

Paleoambiente de la Depresión Central de Chiapas, con base en isótopos estables de carbono y oxígeno

Víctor Adrián Pérez-Crespo^{1,*}, Gerardo Carbot-Chanona², Pedro Morales-Puente¹, Edith Cienfuegos-Alvarado¹ y Francisco J. Otero¹

¹ Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación Científica S/N, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510, México, D.F., México.

² Museo de Paleontología "Eliseo Palacios Aguilera", Dirección de Paleontología, Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural, Calzada de los Hombres Ilustres s/n, Parque Madero, 29000, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

* vapc79@gmail.com

RESUMEN

Se infirió la dieta de tres ejemplares de caballo (*Equus conversidens*), cinco gonfoterios (*Cuvieroniushyodon*), un bisonte (*Bison* sp.), un mamut (*Mammuthus columbi*), un perezoso gigante (*Eremotherium laurillardi*) y un león americano (*Panthera atrox*), usando las relaciones isotópicas de carbono y oxígeno en muestras de dientes provenientes de estos fósiles. Éstos se encontraron en sedimentos fluviales y lacustres de edad rancholabreana en tres localidades de la Depresión Central de Chiapas, sureste de México. Así mismo, se infirieron las condiciones ambientales de la región a finales del Pleistoceno. Los análisis revelan que los caballos, el mamut y el bisonte consumían plantas *C₄* ($\delta^{13}\text{C}$: -1.8‰ a -1.0‰); el perezoso terrestre tenía una dieta mixta *C₃/C₄* ($\delta^{13}\text{C}$: -7.7‰) y la mayoría de los gonfoterios se alimentaban de plantas *C₃* ($\delta^{13}\text{C}$: -9.4‰ a 11.4‰), mientras que el león americano depredaba a los herbívoros *C₄* ($\delta^{13}\text{C}$: -5.5‰). Esto indica que en esta zona se desarrolló un pastizal con algunos árboles y las condiciones climáticas fueron más áridas que en la actualidad para permitir este tipo de vegetación.

Palabras clave: Chiapas; isótopos estables; paleoambiente; mamíferos; Pleistoceno Tardío.

ABSTRACT

We inferred the diet of *Equus conversidens* (three specimens), *Cuvieroniushyodon* (five specimens), *Bison* sp., *Eremotherium laurillardi*, *Mammuthus columbi* and *Panthera atrox* (one specimen each) from Rancholabrean fluvio-lacustrine deposits in the Central Depression of Chiapas, using their carbon and oxygen isotopic composition. The environmental conditions prevailing during the Late Pleistocene in the region were also inferred. Our analysis shows that *E. conversidens*, *Bison* sp., and *M. columbi* fed on *C₄* plants ($\delta^{13}\text{C}$: -1.8‰ to -1.0‰), *E. laurillardi* was a mixer feeder *C₃/C₄* ($\delta^{13}\text{C}$: -7.7‰); on the other hand *C. hyodon* was a largely a *C₃* plants feeder ($\delta^{13}\text{C}$: -9.4‰ to 11.4‰), whereas *P. atrox* preyed upon *C₄* herbivores ($\delta^{13}\text{C}$: -5.5‰). Our analysis also discloses more arid climate than at present, as well as the presence of grasslands associated to trees.

Key words: Chiapas; stable isotopes; paleoenvironment; mammals; Late Pleistocene.

INTRODUCCIÓN

Durante el Pleistoceno Tardío (12600-11700 años AP), Chiapas, entidad ubicada en el suroeste de México, fue el hábitat de una multitud de especies de mamíferos, destacándose aquellos que se denominan como megafauna, animales que medían entre 0.5 y 4 m de altura y pesaban más de 45 kg, como los bisontes, *Bison* sp., los caballos, *Equus conversidens*, los camellos, *Camelops hesternus*, los gliptodontes, *Glyptotherium* sp., los gonfoterios, *Cuvieroniushyodon*, el león americano, *Panthera atrox*, los mamutes *Mammuthus columbi*, el perezoso terrestre, *Eremotherium laurillardi*, entre otras especies (Carbot-Chanona y Ovalles-Damian, 2013). Sin embargo, durante la transición del Pleistoceno al Holoceno la mayor parte de estos animales desaparecieron de la entidad y solo algunos sobrevivieron, lo cual sugiere que posiblemente las condiciones ambientales cambiaron y no fueron propicias para la existencia de tales animales en Chiapas y en el mundo (Koch y Barnosky, 2006; Wolverton *et al.*, 2009; Ceballos *et al.*, 2010).

Aunque en Chiapas se han realizado diversos estudios con este grupo de animales, la mayor parte de estos han sido desde un enfoque taxonómico (e.g. Montellano-Ballesteros y Carbot-Chanona, 2009; Carbot-Chanona, 2010) y pocos son lo que han tratado de inferir algunos aspectos paleoecológicos como la dieta de los caballos usando mesodesgaste (Carbot-Chanona y Gómez-Pérez, 2013) o el ambiente en el cual vivieron dichos mamíferos (Gómez-Pérez y Carbot-Chanona, 2012). Estos últimos se han basado en la presencia de algunas especies, por lo que en este trabajo nosotros inferimos la dieta y el hábitat de cuatro especies de herbívoros y una de carnívoro, así como las posibles condiciones ambientales en las localidades de Villa Corzo y Villaflorres ubicadas en la Depresión Central de Chiapas, usando los marcadores biogeoquímicos $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$.

Isótopos estables de carbono y oxígeno

El empleo de las relaciones isotópicas de carbono y oxígeno presentes en diversos elementos óseos, como los huesos y los dientes, se ha vuelto una herramienta útil para inferir la dieta y el hábitat de mamíferos herbívoros y carnívoros del Cenozoico (Koch, 1998; Nieto y Rodríguez, 2003; Sponheimer y Cerling, 2014).

En el caso del carbono, éste ingresa a las plantas por medio de la fotosíntesis, de la cual existen tres formas: las vías *C₃*, *C₄* y CAM (O'Leary, 1988). La vía *C₃* es propia de los árboles y arbustos, así como

algunos pastos de zonas frías y posee valores isotópicos de carbono de -23‰ a -35‰ (Smith y Epstein, 1971; van der Merwe y Medina, 1991; Drucker y Bocherens, 2009). En el caso de la vía C₄, ésta tiene un valor promedio de -10‰ con un intervalo de valores de -12‰ a -14‰ y es propia de los pastos y otras herbáceas, así como algunos árboles y arbustos de zonas cálidas (Cerling *et al.*, 1997). Existen diversos factores que controlan la abundancia de las plantas C₃ y C₄ en los ecosistemas; uno de ellos es la temperatura. En temperaturas menores a 25 °C las plantas C₄ comienzan a disminuir y las C₃ se hacen más abundantes (Medrano y Flexas, 2000). De la misma manera, niveles bajos de CO₂ atmosférico favorecen a las plantas C₄ (McInerney *et al.*, 2011). En el caso de la humedad, las plantas C₄ toleran condiciones bajas de humedad en comparación a las C₃ (Stowe y Teeri, 1978). Así, en las zonas desérticas del norte de México y sur de Estados Unidos, la presencia de lluvias en invierno crean las condiciones favorables para el establecimiento de plantas C₃, mientras que en verano, son las plantas C₄ las que predominan (Ehleringer y Monson, 1993). En contraste, en zonas templadas, ambos tipos de plantas coexisten todo el año en sitios que posean las condiciones adecuadas de humedad y temperatura para su existencia (Ehleringer y Monson, 1993).

La última vía fotosintética, la CAM (Metabolismo Ácido de las Crasuláceas, por sus siglas en inglés), es propia de plantas suculentas como cactáceas u orquídeas, que poseen valores de $\delta^{13}\text{C}$ de -10‰ a -35‰ lo que las hace indistinguibles de las plantas C₃ y C₄ (Gröcker, 1997; Andrade *et al.*, 2007). Su distribución se halla limitada por su tolerancia a bajas temperaturas e influenciadas por la aridez, dividiéndose en dos grupos, aquellas que habitan en zonas áridas o semiáridas como las cactáceas y las que prefieren zonas tropicales o subtropicales, como las orquídeas (Ehleringer y Monson, 1993).

Los animales, al consumir las plantas, van a incorporar el carbono de éstas a sus tejidos, por lo que tendrán valores isotópicos de carbono semejantes al de las plantas que consumieron; en el caso del esmalte dental, éstos tendrán un aumento entre 12‰ y 14.1‰ (Cerling y Harris, 1999). Así, los herbívoros que se alimenten de plantas C₃ exhibirán valores de $\delta^{13}\text{C}$ de -19‰ a -9‰; y aquellos animales que consuman plantas C₄ tendrán valores de -2‰ a 2‰, mientras los que se alimentan de ambos tipos de plantas mostrarán valores isotópicos de carbono de -9‰ a -2‰ (MacFadden y Cerling, 1996).

En el caso de los carnívoros, los valores isotópicos de carbono de estos animales van a estar determinados por las presas que consuman, así como la parte de éstas que sea ingerida, como músculos, órganos o huesos (Palmqvist *et al.*, 2003; Coltrain *et al.*, 2004; Kohn *et al.*, 2005; Feranec y DeSantis, 2014). Por esta razón los valores isotópicos de los carnívoros mostrarán un enriquecimiento de 1.3‰ ± 2‰ en relación a los valores isotópicos de los herbívoros de los cuales se alimentan (Clementz *et al.*, 2009).

El oxígeno en cambio, ingresa a los mamíferos herbívoros y carnívoros principalmente por el agua que es ingerida y en menor proporción, por el agua que es consumida en los alimentos y el oxígeno que se inhala y se halla en balance con aquel que se pierde a través de la orina, el sudor y las heces (Koch, 2007). Factores como la fisiología, el clima y el hábitat afectan este balance (Sánchez, 2005), dado que el oxígeno que se incorpora procede del agua ingerida, y ésta a su vez procede del agua de lluvia, la cual es afectada por la latitud, la longitud, la cantidad de precipitación, pero principalmente la temperatura (Dansgaard, 1964). Sin embargo, la relación entre la temperatura y los valores isotópicos de oxígeno del agua sólo se cumple en latitudes altas y no es válida en latitudes medias o ecuatoriales (Castillo *et al.*, 1985). Por lo tanto, la composición isotópica del oxígeno es usada principalmente en trabajos paleoecológicos y en ocasiones, en estudios paleoclimáticos de zonas ubicadas en latitudes altas (Longinelli y Nuti, 1973; Iacumin *et al.*, 1996; Kohn, 1996; Schoeninger *et al.*, 2000).

Contexto geográfico y geológico

Los municipios de Villa Corzo y Villaflores se encuentran en la Depresión Central de Chiapas (Carbot-Chanona *et al.*, 2004; Villalobos-Sánchez, 2013) (Figura 1). En el municipio de Villa Corzo se ubican las localidades La Simpatía y La Tejería, mientras que para Villaflores se conocen las localidades El Reparito, Los Amates, Gliptodonte y Los Mangos. En todas las localidades se ha establecido que la fauna pertenece al Rancholabreano con base en la asociación faunística. A continuación se da una breve descripción de las localidades.

La Simpatía. Se encuentra cerca del rancho La Simpatía, en el camino a Monterrey, Villa Corzo en las coordenadas 16°09'05" N y 98°18'55" W. Los afloramientos están expuestos en las paredes de un arroyo. La litología está compuesta por arcilla arenosa, arena fina y limo. De esta localidad han sido rescatados restos de tortugas, armadillos, gliptodontes, mamutes, gonfoteros, bisontes, leones, caballos y ratones (Carbot-Chanona y Vázquez-Bautista, 2006; Luna-Espinosa y Carbot-Chanona, 2009; Gómez-Pérez y Carbot-Chanona, 2012; Carbot-Chanona, 2010, Carbot-Chanona y Gómez-Pérez, 2014b). Esta localidad está fechada en 12600 ± 60 años AP (Carbot-Chanona y Gómez-Pérez, 2014a).

La Tejería. Esta localidad está ubicada en las inmediaciones del poblado de San Pedro de Buena Vista, Villa Corzo en las coordenadas 16°08'19" N y 93°09'29" W. En esta localidad se extrae material para la elaboración de ladrillos y tejas. Una sección de 5 m de espesor está expuesta, y se compone en su parte superior por arena gruesa y guijarros. La parte inferior está compuesta por arcilla arenosa y materia orgánica. Restos de *Glyptotherium* sp., *Panthera atrox*, *Cuvieronius hyodon* y *Equus conversidens* se encuentran en esta parte del afloramiento (Montellano-Ballesteros y Carbot-Chanona, 2009).

El Reparito. La localidad fue ubicada por Eliseo Palacios Aguilera a principios de la década de 1940. Se ubica a 35 km de la cabecera municipal de Villaflores en las coordenadas 16°22'56" N y 93°12'19" W. En esta localidad aflora un corte al lado de un arroyo, de aproximadamente 2 metros de espesor, conformado por arena fina con pequeños cantes rodados. Restos de *Cuvieronius hyodon* fueron rescatados de esta localidad (Gómez-Pérez, 2011).

Los Amates. Esta localidad fue ubicada originalmente por Eliseo Palacios Aguilera en 1941; se ubica en 16°14'33" N y 93°15'45" W. En esta localidad aflora una secuencia de arena y arcilla de cerca de 4 m de espesor expuesta en la rivera del río Villaflores, que se encuentra en los límites de la ciudad. Restos de *Mammuthus columbi* fueron recuperados en asociación con *Glyptotherium floridanum* (Gómez-Pérez y Carbot-Chanona, 2012).

Gliptodonte. Este es un terreno donde se extrae material para la elaboración de ladrillos y tejas. Se ubica en las inmediaciones del poblado de Villaflores, a tan solo 1 km de la salida rumbo a Villa Corzo en las coordenadas 16°12'55" N y 93°19'58" W. En esta localidad aflora una secuencia estratigráfica de 8 m de espesor. La parte superior de la sección está compuesta por grava y arena gruesa, con guijarros de mediano tamaño. Las partes inferior y media de la sección están compuestas por arcilla arenosa y arena fina de color gris marrón, que intemperiza a rojo marrón; capas finas de arcilla con restos de plantas se encuentran intercaladas en esta porción de la secuencia. Restos de *Glyptotherium floridanum*, *Eremotherium laurillardi*, *Odocoileus virginianus* y *Equus conversidens* así como polen de plantas arbustivas y acacias se han encontrado en la parte media e inferior de la sección (Carbot-Chanona, 2009; Gómez-Pérez y Carbot-Chanona, 2012).

Los Mangos. Esta localidad se encuentra cerca del poblado de Villaflores en las coordenadas 16°14'25" N y 93°13'28" W. Aflora una sección de 3 m de espesor compuesta principalmente por arena fina, arena gruesa y arcilla arenosa. Restos de *Glyptotherium floridanum*, *Odocoileus virginianus* y *Equus conversidens* se recuperaron de esta sección (Gómez-Pérez y Carbot-Chanona, 2012).

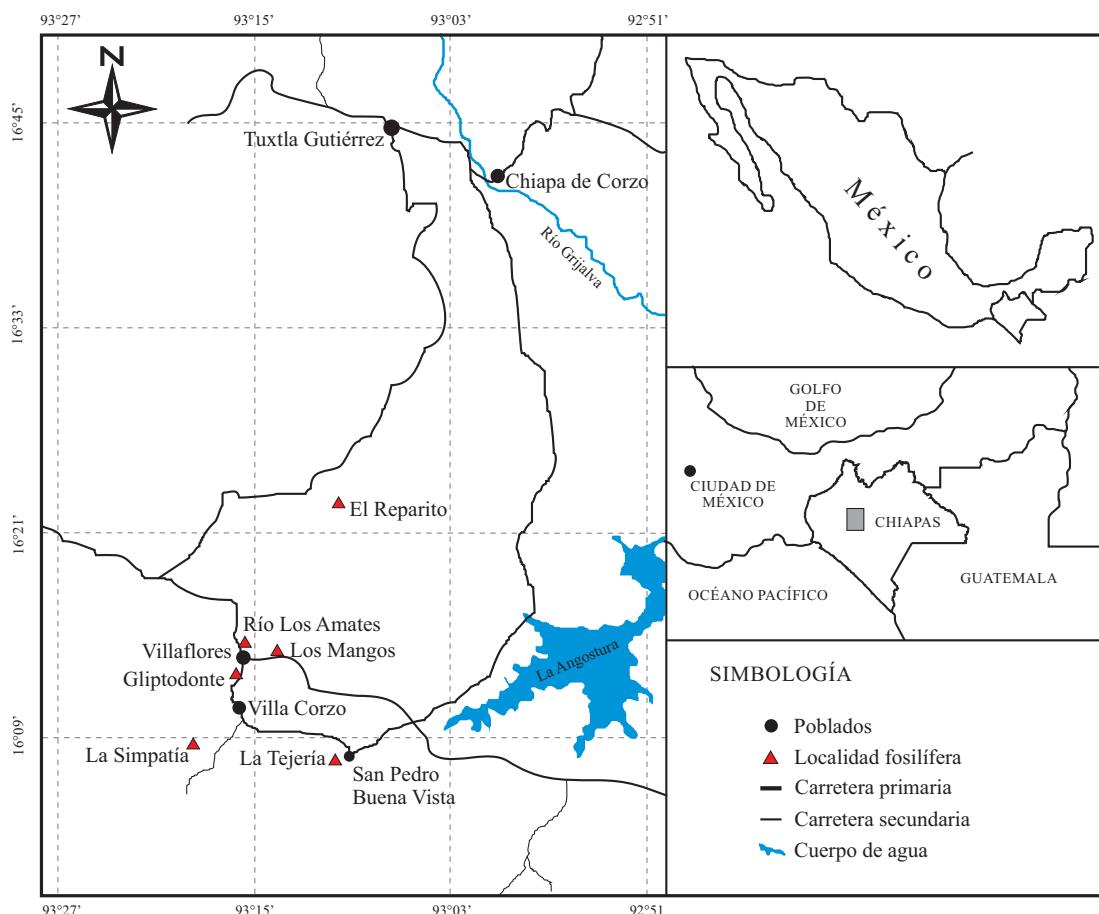


Figura 1. Ubicación de las localidades.

MATERIALES Y METÓDOS

Material examinado

Se examinaron molares aislados de un bisonte (*Bison* sp), cuatro caballos (*Equus conversidens*), cinco gonfoterios (*Cuvierionius hyodon*), un león americano (*Panthera atrox*), un mamut (*Mammuthus columbi*) y un perezoso terrestre (*Eremotherium laurillardi*). El material examinado se resume en la Tabla 1 y se halla albergado en el Museo de Paleontología "Eliseo Palacios Aguilera", con las siglas IHNFG.

Extracción y preparación de muestras

Las muestras de esmalte dental se extrajeron de dos maneras: en el caso de los molares de caballos se eligieron los M3 para extraer de cada uno de ellos entre siete y trece muestras. La elección de estos molares se debió a que estas piezas se forman después del destete, por lo que no existe aportación de leche materna como en las demás piezas, y con ello sus valores isotópicos reflejan fielmente lo que estos animales consumieron (Higgins y MacFadden, 2004; Hoppe *et al.*, 2004). En el caso del ejemplar IHNFG-2683 se usó también el molar m3 y se contrastó la información obtenida con la procedente del M3 del mismo individuo. Cada muestra fue tomada entre 2 y 4 mm de separación entre ellas, obteniéndose 10 mg de esmalte dental de cada muestra. Las muestras se tomaron comenzando desde la unión o cerca de la unión raíz-corona hacia la zona oclusal. En el caso de los gonfoterios, el bisonte, el león americano, el perezoso terrestre y el mamut, sólo se obtuvo una muestra de 20 mg de cada uno de los ejemplares.

Una vez extraídas las muestras, éstas se prepararon siguiendo la metodología de Koch *et al.* (1997), que describiremos a continuación de forma resumida. Como primer paso, el esmalte dental o la osteodentina se pulverizó con un mortero y pistilo de ágata, y se tamizó con la malla 400 para obtener un polvo fino y uniforme. Se le agregó 10 ml de agua oxigenada al 30% por dos horas para eliminar la materia orgánica; posteriormente se centrifugó y se descartó el agua oxigenada y se hicieron tres lavados a las muestras, descartando con agua destilada el agua en cada lavada. Una vez concluido el enjuague, se agregó una solución *buffer* de ácido acético y acetato de calcio, dejándose reposar durante nueve horas. Posteriormente la solución *buffer* se descartó y las muestras volvieron a ser enjuagadas con agua destilada tres veces. Finalmente, para eliminar el agua se les agregó alcohol etílico y se dejaron secar en un horno a 90 °C durante 12 horas. Posteriormente, las muestras tratadas fueron enviadas al Laboratorio de Isótopos Estables del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), donde fueron analizadas en un espectrómetro de masas Finnigan MAT 253, con sistema dual de introducción de muestras y un equipo auxiliar denominado "Gas Bench" con automuestreador GC Pal, con plancha de aluminio de temperatura controlada y acoplado al espectrómetro de masas (Révész y Landwehr, 2002). Los resultados fueron reportados como $\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$ y $\delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}}$ y fueron normalizados usando NBS-19 y LSVEC siguiendo el procedimiento descrito por Coplen (1988), Coplen *et al.* (2006) y Werner y Brand (2001). Con esta técnica se obtiene una desviación estándar de 0.2 ‰ para el carbono y oxígeno de los carbonatos.

Tabla 1. Valores isotópicos de los ejemplares analizados. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ están expresados en V-PDB‰ y los de $\delta^{18}\text{Ow}$ del agua en V-SMOW‰.

No. de catálogo	Especie	Molar	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{18}\text{Ow}$	Localidad	Municipio
IHNFG-4698	<i>Equus conversidens</i>	M3	-1.8	-1.6	-4.4	Los Mangos	Villaflorres
IHNFG-2685	<i>Equus conversidens</i>	M3	-0.2	1.3	-1.3	Gliptodonte	Villaflorres
IHNFG-2683	<i>Equus conversidens</i>	M3	-0.7	-0.1	-2.8	Gliptodonte	Villaflorres
IHNFG-2683	<i>Equus conversidens</i>	m3	0.4	0.1	-2.5	Gliptodonte	Villaflorres
IHNFG-2706	<i>Bison</i> sp.	M2	-0.6	-4.7	-7.6	La Simpatía	Villa Corzo
IHNFG-4867	<i>Eremotherium laurillardii</i>	ND	-7.7	-3.9	-6.8	La Simpatía	Villa Corzo
IHNFG-2678	<i>Panthera atrox</i>	m1	-5.5	-2.6	-5.4	La Tejería	Villa Corzo
IHNFG-2853a	<i>Cuvierionius hyodon</i>	m3	-9.4	-4.1	-7.0	El Reparito	Villaflorres
IHNFG-2852	<i>Cuvierionius hyodon</i>	m2	-12.1	-8.6	-11.6	El Reparito	Villaflorres
IHNFG-2853b	<i>Cuvierionius hyodon</i>	m3	-10.3	-8.9	-11.9	El Reparito	Villaflorres
IHNFG-2853c	<i>Cuvierionius hyodon</i>	M3	-11.4	-7.5	-10.5	El Reparito	Villaflorres
IHNFG-4869	<i>Cuvierionius hyodon</i>	M2	1.0	-0.3	-3.0	La Tejería	Villa Corzo
IHNFG-2850	<i>Mammuthus columbi</i>	m3	-0.3	-0.5	-3.2	Los Amates	Villaflorres

Análisis estadístico

Los valores obtenidos por las series de muestras fueron graficados en conjunto siguiendo el modelo propuesto por Feranec y MacFadden (2000), con la finalidad de observar si existía algún patrón que mostrara un cambio en los valores isotópicos de carbono debido a posibles variaciones en el clima (Figuras 2, 3, 4 y 5).

A los valores isotópicos de oxígeno de todos los ejemplares estudiados, se les calculó la media, la desviación estándar y los valores máximos y mínimos. Posteriormente fueron convertidos a V-SMOW usando la fórmula de Faure (1977): $\delta^{18}\text{O}_{\text{V-SMOW}} = 01.030901 * \delta^{18}\text{O}_{\text{V-PDB}} + 30.91$ y transformados en $\delta^{18}\text{O}$ de agua empleando la fórmula de Iacumin *et al.* (1996): $\delta^{18}\text{O}_{\text{agua}} = \delta^{18}\text{O}_{\text{V-SMOW}} - 33.63/0.998$, para ser comparados con los valores isotópicos de oxígeno del agua de lluvia calculados por Bowen y Wilkinson (2002), Bowen y Revenaugh (2003), Bowen *et al.* (2005) y Bowen (2008) para Villa Corzo, Villaflorres y Tuxtla Gutiérrez, así con los exhibidos por muestras de agua de río y de manantial obtenidas en estas localidades (Tablas 2 y 3).

En el caso de los valores isotópicos de carbono se obtuvieron también la media, los valores máximos y mínimos y la desviación estándar de cada una de las especies analizadas. Finalmente, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ fueron graficados en conjunto con los de $\delta^{18}\text{O}$ para observar diferencias o semejanzas entre ellos (Figura 6).

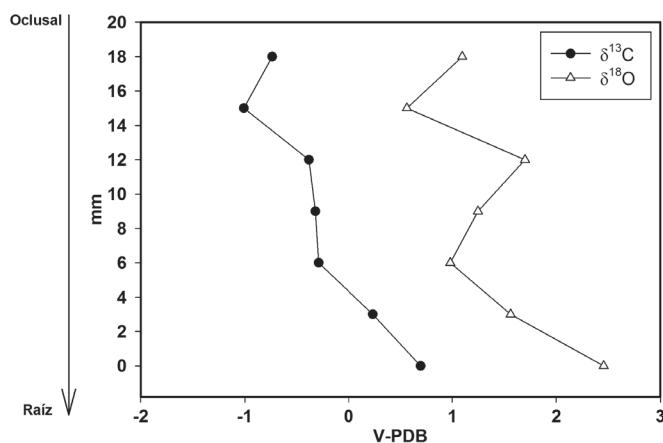


Figura 2. Valores isotópicos de carbono y oxígeno del individuo IHNFG-2685. Los valores de V-PDB están expresados en ‰.

RESULTADOS

Serie de muestras

A continuación se dan los resultados de las series de muestras de los cuatro molares de caballo. Para el individuo IHNFG-2685 se obtuvieron siete muestras de esmalte dental; el valor promedio de $\delta^{13}\text{C}$ fue de -0.2‰ con un intervalo de valores de -1.0‰ a -0.7‰ (Tabla 4). En el caso de los valores isotópicos de oxígeno, éstos van de 0.5‰ a 2.4‰ con un promedio de 1.3‰. En la Figura 2 se puede observar que existe un descenso en los valores isotópicos de oxígeno en el área cercana a la zona oclusal, la cual representa la primera etapa de mineralización del molar, al pasar de 1.1‰ a 0.5‰ en la segunda muestra. Posteriormente, el valor de $\delta^{18}\text{O}$ se incrementa a 1.7‰ y vuelve a disminuir en la quinta muestra (0.9‰). Finalmente, el valor isotópico de oxígeno tiende a aumentar quedando en 2.4‰ en la última muestra, la cual representa la última etapa de mineralización del molar.

Para los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de este mismo ejemplar, se observa que hay un pequeño descenso en el valor isotópico de carbono de la primera muestra a la segunda, de 0.7‰ a -1.0‰ y posteriormente aumenta a -0.3‰ en la tercera muestra, manteniéndose este valor semejante hasta la cuarta muestra y posteriormente comienza a aumentar finalizando en 0.7‰ (Figura 2).

En el caso del caballo IHNFG-4698 se tomaron 14 muestras de

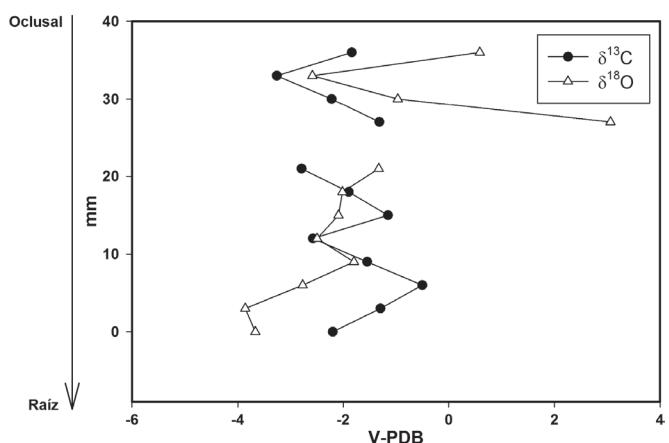


Figura 3. Valores isotópicos de carbono y oxígeno del individuo IHNFG-4698. Los valores de V-PDB están expresados en ‰.

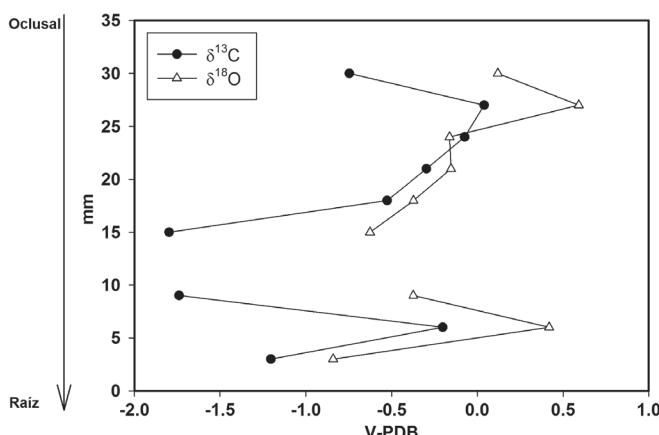


Figura 4. Valores isotópicos de carbono y oxígeno del M3 del individuo INHFG-2683. Los valores de V-PDB están expresados en ‰.

esmalte dental, sin embargo, solo se obtuvieron valores isotópicos de carbono y oxígeno de 13 muestras, ya que una de ellas fue muy pequeña para ser analizada (Tabla 5). El intervalo de valores de $\delta^{13}\text{C}$ es de -3.2‰ a -0.5‰ con un promedio de -1.8‰, mientras que para el oxígeno va de -3.8‰ a 3.0‰ con un promedio de -1.8‰. Se aprecia que los valores de $\delta^{18}\text{O}$ de las dos muestras cercanas a la zona oclusal sufren un descenso, al pasar de 0.5‰ a -2.5‰; pero posteriormente aumentan hasta 3 en la cuarta muestra. Dado que no se obtuvieron valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ en la quinta muestra se tiene un vacío en la información, aunque por el valor mostrado para la sexta muestra, -1.3‰, sugiere que éste descendió. Este descenso en los valores isotópicos de oxígeno se mantiene hasta la novena muestra (-2.4‰) y posteriormente sufre un pequeño aumento (-1.8‰), descendiendo nuevamente hasta -3.8‰ y concluir en -3.6‰ (Figura 3).

En el caso de los valores de $\delta^{13}\text{C}$, se puede observar un descenso de -1.8‰ a -3.2‰ en las dos primeras muestras y posterior aumentan hasta -1.3‰. Dado que no existe un valor de $\delta^{13}\text{C}$ para la quinta muestra, en la sexta comienza en -2.7‰, lo que sugiere que hubo un descenso en el valor isotópico de carbono. Asimismo, se observa que el valor de $\delta^{13}\text{C}$ aumenta a -1.5‰ y posteriormente tiende a descender a -2.5‰, incrementándose nuevamente a -0.5‰ para volver a descender y concluir en -2.2‰ (Figura 3).

Para el ejemplar INHFG-2683 se tomaron diez muestras del molar M3, sin embargo sólo se obtuvieron resultados para nueve de ellas (Tabla 6). El valor promedio de $\delta^{13}\text{C}$ fue de -0.7‰ con un intervalo de valores de -1.8‰ a 0.04‰, mientras que para el oxígeno el promedio fue de -0.1‰ con un intervalo de valores de -0.8‰ a 0.5‰. La Figura 4 muestra un aumento en el valor de $\delta^{18}\text{O}$ de la primera a la segunda

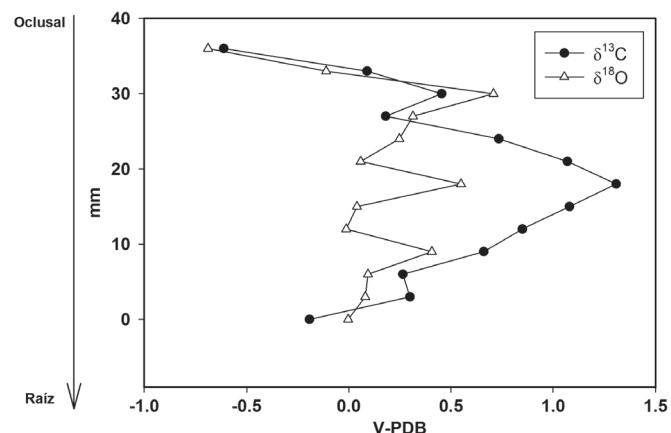


Figura 5. Valores isotópicos de carbono y oxígeno del m3 individuo INHFG-2683. Los valores de V-PDB están expresados en ‰.

muestra, de 0.1‰ a 0.5‰ y posteriormente éste descende a -0.1‰ manteniéndose este valor en la cuarta muestra y disminuyendo a -0.6‰. Dado que no se tiene un valor de $\delta^{18}\text{O}$ para la séptima muestra, no es posible indicar si el valor isotópico de oxígeno aumenta, disminuye o se mantiene constante. En la octava muestra el valor isotópico de oxígeno fue de 0.3‰ el cual aumenta a 0.4‰ y finalmente disminuye a -0.8‰.

Para los valores de $\delta^{13}\text{C}$, se aprecia que existe un aumento al pasar de -0.7‰ en la primera muestra a 0.09‰ y posteriormente comienza a disminuir hasta -1.8‰ en la sexta muestra. De manera similar a lo que sucede con el $\delta^{18}\text{O}$, la falta de la séptima muestra no permite inferir si el valor isotópico aumenta, disminuye o se mantiene constante. La octava muestra exhibe un valor de $\delta^{13}\text{C}$ de -1.7‰ el cual aumenta posteriormente a -0.2‰ y finalmente disminuye a -1.2‰ (Figura 4).

Finalmente, del molar m3 INHFG-2683 se obtuvieron 13 muestras (Tabla 7). El intervalo de valores isotópicos de carbono fue de -0.6‰ a 1.3‰ con un promedio de -0.4‰ y para la $\delta^{18}\text{O}$ el promedio fue de -0.1‰ con un intervalo de valores de -0.6‰ a 0.7‰.

Así mismo, la Figura 5 muestra que el primer valor de $\delta^{18}\text{O}$ del m3 de este individuo fue de -0.7‰, el cual aumenta hasta la tercera muestra en 0.7‰ y comienza a disminuir hasta 0.06‰ en la sexta muestra. Posteriormente hay un aumento de 0.5‰ disminuyendo hasta -0.01‰ en la octava muestra, volviendo aumentar a 0.4‰ y descendiendo hasta finalizar en 0.0‰. Con respecto a los valores isotópicos de carbono, el primer valor fue de -0.6‰, el cual aumenta hasta -0.4‰ en la tercera muestra; posteriormente hay un descenso hasta 0.1‰ y comienza a aumentar hasta 1.3‰ en la séptima muestra, para descender hasta 0.2‰ en la undécima muestra manteniéndose este valor constante para concluir en -0.1‰.

Los valores promedios de $\delta^{18}\text{O}$ de agua para los caballos fueron de -1.3‰ (INHFG-2685) y -4.4‰ (INHFG-4698); en el caso del individuo INHFG-2683, el M3 posee un valor isotópico de oxígeno del agua de

Tabla 2. Valores isotópicos de oxígeno del agua de Tuxtla Gutiérrez (TX), Villa Corzo (VC) y Villaflor (VF) inferidos por Bowen y Wilkinson (2002), Bowen y Revenaugh (2003), Bowen *et al.* (2005) y Bowen (2008). E: Enero, F: Febrero, M: Marzo, A: Abril, MY: Mayo, J: Junio, JL: Julio, A: Agosto, S: Septiembre, O: Octubre, N: Noviembre, D: Diciembre. μ : promedio. Los valores de $\delta^{18}\text{O}$ están expresados en V-SMOW‰.

	E	F	M	A	MY	J	JL	A	S	O	N	D	μ
TX	-3.4	-3.0	-3.0	-3.4	-4.8	-4.5	-5.5	-5.9	-7.8	-7.9	-7.2	-4.6	-6.0
VC	-3.8	-3.5	-3.4	-3.7	-5.0	-4.7	-5.6	-5.9	-7.9	-8.0	-7.3	-4.8	-6.1
VF	-3.7	-3.4	-3.2	-3.6	-4.9	-4.6	-5.5	-5.9	-7.8	-8.0	-7.2	-4.7	-6.0

Tabla 3. Valores obtenidos de agua colectada en Tuxtla Gutiérrez, Villa Corzo y Villaflor en el mes de abril del 2014. * En el caso de Villaflor se tomó una muestra de agua adicional durante el mes de agosto de 2014.

Localidad	$\delta^{18}\text{O}_{\text{V-SMOW}}\text{‰}$
Tuxtla Gutiérrez	-8.1
Villa Corzo	-7.9
Villaflor	-7.8/-10.4*

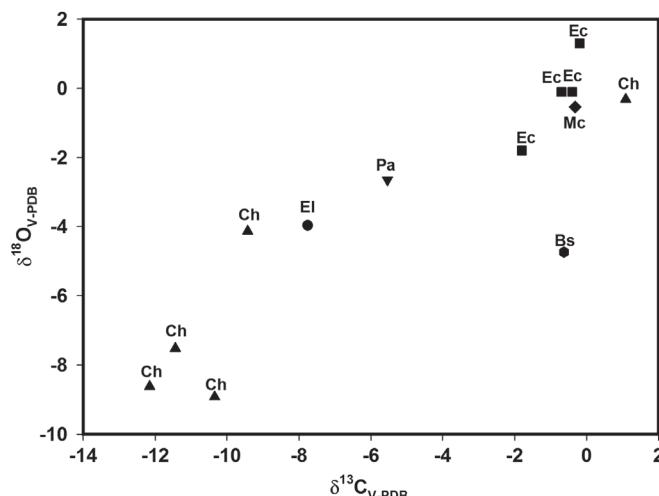


Figura 6. Comparación de los valores isotópicos de carbono y oxígeno. Bs: *Bison* sp., Ch: *Cuvierionius hyodon*, Ec: *Equus conversidens*, El: *Eremotherium laurillardi*, Mc: *Mammuthus columbi* y Pa: *Panthera atrox*.

-2.8‰, mientras que para su m3, éste fue de -2.5‰. Comparándolos con los valores de $\delta^{18}\text{O}$ del agua de las localidades, muestran una diferencia entre 1.6‰ y 4.8‰.

Fauna completa

En la Tabla 1 se pueden ver los valores isotópicos de carbono y oxígeno de cada especie analizada. El valor promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de los caballos fue de -0.6‰ con un intervalo de valores de -3.2‰ a 1.3‰; para el caso de los gonfoterios, éste va de -12.1‰ a 1.0‰ con un promedio de -8.4‰ (Tabla 8). El león americano mostró un valor isotópico de carbono de -5.5‰, el del bisonte fue de -0.6‰, mientras que el valor de $\delta^{13}\text{C}$ exhibido por el perezoso terrestre fue de -7.7‰ y el del mamut fue de -0.3‰. Para los valores isotópicos de oxígeno los caballos muestran un intervalo de valores que va de -1.6‰ a 1.3‰ con un promedio de -0.06‰, mientras que para los gonfoterios, éstos van de -8.9‰ a -0.3‰ con un promedio de -5.9‰ (Tabla 9). En cambio, el bisonte tiene un valor de $\delta^{18}\text{O}$ de -4.7‰, para el perezoso terrestre fue de -3.9‰, mientras que para el mamut fue de -0.5‰ y en el caso del león americano fue de -2.6‰.

La comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de las especies analizadas muestra que tres gonfoterios forman un grupo, mientras que un gonfoterio se agrupa con el perezoso. En contraste los caballos, el mamut, el bisonte y un gonfoterio forman un grupo separado de los

Tabla 4. Valores isotópicos de carbono y oxígeno del individuo IHNFG-2685. Los valores isotópicos de carbono y oxígeno están expresados en V-PDB‰ mientras que los de oxígeno del agua en V-SMOW‰.

No. de catálogo	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{18}\text{Ow}$	Distancia desde la raíz (mm)
IHNFG-2685	0.7	1.1	-1.5	18.9
IHNFG-2685	-1.0	0.5	-2.1	14.6
IHNFG-2685	-0.3	1.7	-0.9	11.69
IHNFG-2685	-0.3	1.2	-1.4	9.77
IHNFG-2685	-0.2	0.9	-1.7	8.05
IHNFG-2685	0.2	1.5	-1.1	5.71
IHNFG-2685	0.7	2.4	-0.9	4.43

anteriores, mientras que el león se halla cerca de este último grupo (Figura 6).

DISCUSIÓN

Dieta

La dieta del individuo IHNFG-2685 estaba sólo basada en el consumo de plantas C_4 , la cual como se puede observar se mantuvo constante en el tiempo. Un caso semejante sucede con el ejemplar IHNFG-2683 cuyos molares M3/m3 indican que se alimentaba exclusivamente de plantas C_4 . En contraste, en el individuo IHNFG-4698 las series de muestras indican que este individuo incluyó en su dieta pequeñas cantidades de plantas C_3 . Los análisis isotópicos y estudios de meso- y microdesgaste realizados por Pérez-Crespo *et al.* (2009) y Barrón-Ortíz *et al.* (2014) en ejemplares de *Equus conversidens* del Cedral, San Luis Potosí, muestran que esta especie de caballo basaba la mayor parte de su dieta en la ingesta de plantas C_4 , aunque existían algunos individuos con dietas mixtas C_3/C_4 .

El bisonte muestra también una dieta basada exclusivamente en plantas C_4 , similar a lo hallado en algunos ejemplares del Cedral y de Tequixquiac (Pérez-Crespo *et al.*, 2014). En contraste los gonfoterios en promedio exhiben una dieta mixta C_3/C_4 , pero la mayoría de los ejemplares se alimentaban exclusivamente de plantas C_3 y solo uno muestra una dieta basada en plantas C_4 . Tradicionalmente los gonfoterios en México han sido catalogados como animales ramoneadores, sin embargo los análisis isotópicos realizados con ejemplares mexicanos muestran que estos animales eran flexibles en su dieta (Pérez-Crespo *et al.*, 2014). En el caso de *Cuvierionius hyodon*, Sánchez *et al.* (2004) hallaron ejemplares con dieta basadas sólo en plantas C_3 y otros con una dieta mixta pero con un importante consumo de plantas C_4 , por lo que argumentan que este animal se adaptaba a los recursos alimentarios de las zonas donde habitaban (Prado *et al.*, 2012).

El perezoso terrestre tenía una dieta mixta C_3/C_4 , pero con un importante consumo de plantas C_3 . Sin embargo, los análisis morfológicos han considerado que esta especie se alimentaba de las hojas de las copas de los árboles similar a las jirafas actuales (McDonald, 2005; Vizcaíno *et al.*, 2008). Por el contrario los análisis isotópicos realizados en algunos ejemplares mexicanos muestran una dieta basada en plantas C_3 (Pérez-Crespo *et al.*, 2014). Análisis isotópicos

Tabla 5. Valores isotópicos del individuo IHNFG-4698. Los valores isotópicos de carbono y oxígeno están expresados en V-PDB‰ mientras que los de oxígeno del agua en V-SMOW‰.

No. de catálogo	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{18}\text{Ow}$	Distancia desde la raíz (mm)
IHNFG-4698	-1.8	0.5	-2.1	42.4
IHNFG-4698	-3.2	-2.5	-5.3	39.71
IHNFG-4698	-2.2	-0.9	-3.7	35.6
IHNFG-4698	-1.3	3.0	0.4	32.3
IHNFG-4698	-----	-----	-----	28.43
IHNFG-4698	-2.7	-1.3	-4.1	24.72
IHNFG-4698	-1.9	-2.0	-4.8	21.55
IHNFG-4698	-1.1	-2.1	-4.8	18.82
IHNFG-4698	-2.5	-2.4	-5.3	15.63
IHNFG-4698	-1.5	-1.8	-4.5	12.25
IHNFG-4698	-0.5	-2.7	-5.5	8.42
IHNFG-4698	-1.2	-3.8	-6.7	5.65
IHNFG-4698	-2.2	-3.6	-6.5	2.83

Tabla 6. Valores isotópicos de carbono y oxígeno del molar M3 del individuo IHNFG-2683. Los valores isotópicos de carbono y oxígeno están expresados en V-PDB‰ mientras que los de oxígeno del agua en V-SMOW‰.

No. de catálogo	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{18}\text{Ow}$	Distancia desde la raíz (mm)
IHNFG-2683	-0.7	0.1	-2.6	32.552
IHNFG-2683	0.04	0.5	-2.1	30.26
IHNFG-2683	-0.07	-0.1	-2.8	27.42
IHNFG-2683	-0.3	-0.1	-2.8	24.33
IHNFG-2683	-0.5	-0.3	-3.1	20.68
IHNFG-2683	-1.8	-0.6	-3.3	16.26
IHNFG-2683	---	---	----	11.25
IHNFG-2683	-1.7	-0.3	-3.1	8.57
IHNFG-2683	-0.2	0.4	-2.2	5.26
IHNFG-2683	-1.2	-0.8	-3.5	2

realizados en ejemplares brasileños muestran que algunos ejemplares tenían dietas mixtas C_3/C_4 , semejantes al individuo de Chiapas y otros exclusivamente C_3 , lo cual indica que esta especie no era especialista en el consumo de plantas C_3 (Vianna *et al.*, 2011; Dantas *et al.*, 2013).

El mamut mostró una dieta basada en plantas C_4 ; esta especie en México ha mostrado tener individuos con dietas basadas en plantas C_3 o C_4 , semejantes al individuo de Chiapas, así como individuos con dietas mixtas C_3/C_4 , lo cual ha llevado a proponer que estos animales fueron generalistas en su dieta (Pérez-Crespo *et al.*, 2014). Finalmente el valor isotópico de carbono mostrado por el león americano, indica que se alimentaba de animales cuyas dietas estaban basada en plantas C_4 o de dieta mixta pero con un importante consumo de plantas C_4 como son los caballos, los bisontes y los mamutes. Aunque los análisis isotópicos realizados en ejemplares de *P. atrox* en Alaska por Fox-Dobbs *et al.* (2008) indican que se alimentaban de herbívoros cuyas dietas estaban basadas en plantas C_3 , como alces, bisontes, caballos y mamutes subadultos, estos herbívoros posiblemente se alimentaban de herbáceas C_3 y por lo tanto las presas que consumían el ejemplar de Chiapas fueron similares a los mostrados por los especímenes de Alaska, al preferir herbívoros que consumían herbáceas independientemente de la vía fotosintética que estas plantas exhibían.

Ambiente

Los valores isotópicos de oxígeno obtenidos de las series de muestras de los caballos muestran que existen pocas diferencias entre el valor mínimo con relación al valor máximo. Una excepción es el individuo IHNFG-4698 cuyo valor máximo de $\delta^{18}\text{O}$ es de 3.0‰ y el mínimo de -3.8‰ una diferencia de 6.8‰; una posibilidad es que el valor 3.0‰ exhibido sea un error analítico debido a la pequeña cantidad de muestra que se obtuvo para ser analizada por el espectrómetro.

Comparando los valores de $\delta^{18}\text{O}$ de las series de muestras con sus contrapartes de carbono, se puede observar que en algunas zonas de cada figura, un incremento o descenso en los valores isotópicos de oxígeno tienen una respuesta semejante en los valores de carbono (Figuras 2, 3, 4 y 5). Feranec y MacFadden (2000) indican que los cambios en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ señalan variaciones en la abundancia de las plantas C_3 y C_4 de un sitio debido a los cambios en la temperatura, los cuales son observados en los valores de oxígeno. Esto es debido a que a temperaturas menores a 25 °C, las plantas C_3 comienzan a abundar y las C_4 a disminuir (Medrano y Flexas, 2000). Así, en zonas cuyos veranos sean muy cálidos y los inviernos muy fríos, el modelo de Feranec y MacFadden (2000) mostrará un patrón sinusoidal, donde los valores altos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ indicarán abundancia de plantas C_4 y temperaturas

altas, y los valores isotópicos de carbono y oxígeno bajos, abundancia de plantas C_3 y bajas temperaturas.

Sin embargo, como se puede observar en las Figuras 2, 3, 4 y 5, los valores isotópicos de oxígeno no tienden a descender lo suficiente como para provocar que las plantas C_4 sean completamente sustituidas por las plantas C_3 . Aunque en el caso del individuo IHNFG-4698 existen valores de $\delta^{13}\text{C}$ que muestran la aparición de plantas C_3 , posiblemente éstas no hayan sido tan abundantes como para sustituir completamente a las C_4 . Otro factor que afecta a la distribución y abundancia de las plantas C_3 y C_4 es la humedad. Ehleringer y Monson (1993) indican que las plantas C_4 toleran niveles más bajos de humedad que las plantas C_3 , por lo que en zonas áridas son las plantas C_4 las que abundan, mientras que en zonas con alta humedad son las C_3 las que dominan. Un bajo nivel de humedad en la zona puede ser el factor que explique por qué aun cuando los valores de $\delta^{18}\text{O}$ disminuyan, los valores isotópicos de carbono muestran la abundancia de plantas C_4 .

Esto puede ser corroborado por los valores de $\delta^{18}\text{O}$ del agua estimados para Villa Corzo y Villaflor, así como para Tuxtla Gutiérrez por Bowen y Wilkinson (2002), Bowen y Revenaugh (2003), Bowen *et al.* (2005) y Bowen (2008) (Tabla 2). El valor promedio de $\delta^{18}\text{O}$ para Villa Corzo es de -6.1‰, mientras que para Tuxtla Gutiérrez y Villaflor son de -6.0. Comparándolos con los valores isotópicos del agua de los caballos existe una diferencia de entre 1.6‰ a 4.8‰. La Tabla 2 muestra el intervalo de valores de $\delta^{18}\text{O}$ agua para Tuxtla Gutiérrez (-3.0‰ a -7.9‰), Villa Corzo (-3.4‰ a 8.0‰) y Villaflor (-3.2‰ a -8.0‰), comparando con los que exhiben la mayor parte de los caballos (Tablas 4, 5, 6 y 7), son más bajos. Una excepción es el individuo IHNFG-4698 que posee algunos valores de $\delta^{18}\text{O}$ de agua que entran en el intervalo de valores de oxígeno del agua de las dos localidades y Tuxtla Gutiérrez. Sin embargo, como se ve en la Tabla 3, las muestras de agua tomada de un manantial (Tuxtla Gutiérrez) y de ríos (Villa Corzo y Villaflor) en el mes de abril, muestran que el agua de estas fuentes son más negativas que las predichas para el agua de lluvia para este mismo mes, lo cual muestra que pueden existir diferencias entre el agua superficial con respecto al agua de lluvia. Un factor que puede explicar tales diferencias es la altitud; Dansgaard (1964) menciona que la altitud es un factor que afecta la composición isotópica de oxígeno del agua, ya que a mayor altitud los valores de $\delta^{18}\text{O}$ del agua tienden a ser más negativos en comparación con aquellas fuentes de agua que se ubican a menor altitud. Dado que los afluentes

Tabla 7. Valores isotópicos del m3 del individuo IHNFG-2683. Los valores isotópicos de carbono y oxígeno están expresados en V-PDB‰ mientras que los de oxígeno del agua en V-SMOW‰.

No. de catálogo	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{18}\text{Ow}$	Distancia desde la raíz (mm)
IHNFG-2683	-0.6	-0.7	-3.4	37.97
IHNFG-2683	0.09	-0.1	-2.8	36.26
IHNFG-2683	0.4	0.7	-1.9	33.82
IHNFG-2683	0.1	0.3	-2.4	31.64
IHNFG-2683	0.7	0.2	-2.4	29.98
IHNFG-2683	1.0	0.06	-2.6	26.91
IHNFG-2683	1.3	0.5	-2.1	24.12
IHNFG-2683	1.0	0.04	-2.6	21.65
IHNFG-2683	0.8	-0.01	-2.7	18.72
IHNFG-2683	0.6	0.4	-2.3	16.43
IHNFG-2683	0.2	0.09	-2.6	13.51
IHNFG-2683	0.3	0.08	-2.6	10.25
IHNFG-2683	-0.1	0	-2.7	7.25

Tabla 8. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ promedios, máximos, mínimos, intervalo de valores y desviación estándar de los caballos y gorfoteros; n: número de individuos, μ : promedio.

Especie	N	μ	Máximo	Mínimo	Intervalo	Desviación estándar
<i>Cuvieronius hyodon</i>	5	-8.4	-12.1	1.0	13.23	5.43056
<i>Equus conversidens</i>	4	-0.6	1.3	-3.2	4.57	1.138569

que cruzan Villa Corzo y Villaflores se originan en las montañas de la Sierra Madre de Chiapas, cuyas altitudes alcanzan hasta 3000 m s.n.m. (Villalobos-Sánchez, 2013), la composición isotópica del oxígeno del agua de los ríos estaría reflejando la altitud donde se originaron y esto explicaría las diferencias que existen entre valores isotópicos de oxígeno del agua de los ríos con lo predicho por la calculada para el agua de la precipitación de los sitios. Adicionalmente, la cantidad de precipitación juega un papel importante con la variabilidad isotópica del agua. Así, en el caso de las muestras tomadas en Villaflores se puede notar que en épocas de sequía el valor de $\delta^{18}\text{O}$ del agua del río fue de -7.8‰, mientras que en época de lluvia fue de -10.4‰, una diferencia de 2.6‰, lo cual sugiere que la lluvia, combinada con el efecto de la altitud, puede modificar la composición isotópica de oxígeno del agua de los ríos de la zona en diferentes épocas del año.

En relación a los valores isotópicos del oxígeno del agua, se puede notar en el caso de los gorfoteros, la existencia de un individuo, IHNFG-4869 cuyo valor isotópico de agua de -3.0‰, es completamente diferente a los demás (Tabla 1). Una explicación es que este individuo procedía de otro sitio. Pellegrin *et al.* (2008) y Widga *et al.* (2010) indican que individuos que tomaron agua en diferentes sitios donde ellos se alimentaban, puede tener distintas señales isotópicas de oxígeno. Otra posible explicación está relacionada con la dieta: en los proboscídeos que se alimentan de plantas C_3 , los respectivos valores de $\delta^{18}\text{O}$ se hallan influenciados por el contenido del agua de las plantas ingeridas, si es que una porción sustancial de ésta proviene de la dieta y estarán empobrecidos en ^{18}O (Ambrose y DeNiro, 1986; Harris y Cerling, 2002; Feranec y MacFadden, 2006). En contraste, en aquellos herbívoros C_4 (como se observa en el caso del espécimen IHNFG-4869), los valores isotópicos de oxígeno tenderán a estar más enriquecidos en ^{18}O (Ambrose y DeNiro, 1986; Levin *et al.*, 2006; Feranec y MacFadden, 2006.). El valor de $\delta^{18}\text{O}$ en este individuo en comparación con los gorfoteros con dietas basadas en plantas C_3 , sugiere que la dieta no fue una fuente sustancial de obtención de agua por este animal y que mucha de ésta fue obtenida ingiriéndola de diversas fuentes.

La Figura 6 muestra que los caballos, el mamut, el bisonte, el león americano y un gorfoterio (IHNFG-4869) habitaban en una zona abierta, mientras que la mayoría de los gorfoteros y el perezoso terrestre vivieron en una zona cerrada, lo cual indica que existió un parche de vegetación y no un solo tipo de vegetación dominante. Carbot-Chanona (2009) y Gómez-Pérez (2011) basándose en los mamíferos hallados en las localidades de Villaflores y Villa Corzo, plantean que en esta zona se desarrolló un pastizal o una sabana. Así mismo, el registro palinológico de la localidad Gliptodonte en Villaflores muestra la presencia de poaceas, fabáceas, solanáceas, asteráceas y pinos, lo cual indica la existencia de un pastizal con arbustos y árboles pequeños en manchones, y cerca del pastizal un bosque de pino, lo cual sugiere un ambiente frío y árido (Carbot-Chanona *et al.*, 2008). Esto contrasta con la vegetación actual, la cual es una selva baja caducifolia donde el componente arbóreo domina sobre el estrato herbáceo y cuyo clima es cálido húmedo (Rzedowski, 1978).

Tabla 9. Valores de $\delta^{18}\text{O}$ promedios, máximos, mínimos, rango de valores y desviación estándar de los caballos y gorfoteros; n: número de individuos, μ : promedio. Los valores de $\delta^{18}\text{O}$ están expresados en V-PDB‰.

Especie	N	μ	Máximo	Mínimo	Intervalo	Desviación estándar
<i>Cuvieronius hyodon</i>	5	-5.9	-0.3	-8.9	8.61	3.656805
<i>Equus conversidens</i>	4	-0.2	3.0	-3.8	6.93	1.496245

Hodell *et al.* (2008) y Correa-Metrio *et al.* (2012a), basándose en diversos estudios paleoclimáticos en Centroamérica, han indicado que hacia los 12000 años AP, las condiciones fueron frías y secas. Estas condiciones fueron favorables para el establecimiento, en el caso de Petén, Guatemala, de pastizales con algunos árboles cercanos (Correa-Metrio *et al.*, 2012b), lo cual es semejante a lo hallado en la Depresión de Chiapas, cuya localidad la Simpatía está fechada en 12600 ± 60 años AP (Carbot-Chanona y Gómez-Pérez, 2014a). Esto explicaría por qué los valores isotópicos de oxígeno del agua de los caballos son más positivos que los exhibidos actualmente por el agua de lluvia de Tuxtla Gutiérrez, Villa Corzo y Villaflores, así como la abundancia de plantas C_4 mostrada por los valores isotópicos de carbono de los caballos.

CONCLUSIONES

Las series de muestras obtenidas de los caballos revelan que las plantas C_4 fueron un componente importante en la dieta de estos animales, pero además que las condiciones fueron más áridas que en la actualidad, las cuales permitieron la abundancia de las plantas C_4 sobre las C_3 . Así mismo, los análisis isotópicos realizados en el bisonte, el mamut y un gorfoterio revelan que estos animales consumían plantas C_4 ; en cambio el perezoso gigante tenía una dieta mixta C_3/C_4 y la mayoría de los gorfoteros se alimentaban de plantas C_3 . En el caso del león americano, posiblemente depredaba a los herbívoros C_4 . Esto indica que en la Depresión Central de Chiapas existió a finales del Pleistoceno un pastizal o sabana con un bosque cercano a él, lo cual es concordante con el registro palinológico del sitio, así como los resultados obtenidos por otras aproximaciones paleoclimáticas que muestran que aproximadamente a los 12,000 años AP, el sur de México y Centroamérica experimentaron condiciones frías y áridas.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Museo de Paleontología "Eliseo Palacios Aguilera" por los permisos otorgados para tomar muestras de esmalte dental y osteodentina. De la misma forma, se agradece también al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica - UNAM (#IN404714) por su respaldo. Al Laboratorio de Isótopos Estables del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México y R. Puente por analizar las muestras. A Gabriela Domínguez Vázquez por permitir el uso de los datos palinológicos de la localidad "Gliptodonte", a Isabel Israde y Silvia González por el fechamiento de la localidad "La Simpatía". Al Dr. Ismael Ferrusquia Villafranca por sus comentarios que enriquecieron el presente manuscrito. A dos revisores anónimos y al Dr. Alfredo E. Zurita por sus valiosas observaciones que ayudaron a mejorar el presente trabajo.

REFERENCIAS

- Ambrose, S.H., DeNiro, M.J., 1986, The isotopic ecology of East African mammals: *Oecologia*, 69(3), 395-406.
- 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., Arroyo-Cabral, 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.
- Bowen, G.J., 2008, The Online Isotopes in Precipitation Calculator, version 2.2. <http://www.waterisotopes.org>.
- Bowen, G.J., Revenaugh, J., 2003, Interpolating the isotopic composition of modern meteoric precipitation: *Water Resources Research*, 39(10), 1299, DOI:10.129/2003WR002086.
- Bowen, G.J., Wilkinson, B., 2002, Spatial distribution of $\delta^{18}\text{O}$ in meteoric precipitation: *Geology*, 30(4), 315-318.
- Bowen, G.J., Wassenaar, L.I., Hobson, K.A., 2005, Global applications of stable hydrogen and oxygen isotopes to wildlife forensics: *Oecologia*, 143(3), 337-348.
- Carbot-Chanona, G., 2009, Reconstrucción paleoambiental del Pleistoceno superior de Chiapas: Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, tesis de licenciatura, 47 pp.
- Carbot-Chanona, G., 2010, The first record of *Dasypus* (Xenarthra: Cingulata: Dasypodidae) in the Late Pleistocene of México: Current Research in the Pleistocene, 27, 164-166.
- Carbot-Chanona, G., Gómez-Pérez, L.E., 2013, Use of mesowear analysis for inferring paleodietary habits of *Equus conversidens* (Perissodactyla: Equidae) from the Late Pleistocene of Chiapas, México (resumen), en VIII Congreso Latinoamericano de Paleontología y XIII Congreso Nacional de Paleontología, Guanajuato, México, Abstracts with Program, 41.
- Carbot-Chanona, G., Gómez-Pérez, L.E., 2014a, Adición al registro de megamamíferos del Pleistoceno tardío de Chiapas, México (resumen), en II Simposio de Paleontología en el Sureste de México, Puerto Escondido, Oaxaca: Universidad del Mar, campus Puerto Escondido, p. 24.
- Carbot-Chanona, G., Gómez-Pérez, L.E., 2014b, Nueva evidencia de *Panthera atrox* (Mammalia: Felidae) en el Pleistoceno tardío de Chiapas: Lacandonia, 8(2), 83-89.
- Carbot-Chanona, G., Ovalles-Damian, E., 2013, Registro de vertebrados fósiles, en Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (ed.), La biodiversidad de Chiapas, Estudio de Estado: México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) / Gobierno del Estado de Chiapas, 261-274.
- Carbot-Chanona, G., Vázquez-Bautista, D., 2006, Presencia de *Bison* en Chiapas (resumen), en Congreso Nacional de Paleontología y Libro Guía Excursión a Tepexi de Rodríguez, Puebla. Ciudad de México, México: Universidad Nacional de Autónoma de México, Publicación Especial, 46.
- Carbot-Chanona, G., Ovalles-Damian, E., Coutiño, M.A., Vázquez, D., 2004, Nuevos hallazgos de megafauna pleistocénica en la zona de la Frailesca, Chiapas (resumen), en IX Congreso Nacional de Paleontología, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas: México, Libro de Resúmenes, 26.
- Carbot-Chanona, G., Vázquez-Bautista, D., Montellano-Ballesteros, M., Domínguez-Vázquez, G., Islebe, G.A., 2008, Reconstrucción paleoambiental del Pleistoceno tardío de Chiapas (resumen), en IX Seminario de Interno de Investigación, Instituto de Historia Natural y Ecología, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas: México, Libro de Resúmenes, 5.
- Castillo, R., Morales, P., Ramos, S., 1985, El oxígeno-18 en las aguas meteóricas de México. *Revista Mexicana de Física*, 31(4), 637-647.
- Ceballos, G., Arroyo-Cabral, J., Ponce, E., 2010, Effects of Pleistocene environmental changes on the distribution and community structure of mammalian fauna of México: Quaternary Research, 73(3), 464-473.
- 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 boundary: *Nature*, 389, 153-158.
- Clementz, M.T., Fox-Dobbs, K., Wheatley, P.V., Koch, P.L., Doak, D.F., 2009, Revisiting old bones: coupled carbon isotope analysis of bioapatite and collagen as an ecological and palaeoecological tool: *Geological Journal*, 44(5), 605-620.
- Coltrain, J.B., Harris, J.M., Cerling, T.E., Ehleringer, J.R., Dearing, M., Ward, J., Allen, J., 2004, Rancho La Brea stable isotope biogeochemistry and its implications for the palaeoecology of late Pleistocene, coastal southern California: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 205(3-4), 199-219.
- Coplen, T.B., 1988, Normalization of oxygen and hydrogen isotope data: *Chemical Geology*, 72(4), 293-297.
- Coplen, T., Brand, W.A., Gehre, M., Gröning, M., Meijer Harro, A.J., Toman, B., Erkouteren, R.M., 2006, New Guidelines for $\delta^{13}\text{C}$ Measurements: *Analytical Chemistry*, 78(7), 2439-2441.
- Correa-Metrio, A., Bush, M.B., Cabrera, K.R., Sully, S., Brenner, M., Hodell, D.A., Escobar, J., Guilderson, T., 2012a, Rapid climate change and non-analogue vegetation in lowland Central America during last 86,000 years: *Quaternary Science Review*, 38, 63-75.
- Correa-Metrio, A., Bush, M.B., Hodell, D.A., Bremmer, B., Escobar, J., Guilderson, T., 2012b, The influence of abrupt climate change on the ice-vegetation of Central America lowlands: *Journal of Biogeography*, 39(3), 497-509.
- Dansgaard, W., 1964, Stable isotopes in precipitation: *Tellus*, 16(4), 436-468.
- Dantas, T.M.A., Parisi, D.R., Cherkinsky, A., Costa, F.D., Yoshino, K.L.H., Cozzoul, M.A., Ribeiro, A.S., Silva, V.F., 2013, Paleoecology and radiocarbon dating of the Pleistocene megafauna of Brazilian Intertropical Region: *Quaternary Research*, 79, 61-65.
- Drucker, D.G., Bocherens, H., 2009, Carbon stable isotopes of mammal bone as tracer of canopy development and habitat use in temperate and boreal contexts, in Creighon, J.D., Roney, P.J. (eds.), *Forests canopies: Forest production, ecosystem health, and climate conditions*: United States of America, Nova Science Publisher Inc., 2-8.
- Ehleringer, J.R., Monson, R.L., 1993, Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation: *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 411-439.
- Faure, G., 1977, *Principles of isotope geology*: New York, John Wiley & Sons, 345 pp.
- Feranec, R.S., MacFadden, B., 2000, Evolution of the grazing niche in Pleistocene mammals from Florida: evidence from stable isotopes: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 162(1-2), 155-169.
- Feranec, R.S., MacFadden, B.J., 2006, Isotopic discrimination of resource partitioning among ungulates in C_3 -dominated communities from the Miocene of Florida and California: *Paleobiology*, 32(2), 191-205.
- Feranec, R.S., DeSantis, L.R.G., 2014, Understanding specifics in generalist diets of carnivores by analyzing stable carbon isotope values in Pleistocene mammals of Florida: *Paleobiology*, 43(3), 477-493.
- Fox-Dobbs, K., Leonard, J.A., Koch, P.L., 2008, Pleistocene megafauna from eastern Beringia: paleoecological and paleoenvironmental interpretations of stable carbon and nitrogen isotope and radiocarbon records: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 261(1-2), 30-46.
- Gómez-Pérez, L.E., 2011, Registro paleomastofaunístico del Pleistoceno tardío en la región central de Chiapas: Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, tesis de licenciatura, 73 pp.
- Gómez-Pérez, L.E., Carbot-Chanona, G., 2012, Contribución al estudio de los megamamíferos del Pleistoceno Tardío del municipio de Villaflor, Chiapas, México: Lacandonia, 6(1), 31-41.
- Gröcke, D.R., 1997, Stable-isotopic studies on the collagenic and hydroxylapatite components of fossils: Palaeoecological implications: *Lethaia*, 30(1), 65-78.
- Harris, J.M., Cerling, T.E., 2002, Dietary adaptions of extant and Neogen African suids: *Journal of Zoology*, 256(3), 45-64.
- Higgins, P., MacFadden, B., 2004, "Amount Effect" recorded in oxygen isotopes of Late Glacial horse (*Equus*) and bison (*Bison*) teeth from the Sonoran and Chihuahua deserts, southwestern United States: *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 206(3-4), 337-353.
- Hodell, D.A., Anselmetti, F.S., Ariztegui, D., Brenner, M., Curtis, J.H., Gilli, A., Grzesik, D.A., Guilderson, T.J., Muller, A.D., Bush, M.B., Correa-Metrio, Y.A., Escobar, J., Kutterolf, S., 2008, An 85-ka Record of Climate Change in Lowland Central America: *Quaternary Science Reviews*, 27(11-12), 1152-1165.

- 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: *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 206(3-4), 355-365.
- Iacumin, P., Bocherens, H., Mariotti, A., Longinelli, A., 1996, Oxygen isotope analyses of co-existing carbonate and phosphate in biogenic apatite: a way to monitor diagenetic alteration of bone phosphate: *Earth and Planetary Science Letters*, 142(1-2), 1-6.
- Koch, P.L., 1998, Isotopic reconstruction of past continental environments: *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 26, 573-613.
- 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*: Boston, Blackwell Publishing, 99-154.
- Koch, P.L., Tuross, N., Fogel, M.L., 1997, The effects of sample treatment and diagenesis on the isotopic integrity of carbonate in biogenic hydroxylapatite: *Journal of Archaeological Science*, 24(5), 417-429.
- Koch, P.L., Barnosky, A. D., 2006, Late Quaternary extinctions: State of debate: *Annual Review Ecology and Systematic*, 37, 215-250.
- Kohn, M.J., 1996, Predicting animal $\delta^{18}\text{O}$: accounting for diet and physiological adaptation: *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 60(23), 4811-4829.
- Kohn, M.J., McKay, M.P., Knight, J.L., 2005, Dinning in the Pleistocene-Who's on the menu?: *Geology*, 43(3), 649-652.
- Levin, N.E., Cerling, T.E., Passey, B.H., Harris, J.M., Ehleringer, J.R. 2006, A stable isotope aridity index for terrestrial environments: *Proceedings of the National Academy of Science*, 103(30), 11201-11205.
- Longinelli, A., Nuti, S., 1973, Revised phosphate-water isotopic temperature scale: *Earth and Planetary Science Letters*, 19(3), 373-376.
- Luna-Espinosa, J.R., Carbot-Chanona, G., 2009, First record of Late-Pleistocene turtles from Chiapas, México: *Current Research in the Pleistocene*, 26, 162-164.
- MacFadden, B., Cerling, T.E., 1996, Mammalian herbivore communities, ancient feeding ecology, and carbon isotopes: a 10 million-year sequence from the Neogene of Florida: *Journal of Vertebrate Palaeontology*, 16(1), 103-115.
- McDonald, G.H., 2005, Paleoecology of extinct xenarthrans and the Great American Biotic Interchange: *Bulletin of Florida Museum of Natural History*, 45, 313-333.
- McInerney, F.A., Strömborg, C.A.E., White, J.W.C., 2011, The Neogene transition from C_3 to C_4 grassland in North America: stable carbon isotope ratios of fossil phytoliths: *Paleobiology*, 37(1), 23-49.
- Medrano, H., Flexas, J., 2000, Fotorrespiración y mecanismos de concentración del dióxido de carbono, *en* Azcón-Bieto, J., Talón, M. (eds.), *Fundamentos de Fisiología Vegetal*: Madrid, McGraw-Hill Interamericana, 187-201.
- Montellano-Ballesteros, M., Carbot-Chanona, G., 2009, *Panthera leo atrox* (Mammalia: Carnivora: Felidae) in Chiapas, México: *The Southwestern Naturalist*, 54(2), 217-222.
- Nieto, M., Rodríguez, J., 2003, Inferencia paleoecológica en mamíferos cenozoicos: limitaciones metodológicas. *Palaeoecology* inferences in cenozoic mammals: methodological constraints: *Coloquios de Paleontología*, 1, 459-474.
- O'Leary, M.H., 1988, Carbon isotopes in photosynthesis: *Bioscience*, 38(5), 328-336.
- 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(1-2), 205-229.
- Pellegrin, M., Donahue, R.E., Chinery, C., Evans, J., Lee-Throp, J., Montgomery, J., Mussi, M., 2008, Faunal migration in late-glacial central Italy: implications for human resource exploitation: *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 22(11), 1714-1726.
- Pérez-Crespo, V.A., Sánchez-Chillón, B., Arroyo-Cabralles, J., Alberdi, M.T., Polaco, O.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), 347-355.
- Pérez-Crespo, V.A., Alva-Valdivia, L.M., Arroyo-Cabralles, J., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., Otero, F.J., 2014, Marcadores Biogeoquímicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$: Inferencias sobre dieta y hábitat de mamíferos que habitaron en el Pleistoceno tardío de México: *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geofísica, Monografías del Instituto de Geofísica*, 20, 63 pp.
- Prado, J.L., Arroyo-Cabralles, J., Johnson, E., Alberdi, M.T., Polaco, O.J., 2012, New world proboscidean extinctions: comparisons between North and South America: *Archeological and Anthropological Science*, DOI 10.1007/s12520-012-0094-3, 1:12.
- 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 DH-11 calcite: *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 16(22), 2102-2114.
- Rzedowski, J., 1978, *Vegetación de México*: México, Editorial Limusa, 432 pp.
- Sánchez, B., 2005, Reconstrucción del ambiente de mamíferos extintos a partir del análisis isotópico de los restos esqueléticos, *en* Alcorno, P., Redondo, R., Toledo, J. (eds.), *Nuevas técnicas aplicadas al estudio de los sistemas ambientales: los isótopos estables: España*, Universidad Autónoma de Madrid, 49-64.
- Sánchez, B., Prado, J.L., Alberdi, M.T., 2004, Feeding ecology, dispersal, and extinction of South American Pleistocene gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea): *Paleobiology*, 30(4), 146-161.
- Schoeninger, M.J., Kohn, M., Valley, J.W., 2000, Tooth oxygen isotope ratios as paleoclimate monitors in arid ecosystems, *in* Ambrose, S.H., Katzemberg, M.A. (eds.), *Biogeochemical approaches to paleodietary analysis*: New York, Kluwer Academic/Plenum Publisher, 117-140.
- Smith, B.N., Epstein, S., 1971, Two categories of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios for higher plants: *Plant Physiology*, 47(3), 380-384.
- Sponheimer, M., Cerling, T.E. 2014, Investigating ancient diets using stable isotopes in bioapatites, *in* Holland, H. D., Turekian, K.K. (eds.), *Treatise of Geochemistry*, volume 14: *Archeology and Anthropology*, United States of America, Elsevier, 341-355.
- Stowe, L.G., Teeri, J.A., 1978, The geography distribution of C4 species of the dicotyledonae in relation to climate: *The American Naturalist*, 112(985), 609-623.
- van der Merwe, N.J., Medina, E., 1991, The canopy effect, carbon isotopes ratios and foodwebs in Amazonia: *Journal of Archaeological Science*, 18(3), 249-259.
- Vianna, S.M.S., Lopes da Silva, J.L., de Oliveira P.V., da Silva, J.M.S., 2011, Hábitos alimentares em herbívoros da megaflora pleistocénica no nordeste do Brasil: *Estudios Geológicos*, 21(2), 89-95.
- Villalobos-Sánchez, C., 2013, El contexto físico y su importancia para la preservación de la biodiversidad, *en* Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (eds.), *La biodiversidad en Chiapas: Estudio de Estado*: México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) / Gobierno del Estado de Chiapas, 27-40.
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Fariña, R.A., 2008, Form, function, and paleobiology in Xenarthrans, *in* Vizcaíno, S.F., Loughry, W.J. (eds.), *The biology of the Xenarthra*: Florida, United States of America, University of Florida Press, 86-99.
- Werner, R.A., Brand, W.A., 2001, Referencing strategies and techniques in stable isotope ratio analysis: *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 15(7), 501-519.
- Widga, C., Walker, J.D., Stocki, L.D., 2010, Middle Holocene Bison diet and mobility in the Eastern Great Plains (USA) based on $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$, $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ analyses or tooth enamel carbonate: *Quaternary Research*, 73(3), 449-463.
- Wolverton, S., Lyman, R.E., Kennedy, J.H., La Point, T.W., 2009, The terminal Pleistocene extinctions in North America, hypermorphic evolution, and the dynamic equilibrium model: *Journal of Ethnobiology*, 29(1), 28-63.

Manuscrito recibido: January 13, 2014

Manuscrito corregido recibido: March 28, 2015

Manuscrito aceptado: April 13, 2015