

# Reconstruyendo ambientes antiguos: análisis de isótopos estables

Jaime Priego-Vargas\* y Víctor Manuel Bravo-Cuevas\*

Recepción: 12 de julio de 2013  
Aceptación: 2 de diciembre de 2013

\*Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, México.  
Correo electrónico: jpriego123@yahoo.com.mx y vmbc1@yahoo.com  
Expresamos nuestro agradecimiento a los revisores del texto, cuyos comentarios y sugerencias condujeron a mejorar sustancialmente el presente artículo.  
Este trabajo es parte del proyecto de investigación Ciencia Básica SEP/Conacyt (Número de registro 130712): El registro de ungulados terrestres en el Pleistoceno de Hidalgo, Puebla y Tlaxcala, centro de México: interpretación de hábitos alimentarios y caracterización de paleocomunidades terrestres.

**Resumen.** El análisis de isótopos estables en restos fósiles se ha convertido en una herramienta sumamente utilizada en la reconstrucción de ambientes que existieron hace miles de años. Se aplica este método para caracterizar el hábito alimentario en organismos extintos y su utilidad en la interpretación paleoambiental. La información generada evidencia los cambios que ha manifestado la biósfera en estructura, composición, abundancia y diversidad como resultado de las modificaciones ambientales a lo largo del intervalo considerado de la historia de la Tierra, lo cual a su vez tiene implicaciones en la conservación biológica.

**Palabras clave:** isótopos estables, hábito alimentario, ambientes antiguos, conservación biológica.

## Reconstruction of Ancient Environments: Stable Isotope Analysis

**Abstract.** In recent years, the stable isotope analysis in fossil remains has been considered as a powerful tool for reconstruction of ancient environments. The present report shows the utility of this technique to characterize the dietary behavior in extinct organisms and on the paleoenvironmental reconstruction. This information demonstrates the local changes on the biosphere, including its structure, composition, abundance and diversity, as a result of the environmental fluctuations throughout the segment of Earth history, which in turn has implications in conservation biology.

**Key words:** stable isotopes, dietary behavior, ancient environments, Conservation Biology.

## Introducción. El pasado geológico

A menudo, las imágenes de los libros, las revistas y los programas de televisión muestran una aproximación del ambiente en el que vivieron los organismos que habitaron el planeta hace miles o millones de años; ejemplos clásicos incluyen a los dinosaurios y los mamuts. Sin embargo, ¿cómo se pueden conocer las características que tuvo el sitio en donde vivieron estos animales si sólo contamos con algunas partes de su cuerpo conservadas como fósiles? El registro fósil es limitado y, en la mayoría de los casos, sólo algunas partes llegan a conservarse con mayor frecuencia, tal es el caso de los huesos y dientes (Benton y Harper, 2009).

En la actualidad, el análisis de algunos elementos químicos en forma de isótopos estables que están impregnados en estos fósiles se ha convertido en una técnica ampliamente

utilizada en la reconstrucción de ambientes antiguos. Conocer la proporción de ciertos isótopos como los del carbono permite inferir de manera indirecta el tipo de vegetación de un área determinada y, de esta manera, evidencia los cambios ambientales que enfrentaron las comunidades de animales durante el pasado geológico (Hoppe *et al.*, 2006).

## 1. Armand un rompecabezas: rocas, fósiles e isótopos estables

La investigación paleontológica es semejante a la de un detective y, por lo tanto, cada una de las pistas obtenidas es como la pieza de un rompecabezas que debe completarse para resolver el misterio. En este caso, lo que nos interesa es conocer cómo fue el sitio en donde vivieron los animales extintos. Para tal consideración, es necesario contar con el

mayor número de piezas posibles para armar una escena particular de la historia de la vida en la Tierra. Cabe destacar que las rocas y los fósiles son la materia prima para la interpretación de ambientes antiguos (Briggs y Cowther, 2001).

De manera tradicional, el estudio sistemático de rocas y fósiles ha permitido realizar inferencias ambientales y ecológicas de un sitio (Benton, 2005). Las interpretaciones que se desprenden a partir de esto se sustentan en la aplicación del principio del actualismo —indica que las leyes físicas, químicas y biológicas que rigen actualmente al planeta lo hicieron también en el pasado geológico—, lo cual implica la comparación y reconocimiento de escenarios antiguos con algún análogo reciente. En años recientes, el análisis de isótopos estables representa evidencia adicional al respecto que conduce a precisar la reconstrucción de ambientes antiguos, así como a un mejor entendimiento de la dinámica de los ecosistemas en el pasado geológico (Koch, 1998).

Las rocas donde se preservan los restos orgánicos en forma de fósiles se denominan sedimentarias, la cuales proporcionan información del ambiente en el que se formaron, es decir, en donde se depositaron los sedimentos que las integran; por ejemplo, océanos, lagos, desiertos, pantanos, ríos y arroyos, entre otros. Con base en esto, se esperaría que los organismos que en vida habitaron esos sitios y que lograron preservarse como fósiles estarían asociados a tales ambientes de depósito (Behrensmeyer *et al.*, 1992).

La revisión de los restos fósiles permite conocer la identidad de los organismos; es saber a qué especie pertenecen. Asimismo, ayuda a identificar algunos parámetros ecológicos, tales como la abundancia y riqueza, para conocer si en un sitio hubo muchas o pocas especies coexistiendo, lo cual a su vez permite evaluar qué tan comunes o raras fueron unas respecto a otras. Adicionalmente, es posible inferir aspectos biológicos de los organismos: la forma en la que se desplazaban, el tamaño y el área requerida para realizar sus actividades diarias (por ejemplo, la alimentación, la protección a sus depredadores y la reproducción) (Brenchley y Harper, 1998).

El análisis de isótopos estables aplicado en paleontología consiste en evaluar la proporción en partes por mil (‰) de los isótopos de ciertos elementos químicos como el hidrógeno ( $^2\text{H}$ ), el carbono ( $^{13}\text{C}$ ), el nitrógeno ( $^{15}\text{N}$ ), el oxígeno ( $^{18}\text{O}$ ), el calcio ( $^{44}\text{Ca}$ ) y el estroncio ( $^{87}\text{Sr}$ ). Esto con la finalidad de que la información que se desprenda de su análisis pueda ser utilizada como un indicador de condiciones ambientales como la temperatura y precipitación ( $^2\text{H}$  y  $^{18}\text{O}$ ), así como de aspectos biológicos que incluyen a la dieta ( $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$ ), fisiología y metabolismo ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ ,  $^{18}\text{O}$  y  $^{44}\text{Ca}$ ), preferencias de hábitat ( $^{13}\text{C}$  y  $^{18}\text{O}$ ) y patrones de migración ( $^{87}\text{Sr}$ ) (Koch, 2007).

El carbono es uno de los elementos más utilizados frecuentemente en el análisis de isótopos estables. La evaluación de la proporción de los isótopos 12 y 13 ( $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ ) presentes en los tejidos animales permite identificar el tipo de plantas consumidas por un organismo herbívoro (MacFadden y Cerling, 1996). Por lo tanto, la caracterización del hábito alimentario en una comunidad de herbívoros hace posible relacionar la información de los isótopos con el tipo de vegetación en un área determinada.

Los animales obtienen el carbono por medio de la alimentación y, por lo tanto, las moléculas de  $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$  presentes en los tejidos animales son adquiridas a partir de esta actividad, de tal suerte que una buena parte de ellas quedan impregnadas en los huesos y dientes (MacFadden, 2000). Por su parte, las plantas captan el carbono de la atmósfera y, en consecuencia, la proporción de  $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$  varía en función de la ruta metabólica utilizada durante la fotosíntesis, es decir, las plantas de tipo C3 (árboles, arbustos, hierbas y pastos de zonas frías) tienen menos  $^{13}\text{C}$ , mientras que las plantas tipo C4 (pastos que crecen en zonas cálidas, como las dicotiledóneas y juncos) tienen mayor concentración de  $^{13}\text{C}$  (Cerling *et al.*, 1997). Al establecer la relación del  $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$  en los restos de un organismo se tiene que niveles mayores de  $^{13}\text{C}$  (por ejemplo, +1‰) indicarán que su dieta se basó fundamentalmente en el consumo de plantas de tipo C4, mientras que niveles bajos de  $^{13}\text{C}$  (por ejemplo, -12‰) sugieren una alimentación consistente en plantas de tipo C3. Por su parte, niveles intermedios de  $^{13}\text{C}$  reflejan un consumo en diferentes proporciones de plantas de tipo C3 y C4 (valores entre -1‰ y -10‰) (Koch, 1998) (figura 1).

## 2. Un estudio de caso: Hidalgo durante el Pleistoceno

El sector suroriental de lo que hoy es el estado de Hidalgo alberga depósitos sedimentarios con espesores que alcanzan decenas de metros, los cuales consisten en partículas pequeñas del tamaño de la arcilla y arena, así como partículas más grandes del tamaño de gravas y conglomerados, cuya sedimentación se asocia a un entorno semejante a una planicie de inundación alimentada por canales y corrientes fluviales de intensidad variable (Bravo-Cuevas *et al.*, 2012). Estas secuencias sedimentarias se distinguen informalmente como depósitos aluviales del Cuaternario y conforman amplias planicies de inundación disectadas por corrientes fluviales, así como lomeríos bajos parcialmente erosionados y formando terrazas, ocupando una buena parte de la región centro-meridional del territorio hidalguense (Fries, 1962; López-Ramos, 1972).

En estos sedimentos se han encontrado restos de mamíferos que vivieron durante la parte tardía del Pleistoceno (126 000-11 784 años). El registro fósil incluye restos pertenecientes a ardillas, tuzas, lobos prehistóricos, lince, mamuts, mastodontes, bisontes, perezosos gigantes, armadillos gigantes, caballos, camellos, llamas, venados, así como berrendos. La disponibilidad del material fósil recuperado indica que los restos más abundantes son los de los caballos; ocurre el caso contrario con los perezosos gigantes (Bravo-Cuevas *et al.*, 2009).

La implementación del análisis de isótopos estables en la asociación de herbívoros muestra que la mayor parte de los organismos que la conforman presentan cantidades bajas de  $^{13}\text{C}$  que van de  $-8\text{‰}$  a  $-12\text{‰}$ , lo cual sugiere una dieta integrada principalmente por plantas de tipo C3, incluyendo hojas y ramas de árboles, diferentes especies de plantas arbustivas, matorrales, raíces, frutos y semillas, así como también algunos pastos suculentos que formaron parte del hábito alimentario de los perezosos gigantes, mastodontes, venados, camellos, llamas y berrendos. Por su parte, la cantidad de  $^{13}\text{C}$  hallada en caballos, bisontes y mamuts está en un rango que va de  $+1\text{‰}$  a  $-6\text{‰}$ ; resultado que indica que estos organismos se alimentaron de plantas de tipo C4, principalmente pastos con concentraciones importantes de materiales abrasivos como el sílice (Bravo-Cuevas *et al.*, 2011).

La información desprendida de este análisis indica que la mayoría de los organismos herbívoros del Pleistoceno en Hidalgo tuvieron preferencia por el consumo de plantas suculentas (tipo C3) sobre el de plantas abrasivas (tipo C4), lo cual sugiere áreas con mayor presencia de las primeras. Con base en esto, y tomando en cuenta la asociación de herbívoros

presente, es probable que en lo que ahora es parte del sector suroriental del estado de Hidalgo haya existido un bioma caracterizado por el predominio de gramíneas C3 y C4 con elementos arbustivos y arbóreos bajos y dispersos, semejante a una sabana templada (Bravo-Cuevas *et al.*, 2011) (figura 2) como las que actualmente se desarrollan en el continente africano; es el caso de algunas áreas de los parques nacionales Tarangire en Tanzania y Chobe en Botswana (Van de Vijver *et al.*, 1999).

La interpretación paleoambiental propuesta para el sector suroriental del estado de Hidalgo, la cual se desprende del análisis de isótopos de carbono, es congruente con información basada en la composición de especies de las asociaciones de mamíferos del Pleistoceno de México. Se ha observado que las faunas de mamíferos de esa época tuvieron una estructura distinta a la que ahora tienen las comunidades actuales; sin embargo, guardan una estrecha semejanza con aquellas que se conocen hoy en día en las sabanas africanas (Ceballos *et al.*, 2010; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010). Con base en esto, la evidencia en conjunto indica que muy probablemente los biomas de tipo sabana fueron relativamente comunes en el territorio mexicano durante el Pleistoceno.

### 3. El uso de isótopos estables en ecología

El análisis de isótopos estables junto con la caracterización de hábito alimentario en organismos fósiles también proporciona evidencia ecológica importante, tal como la disponibilidad de recursos alimenticios en un área determinada, así como de la repartición de los mismos entre los integrantes de una comunidad de herbívoros.

**Figura 1.** Relación existente entre la concentración de  $^{13}\text{C}$  con el hábito alimentario y tipo de plantas consumidas por un organismo herbívoro.

|                                                                                     | Concentración de $\delta^{13}\text{C}$                                       | Dieta          | Plantas consumidas | Ejemplos                                                  | Bioma               |                                                                                       |
|-------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------|----------------|--------------------|-----------------------------------------------------------|---------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|
|  | Menor cantidad de $\delta^{13}\text{C}$<br>$-10\text{‰}$ a $-12.5\text{‰}$   | Ramoneador     | C3                 | Arboles, arbustos, pastos de clima frío, semillas, frutos | Selva Bosque        |  |
|  | Cantidad intermedia de $\delta^{13}\text{C}$<br>$-1\text{‰}$ a $-10\text{‰}$ | Hábitos mixtos | C3/C4              |                                                           | Sabanas             |  |
|  | Mayor cantidad de $\delta^{13}\text{C}$<br>$+2.5\text{‰}$ a $-1\text{‰}$     | Pacedor        | C4                 | Pastos de clima cálido, juncos                            | Pastizales Praderas |  |

Fuente: Jaime Priego-Vargas.

En términos generales, la disponibilidad de recursos alimenticios se asocia a la variedad de plantas presentes en un sitio y ayuda a diferenciar entre lugares con una mayor o una menor heterogeneidad en lo referente a su composición vegetal (Koch *et al.*, 2004). Por su parte, la repartición de recursos constituye un parámetro ecológico que regula la coexistencia de dos o más especies en un mismo sitio por medio del principio de exclusión: dos organismos coexisten al utilizar los recursos de manera diferente (Begon *et al.*, 1999; Feranec, 2007).

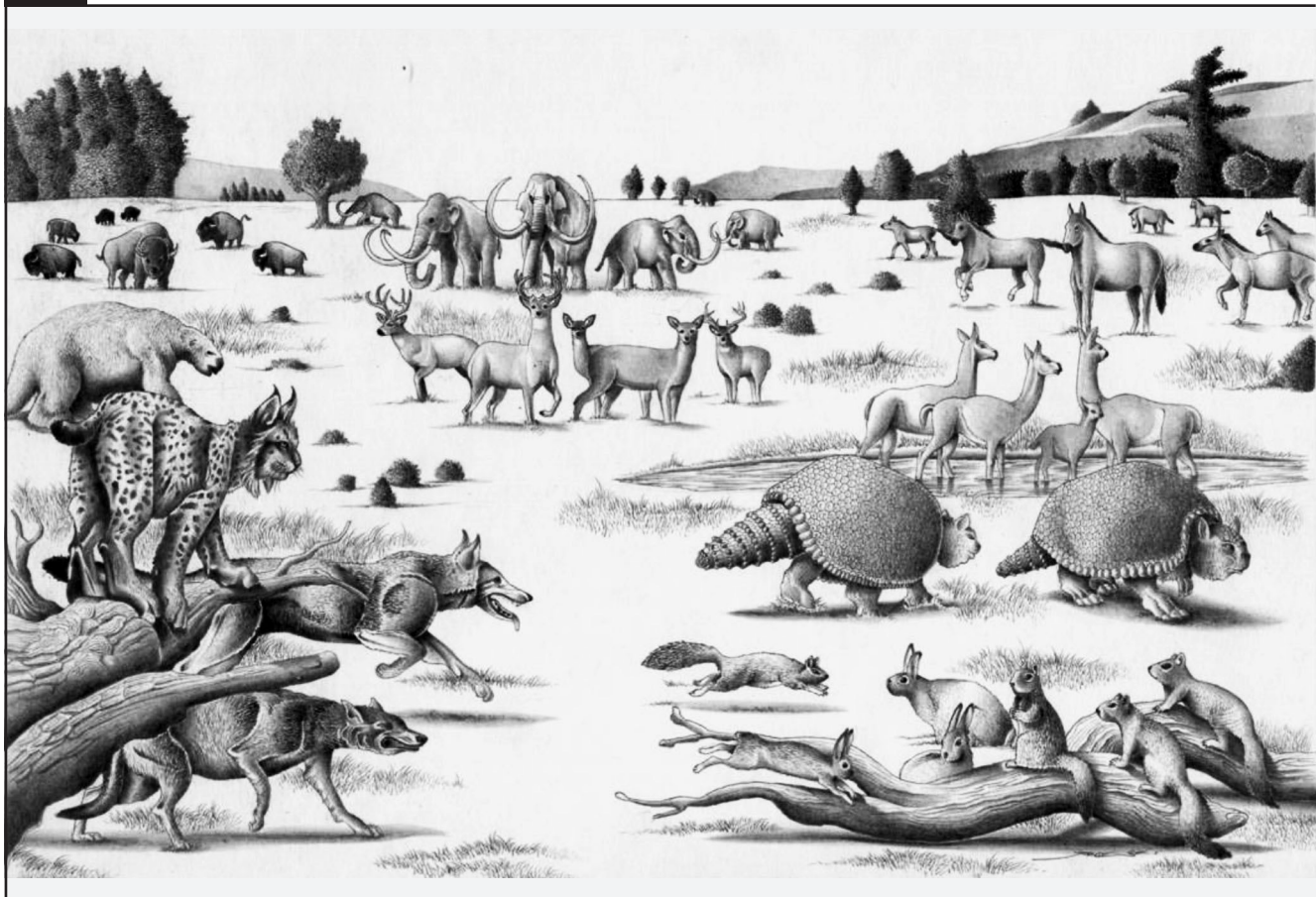
Por ejemplo, al comparar la dieta de los camellos que habitaron Hidalgo con la de los que vivieron en lo que ahora es la parte oeste de San Luis Potosí se observa que los primeros consumieron plantas suculentas tipo C3, a diferencia de los segundos que se sabe tuvieron un hábito alimentario dominado por plantas abrasivas tipo C4 (Pérez-Crespo *et al.*, 2011). Estas diferencias bien pueden estar asociadas al tipo y disponibilidad de los recursos presentes en esas zonas durante la segunda mitad del Pleistoceno; esto es, en Hidalgo prevalecieron las plantas de tipo C3, mientras que en San Luis Potosí las plantas C4.

Llama la atención que las comunidades de herbívoros del Pleistoceno hayan estado dominadas por formas de gran tamaño (denominadas megafauna); por ejemplo, mamuts y mastodontes que alcanzaron un peso superior a 2 500 kg. La caracterización del hábito alimentario en estas formas mediante el análisis de isótopos estables ha permitido reconocer de qué manera se repartieron los recursos alimenticios y así coexistir sin tener una fuerte competencia entre ellos. Los mamuts consumieron grandes cantidades de pastos C4, hábito semejante al que se observa hoy en día en el elefante asiático (*Elephas maximus*). Por su parte, se sabe que los mastodontes incluyeron en su dieta una gran variedad de plantas suculentas, raíces, semillas, frutos y pastos de tipo C3 en pequeñas cantidades, como ocurre actualmente en los elefantes africanos (*Loxodonta africana* y *Loxodonta cyclotis*) (Wilson y Reeder, 2005).

#### 4. Importancia en la biología de la conservación

En las últimas décadas el impacto de la actividad humana sobre los ecosistemas y la pérdida acelerada de la biodiversidad

**Figura 2.** Reconstrucción hipotética del ambiente y biota que habitó la región suroriental del estado de Hidalgo durante el Pleistoceno tardío.



Fuente: Víctor Manuel Bravo Cuevas.

se han convertido en foco de atención para la sociedad en general. En este sentido, la biología de la conservación tiene un papel importante en la propuesta de estrategias que conduzcan a un manejo responsable de los recursos naturales para reducir con ello el daño ocasionado a los ecosistemas, evitar la extinción de las especies y, de esta manera, preservar los bienes y servicios que los ecosistemas proporcionan a las poblaciones humanas (Van Dyke, 2008).

Para lograr resultados efectivos en el cuidado y preservación de estos recursos, es necesario contar con información acerca de los fenómenos que han ocasionado cambios en los ecosistemas y que han conducido a la pérdida de especies durante el pasado geológico. Es precisamente en este sentido que la investigación paleontológica aporta datos al respecto y, en particular, la reconstrucción de ambientes antiguos se ha convertido en una fuente de información relevante (Hadly y Barnosky, 2009).

La evidencia que se desprende de la interpretación de los datos de isótopos estables acerca del tipo de vegetación que existió en un área y las interacciones establecidas entre los integrantes de la comunidad biológica que en ella se desarrolló puede ser utilizada para conocer las respuestas biológicas de un ecosistema a disturbios de diversa índole, tales como cambios asociados al calentamiento global, así como a erupciones volcánicas, la actividad sísmica o tsunamis. Estos mismos fenómenos ocurren en la actualidad aunado a los efectos antrópicos y, se esperaría entonces que también ocurran en un futuro inmediato (Koch *et al.*, 2009). Con base en esto, la reconstrucción de un ambiente en el pasado geológico permite modelar y conocer la dinámica de los ecosistemas al paso del tiempo y, por lo tanto, lo que pudiese ocurrir en sus análogos actuales en función de los cambios ambientales inherentes al planeta y, sobre todo, de aquellos derivados de la actividad humana (figura 3).

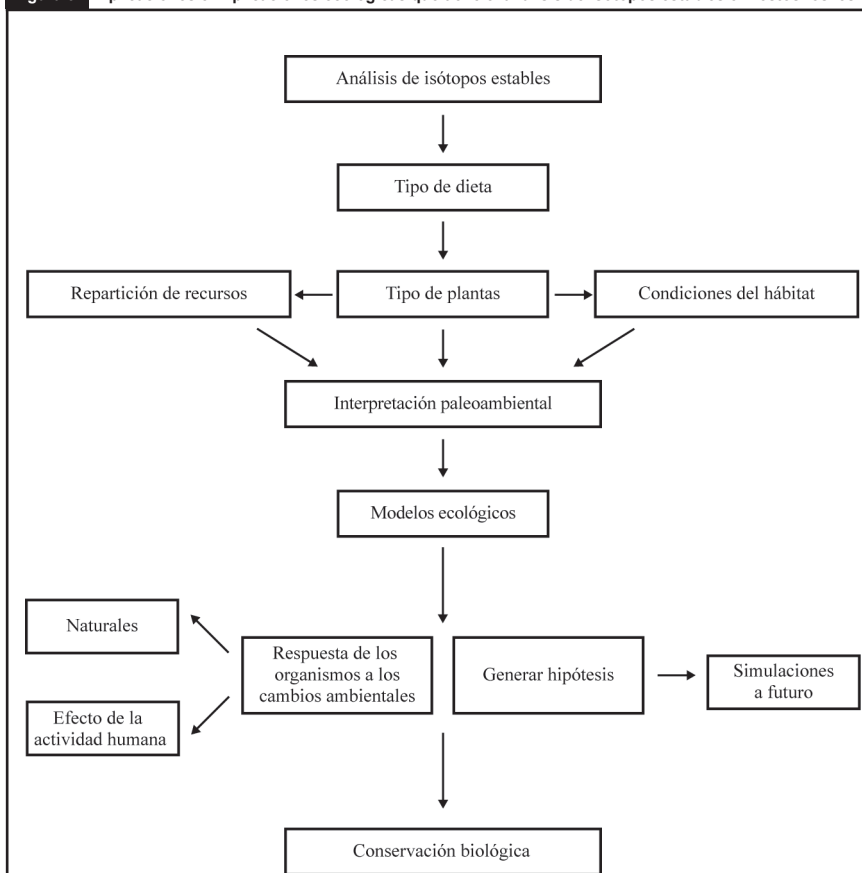
## Perspectivas

El análisis de isótopos estables aplicados en paleontología se ha consolidado como una herramienta sumamente

confiable para generar información ecológica en asociaciones fósiles. En México su aplicación es escasa y se ha basado principalmente en el análisis de isótopos de carbono y oxígeno. Por lo tanto, la realización de un mayor número de estudios que involucren a estos elementos y otros como el hidrógeno, carbono, nitrógeno, oxígeno y estroncio permitirá tener una idea más clara de los fenómenos bióticos y abióticos que han modelado la estructura de los ecosistemas al paso del tiempo. Por ejemplo, ayudaría a comprender mejor los procesos que ocasionaron que algunos organismos como los bisontes y los berrendos modificaran su amplia área de distribución a lo largo del territorio nacional durante el Pleistoceno y que quedaran restringidos en la actualidad a la parte norte de México. Por otra parte, aportaría información que permitiese entender por qué muchos de los grandes mamíferos se extinguieron en Norteamérica al final del Pleistoceno. Aunado a esto, se contaría con evidencia objetiva que podría ser utilizada para generar estrategias de conservación biológica que ayuden a contrarrestar la pérdida acelerada de la biodiversidad en nuestro país.



**Figura 3.** Aplicaciones e implicaciones ecológicas que tiene el análisis de isótopos estables en restos fósiles.



Fuente: elaboración propia.

- Begon, M., Harper, J. L., Townsend, C. R. (1999). *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. España: Ediciones Omega.
- Behrensmeyer, A. K., Damuth, J. D., DiMichele, W. A., Potts, R., Sues, H. -D., Wing, S. L. (1992). *Terrestrial ecosystems through time*. Chicago: University of Chicago Press.
- Benton, M. J. (2005). *Vertebrate palaeontology*. Oxford: Blackwell Publishing.
- Benton, M. J. y Harper, D. A. (2009). *Introduction to paleobiology and the fossil record*. U. K.: Blackwell Publishing.
- Bravo-Cuevas, V. M., Cabral-Perdomo, M. A., Ortiz-Caballero, E. y Priego-Vargas, J. (2009). La megafauna del Pleistoceno, en K. A. González-Rodríguez., C. Cuevas-Cardona, J. M. Castillo-Cerón (Eds.). *Los fósiles del estado de Hidalgo*. Hidalgo: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Bravo-Cuevas, V. M., 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. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 28(1), 65-82.
- Bravo-Cuevas, V. M., Jiménez-Hidalgo, E., Cuevas-Ruiz, G. E. y Cabral-Perdomo, M. A. (2012). A small *Hemiauchenia* from the late Pleistocene of Hidalgo, central Mexico. *Acta Palaeontológica Polonica*, 57(3), 497-508.
- Brenchley, J. P. y Harper, D. A. (1998). *Paleoecology: ecosystems, environments and evolution*. London: Chapman & Hall.
- Briggs, D. y Crowther, P. R. (2001). *Paleobiology II*. U.K.: Blackwell Science Ltd.
- Ceballos, G., Arroyo-Cabral, J. y Ponce, E. (2010). Effects of Pleistocene environmental changes on the distribution and community structure of the mammalian fauna of Mexico. *Quaternary research*, 73, 464-473.
- Cerling, T. E., Harris, J. M., MacFadden, B. J., Leakey, M. G., Quade, J., Eisenmann, V. y Ehleringer, J. R. (1997). Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature*, 389, 153-158.
- Feranec, R. S. (2007). Stable carbon isotope values reveal evidence of resource partitioning among ungulates from modern C3-dominated ecosystems in North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 252, 575-585.
- Fries, C. Jr. (1962). Hoja Pachuca 14q-e(11) con resumen de la geología de la Hoja Pachuca, estados de Hidalgo y México. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Geología. Carta Geológica de México. Serie 1:100 000. Mapa con texto explicativo.
- Ferrusquía-Villafranca, I., Arroyo-Cabral, J., Martínez-Hernández, E., Gama-Castro, J., Ruiz-González, J., Placo, O. J. y Johnson, E. (2010). Pleistocene mammals of Mexico: a critical review of regional chronofaunas, climate change response and biogeographic provinciality. *Quaternary International*, 217(1-2), 53-104.
- Hadly, E. A. y Barnosky, A. D. (2009). Vertebrate fossil and the future of conservation biology, en G. P. Dietl y K. W. Flessa (eds.). *Conservation paleobiology: using the Past to Manage for the Future*. The Paleontological Society (pp. 39-59).
- Hoppe, K. A., Paytan, A. y Chamberlain, P. (2006). Reconstructing grassland vegetation and paleotemperatures using carbon isotope ratios of bison tooth enamel. *Geology*, 34(8), 649-652.
- Koch, P. L. (1998). Isotopic reconstruction of past continental environments. *Annual Review Earth Planetary Sciences*, 26, 573-613.
- Koch, P. L. (2007). Isotopic study of the biology of modern and fossil vertebrates, en R. Michener y K. Lajtha (eds.). *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Oxford: Blackwell publishing Ltd.
- Koch, P. L., Diffenbaugh, N. S. y Hoppe, K. A. (2004). The effects of late Quaternary climate and pCO2 change on C4 plant abundance in the south-central United States. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207, 331-357.
- Koch, P. L., Fox-Dobbs, K., Newsome, S. (2009). The isotopic ecology of fossil vertebrates and conservation paleobiology, en G. P. Dietl y K. W. Flessa (eds.). *Conservation paleobiology: using the past to manage for the future*. The Paleontological Society (pp. 95-112).
- López-Ramos, E. (1972). Carta geológica del Estado de Hidalgo. Escala 1:500 000: México, D. F., Instituto de Geología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie de Cartas Geológicas Estatales.
- MacFadden, B. J. (2000). Cenozoic mammalian herbivores from the Americas: reconstructing ancient diets and terrestrial communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 33-59.
- MacFadden, B. J. y Cerling, T. (1996). Mammalian herbivore communities, ancient feeding ecology, and carbon isotopes: a 10-million years sequence from the Neogene of Florida. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(1), 103-115.
- Pérez-Crespo, V. A., Arrollo-Cabral, J., Alva-Valdivia, L. M., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E. (2011). Datos isotópicos ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ ) de la fauna pleistocénica de la Laguna de las Cruces, San Luis Potosí, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 29(2), 299-307.
- Van de Vijver, A. D. C., Foley, C. A. y Olff, H. (1999). Changes in the woody component of an East African savanna during 25 years. *Journal of Tropical Ecology*, 15, 545-564.
- Van Dyke, F. (2008). *Conservation biology: foundations, concepts, applications*. EE. UU.: Springer Science and Business Media.
- Wilson, D. E. y Reeder, D. M. (2005). *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference* (3a ed.). EE. UU.: The Johns Hopkins University Press.