes ambientes consumiendo diversos tipos de plantas de acuerdo con Berger (2004) y Hoppe *et al.* (2004a).
- Las señales de desgaste dental (meso y microdesgaste) e isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ en el esmalte, podrían indicar que el hábitat en La Cinta-Portalitos fue muy heterogéneo con una mezcla de bosques mixtos en zonas de mayor altitud, pastizales o sabanas en las áreas abiertas, y los humedales que rodean un paleolago, mientras que para La Piedad-Santa Ana se infiere un ecosistema más seco y estacional con escenarios más abiertos y una mayor diversidad de plantas C_4 con una menor presencia de zonas cerradas y vegetación leñosa.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Barrón-Ortiz, C. R., Theodor, J. M., Arroyo-Cabrales, J., 2014, Dietary resource partitioning in the Late Pleistocene horses from Cedral, north-central Mexico: evidence from the study of dental wear: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 31(2), 260-269.
- Bravo-Cuevas, V.M., Priego-Vargas, J., 2009, Dietary evaluation of a Hipparionini horses population from the Middle Miocene of Oaxaca, Southeastern Mexico: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26(2), 356-366.
- Bravo-Cuevas, V. M., Priego-vargas, Hidalgo, E. J., 2011, Taxonomía y hábito alimentario de *Equus conversidens* (Perissodactyla, Equidae) del Pleistoceno Tardío (Rancholabreano) de Hidalgo, centro de México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 28(1), 65-82.
- Berger, J., 2004, The Last Mile: How to Sustain Long-Distance Migration in Mammals: *Conservation Biology*, 18, 320–331.
- Bignon, O., Baylac, M., Vigne, J-D., Eisenmann, V., 2005, Geometric morphometrics and the population diversity of Late Glacial horses in Western Europe (*Equus caballus arcelini*): phylogeographic and anthropological implications: *Journal of Archaeological Science*, 32, 375–391.
- Caballero, M., Lozano-García, S., Vázquez-Selem, L., Ortega, B., 2010, Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 62(3), 359-377.
- DeMiguel, D., Azanza, B., Morales, J., 2010, Trophic flexibility within the oldest Cervidae lineage to persist through the Miocene climatic optimum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 289, 81-92.
- DeMiguel, D., Azanza, B., Morales, J., 2011, Paleoenvironments and paleoclimate of the Middle Miocene of central Spain: A reconstruction from dental wear of ruminants. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 302, 452-463.
- Díaz-Sibaja, R., 2013, Los rumiantes (Ruminantia: Bovidae y Cervidae) del Pleistoceno (Rancholabreano) de dos sitios del centro-occidente de México:

- Morelia, Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, tesis maestría, 185 pp.
- Eisenmann, V., Alberdi M. T., de Giuli C., Staesche., 1988, Collected papers after the “New York International Hipparion Conference, 1981” In *Studyng Fossil Horses, I, Methodology* Eds. M. Woodburne, M., Sondaar, P., (Eds), Leiden Netherlands, E.J. Brill Leiden. pp.72.
- Feranec, R.S., MacFadden, B.J., 2000, Evolution of the grazing niche in Pleistocene mammals from Florida: evidence from stable isotopes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 162, 155-169.
- Feranec, R.S., 2004, Geographic variation in the diet of hypsodont ungulates from the Rancholabrean of Florida reveals more than discrete feeding categories, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207, 361–371.
- Feranec, R.S., 2007, Ecological generalization during adaptive radiation: evidence from Neogene mammals: *Evolutionary Ecology Research* 9, 555–577.
- Feranec, R.S., Hadly, E. A., Paytan, A., 2009, Stable isotopes reveal seasonal competition for resources between late Pleistocene bison (*Bison*) and horse (*Equus*) from Rancho La Brea, southern California: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 271, 153–160.
- Ferrusquía-Villafranca, I., Arroyo-Cabrales, J., Martínez-Hernández, E., Gama-Castro, J., Ruiz-González, J., Polaco, O. J. Johnson, E., 2010, Pleistocene mammals of Mexico: A critical review of regional chronofaunas, climate change response and biogeographic provinciality: *Quaternary International*, 217, 53–104.
- García-Reyes, A., 2004, Estudio Estratigráfico y Paleontológico de la Cinta, Michoacán, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México. pp. 80.
- García-Zepeda, M.L., 2006, Nuovi dati Paleontologici dalla depressione lacustre di Cuitzeo Michoacán, México: Università degli studi di Firenze, Italia, tesis doctoral: pp.115.

- García-Zepeda, M.L., Tejeda, A.F., Marín-Leyva, A.H., Fuentes-Farías, A.L., López-García, J.R., 2009, Mastofauna del Pleistoceno Tardío de La Piedad, Michoacán, en: 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]. Disponible desde Internet en: <http://www.e-local.gob.mx/work/templates/enciclo/michoacan/mpios/16069a.htm> [con acceso el 20 de Septiembre 2011].
- Gutiérrez-Bedolla, M., García-Zepeda, M.L., López-García, J.R., Arroyo-Cabrales J., Marín-Leyva, A.H., Méndez-Herrera, E., Fuentes-Farías, A.L., *in press*, Diet and habitat of *Mammuthus columbi* (Falconer, 1857) from two Late Pleistocene localities in central western Mexico: Quaternary International, dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2015.08.022.
- (a) Hoppe, K.A., Amundson R., Vavra M., McClaran M.P., Anderson D.L., 2004, Isotope analyses of equid teeth from modern North American feral horses: implications for paleoenvironmental reconstructions: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203, 299–311.
- (b) Hoppe, K.A., Stover, S.M., Pascoe, J.R., Amundson, R., 2004, Patterns of tooth enamel biomineralization in modern domestic horses: Implications for isotopic microsampling: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 206, 355–365.
- Higgins, P., MacFadden, B.J., 2009, Seasonal and geographic climate variabilities during the Last Glacial Maximum in North America: Applying isotopic analysis and macrophysical climate models: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 283, 15-27.
- Israde-Alcántara, I., Velázquez-Durán, R., Socorro, M., García, L., Vázquez, G. D., Garduño-Monroy, V.H., 2010, Evolución Paleolimnológica del Lago Cuitzeo, Michoacán durante el Pleistoceno-Holoceno: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 62(3), 345-357.

- Koch, P.L., Hoppe, K.A., Webb, S.D., 1998, The isotopic ecology of late Pleistocene mammals in North America. Part 1. Florida: *Chemical Geology*, 152, 119-138.
- Koch, P.L., Diffenbaugh, N.S., Hoppe, K.A., 2004, The effects of late Quaternary climate and $\delta^{13}C$ change on C4 plant abundance in the south-central United States: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207, 331-357.
- Kaiser, T.M., Solounias, N., 2003, Extending the tooth mesowear method to extinct and extant equids: *Geodiversitas*, 25(2), 321-345.
- Kaiser, T.M., Franz-Odenaal, T.A., 2004, A mixed feeding *Equus* species from the middle Pleistocene of South Africa: *Quaternary Research*, 62, 316-323.
- Kaiser, T.M., Bernor, R.L., Franzen, J.L., Scott, R., Solounias, N., 2003, New interpretations of the systematic and palaeoecology of the Dorn-Durkheim 1 Hipparions (Late Miocene, Turolian age [MN11]), Rheinhessen Germany: *Senckenbergiana Lethaea*, 83(1/2), 103-133.
- Marín-Leyva, A.H., 2011, Caballos del Pleistoceno y sus paleoambientes en dos cuencas de Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, PIMCB, Facultad de Biología, Tesis de Maestría, 167pp.
- MacFadden, B.J., Solounias, N., Cerling, T.E., 1999, Ancient diets, ecology, and extinction of 5-million-year-old horses from Florida In: *Science*. 283, 824-827.
- MacFadden, B.J., 2005, Diet and habitat of toxodont megaherbivores (Mammalia, Notoungulata) from the late Quaternary of South and Central America. *Quaternary Research*, 64, 113-124.
- MacFadden, B.J., 2008, Geographic variation in diets of ancient populations of 5-million-year-old (early Pliocene) horses from southern North America, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 266, 83-94.
- Marín-Leyva, A. H. 2008. Especies de caballos (*Equus*: Equidae) del Pleistoceno tardío de la Cinta, Michoacán. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México. pp. 102.

- Marín-Leyva, A.H., 2011, Caballos del Pleistoceno y sus paleoambientes en dos cuencas de Michoacán, México. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México. pp. 156.
- Mendivil, R., Cortés A., Cuevas G., García, C., 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 y uso del suelo en el Balance hídrico a nivel regional. El caso de la cuenca del Lago de Cuitzeo, Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México, Postgrado en Ciencias de La Tierra, Instituto de Geofísica, pp. 186.
- Nunez, E.E., MacFadden, B.J., Mead, J.I., Baez, A., 2010, Ancient forests and grasslands in the desert: Diet and habitat of Late Pleistocene mammals from Northcentral Sonora, Mexico: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 297, 391-400.
- Pérez-Crespo, V.A., 2013, Aplicación de los marcadores biogeoquímicos $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ y $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ en la dieta y los hábitos de los megaherbívoros del Pleistoceno tardío de México: Universidad Nacional Autónoma de México, Ciencias Biológicas, Distrito Federal, México, tesis Doctorado, 163 pp.
- Pérez-Crespo, V.A., Sánchez-Chillón, B., Arroyo-Cabrales, J., Alberdi, M.T., Polaco, J., Santos-Moreno, A., Benammi, M., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., 2009, La dieta y el hábitat del mamut y los caballos del Pleistoceno tardío de El Cedral con base en isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$): *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26(2), 374-355.
- Pérez-Crespo, V.A., Arroyo-Cabrales, J., Alva-Valdivia, I.M., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., 2011, Diet and habitat definitions for Mexican glyptodonts from Cedral (San Luis Potosí, México) based on stable isotope analysis. *Geological Magazine*, 149, 153-157.
- (a)Pérez-Crespo, V.A., Arroyo-Cabrales, J., Alva-Valdivia, L.M., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., 2012, 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.
- (b) Pérez-Crespo, V.A., Arroyo-Cabrales, J. Benammi, M., Johnson, E., Polaco, O.J., Santos-Moreno, A., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., 2012. Geographic variation of diet and habitat of the Mexican populations of Columbian Mammoth (*Mammuthus columbi*): *Quaternary International*, 276-277, 8-16.
- Pérez-Crespo, V.A., Alva-Valdivia, L.M., Arroyo-Cabrales, J., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., Otero, F.J., 2014. Marcadores Biogeoquímicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$: Inferencia sobre dieta y hábitat de mamíferos que habitaron en el Pleistoceno tardío en México. *Monografías del Instituto de Geofísica UNAM, México D.F.*, pp. 63.
- Pérez Espejo, 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., Godínez. V.G., 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.
- Prado, J.L., Sánchez, C.B., Alberdi, M.T., 2011, Ancient feeding ecology inferred from stable isotopic evidence from fossil horses in South America over the past 3 Ma: *BioMed Central Ecology*, 11, 1-13.
- Rivals, F., Julien, M-A., Kuitens, M., van Kolfschoten, T., Serangeli, J., Drucker, D.G., Bocherens, H., Conard, N.J., *in press*. Investigation of equid paleodiet from Schöningen 13 II-4 through dental wear and isotopic analyses: Archaeological implications. *J. Hum. Evol.* doi:10.1016/j.jhevol.2014.04.002.
- Rzedowski, J., Calderón, G., 2009, Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Lista Preliminar de Árboles Silvestres del Estado de Guanajuato. Fascículo complementario XXIV. pp. 1-12.
- Sánchez-Chillón, B., Prado, J, L., Alberdi, M, T., 2006, Ancient feeding, ecology and extinction of Pleistocene horses from the Pampean Region, Argentina: *Ameghiniana*, 43 (2), 427-436.

- Semprebon, G.M., Rivals, F., 2010, Trends in the paleodietary habits of fossil camels from the Tertiary and Quaternary of North America: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 295, 131-145.
- Van Asperen, E.N., 2010, Ecomorphological adaptations to climate and substrate in late Middle Pleistocene caballoid horses: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 297, 584–596.
- Van Dam, J.A., Reichart, G.J., 2009, Oxygen and carbon isotope signatures in late Neogene horse teeth from Spain and application as temperature and seasonality proxies: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 274(1-2), 64-81.
- Velásquez, D.R., 2003. Evolución Paleoambiental del Lago de Cuitzeo durante el Pleistoceno Tardío: Historia de la vegetación e implicaciones paleoclimáticas, Tesis Maestría, Instituto de Investigaciones Metalúrgicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México. pp.181.