

Inferencias de paleodietas en ungulados y proboscidos: limitaciones conceptuales y técnicas

Alejandro H. Marín-Leyva¹, María Luisa García-Zepeda¹, Javier Ponce-Saavedra², Peter Schaaf³, Joaquín Arroyo-Cabrales⁴, María Teresa Alberdi⁵

¹ Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás Hidalgo Laboratorio de Paleontología. Edif. R 2°. Piso. Ciudad Universitaria, C. P.58060, Morelia, Michoacán. vajozero@hotmail.com

² Facultad de Biología, UMSNH, Laboratorio de Entomología "Biol. Sócrates Cisneros Paz". Edif. B4 2°. Piso. Ciudad Universitaria. C.P. 58060, Morelia, Michoacán.

³ Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, 04510 México, D. F., México.

⁴ Laboratorio de Arqueozoología "M. en C. Ticul Álvarez Solórzano", INAH, México D.F.

⁵ Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, España.

Resumen

Existen tres modelos muy usados en los últimos años para la inferencia de dietas, evolución de nicho trófico y reconstrucciones paleoambientales en ungulados y proboscidos fósiles, con base en el actualismo biológico y la correlación orgánica que son: mesodesgaste, microdesgaste a baja magnificación y los isótopos estables (^{13}C y ^{18}O). Se realizó una revisión de los estudios más sobresalientes y actuales sobre cada uno de los modelos, con la finalidad de encontrar y resaltar sus fortalezas y debilidades conceptuales y técnicas; además de proponer el uso combinado de los tres modelos en una misma muestra con la finalidad de eliminar los errores de las limitantes conceptuales y técnicas, para tener datos y explicaciones robustas, que describan la variación real de las dietas y ambientes del pasado.

Palabras clave: mesodesgaste, microdesgaste, isótopos estables, paleodietas.

Abstract

There are three models widely used in recent years for the inference of diets, trophic niche evolution and paleoenvironmental reconstructions in fossil ungulates and proboscideans, based on actualism and organic are the mesowear, the low magnification microwear and stable isotopes (^{13}C and ^{18}O). In this paper, we did a review of more current and outstanding studies of each models, in order to find and highlight the strengths and weaknesses conceptual and techniques of each of the models, in addition to proposing the use of the three models in the same sample in order to eliminate errors in the conceptual and technical limitations, to have robust data and explanations that show the real variation in diets and past environments.

Key words: mesowear, microwear, stable isotopes, paleodiets.

Introducción

La paleoecología se encarga de estudiar las relaciones de las especies con otros organismos que vivieron en el pasado con su medio ambiente (Lawrence, 1972 y Renzi *et al.*, 1975). Está dividida en dos ramas, la paleoautoecología que infiere la forma de vida (dieta y el hábitat) de las especies o las poblaciones individuales, usando para ello tres aproximaciones: el actualismo biológico, los estudios morfofuncionales y el empleo de los marcadores biogeoquímicos (Damuth, 1992; Rodríguez, 1997). La otra rama de la paleoecología es la paleosinecología y se encarga de analizar la estructura y el funcionamiento de las poblaciones, las comunidades y los ecosistemas del pasado (Damuth, 1992; Nieto y Rodríguez, 2003).

En los últimos años los estudios de inferencia de dieta y el hábitat en los ungulados del Terciario y Cuaternario se han hecho con base en tres modelos. Los dos primeros son ecomorfológicos, uno de estos usa la atrición y abrasión ó mesodesgaste (Fortelius y Solounias 2000); el segundo también usa la abrasión pero a nivel microscópico ó microdesgaste (Solounias *et al.*, 2000; Solounias y Sempebon 2002) y el tercero es biogeoquímico y utiliza los cambios en la composición isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ (MacFadden *et al.*, 1996; Koch *et al.*, 1998).

En el presente artículo revisamos los tres modelos y los métodos comúnmente empleados en la inferencia de las dietas y hábitat

de ungulados (Perisodáctilos y Artiodáctilos) y Proboscidos del Terciario y Cuaternario. El objetivo es comentar las limitaciones técnicas y conceptuales de dichos métodos y las posibles formas de superarlas.

El artículo está dividido en dos partes: un apartado donde se mencionan ejemplos, se analizan fortalezas y debilidades existentes en los estudios de mesodesgaste, microdesgaste y la composición isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ y, finalmente una discusión y las conclusiones conjuntas de los tres enfoques.

La altura del relieve oclusal y la forma de las cúspides en los dientes definen la dieta general en la vida de los ungulados

Mesodesgaste

El método del mesodesgaste fue desarrollado por Fortelius y Solounias (2000), definido como un proceso rápido y poco costoso para determinar la dieta de por vida de un taxón y clasificarlo en tres categorías tróficas principales: ramoneador, dieta mixta y pacedor, las cuales son deducidas por la forma de las cúspides (paracono y metacono) y la diferencia relativa en altura de las cúspides y el valle que se forma entre las mismas en los dientes (molares segundos), con base en el desgaste diente con

diente (atrición) y, diente con alimento (abrasión) (**Figura 1**).

Esencialmente, las dietas de baja abrasión (plantas dicotiledóneas, como arbustos y hierbas), como la de los ramoneadores, dan como resultado el mantenimiento y la oclusión precisa entre los dientes superiores e inferiores, por que el desgaste dental es principalmente diente con diente (atrición), generando cúspides afiladas y relieve oclusal alto. Por el contrario, el desgaste dominado por la abrasión (diente con alimento), asociado con las dietas de pastoreo (plantas ricas en fitolitos como las monocotiledóneas), da como resultado facetas de desgaste más redondeadas y romas y una oclusión menos precisa de los dientes superiores e inferiores, es decir relieve oclusal bajo; los animales que tienen dieta mixta consumen alimentos que varían de dureza, por lo que tienen patrones de desgaste dental entre los ramoneadores y pacedores. Adicionalmente a los alimentos, partículas exógenas como el polvo contribuyen a la abrasión, sin embargo la proporción en que afecta al mesodesgaste es controversial. (Fortelius y Solounias, 2000; DeMiguel *et al.*, 2007; Schulz y Kaiser, 2012). En resumen el mesodesgaste es el resultado de la abrasión de los componentes de la vegetación y factores ambientales.

El método fue probado por primera vez por Kaiser *et al.* (2000) en una muestra de *Hippotherium primigenium* que se categorizó con una dieta mixta por diferentes investigadores sin diferencias estadísticamente significativas, por lo que se concluyó que este método es eficiente y robusto.

El método fue extendido por Kaiser y Solounias (2003) para incluir el premolar P4, y los molares M1, M2 y M3 superiores en los équidos, en ese mismo año con la finalidad de aumentar el número de muestra Kaiser y Fortelius (2003) introdujeron un Factor de Calibración que deja incorporar datos de dientes inferiores (p4, m1, m2, m3) con los dientes superiores en el mismo modelo de investigación sobre mesodesgaste siendo esto válido sólo en caballos hipsodontos.

Este modelo fue puesto a prueba por Rivals *et al.* (2007) con la finalidad de investigar el efecto ontogenético (edad) en la señal de mesodesgaste en tres especies con morfologías dentarias diferentes, hipsodontos, mesodontos y braquiodontos, concluyendo que el mesodesgaste no es estable de lo largo de la vida de un individuo y que esta estabilidad depende claramente de la altura de la corona; sin embargo se comprobó que los animales con dientes mesodontos e hipsodontos presentan valores estables de mesodesgaste a lo largo de su vida adulta.

El mesodesgaste se ha utilizado para inferir la dieta y el hábitat de los Perisodáctilos (caballos del género *Equus*) del Pleistoceno en Europa y África (Kaiser y Franz-Odenaal 2004). También fue usado por Muhlbachler *et al.* (2011) para investigar los cambios y evolución de la dieta de los caballos de Norteamérica (55Ma-0.1Ma), y definir si existe una relación entre la dieta, las condiciones climáticas y la vegetación, así como entre la altura de los dientes y la señal de mesodesgaste, encontrando una relación entre el mesodesgaste y la altura de las coronas y que los patrones de mesodesgaste de los caballos estuvieron influenciados por las condiciones climáticas en el Cenozoico que impactaron en la estructura de vegetación y el hábitat.

También el mesodesgaste se ha utilizado para inferir el comportamiento alimenticio en las especies actuales del género *Equus* y compararlo con factores climáticos (media anual de

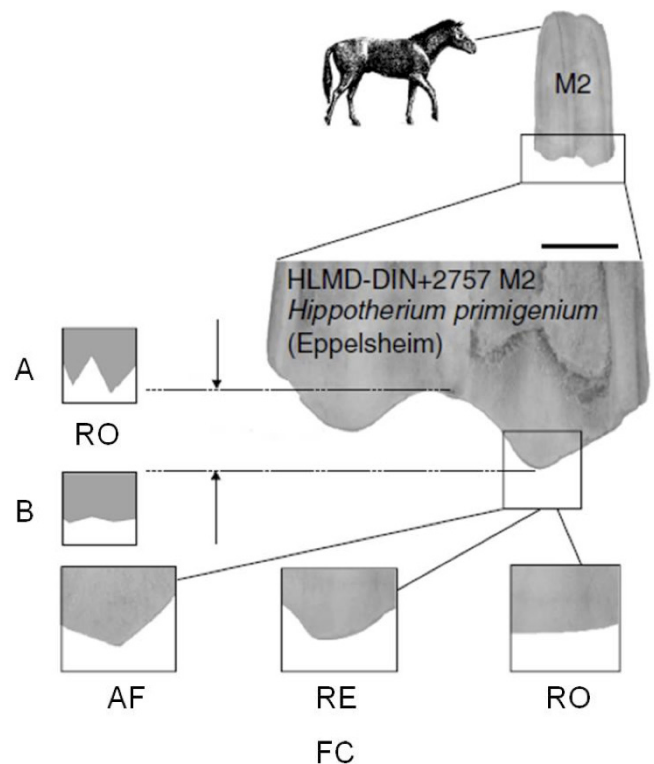


Figura 1. Las variables de mesodesgaste de un ungulado hipsodonto (definidas por Fortelius y Solounias 2000). El relieve oclusal (RO) puede ser "alto" (A) o "bajo" (B), la forma de las cúspides (FC) clasificado como afilado (Af), redondeado (Re) y romo (Ro) (Tomado de Kaiser y Solounias, 2003).

precipitación, media anual de evaporación, media anual de balance de agua climático y media anual de temperatura) por Schulz y Kaiser (2012), encontrando que no todos los caballos actuales son exclusivamente pacedores y que no existe evidencia de una relación entre algunos factores climáticos específicos y la abrasión, por lo que solo debe ser tomado el mesodesgaste como un indicador de estrategia alimenticia y de vegetación por la naturaleza de la dieta, pero no climático.

En México existen trabajos que abordan las paleodietas de diferentes géneros de Equidae utilizando el mesodesgaste, como el de Bravo-Cuevas y Priego-Vargas (2009) que evalúan la dieta de *Cormohipparion quinni* del Mioceno medio de Oaxaca; o el de Barrón y Gutiérrez (2009) que infiere el nicho trófico de *Dinohippus mexicanus* y *Neohipparion eurystyle* del Hemphiliano tardío de Tecolotlán, Jalisco y el de Bravo-Cuevas *et al.* (2011) quienes estudiaron la dieta de *Equus conversidens* del Pleistoceno tardío del estado de Hidalgo.

Después de revisar estos casos específicos, los aspectos negativos que este modelo puede tener son los siguientes: el tamaño de la muestra (Kaiser y Solounias, 2003; Kaiser y Fortelius, 2003), la tafonomía de los yacimientos donde el acarreo de los elementos dentales haya sido alto y modifique la forma de las cúspides (Kaiser, 2003), el efecto ontogenético (Rivals *et al.*, 2007), la variabilidad en la definición del tipo de cúspides (Muhlbachler *et al.*, 2011) y que se limita a saber únicamente la dieta en una escala temporal grande es decir la vida media de la especie, población o animal (Fortelius y Solounias, 2000; Kaiser y Franz-Odenaal, 2004; Bravo-Cuevas y Priego-Vargas, 2009; Bravo-Cuevas *et al.*, 2011).

Sin embargo, este modelo presenta aspectos muy remarcables, como que es un proceso no destructivo, la existencia de una gran base de datos comparativa de 64 taxones actuales de los cuales su dieta está bien registrada; se utilizan análisis estadísticos de clasificación (cluster y discriminantes); existe una resolución casi idéntica en los análisis de clasificación de las clases de dieta usando o no usando el índice de hipsodoncia (Janis, 1988), lo que es una ventaja debido a que obtener este índice en una población fósil es complicado (Fortelius y Solounias, 2000); que es un proceso relativamente sencillo y poco costoso (Fortelius y Solounias, 2000; Kaiser *et al.*, 2000; Kaiser y Solounias, 2003; Kaiser y Fortelius, 2003); y se le atribuye el potencial de indicador de hábitat con base en los recursos vegetales de ese ecosistema que se reflejan en la dieta (Kaiser, 2003; Kaiser y Franz-Odenaal, 2004; Mithlbachler *et al.*, 2011).

Las cicatrices microscópicas dejadas por la vegetación en el esmalte dental reflejan las últimas comidas de los ungulados en su vida

Microdesgaste

El método del microdesgaste estudia la topografía del esmalte dental y las cicatrices producidas por la comida (fitolitos presentes en las hojas, pastos, frutos y semillas), también arena y polvo en la superficie de la vegetación. La señal de microdesgaste se analizó por primera vez por Walker *et al.* (1978) y Rensberger (1978), utilizando microscopio electrónico y demostrando la capacidad del modelo (Solounias y Semprebom, 2002).

Actualmente existen dos formas de estudiar la señal de microdesgaste, la primera es utilizando un Microscopio Electrónico de Barrido (*Scanning Electron Microscope*, SEM) para observar las variables básicas del microdesgaste que son rayones (*scratches*) y fosos (*pits*) (Figura 2), las cuales se han usado para la reconstrucción de la dieta y hábitat en contextos paleontológicos y arqueológicos: en ungulados divididos en ramoneadores, pacedores, pacedores facultativos, pacedores de montaña, dieta mixta estacional y dieta mixta no estacional

(Solounias y Moelleken, 1992a,b; Solounias *et al.*, 2000; Rivals y Deniaux, 2003; DeMiguel *et al.*, 2008) y en primates y homínidos (Puech, 1982; Teaford, 1994).

En el 2002 Solounias y Semprebom desarrollan un nuevo método para análisis de microdesgaste, con base en la observación de las cicatrices de la segunda banda de esmalte del paracono en moldes de segundos molares superiores realizados con resina dental de alta precisión, los cuales son observados a baja magnificación (35X) usando un microscopio estereoscópico estándar, logrando simplificar el trabajo de laboratorio; además de que se pueden estudiar un gran número de especímenes, por lo que se tiene mayor significancia estadística, encontrando así diferentes niveles tróficos como: ramoneador (frugívoros, come hojas), dieta mixta (temporal-regional, comida por comida), y pacedor en 50 taxones actuales y cinco fósiles estudiados.

Con la finalidad de comprobar la consistencia y reproducibilidad Semprebom *et al.* (2004) aplicaron el nuevo método de microdesgaste (Solounias y Semprebom, 2002) a primates concluyendo que es un método robusto y que también la señal de microdesgaste se puede evaluar en segundos molares inferiores, El microdesgaste de baja magnificación se ha utilizado en Europa para estudiar la dieta, de Artiodáctilos actuales y fósiles como en el trabajo de Rivals y Solounias (2007) para inferir el nicho trófico de *Rangifer tarandus*.

Este método también se utiliza para estudiar la plasticidad de dieta de ungulados (*Bison antiquus* en Rivals y Semprebom, 2011) y proboscidos (*Palaeoloxodon antiquus*, *Mammuthus meridionalis*, *Mammuthus*

columbi, *Mammuthus primigenius*, y *Mammuth americanum* en Rivals *et al.*, 2012), encontrando que las especies tenían diferentes rangos de paleodietas en el pasado.

Después de revisar estos casos específicos, los aspectos negativos que este modelo puede tener son los siguientes: antes de que se desarrollara el microdesgaste a baja ampliación de Solounias y Semprebom (2002) una limitación era el uso de un microscopio electrónico de barrido; otro es el tamaño de la muestra ya que se recomienda usar sólo molares segundo superiores e inferiores bien conservados para que los procesos tafonómicos no alteren la señal de microdesgaste (Rivals y Semprebom, 2011) y se debe tener en cuenta el efecto ontogenético y la correcta preparación de los moldes y vaciados (Solounias y Semprebom, 2002).

El microdesgaste y el mesodesgaste son procesos no destructivos, sin embargo el microdesgaste cambia rápidamente y refleja generalmente las últimas comidas del taxón en estudio (horas, días, semanas), además puede ser afectado por la estacionalidad y la región geográfica y sólo nos reflejan el comportamiento inmediato de un animal y las diferencias de esta señal podría ser el resultado de una tendencia hacia la diferenciación de nichos entre taxones (Solounias y Semprebom, 2002; Rivals *et al.*, 2011; Rivals *et al.*, 2012).

El microdesgaste nos aporta información sobre los recursos alimenticios disponibles en un hábitat, las paleodietas dan una herramienta para la reconstrucción de los paleohábitats, así como la distribución de recursos en las comunidades, los diferentes regímenes dietarios y cambios estacionales de nutrimentos (Rivals *et al.*, 2011), también nos indica cambios de dieta entre especies,

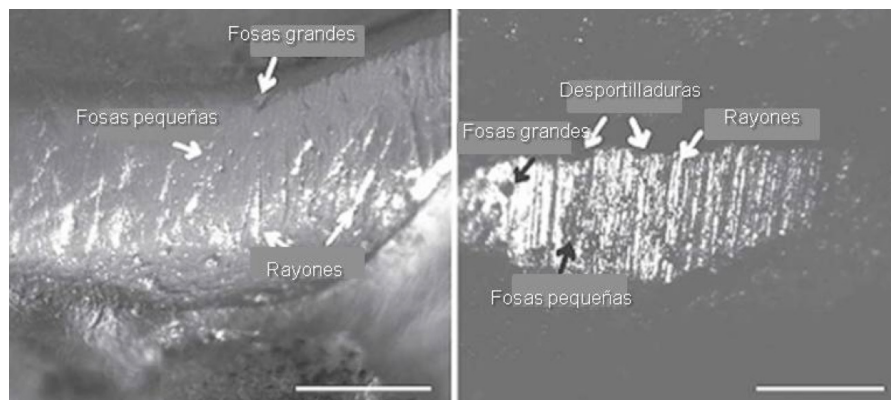


Figura 2. Fotomicrografía de las variables de microdesgaste en *Antilocapra americana* (izquierda) y *Stockeros onusrosagris* (derecha) a 50x de magnificación en un estereomicroscopio. Barras de escala a 0.4mm (Tomado de Rivals y Semprebom, 2007).

sin modificaciones en la morfología dental (Rivals y Solounias, 2007), e infiere la plasticidad dietaria de los taxones, la cual se debe de tener en cuenta en los estudios paleoambientales basados en las adaptaciones ecológicas de los ungulados.

El uso de los modelos (mesodesgaste y microdesgaste) combinados

Durante los primeros años de creación de ambos modelos, las inferencias de dieta se hacían utilizando sólo el mesodesgaste (Kaiser *et al.*, 2000) o el microdesgaste (Semprebon *et al.*, 2004). En el 2003 Kaiser, utilizando el método de mesodesgaste extendido (Fortelius y Solounias, 2000 y Kaiser y Solounias, 2003), e incorporando el microdesgaste (con *SEM*) con la finalidad de observar que la señal de mesodesgaste no estuviera modificada por las condiciones tafonómicas de los yacimientos, infirió la dieta de dos poblaciones de *Hippotherium primigenium* de dos localidades del Vallesiense presuntamente contemporáneas. La primera vez que se utilizó el mesodesgaste extendido (Fortelius y Solounias, 2000; Kaiser y Solounias, 2003) y microdesgaste de baja magnificación (Solounias y Semprebon, 2002) fue por Kaiser *et al.* (2003), que definieron la dieta y hábitat de dos especies, *H. primigenium* y *H. kammerschmitti* sp. nov.

El uso de estos dos métodos en conjunto se ha usado para inferir y comparar los hábitos de dieta de especies actuales como *Antilocapra americana* y la especie fósil *Stockcero onusrosagris* (Rivals y Semprebon, 2006), también se ha usado para estudiar la variación geográfica de la dieta del género *Bison* (Rivals *et al.*, 2007) en el Pleistoceno tardío y el Holoceno temprano, así como estudiar la dieta de dos especies de ungulados actuales *Procapra gutturosa* y *Pantholops hodgsoni* (Rivals *et al.*, 2010) de las estepas de Asia.

Mediante el uso conjunto del mesodesgaste, el microdesgaste y la hipsodondia, se han hecho estudios de evolución dietaria a nivel de familia, por ejemplo de la familia Antilocapridae con base en especies desde el Mioceno temprano al Pleistoceno tardío en Semprebon y Rivals (2007) o de la familia Camelidae del Terciario y Cuaternario en Norteamérica en Semprebon y Rivals (2010).

El meso y microdesgaste se ha usado en Europa y en América, para inferir la diversidad de dieta y clima en unidades sucesivas estratigráficas Rivals *et al.* (2008), para estudiar las adaptaciones de dieta de comunidades de ungulados Rivals y Athanassiou (2008), y para comparar las paleodietas de dos comunidades de ungulados en el mismo ecosistema en diferentes puntos geográficos (Rivals *et al.*, 2010a).

Los estudios que nos indican que los métodos del mesodesgaste y del microdesgaste son complementarios son diversos (Kaiser *et al.*, 2003; DeMiguel *et al.*, 2008; Rivals y Semprebon, 2006; Semprebon y Rivals, 2007; Rivals y Athanassiou, 2008; Rivals *et al.*, 2010a; Rivals *et al.*, 2010b; Semprebon y Rivals, 2010), ya que son técnicas de fácil desarrollo (Fortelius y Solounias, 2000 y Solounias y Semprebon, 2002), no destructivas y que no dependen de la filogenia es decir que no depende de la historia evolutiva de ese individuo o especie, y las señales de meso y microdesgaste depende únicamente de la vegetación y componentes ambientales como el polvo y la arena; además

mejoraron aspectos técnicos como por ejemplo si se tiene una señal consistente de microdesgaste se supone que la señal de mesodesgaste es completa y no hubo cambio por los procesos tafonómicos (Kaiser, 2003 y Kaiser *et al.*, 2003) además de la correcta separación de los taxones con nichos tróficos mixtos (regional/estacional o comida/comida) de los pastadores y ramoneadores con la señal del microdesgaste (Semprebon y Rivals, 2007).

Las discrepancias encontradas entre el régimen dietario de dos poblaciones de una misma especie como en Kaiser (2003) puede ser interpretado como una señal que refleja las condiciones del hábitat, también la variación de la dieta de taxones en unidades de una sucesión estratigráfica, puede usarse para inferir cambios ambientales entre las unidades como los ambientes fríos y templados de Rivals *et al.* (2008).

Las diferencias entre las señales del meso y microdesgaste en los taxones de una misma comunidad, puede ser resultado de la naturaleza de estas dos técnicas, porque la primera indica diferencias entre el promedio trófico y la segunda la última comida, regionalidad o estacionalidad de la dieta y el tipo de vegetación, y los resultados de estas señales junto con los datos ecomorfológicos de los taxones ayudan a inferir condiciones paleoambientales (Rivals y Athanassiou, 2008).

En los estudios de evolución de dieta a nivel de familia como el de Semprebon y Rivals (2007, 2010), el uso conjunto de estas metodologías es apropiado ya que se quiere tener una imagen del tipo de plantas que ingerían los taxones en promedio de vida y al final de ella. Además se sabe que familias de organismos no siguieron una sola tendencia evolutiva en la dieta, teniendo una diversidad de estrategias de nicho trófico.

La comparación de dieta de taxones actuales y fósiles como en Rivals y Semprebon (2006), Rivals *et al.* (2007) y Rivals *et al.* (2010b) indican que las similitudes y variaciones entre las dieta de taxones en una comunidad están relacionadas con las propiedades abrasivas de las plantas, cambios regionales y estacionales de hábitat, y también que los taxones fósiles reflejan una versatilidad de dieta y amplitud ecológica de las especies que actualmente son raras, amenazadas o sólo se encuentra en una pequeña porción de su territorio de distribución original.

Los valores de ^{13}C y ^{18}O cambian con el hábitat y las plantas ingeridas

Isótopos estables ^{13}C y ^{18}O

La razón principal del porqué los isótopos extraídos de los fósiles son usados para investigar condiciones ambientales o ecológicas del pasado, se debe a que en las plantas y en las aguas superficiales que se encuentran en escenarios terrestres, muestran diferentes proporciones isotópicas que se transfieren a los organismos consumidores.

Para inferir dietas de los taxones fósiles, los isótopos de carbono pueden ser utilizados debido a la existencia de diferentes rutas metabólicas de las plantas para procesar el Carbono, con lo cual presentan diferentes valores de ^{13}C en sus tejidos. Las plantas C_3 (Ciclo de Calvin) se encuentran en ecosistemas terrestres de altitud y latitud elevada, principalmente árboles, arbustos

dicotiledóneos y algunos pastos de zonas frías, tienen valores de $\delta^{13}\text{C}$ -22 por mil ($^{\circ}/_{\text{‰}}$) a $-35^{\circ}/_{\text{‰}}$, con un promedio de $-26^{\circ}/_{\text{‰}}$, (Koch *et al.*, 1989; Lee-Thorp *et al.*, 1989; Cerling *et al.*, 1997). Las plantas C_4 (Ciclo Hatch-Slack) principalmente pastos y algunos árboles y arbustos dicotiledóneos de zonas cálidas tienen valores de $\delta^{13}\text{C}$ que varían entre $-10^{\circ}/_{\text{‰}}$ y $-14^{\circ}/_{\text{‰}}$, con una media de $-12^{\circ}/_{\text{‰}}$, (Bender, 1971; Smith y Epstein, 1971; Vogel, 1978; Ehleringer *et al.*, 1986; 1991; Cerling *et al.*, 1993) y las plantas CAM (Crassulacean acid metabolism) principalmente plantas suculentas, agaváceas, bromelias y cactáceas tienen valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre $-10^{\circ}/_{\text{‰}}$ y $-30^{\circ}/_{\text{‰}}$ parecidos a los de plantas C_3 y C_4 , que los hace indistintos de las otras dos vías fotosintéticas (Andrade *et al.*, 2007; Pérez-Crespo *et al.*, 2011). Este tipo de plantas son dominantes en hábitat xerofitos (Ehleringer *et al.*, 1991) y en la mayoría de los análisis de paleodietas y temperatura no se considera para zonas subtropicales.

Se conoce que los animales consumidores de vegetación incorporan en el esmalte dentario el carbono del alimento con un fraccionamiento isotópico adicional de $-14\text{‰} \pm 05\text{‰}$ (Cerling y Harris, 1999). Los mamíferos que se alimentan de plantas tipo C_3 tendrán, por lo tanto, valores de $\delta^{13}\text{C}$ comprendidos entre -10‰ y -16‰ , mientras que los animales que se alimentan de plantas tipo C_4 tienen valores de $\delta^{13}\text{C}$ comprendidos entre $+2\text{‰}$ y -2‰ . Una alimentación de tipo mixto mostrará a su vez valores intermedios -2‰ a -9‰ (Lee-Thorp y van der Merwe, 1987; Quade *et al.*, 1992). “Con base en lo anterior, la proporción relativa de consumo de plantas tipo C_3 y C_4 en la dieta de un animal puede determinarse analizando la composición isotópica del carbono en el esmalte de sus dientes, lo que permite obtener datos acerca del comportamiento ecológico de las especies extintas” (Sánchez-Chillón *et al.*, 2006; Pérez-Crespo *et al.*, 2009, 2011 y 2012a y 2012b).

Además de la utilidad de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ para obtener información valiosa sobre paleodietas, se pueden obtener datos de condiciones ambientales a partir de los valores $\delta^{18}\text{O}$ del hidroxiapatita los cuales están relacionados con los valores de $\delta^{18}\text{O}$ de la precipitación local (Hoppe *et al.*, 2005).

Esta relación funciona porque: los dientes de los mamíferos mineralizan a temperatura constante ($\sim 37^{\circ}\text{C}$) en equilibrio con el agua corporal, y el agua bebida juega un papel determinante en los valores de $\delta^{18}\text{O}$ del agua corporal (Luz *et al.*, 1984; Bryant and Froelich, 1995; Kohn, 1996 en Hoppe *et al.*, 2005).

La composición isotópica de oxígeno en los dientes de los mamíferos se presenta en función de la composición isotópica de oxígeno que entra y sale del cuerpo (Bryant y Froelich, 1995; Kohn, 1996; en Sponheimer y Lee-Thorp, 2001). La mayor fuente de oxígeno es atmosférico, agua líquida y oxígeno de la comida, siendo sólo los dos últimos los que causan diferencias en la composición isotópica en taxones simpátricos, debido a que pueden presentar valores de ^{18}O altamente variables (Sponheimer y Lee-Thorp, 2001). El agua líquida entra en el cuerpo cuando es bebida y el agua libre entra por la comida (plantas). En la mayoría de los casos el agua de las raíces y la del rocío presenta valores similares a la del agua líquida, pero el agua de las hojas presenta valores enriquecido de H_2^{18}O debido a la preferencia en la evapotranspiración con respecto al H_2^{16}O , por lo que actualmente los animales que se alimentan de hojas (como

Giraffa) consumirán agua enriquecida con ^{18}O en comparación con los bebedores regulares (como *Equus*) (Sponheimer y Lee-Thorp, 2001).

Las mayores salidas de oxígeno del cuerpo son la respiración (CO_2), el agua líquida, el vapor de agua. El agua líquida se pierde en la orina, las heces, el sudor y tienen una composición isotópica similar al agua del cuerpo mientras que el vapor de agua se pierde por la boca, la nariz y la piel empobrecida con ^{18}O , esto es significativo dado las diferencias fisiológicas de los animales para el aliviar el estrés por calor (Wong *et al.*, 1988 en Sponheimer y Lee-Thorp, 2001).

Los factores que intervienen en la variación de ^{18}O son internos (relativos a la fisiología del animal), y externos (relacionados con la ecología y el clima). En general la variación de la composición isotópica del oxígeno en los grandes mamíferos (bebedores obligados) depende fundamentalmente de factores externos (Pérez-Crespo *et al.*, 2009).

“Dado que la composición isotópica del oxígeno del fosfato en los huesos y los dientes de los mamíferos está relacionada con el agua que ingieren y ésta, a su vez, depende en última instancia del agua de la precipitación, entonces la composición isotópica del oxígeno del apatito puede ser utilizada para realizar inferencias climáticas del pasado” (Longinelli y Nuti, 1973; Kolodny *et al.*, 1983; D’Angela y Longinelli, 1990; Bryant *et al.*, 1994; Sánchez-Chillón *et al.*, 1994; Bryant y Froelich, 1995; Delgado *et al.*, 1995; Fricke y O’Neil, 1996; Kohn, 1996; Kohn *et al.*, 1996; Kohn *et al.*, 1998; Feranec y MacFadden, 2000; Sánchez-Chillón *et al.*, 2006; en Pérez-Crespo *et al.*, 2009).

Existen dos formas técnicas de muestreo de esmalte, la primera es una muestra a granel (*bulk sample*) que consiste en extraer un fragmento de esmalte de un diente y la segunda es una muestra serial (*serial sample*) que se toman a lo largo de la perpendicular al eje de crecimiento del diente hipsodonto. En promedio, se toma una muestra cada 2 a 3 mm que permite la discriminación de la señal estacional sobre la base de la tasa de crecimiento conocida de los dientes (Núñez *et al.*, 2010).

Los estudios que involucran el uso de marcadores isotópicos en la reconstrucción de la dieta y hábitat de especies fósiles en el Terciario y Cuaternario son numerosos y se han hecho en diferentes continentes y subcontinentes, por ejemplo en Europa (Sánchez *et al.*, 1994; Van Dam y Reichart, 2009; García *et al.*, 2009; Palmqvist *et al.*, 2003), en Asia: (Gabori *et al.*, 2005; Iacumin *et al.*, 2010); en Norteamérica (Koch *et al.*, 1998 y 2004; MacFadden *et al.*, 1999; Feranec y MacFadden, 2000; Feranec, 2002, 2003, 2004a, 2004b y 2007; Feranec *et al.*, 2009a y 2009b; Fox-Dobbs *et al.*, 2008; Coltrain *et al.*, 2004; Higgins y MacFadden, 2009); y en Sudamérica (MacFadden, 2000 y 2005; Sánchez *et al.*, 2003, 2004 y 2006; Prado *et al.*, 2011).

En México los estudios sobre la dieta y hábitat de mamíferos del Pleistoceno con isótopos estables, se enfocan sobre todo en la parte Centro Norte en San Luis Potosí para *Mammuthus* y *Equus* (Pérez-Crespo, 2007; Pérez-Crespo *et al.*, 2009, 2012a) y gliptodontes (Pérez-Crespo *et al.*, 2011); y en el Noroeste en Sonora para *Mammuthus*, *Cuvieronius*, *Platygonus*, *Hemiauchenia*, *Hydrochoeridae*, *Paramylodon*, *Bison* y *Equus* (Núñez *et al.*, 2010), a excepción del trabajo de variación de dieta de *Mammuthus* de Pérez-Crespo *et al.* (2012b).

Los estudios sobre dieta y el hábitat que se realizan con marcadores biogeoquímicos ^{13}C y ^{18}O se presentan como análisis muy robustos y con pocas deficiencias metodológicas, porque tienen su cimentación en el actualismo biológico y en taxones análogos que existen hoy en día (Hoppe *et al.*, 2004a); sin embargo, la mayoría de ellos están hechos en yacimientos de zonas no tropicales.

Tomando a los équidos fósiles y actuales que son altamente utilizados en las reconstrucciones de paleoambientes con marcadores isotópicos, estos estudios tienen sus limitaciones metodológicas que deben considerarse en el momento del diseño experimental y la interpretación de resultados, por ejemplo el número mínimo de individuos y tipo de diente en el cual se va a tomar la muestra de esmalte y el tiempo que dura en mineralizarse así como la posible edad que refleja (Hoppe *et al.*, 2004b y 2005), el factor de enriquecimiento isotópico que Cerling y Harris obtuvieron en 1999 que será aplicable a todos los grandes mamíferos del pasado, la similitud entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ ‰ entre las plantas C_4 y CAM que según (Hoppe *et al.*, 2004a) no representa un problema en équidos de latitudes templadas ya que el consumo de plantas CAM es mínimo, sin embargo con otras especies y en otras latitudes esto podría afectar la interpretación de resultados.

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en el esmalte de caballos fósiles en conjunto con la ecuación propuesta por Koch *et al.* (1998) para inferir la cantidad de plantas C_4 de la dieta de un organismo, se han usado para reconstruir la abundancia de pastos C_4 en gradientes temporales y geográficos (MacFadden *et al.*, 1999 en Hoppe *et al.*, 2004a), con base en el supuesto de que los caballos consumen preferentemente pastos, sin embargo Hoppe *et al.* (2004b) demuestran que los caballos pueden consumir grandes cantidades de plantas C_3 , y que las reconstrucciones de paleopastizales que se hacen utilizando la relación C_3/C_4 y una muestra de pocos individuos podrían infraestimar la abundancia de pastos C_4 en un 50%, pero este problema podría disminuir hasta un 20% como menciona Hoppe *et al.* (2005) si la reconstrucción se hace con una muestra de ≥ 12 individuos (tamaño muestral que tendría que ser analizado con el fin de estimar el valor medio $\delta^{13}\text{C}$ dentro de 1‰ con una confianza del 95%).

En relación a los marcadores de $\delta^{18}\text{O}$ que se presentan como señales que puede estar correlacionada con valores de agua locales, se conocen diferentes factores que podrían afectar la relación de $\delta^{18}\text{O}$ de esmalte y precipitación. Por ejemplo Hoppe *et al.* (2004a y 2005) mencionan que el agua superficial puede estar enriquecida en ^{18}O por la evaporación; segundo, los animales ingieren agua de las hojas la cual puede estar enriquecida en $\delta^{18}\text{O}$ debido a la precipitación o la evapotranspiración y tercero, los procesos metabólicos podrían fraccionar el agua corporal ya que en los caballos varía en un 3‰ entre el agua bebida y corporal. Muchos cambios en la precipitación y aguas superficiales son de interés para los paleoclimatólogos, y son similares en magnitud de rango a los encontrados en las poblaciones de équidos (Hoppe *et al.*, 2005); sin embargo, el uso de $\delta^{18}\text{O}$ de équidos como una aproximación para el promedio anual de $\delta^{18}\text{O}$ de los valores de paleoagua tiene resultados significantes sólo si se tiene en cuenta el nivel de variabilidad en el análisis y se tiene como mínimo una muestra de nueve individuos (tamaño muestral que tendría que

ser analizado con el fin de estimar el valor medio $\delta^{18}\text{O}$ dentro de 1‰ con una confianza del 95%).

Discusión

El mesodesgaste, microdesgaste de alta y baja magnificación y los isótopos estables de ^{13}C y ^{18}O son los modelos que más se utilizan en inferencias de dieta y reconstrucciones ambientales de taxones fósiles y existe una relación bien estudiada de la información que se puede obtener al usar conjuntamente el mesodesgaste y el microdesgaste (Kaiser *et al.*, 2003; DeMiguel *et al.*, 2008; Rivals y Semperebon, 2006; Semperebon y Rivals, 2007; Rivals y Athanassiou, 2008; Rivals *et al.*, 2010a; Rivals *et al.*, 2010b; Semperebon y Rivals, 2010); sin embargo, son prácticamente nulos los estudios que combinan las señales de estos dos modelos con la información generada a partir de los isótopos estables dentro de la misma población fósil, lo cual podría tener grandes implicaciones en la interpretación de los paleoambientes, principalmente en los aspectos de nicho trófico y espectro de alimentación de las especies fósiles entre otras aplicaciones.

La integración de la información procedente de las técnicas y modelos mencionados, ayudaría a resolver algunas limitantes conceptuales y metodológicas con las que actualmente se enfrentan los estudios que pretenden describir los paleoambientes en que se encontraban las especies fósiles; así por ejemplo, si visualizamos una situación hipotética donde la dieta de una población de équidos tuviera valores de promedio de $\delta^{13}\text{C}$ -13.0 ± 0.5 ‰ y $\delta^{18}\text{O}$ 22.9 ± 1.3 ‰ como ocurre con los caballos ferales de Oregón en Hoppe *et al.* (2004a), los valores indican el consumo principalmente de pastos con estrategia C_3 si se trabaja con las ideas conceptuales actuales sobre paleodietas, y si por otro lado, no se tuvieran datos palinológicos del sitio, se interpretaría que esos caballos tendrían hábitos más ramoneadores que los actuales y por lo tanto se inferiría un ambiente con arbustos y árboles; sin embargo, si se usara el mesodesgaste y el microdesgaste en la misma muestras, posiblemente las señales encontradas con el uso de estas técnicas indicarían que estos animales ingerían alimentos altamente abrasivos y eran pacedores y por lo tanto se alimentaban de pasto C_3 .

Esta situación hipotética se puede presentar a los investigadores interesados en conocer la relación entre las dietas de las especies fósiles y la vegetación de la que se alimentaban, por lo que profundizar en el manejo de la información generada con el análisis de micro y mesodesgaste, así como el uso de técnicas que permitan la detección de isótopos de carbono y oxígeno en los restos fósiles, ayudará a tener mejor información a fin de hacer la reconstrucción paleoambiental. Por tanto, se deben de hacer mayores estudios usando los métodos de meso, microdesgaste e isótopos estables en poblaciones actuales de taxones con representación en el registro fósil, para entender mejor su dinámica en el medio ambiente y así, tener mejores argumentos y criterios de interpretación al aplicar el principio de actualismo biológico, ya que como lo mencionan Rivals *et al.* (2011) existen riesgos de usar este principio y la correlación orgánica en las reconstrucciones paleoecológicas y paleoambientales si no hay información precisa y suficiente de especies actuales y las relaciones con su ambiente; así como sobre los procesos fisiológicos involucrados en las rutas

por las que pasa el agua en los animales, a fin de entender mejor los procesos de acumulación y/o pérdida de los isótopos de oxígeno que actualmente se pueden registrar en los fósiles; de igual manera se deben profundizar los estudios que relacionan las diferentes rutas metabólicas del carbono en las plantas y su relación con los animales que se alimentan de ellas para llegar a mejores inferencias sobre los ambientes en el pasado.

Conclusiones

- El mesodesgaste, microdesgaste de alta y baja magnificación y los isótopos estables de ^{13}C y ^{18}O son los modelos que más se utilizan en inferencias de dieta y reconstrucciones ambientales de taxones fósiles.
- Los estudios de inferencia de paleodietas, evolución de nicho trófico y reconstrucción paleoambiental con los modelos de mesodesgaste, microdesgaste con baja magnificación e isótopos estables ^{13}C y ^{18}O proporcionan información muy valiosa para el entendimiento de la naturaleza en el pasado.
- En la aplicación de los modelos de mesodesgaste, microdesgaste con baja magnificación e isótopos estables ^{13}C y ^{18}O se deben tener en cuenta las limitantes conceptuales y técnicas de cada método, mismas que pueden ser superadas por el uso conjunto de los mismos, para confirmar, robustecer y aminorar la variación de los resultados.

Agradecimientos

Agradecimiento a la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo y a la Coordinación de la Investigación Científica; al Consejo Superior de Investigaciones Científicas y al Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid España; al Instituto Nacional de Antropología e Historia; a la Universidad Nacional Autónoma de México.

El primer autor agradece al CONACyT por la beca para de estudios de doctorado de los que surge el presente trabajo.

Referencias

- Andrade JL, de la Barrera E, Reyes-García C, Ricalde MF, Vargas-Soto G y Cervera JC. 2007. El metabolismo ácido de las crasuláceas: Diversidad, Fisiología Ambiental y Productividad. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 81: 37-50.
- Barrón Ortiz CR y Guzmán Gutiérrez JR. 2009. Hábitos alimenticios de los caballos *Dinohippus mexicanus* y *Neohipparion eurystyle* del Hemphiliano Tardío de Tecolotlán, Jalisco, México., *Investigación y Ciencia*. 17: 24-29.
- Bender MM. 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.
- Bravo-cuevas VM, Jiménez-Hidalgo E y Priego-Vargas J. 2011. Taxonomía y hábito alimentario de *Equus conversidens* (*Perissodactyla*, *Equidae*) del Pleistoceno Tardío (Rancholabreano) de Hidalgo, centro de México. *Rev. Mex. de Cien. Geol.* 28: 65-82.
- Bravo-Cuevas VM, y Priego-Vargas J. 2009. Dietary evaluation of a *Hipparionini* horses population from the Middle Miocene of Oaxaca, Southeastern Mexico. *Rev. Mex. de Cien. Geol.* 26: 356-366.
- Bryant JD, Luz B y Froelich PN. 1994. Oxygen composition of fossil horse tooth phosphate as a record of continental paleoclimate: Palaeogeogr. *Palaeoclimatol. Palaeocol.* 107: 303-316.
- Bryant JD y Froelich PN. 1995. A model of oxygen isotope fractionation in body water of large mammals. *Geochim. Cosmochim. Acta*. 59: 4523-4537.
- Bryant JD, Koch PL, Froelich PN, Showers WJ y Genna BJ. 1996. Oxygen isotope partitioning between phosphate and carbonate in mammalian apatite. *Geochim. Cosmochim. Acta*. 60: 5145-5148.
- Cerling TE, Wang, Y y Quade J. 1993. Expansion of C4 global ecological change in the Late Miocene. *Nature*. 361: 344-345.
- Cerling TE y Harris JM. 1999. Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia* 120, 347-363.
- Coltrain J, Harris J, Cerling T, Ehleringer J, Dearing M, Ward J, y Allen J. 2004. Rancho La Brea stable isotope biogeochemistry and its implications for the palaeoecology of late Pleistocene, coastal southern California. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeocol.* 205: 199-219.
- D'Angela D y Longinelli A. 1990. Oxygen isotopes in living mammal's bone phosphate: further results. *Chem. Geol.* 86: 75-82.
- Damuth JD. 1992. Taxon-free characterization of animal communities. In AK Behrensmeyer, JD Damuth, WA DiMicheli, R Potts, HD Sues y Wing SL (eds.), *Terrestrial ecosystems through time. Evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*. pp. 183-203. U.S.A.: The University of Chicago Press.
- Delgado HA, Iacumin P, Stenni B, Sánchez-Chillón B y Longinelli A. 1995. Oxygen isotope variations of phosphate in mammalian bone and tooth enamel: *Geochim. Cosmochim. Acta*. 59:4299-4305.
- DeMiguel D, Fortelius M, Azanza B y Morales J. 2008. Ancestral feeding state of ruminants reconsidered: earliest grazing adaptation claims a mixed condition for Cervidae. *BMC Evol. Biol.* 8:1-13.
- De Renzi M, Martinell J, y Reguant S. 1975. Biostratigrafía, tafonomía y paleoecología. *Acta Geol. Hisp.* 10: 80-86.
- Ehleringer JR, Field CB, Liz ZF y Kuo CY. 1986. Leaf carbon isotope ratio and mineral composition in subtropical plants along an irradiance cline. *Oecologia*. 70: 520-526.
- Ehleringer JR, Sage RE, Flanagan LB y Pearcy RW. 1991. Climate change evolution of C4 photosynthesis. *Trends Ecol. Evol.* 6: 95-99.
- Feranec RS, y Macfadden BJ. 2000. Evolution of the grazing niche in Pleistocene mammals from Florida: evidence from stable isotopes. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeocol.* 162: 155-169.
- Feranec RS. 2002. Stable Carbon and Oxygen Isotope Analysis of Marmot Cheek Teeth from the Pit Locality in (Biodiversity Response to Climate Change in the Middle Pleistocene: The Porcupine Cave Fauna from Colorado). *University of California Press, Berkeley*. 327-331.
- Feranec RS. 2003. Stable isotopes, hypsodonty, and the paleodiet of *Hemiauchenia* (Mammalia: Camelidae): a morphological specialization creating ecological generalization. *Paleobiology*. 29: 230-242.
- Feranec RS. 2004a. Isotopic evidence of saber-tooth development, growth rate, and diet from the adult canine of *Smilodon fatalis* from

- Rancho La Brea. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeocol.* 206: 303-310.
- Feranec RS.** 2004b. Geographic variation in the diet of hypsodont herbivores from the Rancholabrean of Florida. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeocol.* 207: 359-369.
- Feranec RS.** 2007. Ecological generalization during adaptive radiation: evidence from Neogene mammals. *Evol. Ecol. Res.* 9: 555-577.
- Feranec RS, Hadly EA y Paytan A.** 2009a. Stable isotopes reveal seasonal competition for resources between late Pleistocene bison (Bison) and horse (Equus) from Rancho La Brea, southern California. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeocol.* 271: 153-160.
- Feranec RS, Hadly EA y Paytan A.** 2009b. Isotopes reveal limited effects of middle Pleistocene climate change on the ecology of mid-sized mammals. *Quatern Int.* 217:43-52.
- Fortelius M y Solounias N.** 2000. Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. *American Museum Novitates.* 3301: 1-36.
- Fox-Dobbs K, Leonard JA y Koch PL.** 2008. Pleistocene megafauna from eastern Beringia: Paleoecological and paleoenvironmental interpretations of stable carbon and nitrogen isotope and radiocarbon records. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeocol.* 261: 30-46.
- Fricke HC y O'Neil JR.** 1996. Inter- and intra-tooth variation in the oxygen isotope composition of mammalian tooth enamel phosphate: implications for palaeoclimatological and palaeobiological research. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeocol.* 126: 91-99.
- Gaboardi M, Deng T y Wang Y.** 2005. Middle Pleistocene climate and habitat change at Zhoukoudian, China, from the carbon and oxygen isotopic record from herbivore tooth enamel. *Quaternary Res.* 63: 329-338.
- García-García N, Feranec RS, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM y Carbonell E.** 2009. Isotopic analysis of the ecology of herbivores and carnivores from the Middle Pleistocene deposits of the Sierra De Atapuerca, northern Spain. *J. Archaeol. Sci.* 36:1142-1151.
- Higgins P y MacFadden BJ.** 2009. Seasonal and geographic climate variabilities during the Last Glacial Maximum in North America: Applying isotopic analysis and macrophysical climate models. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeocol.* 283: 15-27.
- (a)Hoppe KA, Amundson R, Vavra M, McClaran MP y Anderson DL.** 2004. Isotope analyses of equid teeth from modern North American feral horses: implications for paleoenvironmental reconstructions. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeocol.* 203: 299-311.
- (b)Hoppe KA, Stover SM, Pascoe JR y Amundson R.** 2004. Patterns of tooth enamel biomineralization in modern domestic horses: Implications for isotopic microsampling. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeocol.* 206, 355-365.
- Hoppe KA, Stuska S y 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 Res.* 64: 138-146
- Iacumin P, Di Matteo A, Nikolaev V y Kuznetsova TV.** 2010. Climate information from C, N and O stable isotope analyses of mammoth bones from northern Siberia. *Quatern Int.* 212: 206-212.
- Janis CM.** 1988. An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals and the correlation of these factors with dietary preferences. In DE Russel, JP Santorio, y D. Signogneau-Russel (eds.), *Teeth revisited: proceedings of the VII international symposium on dental morphology.* pp53: 367-387. Museum national de Histoire Naturelle Memoirser.
- Kaiser TM, Solounias N, Fortelius M, Bernor RL y Scherrenk F.** 2000. Tooth mesowear analysis on Hippotherium primigenium from the Vallesian Dinotheriensande (Germany)-A blind test study. *Carolinea.* 58: 103-114.
- Kaiser TM.** 2003. Extending the tooth mesowear method to extinct and extant equids. *Geodiversitas.* 25: 321-345.
- Kaiser TM.** 2003. The dietary regimes of two contemporaneous populations of Hippotherium primigenium (Perissodactyla, Equidae) from the Vallesian (Upper Miocene) of Southern Germany. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeocol.* 198: 381-402
- Kaiser TM y Roman Croitor.** 2004. Ecological interpretations of early Pleistocene deer (Mammalia, Cervidae) from Ceyssaguet (Haute-Loire , France). *Geodiversitas.* 26: 661-664.
- Kaiser TM y 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: 67-83.
- Kaiser TM, Benor RL, Scott RS, Franzen LJ y Solounias K.** 2003. New Interpretations of the Systematics and Palaeoecology of the Dorn-Dürkheim 1 Hipparions (Late Miocene, Turolian Age [MN11]), Rheinhessen, Germany Stratigraphic and Faunal Context. *Systematics. Senckenb. Lethaea.* 83: 103-133.
- Kaiser T y Franz-Odenaal T.** 2004. A mixed-feeding species from the Middle Pleistocene of South Africa. *Quaternary Res.* 62: 316-323.
- Koch PL, Hoppe KA y Webb SD.** 1998. The isotopic ecology of late Pleistocene mammals in North America. *Part 1. Florida.* Chem. Geol. 152: 119-138.
- Koch PL, Behrensmeyer AK y Fogel ML.** 1989. *The isotopic ecology of plants and animals in Amboseli National Park, Kenya.* Annual Report of the Director of the Geophysical Laboratory, pp. 163-171. Carnegie Institution of Washington.
- Koch PL, Diffenbaugh NS y Hoppe KA.** 2004. The effects of late Quaternary climate and PCO2 change on C4 plant abundance in the south-central United States: *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeocol.* 207: 331-357.
- Kohn MJ.** 1996. Predicting animal $\delta^{18}\text{O}$: accounting for diet and physiological adaptation. *Geochim. Cosmochim. Acta.* 60:4811-4829.
- Kohn MJ, Schoeninger MJ y Valley JW.** 1996. Herbivore tooth oxygen isotope compositions: effects of diet and physiology. *Geochim. Cosmochim. Acta.* 60:3889-3896.
- Kolodny Y, Luz B y Navon O.** 1983. Oxygen isotope variation in phosphate of biogenic apatites, I. Fish bone apatite-rechecking the rules of the game. *Earth Planet. Sci. Lett.* 64: 398-404.
- Lawrence DR.** 1971. The nature and structure of paleoecology. *J. Paleol.* 45: 393-407.
- Lee-Thorp JA, Van Der Merwe NJ, Brain CK.** 1994. Diet of Australopithecus robustus at Swartkrans from stable carbon isotopic analysis. *J. Hum. Evol.* 27: 361-372.
- Longinelli A.** 1984. Oxygen isotopes in mammalian bone phosphate: a new tool for paleohydrological and paleoclimatological research?. *Geochim. Cosmochim. Acta.* 48: 385-390.

- Longinelli A y Nuti S.** 1973. Revised phosphate-water isotopic temperature scale. *Earth Planet. Sci. Lett.* 19: 373-376.
- Luz B, Kolodny Y y Horowitz M.** 1984. Fractionation of oxygen isotopes between mammalian bone-phosphate and environmental drinking water. *Geochim. Cosmochim. Acta.* 48: 1689-1693.
- MacFadden BJ.** 2000. Middle Pleistocene Climate Change Recorded in Fossil Mammal Teeth from Tarija, Bolivia, and Upper Limit of the Ensenadan Land-Mammal Age. *Quaternary Res.* 54: 121-131.
- MacFadden BJ.** 2000. Cenozoic mammalian herbivores from the Americas: reconstructing ancient diets and terrestrial communities. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 31: 33-59.
- MacFadden BJ.** 2005. Diet and habitat of toxodont megaherbivores (Mammalia, Notoungulata) from the late Quaternary of South and Central America. *Quaternary Res.* 64: 113-124.
- MacFadden BJ, Cerling TE y Prado J.** 1996. Cenozoic Terrestrial Ecosystem Evolution in Argentina: Evidence from Carbon Isotopes of Fossil Mammal Teeth. *Palaio.* 11:319-327.
- MacFadden BJ, Solounias N y Cerling TE.** 1999. Ancient diets, ecology, and extinction of 5-million-year-old horses from Florida. *Science.* 283: 824-827.
- Mihlbachler MC, Rivals F, Solounias N y Sempere GM.** 2011. Dietary change and evolution of horses in North America. *Science.* 331: 1178-81.
- Núñez EE, MacFadden BJ, Mead JI y Baez A.** 2010. Ancient forests and grasslands in the desert: Diet and habitat of Late Pleistocene mammals from Northcentral Sonora, Mexico. *Palaeoogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 297: 391-400.
- O'Leary MH.** 1988. Carbon isotopes in photosynthesis. *BioScience.* 38: 328-336.
- Palmqvist P, Gro DR, Arribas A y Farin RA.** 2003. Paleoeological reconstruction of a lower Pleistocene large mammal community using biogeochemical (^{13}C , ^{15}N , ^{18}O , Sr:Zn) and ecomorphological approaches. *Paleobiology.* 29: 205-229.
- Pérez-Crespo VA, Sánchez-Chillón B, Arroyo-Cabrales J, Alberdi MT, Polaco OJ, Santos-Moreno A, Morales-Puente P, Benammi M y Cienfuegos-Alvarado E.** 2009. La dieta y el hábitat del mamut y los caballos del Pleistoceno tardío de El Cedral. *Rev. Mex. de Cien. Geol.* 26: 347-355.
- Pérez-Crespo VA, Arroyo-Cabrales J, Alva-Valdivia IM, Morales-Puente P y Cienfuegos-Alvarado E.** 2011. Diet and habitat definitions for Mexican glyptodonts from Cedral (San Luis Potosí, México) based on stable isotope analysis. *Geol. Mag.* 149: 153-157.
- (a) Pérez-Crespo VA, Arroyo-Cabrales J, Alva-Valdivia LM y Morales-Puente P y 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. de Cien. Geol.* 29: 299-307.
- (b) Pérez-Crespo VA, Arroyo-Cabrales J, Benammi M, Johnson E, Polaco OJ, Santos-Moreno A, Morales-Puente P y Cienfuegos-Alvarado E.** 2012. Geographic variation of diet and habitat of the Mexican populations of Columbian Mammoth (*Mammuthus columbi*). *Quatern Int.* 276-277:8-16.
- Prado JL, Sánchez B, y Alberdi MT.** 2011. Ancient feeding ecology inferred from stable isotopic evidence from fossil horses in South America over the past 3 Ma. *BMC Ecol.* 11-15.
- Puech PF.** 1982. *L'usure dentaire de l'homme de Tautavel*. In *L'Homme erectus et la Place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominides Fossiles*. pp. 24-275. Nice: Coll. Int. CNRS.
- Quade J, Cerling TE, Barry JC, Morgan ME, Pilbeam DR, Chivas AR, Lee-Thorp JA y Van Der Merwe NJ.** 1992. A 16-Ma record of paleodiet using carbon and oxygen isotopes in fossil teeth from Pakistan. *Chem. Geol.* 94: 183-192.
- Rivals F y Athanassiou A.** 2008. Dietary adaptations in an ungulate community from the late Pliocene of Greece. *Palaeoogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 265: 134-139.
- Rivals F y Deniaux B.** 2003. Dental 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. *Palaeoogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 193: 443-455.
- Rivals F y Sempere GM.** 2011. Dietary plasticity in ungulates: Insight from tooth microwear analysis. *Quatern Int.* 245: 279-284.
- Rivals F y Solounias N.** 2007. Differences in Tooth Microwear of Populations of Caribou (*Rangifer tarandus*, Ruminantia, Mammalia) and Implications to Ecology, Migration, Glaciations and Dental Evolution. *J Mamm Evol.* 14: 182-192.
- Rivals F, Mihlbachler MC, Solounias N, Iphes I, y Catala I.** 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: 763-767.
- Rivals F, Mihlbachler MC, Solounias N, Mol D, Sempere GM, de Vos J y Kalthoff DC.** 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. *Palaeoogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 286: 42-54.
- Rivals F, Mihlbachler MC, Solounias N.** 2007. Effect of ontogenetic-age distribution in fossil samples on the interpretation of ungulate paleodiets using the mesowear method. *J. Vert. Paleontol.* 27: 763-767.
- Rivals F, Schulz E y Kaiser TM.** 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: 117-127.
- Rivals F y Sempere GM.** 2006. A comparison of the dietary habits of a large sample of the Pleistocene pronghorn *Stockoceros onusosagris* from the Papago Springs Cave in Arizona to the modern *Antilocapra americana*. *J. Vert. Paleontol.* 26: 495-500.
- Rivals F, Solounias N y Mihlbachler MC.** 2007. Evidence for geographic variation in the diets of late Pleistocene and early Holocene Bison in North America, and differences from the diets of recent Bison. *Quaternary Res.* 68: 338-346.
- Rivals F, Solounias N y Schaller GB.** 2010. Diet of Mongolian gazelles and Tibetan antelopes from steppe habitats using premaxillary shape, tooth mesowear and microwear analyses. *Mamm. Biol.* 76:358-364.
- Rivals F, Sempere G y Lister A.** 2012. An examination of dietary diversity patterns in Pleistocene proboscideans. *Mammuthus*, *Palaeoloxodon*, and *Mammut*) from Europe and North America as revealed by dental microwear. *Quatern Int.* 255: 188-195.
- Rensberger JM.** 1978. Scanning electron microscopy of wear and occlusal events in some small herbivores. PM Butler y KA Joysey (eds), *Development, function and evolution of teeth*. New York: Academic Press. 415-348.

- Rodríguez J.** 1997. Análisis de la estructura de las comunidades de mamíferos del Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca, Revisión de las metodologías. *Tesis de Doctorado, Universidad Autónoma de Madrid*. 353 pp.
- Sanchez B, Alberdi MT, Leone G, Bonadonna FP, Stenni B y Longinelli A.** 1994. Oxygen isotopic composition of fossil equid tooth and bone phosphate: an archive of difficult interpretation. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*. 107: 317-328.
- Sanchez B, Prado JL y Alberdi MT.** 2004. Feeding ecology, dispersal, and extinction of South American Pleistocene gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea). *Paleobiology*. 30: 146-161.
- Sánchez B, Prado JL, y Alberdi MT.** 2003. Paleodiet, ecology, and extinction of Pleistocene gomphotheres (Proboscidea) from the Pampean Region (Argentina). *Coloquios de Paleontología*. 1:617-6251
- Sánchez-Chillón B, Prado JL y Alberdi MT.** 2006. Ancient feeding, ecology and extinction of Pleistocene horses from the Pampean Region, Argentina. *Ameghiniana*. 43: 427-436.
- Schulz E y Kaiser TM.** 2012. Historical distribution, habitat requirement and feeding ecology of the genus *Equus* (Perissodactyla). *Mammal Rev.* 1-18.
- Semprebon GM, Godfrey LR, Jungers W, y Solounias N.** 2004. Can low-magnification stereomicroscopy be used to diagnose diet?. *J. Hum. Evol.* 47:115–144.
- Semprebon GM y 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. Palaeocol.* 253: 332-347.
- Semprebon GM y Rivals F.** 2010. Trends in the paleodietary habits of fossil camels from the Tertiary and Quaternary of North America. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeocol.* 295: 131-145.
- Smith BN y Epstein S.** 1971. Two categories of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios for higher plants. *Plant Physiol.* 47: 380–4
- Solounias N y Moelleken SMC.** 1992a. Tooth microwear analysis of *Eotragus sansaniensis* (Mammalia: Ruminantia), one of the oldest known bovids. *J. Vert. Paleontol.* 12: 113–121.
- Solounias N y Moelleken SMC.** 1992b. Dietary adaptation of two goat ancestors and evolutionary considerations. *Geobios*. 6: 797–809.
- Solounias N, McGraw WS, Hayek LA y Werdelin L.** 2000. The paleodiet of the Giraffidae. In ES Vrba y GB Schaller (eds), *Antelopes, Deer, and Relatives: Fossil Record, Behavioural Ecology, Systematics, and Conservation*. pp. 84-95. New Haven and London: Yale University Press.
- Solounias N y Semprebon G.** 2002. Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates. New York, USA*, 336: 49pp.
- Sponheimer M y Lee-Thorp JA.** 2001. The oxygen isotope composition of mammalian enamel carbonate from Morea Estate, South Africa. *Oecologia*. 126:153-157.
- Teaford ME.** 1994. Dental microwear and dental function. *Evol. Anthropol.* 3, 17:30.
- Van Dam JA y Reichart GJ.** 2009. Oxygen and carbon isotope signatures in late Neogene horse teeth from Spain and application as temperature and seasonality proxies. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeocol.* 274: 64-81.
- Vogel JC.** 1978. Isotopic assessment of the dietary habitats of ungulate. *S. Afr. J. Sci.* 74: 298–301.
- Walker AC, Hoeck HN y Perez LM.** 1978. Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet. *Science*. 201: 908–910.