

# Taxonomía y hábito alimentario de *Equus conversidens* (Perissodactyla, Equidae) del Pleistoceno Tardío (Rancholabreano) de Hidalgo, centro de México

Víctor M. Bravo-Cuevas<sup>1,\*</sup>, Eduardo Jiménez-Hidalgo<sup>2</sup> y Jaime Priego-Vargas<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Museo de Paleontología, Área Académica de Biología, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Ciudad Universitaria s/n, Carretera Pachuca-Tulancingo km 4.5, C.P. 42184 Pachuca, Hidalgo, México.

<sup>2</sup> Laboratorio de Paleobiología, Instituto de Recursos, campus Puerto Escondido, Universidad del Mar, C.P. 71980 Km 2.5 Carretera Puerto Escondido – Oaxaca, México.

<sup>3</sup> Licenciatura en Biología, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Ciudad Universitaria s/n, Carretera Pachuca-Tulancingo Km 4.5, C.P. 42184 Pachuca, Hidalgo, México.

\*vbravo@uaeh.edu.mx

## RESUMEN

El estudio comparado de material craneal y dental perteneciente a équidos, recuperado de sedimentos pleistocénicos innominados de origen fluvio-lacustre ubicados en la parte suroriental de Hidalgo, permitió caracterizar y asignar la muestra disponible a *Equus conversidens*. Este registro aporta evidencia adicional acerca de la amplia distribución que tuvo esta especie a lo largo del territorio nacional y del subcontinente Norteamericano en conjunto durante los últimos dos millones de años. Por otra parte, la interpretación del hábito alimentario mediante la implementación del método de mesodesgaste, reveló que el patrón de desgaste observado en los elementos dentales considerados en el análisis, caracterizado por una combinación de relieve oclusal bajo y cúspides romas, es estrechamente cercano al que distingue a la especie pacerora reciente *Bison bison*. Los resultados obtenidos indican que la población de équidos hidalguense tuvo una dieta conformada predominantemente por recursos abrasivos con un alto contenido de sílice y/o fitolitos (pastos, polvo y/o arena). El comportamiento alimentario propuesto evidencia la presencia de zonas de vegetación abierta en lo que ahora es parte del centro de México durante la segunda mitad del Pleistoceno; aunado a esto, las formas herbívoras asociadas al registro de équidos sugieren que, además de áreas donde posiblemente predominaron los pastos y otras herbáceas, también existieron zonas más arboladas, lo cual es indicativo de un hábitat heterogéneo.

Palabras clave: *Equus*, mesodesgaste, hábito alimentario, Pleistoceno, Hidalgo, centro de México.

## ABSTRACT

A comparative study of equid cranial and dental material, recovered from unnamed fluvio-lacustrine deposits of late Pleistocene age that crop out in southeastern Hidalgo, allowed to assign the fossil sample to *Equus conversidens*. The record gives additional evidence on the widespread distribution of this species throughout the North American subcontinent during the last two million years. On the other hand, we evaluated the dietary behavior of this *Equus* population from Hidalgo by the extended mesowear analysis method. The observed mesowear pattern is comparable to that of the recent grazer species *Bison bison*.

*These species display a particular combination of low occlusal relief and blunt cusps. This suggests that the horse population from Hidalgo was a grass feeder that incorporated abrasive food items into its diet (grass and/or extrinsic grit). The results provide evidence for the existence of local grazing habitats in central Mexico during the late Pleistocene; furthermore, the associated herbivore fauna indicates wooded areas as well, thus suggesting a heterogeneous habitat.*

*Key words: Equus, mesowear, dietary behavior, Pleistocene, Hidalgo, central Mexico.*

## INTRODUCCIÓN

El género *Equus* se diferenció en varios linajes a finales del Plioceno y alcanzó su mayor diversidad específica durante el Pleistoceno (MacFadden, 1992). Actualmente está representado por ocho especies en las que se incluyen los caballos, las cebras y los asnos (Wilson and Reeder, 2005).

Desde mediados del siglo XIX hasta finales del siglo pasado, se nombraron alrededor de 50 especies de *Equus* en Norteamérica (Kurtén y Anderson, 1980, Winans, 1989); aproximadamente el 55% de esta diversidad se consideraba presente en el Pleistoceno de México (Barrios-Rivera, 1985; Álvarez y Ocaña, 1987). La caracterización e identidad de las especies nominales hasta ese momento conocidas se estableció con base en material fósil insuficiente y mediante apreciaciones morfológicas aparentemente diagnósticas según el criterio del investigador; asimismo, en la mayoría de los casos se eludió la variación intraespecífica relacionada con la edad, sexo y/o estado ontogenético (e.g. Mooser, 1958; Mooser y Dalquest, 1975; Dalquest, 1978; Kurtén y Anderson, 1980).

Hace poco más de una década, el análisis filogenético y estadístico de caracteres craneales, dentales y/o poscraneales, reveló la gran cantidad de variación intraespecífica existente en *Equus*, lo cual llevó a reducir drásticamente el número de especies incluidas previamente en el género (cf. Bennett, 1980; Eisenmann, 1980; Winans, 1985, 1989; Azzaroli, 1998). Winans (1989) reorganizó el registro de especies norteamericanas en cinco grupos taxonómicos, basándose en un estudio multivariado de caracteres cuantitativos observados en ejemplares recuperados de localidades del Pleistoceno de Estados Unidos, así como del norte y centro de México. Por su parte, Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros (1994), implementaron una estrategia metodológica semejante en material de équidos de la Fauna El Cedazo del Pleistoceno de Aguascalientes, cuyos resultados condujeron a considerar que la muestra estudiada pertenecía a una misma población que adscribieron a *E. conversidens*; asimismo, argumentaron que para ese momento se trataba de la única especie válida para el Pleistoceno de México (op. cit., p. 103). Alberdi y colaboradores (2003) propusieron mediante un análisis morfométrico y morfológico de material de équidos recuperado de la localidad El Cedral del Pleistoceno Tardío de San Luis Potosí, la existencia de tres especies de caballo que distinguieron con base en su tamaño, las cuales incluyen a *Equus mexicanus* (talla

grande), *E. conversidens* (talla mediana) y *Equus* sp. (talla pequeña); ésta última se asignó a *E. tau* (Melgarejo-Damián y Montellano-Ballesteros (2008), especie que Azzaroli (1998) sinonimizó con *E. francisci* por considerar que el ejemplar tipo de *E. tau* es inadecuado. Por su parte, Carranza-Castañeda y Roldán-Quintana (2007) identificaron a *Equus excelsus* a partir de ejemplares dentales recuperados de la cuenca de Moctezuma, Pleistoceno Tardío de Sonora. Recientemente, con base en diversos ejemplares dentales y poscraneales se identificaron cuatro especies de *Equus* en el Pleistoceno Tardío de Chapala, Jalisco: *Equus conversidens*, *E. cf. E. francisci*, *E. ?excelsus* y *E. niobrarenensis* (Lucas, 2008a).

La información disponible indica que la taxonomía de *Equus* del Pleistoceno de México se ha precisado y complementado al paso del tiempo; asimismo, conduce a considerar que en el territorio nacional existieron cuatro o cinco especies de caballos durante los últimos dos millones de años, a saber: *Equus tau* (o *E. francisci*), *E. conversidens*, *E. excelsus*, *E. niobrarenensis* y *E. mexicanus*.

Por otra parte, la interpretación de hábitos alimentarios en diversos grupos de ungulados fósiles se ha convertido en una fuente de información relevante acerca de la disponibilidad de recursos alimenticios en un área determinada, así como de la repartición de los mismos entre los integrantes de una comunidad de mamíferos herbívoros. De igual manera, proporciona evidencia útil en la interpretación de ambientes terrestres y dinámica de los ecosistemas antiguos (e.g., Cerling et al., 1997; Connin et al., 1998; Strömberg, 2002; Fortelius et al., 2002; Janis et al., 2002; Passey et al., 2002; Retallack, 2007).

Los métodos para establecer hábitos alimentarios incluyen la comparación directa con formas recientes, la aplicación de los principios básicos funcionales del aparato masticador (e.g., Rensberger et al., 1984; Fortelius, 1985), el estudio de isótopos de carbón en esmalte dental (e.g., MacFadden y Cerling, 1996; Cerling et al., 1997; Cerling y Harris, 1999), así como el análisis del patrón de desgaste dental a nivel microscópico y/o macroscópico (e.g., Hayek et al., 1992; Fortelius y Solounias, 2000; Solounias y Semprebon, 2002; Kaiser y Solounias, 2003; Kaiser et al., 2003; Semprebon et al., 2004). En México, esta línea de investigación apenas comienza a desarrollarse y, hasta la fecha, destaca un reporte sobre el análisis de patrones de desgaste dental para inferir el comportamiento dietario en équidos hiparionines del Mioceno de Oaxaca (Bravo-Cuevas y Priego-Vargas, 2009), así como una investigación

de la dieta del mamut y los caballos del Pleistoceno Tardío de San Luis Potosí con base en isótopos de carbón (Pérez-Crespo *et al.*, 2009).

El presente estudio tiene como propósito caracterizar e identificar el material fósil de équidos recuperado de localidades pleistocénicas ubicadas en lo que ahora es la parte suroriental del territorio hidalguense. Asimismo, interpretar el régimen dietario de la población implicada mediante el método de mesodesgaste, incluyendo una comparación del hábito alimentario caracterizado en especies seleccionadas de *Equus* del Pleistoceno de Norteamérica.

## ÁREA DE ESTUDIO

El material objeto de este estudio procede de cinco localidades fosilíferas ubicadas en la parte suroriental de Hidalgo que incluyen: Las Cajas (HGO-46): 20°07'31.7" Lat. N – 98°58'07.1" Long. O, 2140 msnm; El Barrio (HGO-47): 20°07'41" Lat. N – 98°56'02.7" Long. O, 2184 msnm; Barranca Piedras Negras (HGO-23): 20°03'03" Lat. N – 98°37'23" Long. O, 2460 msnm; Barranca del Berrendo (HGO-28): 20°01'20.7" Lat. N – 98°37'37.9" Long. O, 2458 msnm y Barranca San Agustín (HGO-29): 20°00'27.7" Lat. N – 98°37'59.9" Long. O, 2467 msnm (Figura 1). En esta región del territorio hidalguense están expuestas rocas volcánicas y volcanosedimentarias del Terciario y Cuaternario (INEGI, 1992). En particular, se reconocen depósitos sedimentarios innominados del Cuaternario que forman abanicos aluviales y rellenos de valle, los cuales consisten en arcillas y limos pobremente consolidados, con intercalaciones irregulares de gravas compuestas por clastos que varían en tamaño de guijarros a bloques y composición intermedia a máfica (Bravo-Cuevas, 2002). Los restos fósiles proceden de sedimentos con esta constitución material (Figura 2); también se han recuperado ejemplares pertenecientes a reptiles, roedores, osos, lobos, armadillos gigantes, perezosos terrestres, camélidos, berrendos, cérvidos, bisontes, mamuts

y mastodontes (Castillo-Cerón *et al.*, 1996; Bravo-Cuevas, 2001, 2002; Bravo-Cuevas *et al.*, 2009; Cabral-Perdomo, 2001). La presencia de elementos pertenecientes al género *Bison*, fósil índice de la segunda mitad del Pleistoceno, señala una edad equivalente al Rancholabreano en la Cronología Norteamericana de Mamíferos (Bell *et al.*, 2004).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Caracterización taxonómica

Los ejemplares pertenecientes a équidos que se consideran en la presente investigación forman parte de la Colección de Macromamíferos del Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAHMP). La muestra consistió en dos cráneos con series dentales completas, un fragmento de basicráneo, un fragmento de maxilar con series dentales completas, diez fragmentos mandibulares y 49 dientes aislados (33 superiores y 16 inferiores).

Para cada uno de los elementos craneales y dentales se evaluó un conjunto de caracteres configuracionales y métricos utilizados ampliamente en la sistemática de Equidae (Benett, 1980; MacFadden, 1984; Eisenmann *et al.*, 1988; Hulbert, 1989; Hulbert y MacFadden, 1991; Kelly, 1995, 1998). La nomenclatura craneal es de Benett (1980) y la de la dentadura corresponde a MacFadden (1984). Las medidas se tomaron con una cinta métrica flexible de 1 m de longitud graduada en centímetros y un calibrador digital electrónico marca General MG con un intervalo de medición 0-150 mm y 0.01 mm de resolución.

La muestra fósil hidalguense se comparó con elementos craneales y dentales de *Equus* albergados en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IGM); así como en descripciones originales e ilustraciones presentadas en Gidley (1901), Hibbard (1955), Mooser y Dalquest

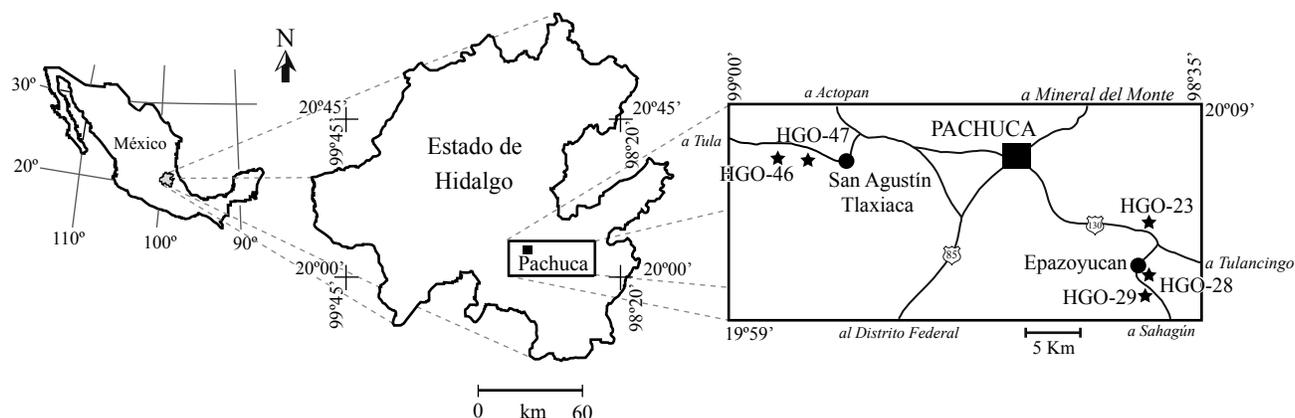


Figura 1. Mapa índice del estado de Hidalgo en el que se destaca el área de estudio en la parte suroriental del territorio hidalguense. Se indican las localidades de las cuales procede el material fósil de équidos. HGO-46, Las Cajas; HGO-47, El Barrio; HGO-23, Barranca Piedras Negras; HGO-28, Barranca del Berrendo; HGO-29, Barranca San Agustín.

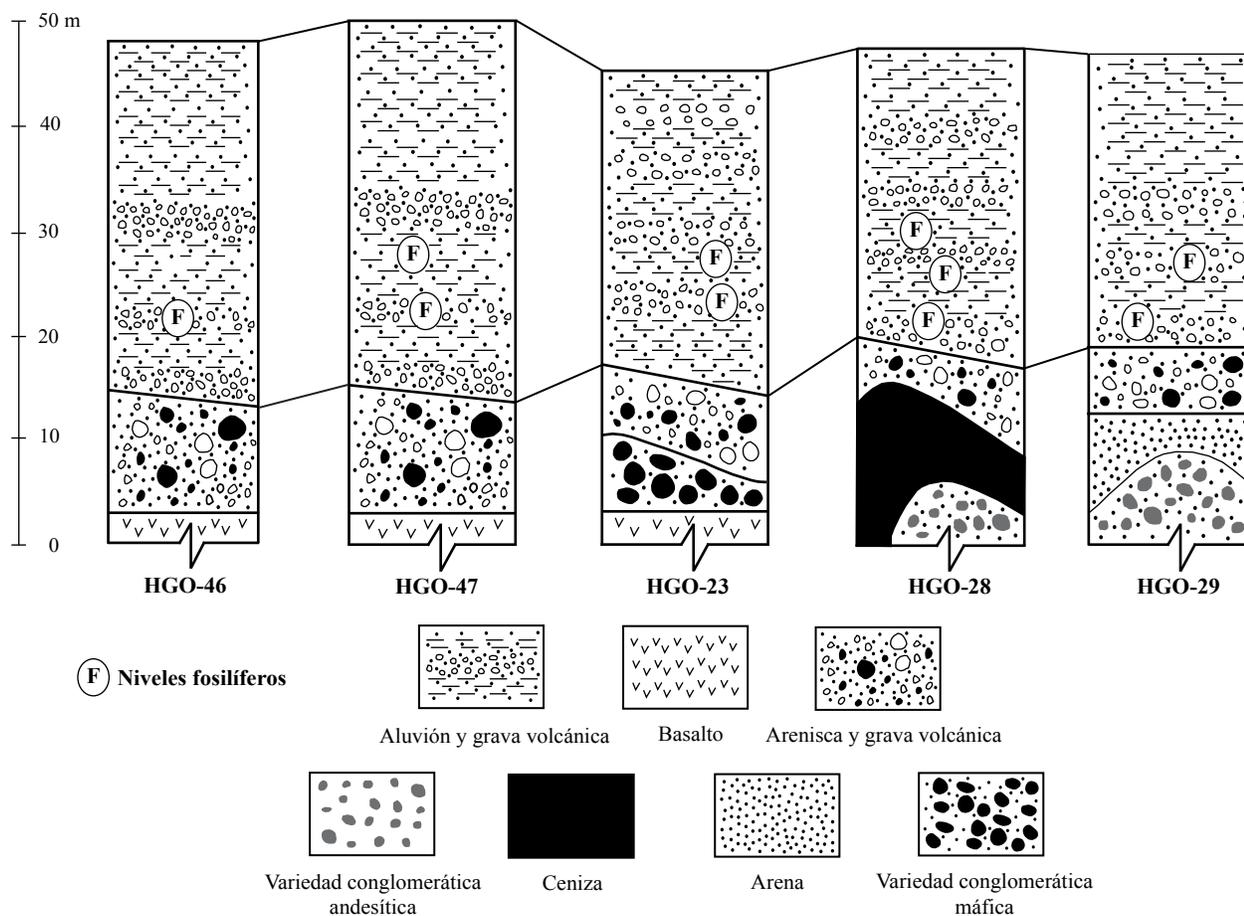


Figura 2. Secciones estratigráficas esquemáticas y correlación de la secuencia portadora del registro fósil de équidos del Pleistoceno de Hidalgo. Las localidades incluyen: HGO-46, Las Cajas; HGO-47, El Barrio; HGO-23, Barranca Piedras Negras; HGO-28, Barranca del Berrendo; HGO-29, Barranca San Agustín.

(1975), Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros (1994) y Carranza-Castañeda y Roldán-Quintana (2007).

### Análisis de mesodesgaste

En el presente estudio el hábito alimentario se caracterizó mediante un análisis de mesodesgaste, dado que la muestra disponible ( $N > 10$  ejemplares en un estado de desgaste moderado) es adecuada para obtener un registro confiable de la preferencia dietaria de la población implicada, y se trata de una técnica robusta y poco costosa (*cf.* Fortelius y Solounias, 2000; Kaiser *et al.*, 2000). La estrategia metodológica implementada consiste en la evaluación a simple vista del desgaste que sufren los molariformes por el contacto diente – diente (“*attrition*”) y diente – alimento (“*abrasion*”) (Fortelius y Solounias, 2000). En este caso en particular se aplicó para la combinación de posiciones dentales P4, M1, M2 y M3 (Kaiser y Solounias, 2003). Las variables convencionales de mesodesgaste, relieve oclusal (RO) y forma de las cúspides (FC), se evaluaron en cada uno de los ejemplares dentales considerados en el análisis. El relieve oclusal se refiere a la diferencia de altura existente

entre las cúspides y los valles que forman al ectolofa, el cual se reconoce como alto (al) o bajo (bj). La forma de las cúspides se refiere a la configuración del paracono y metacono, la cual puede considerarse aguzada (a), redondeada (r) o roma (ro) (*sensu* Fortelius y Solounias, 2000). El método utilizado es sensible al desgaste dental y, por lo tanto, se excluyeron elementos dentales sin desgastar, ligeramente desgastados y en un estado de desgaste avanzado (Fortelius y Solounias, 2000; Kaiser *et al.* 2003; Rivals *et al.*, 2007); los estados de desgaste se determinaron siguiendo a Kelly (1998, p. 1-2). Con base en esto, solamente se incluyeron 22 molariformes superiores en un estado de desgaste moderado y sin intemperizar.

Se realizó un análisis de cúmulos para conocer el grado de similitud entre el patrón de mesodesgaste de la muestra hidalguense con el de 15 especies de ungulados recientes con hábitos alimentarios conocidos; cabe señalar que se obtuvo el mismo patrón al incluir los 27 taxones actuales considerados en Fortelius y Solounias (2000, tabla 1, p. 4-5). Asimismo, se incorporaron las poblaciones de *Equus capensis* y *Equus mosbachensis* del Pleistoceno de Sudáfrica y Francia respectivamente; esto con la finalidad de comparar con formas pleistocénicas pertenecientes al

género *Equus*, cuyo hábito alimentario se ha interpretado con base en el método de mesodesgaste (cf. Kaiser y Franz-Odenaal, 2004).

Por otra parte, se aplicó la prueba de *ji*-cuadrada para reconocer diferencias en las frecuencias absolutas del relieve oclusal y la forma de las cúspides; de igual manera, se generaron histogramas de las variables %al, %b, %a, %r, %ro, para comparar el patrón de mesodesgaste entre la población de équidos hidalguense y especies seleccionadas, tanto fósiles como recientes. En todos los casos los datos se procesaron en el programa *Statistica*'98®.

Finalmente, se determinó el coeficiente de mesodesgaste de la muestra hidalguense con base en la codificación propuesta en Rivals y Semprebon (2006) y Rivals *et al.* (2007). Para tal efecto, se consideraron los siguientes coeficientes: 0, combinación de relieve alto y cúspides aguzadas; 1, combinación de relieve alto y cúspides redondeadas; 2, combinación de relieve bajo y cúspides redondeadas; 3, combinación de relieve bajo y cúspides romas. El coeficiente estimado se comparó con el de 54 especies de ungulados recientes graficados en Rivals y Semprebon (2006).

Las abreviaturas utilizadas en el texto incluyen: UAHMP, Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo; IGM, Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México; Lmc, longitud máxima del cráneo; Amc, anchura máxima del cráneo; IH, índice de hipsodoncia; RC, radio de curvatura en los molariformes superiores; LAP/lap, longitud anteroposterior dentadura superior/inferior; AT/at, anchura transversa dentadura superior/inferior; LPr, longitud del protocono; APr, anchura del protocono; lmm, longitud metacónido-metastílido; I, izquierdo; D, derecho; i, incisivo; c, canino; P/p, premolares superiores/inferiores; M/m, molares superiores/inferiores; N, número de ejemplares; X, promedio; S, desviación estándar; V, varianza, RO, rango observado.

## PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Familia Equidae Gray, 1821

Subfamilia Equinae Gray, 1821

Tribu Equini Gidley, 1907

Género *Equus* Linnaeus, 1758

***Equus conversidens* Owen, 1869**

Figuras 3 - 5, Tablas 1 - 4

**Material referido.** Localidad "Las Cajas" (HGO 46): UAHMP-926, fragmento de basicráneo; UAHMP-949, mandíbula con series dentales izquierda y derecha con p2-m3; UAHMP-935, P2I; UAHMP-1914, M1D; UAHMP-1912, M2I; UAHMP-1911, M2I; UAHMP-1913, P2I; UAHMP-902, M1D; UAHMP-507, p4I; UAHMP-903, m2D. Localidad "El Barrio" (HGO-47): UAHMP-1116, cráneo con series dentales completas; UAHMP-957, mandíbula con series dentales izquierda y derecha con p2-m3,

i3I y c1I; UAHMP-597, mandíbula con series dentales izquierda y derecha con p2-m3; UAHMP-1916, fragmento de mandíbula con serie dental derecha con p2, p3, dp4, m1- m3; UAHMP-1109, fragmento de mandíbula con i2, p2-m3 derechos y c1, i1-i3 izquierdos; UAHMP-2706, P2D; UAHMP-900, P4I; UAHMP-1125, P3D; UAHMP-2709, P4I; UAHMP-1123a, P4D; UAHMP-1123b, M1D; UAHMP-2711, P4I; UAHMP-1910, M2D; UAHMP-2705, M2I; UAHMP-1124, M3I; UAHMP-2704, m1I o m2I; UAHMP-2708, m3D; UAHMP-2710, p3I. Localidad "Barranca Piedras Negras" (HGO 23): UAHMP-181, p4I; UAHMP-179, P3D; UAHMP-409, M3D. Localidad "Barranca del Berrendo" (HGO 28): UAHMP-509, cráneo con series dentales completas; UAHMP-403, fragmento de mandíbula con serie dental derecha p3-m3; UAHMP-508, fragmento de mandíbula con serie dental derecha p2-m2; UAHMP-950, fragmento de mandíbula con serie dental derecha p2-m3; UAHMP-943, M3D; UAHMP-941, P2D; UAHMP-942, P4I; UAHMP-314, P4D; UAHMP-317, M3D; UAHMP-939, M2D; UAHMP-905, P3D; UAHMP-901, M1I; UAHMP-909, M1D; UAHMP-319, M1I; UAHMP-320, M3I; UAHMP-945, m2D; UAHMP-390, m3D; UAHMP-215, p3I; UAHMP-353, p4I; UAHMP-944, m3I; UAHMP-326, m3D. Localidad "Barranca San Agustín" (HGO 29): UAHMP-504, mandíbula con serie dental derecha p2-m3; UAHMP-417, P4I; UAHMP-491, M1I; UAHMP-415, M1I; UAHMP-510, M3D; UAHMP-418, p4I; UAHMP-495, p4D; UAHMP-932, p3I; UAHMP-414, fragmento de mandíbula con m2I-m3I; UAHMP-416, m3I.

**Alcance geocronológico y distribución geográfica.** Esta especie estuvo ampliamente distribuida a lo largo del subcontinente de Norteamérica durante el Pleistoceno Temprano al Rancho Labreano (1.8 - 0.011 Ma), desde Canadá, cubriendo una buena parte de las Grandes Planicies y la Gran Cuenca, hasta el extremo meridional de México (Kurtén y Anderson, 1980; Carbot-Chanona y Vázquez-Bautista, 2006); asimismo, se tiene registrada para el Pleistoceno de El Salvador (Cisneros, 2005), Honduras (Jackson y Fernández, 2005; Lucas, 2008b) y Costa Rica (Valerio y Laurito, 2004).

**Descripción.** *Cráneo* (Figura 3). La descripción del cráneo se basa fundamentalmente en UAHMP-509, debido a que UAHMP-1116 exhibe un hundimiento en el último tercio del lado izquierdo que provocó un desplazamiento de aproximadamente 5° grados con respecto al plano sagital.

El ejemplar UAHMP-509 tiene una longitud de 570 mm y anchura de 230 mm; está alargado en sentido anteroposterior y comprimido en sentido dorsoventral; este elemento carece de dolicocefalia opistótica. El diastema es largo con una longitud de 59 mm. La serie de los incisivos es recta y los elementos que la integran son subiguales en tamaño, mientras que los caninos están más cercanos al I3 (ca. 22 mm) y más alejados del P2. El hocico es corto (ocupa menos del 25% de la longitud máxima) y moderadamente ancho. Los nasales tienen una configuración semejante a

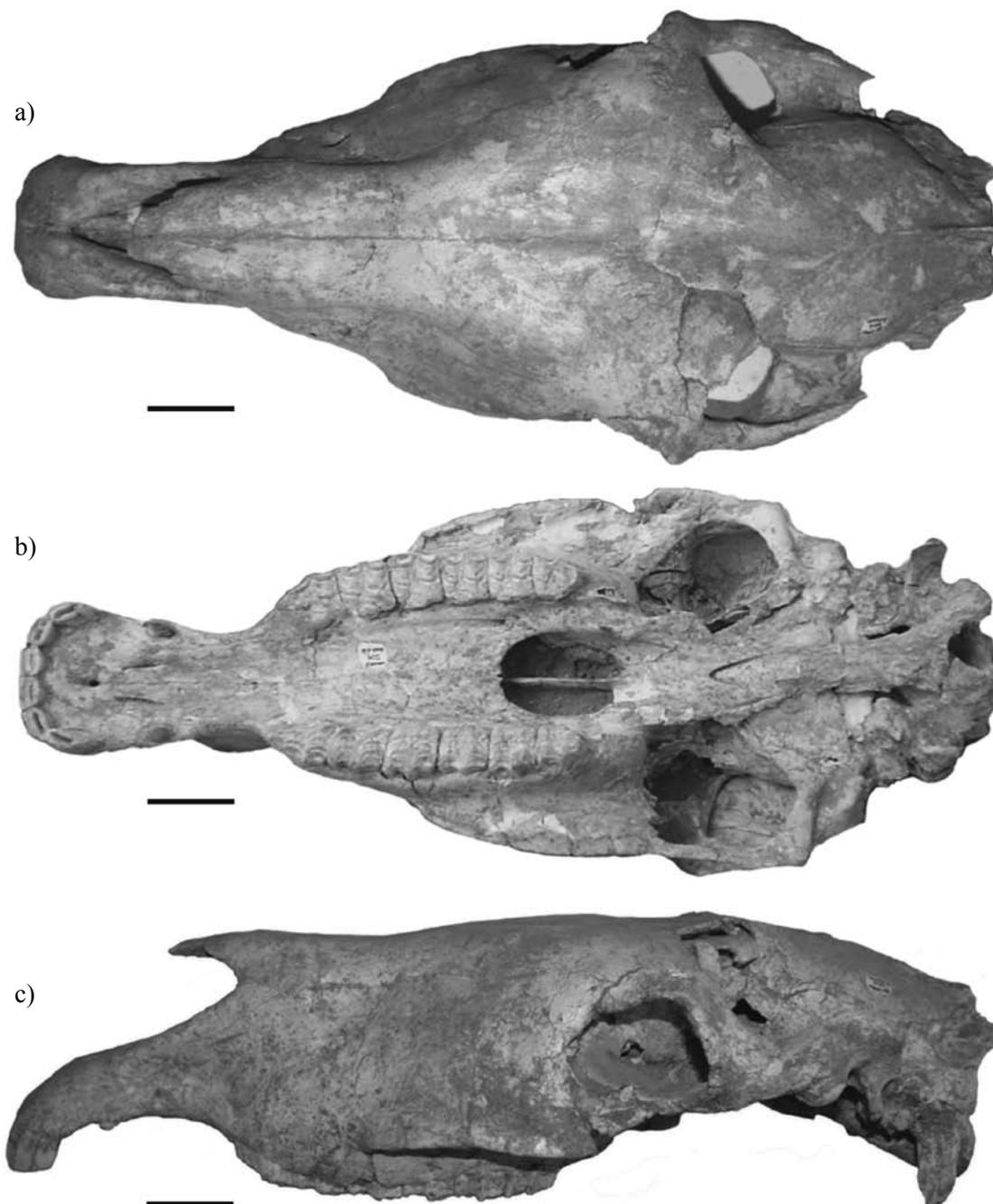


Figura 3. Configuración craneal de *Equus conversidens* del Pleistoceno de Hidalgo. Vistas dorsal (a), ventral (b) y lateral (c) de UAHMP- 509, cráneo con series dentales completas (anterior: izquierda; posterior: derecha). Barras de escala: 5 cm.

un triángulo isósceles, son alargados y ocupan aproximadamente el 15% de la longitud máxima; en UAHMP-509 la porción anterior de estos elementos está rota. El rostro es poco profundo, dado que el nasomaxilar ocupa menos del 25% de la longitud máxima. Ambos ejemplares carecen de fosa dorsal preorbital. La cresta facial es robusta y en UAHMP-1116 está rota en su extremo anterior. La prominencia supraorbital está bien desarrollada en UAHMP-509, mientras que UAHMP-1116 carece de esta estructura. La

apófisis cigomática es redondeada y robusta. La barra postorbital está inclinada unos  $25^\circ$  con respecto al plano horizontal. El complejo mastoideo - paramastoideo y la parte mastoidea del hueso temporal están en posición anterior al meato auditivo externo. La muesca postglenoidea se localiza anterior al meato auditivo externo, mientras que la cresta temporal es estrecha. La flexión craneal es fuerte, dado que el ángulo que forma el basisfenoides con respecto al plano horizontal de la serie dental molariforme es mayor a  $15^\circ$ . La

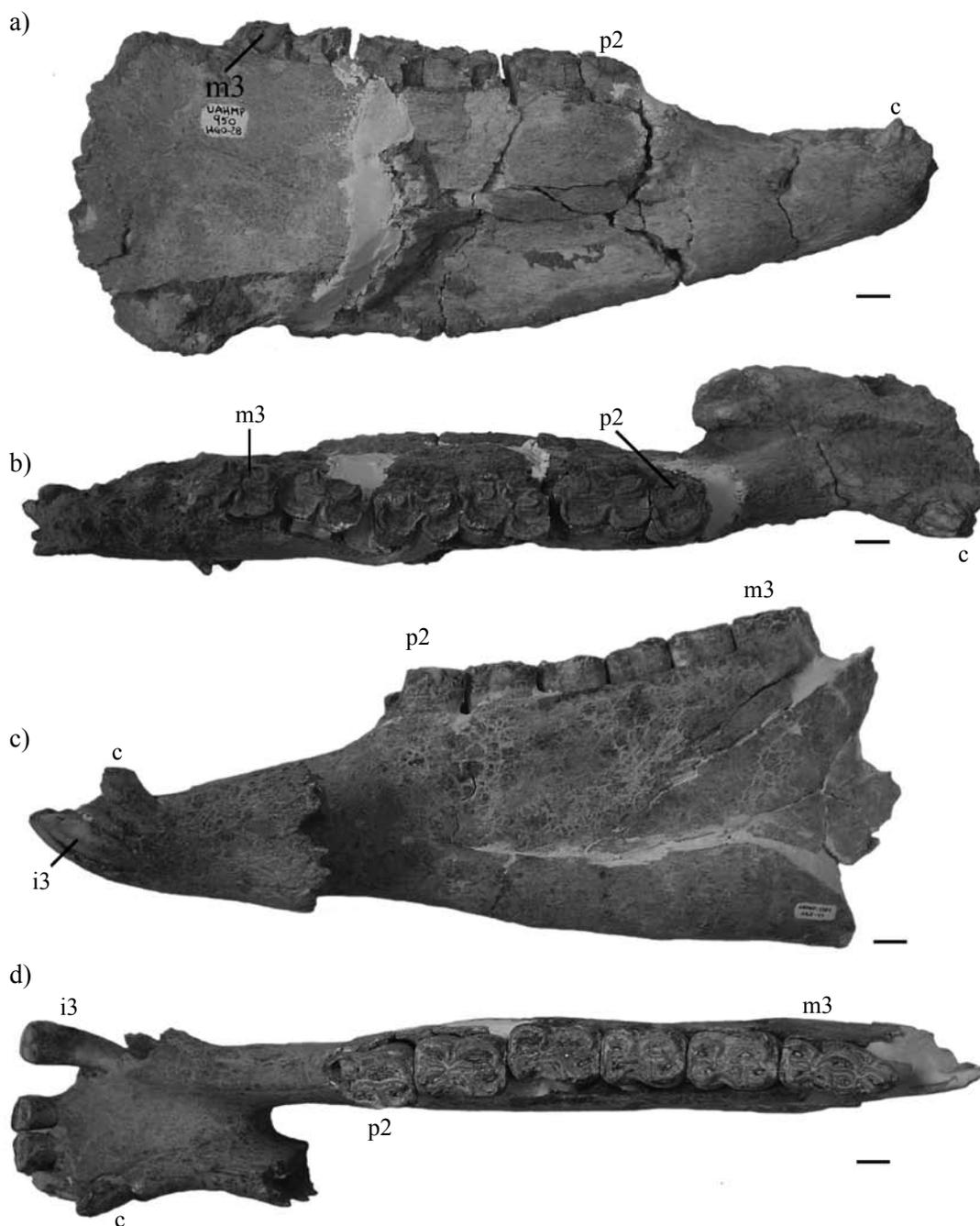


Figura 4. Fragmentos mandibulares de *Equus conversidens* del Pleistoceno de Hidalgo. Vistas lateral (a) y oclusal (b) de UAHMP-950, fragmento de mandíbula con serie dental derecha p2-m3 (anterior, derecha; posterior, izquierda). Vistas medial (c) y oclusal (d) de UAHMP-1109, fragmento de mandíbula con i2, p2-m3 derechos y c1, i1-i3 izquierdos (anterior, izquierda; posterior, derecha). Barras de escala: 1 cm.

cresta lamboidea es trapezoidal. El complejo basicraneal es grande, considerando que la cresta lamboidea, occipucio y cóndilos occipitales ocupan más del 60% del basicráneo.

**Mandíbula** (Figura 4). Los elementos pertenecientes a este elemento óseo son altos (altura de la mandíbula a nivel de p4 y m1 de 81.20 mm a 94.74 mm), robustos y alargados anteroposteriormente. En todos los casos, la serie de los incisivos es recta y los caninos están en posición anterior respecto al espacio existente entre i3 y p2. El diastema es

largo con una longitud que va de 59.66 mm a 65.60 mm.

**Dentadura superior** (Figura 5a-a'). Los molariformes superiores son fuertemente hipsodontes (IH=2.9) con una altura de la corona de 70 mm en promedio (Tabla 1), ligeramente curvos (RC= 8) y con una amplia cobertura de cemento (grosor promedio de 2.21 mm). La longitud de la serie dental P2-M3 es de 150 mm, lo cual es indicativo de individuos de talla mediana (cf. Kelly, 1998). En el P2 el anterostilo es pequeño y el mesostilo está bien desarrollado,

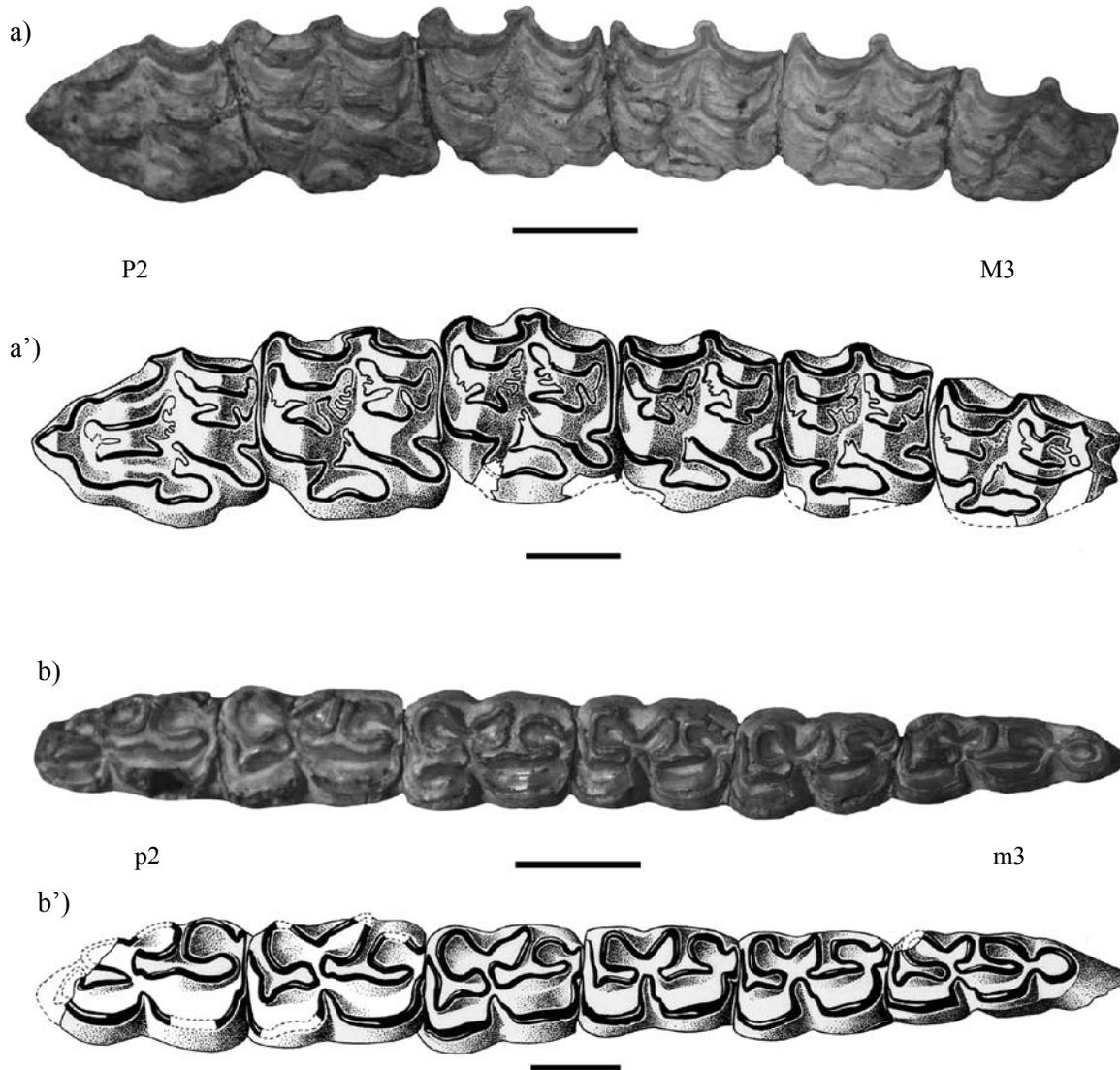


Figura 5. Dentadura superior e inferior de *Equus conversidens* del Pleistoceno de Hidalgo. Vista oclusal (a) y representación esquemática (a') de una serie dental superior izquierda con P2-M3 (UAHMP-509) (arriba, labial; abajo, lingual). Vista oclusal (b) y representación esquemática (b') de una serie dental inferior izquierda con p2-m3 (UAHMP-504) (arriba, lingual; abajo, labial). Barras de escala: 2 cm.

mientras que en el resto de los molariformes el parastilo y el mesostilo están fuertemente desarrollados y el metastilo es menos evidente. Los estilos son cuadrangulares en los premolares y redondeados en los molares. El protocono está unido al protolofo a todo lo largo de la altura de la corona, es de configuración elongada ( $LPr/APr = 2.65$ ) y con borde lingual del esmalte cóncavo. Las fosetas están ligeramente plegadas con una o dos plicaciones sobre los bordes internos y externos.

En los premolares, la prefoseta y posfoseta están elongadas anteroposteriormente y escasamente plegadas. El pliprotolofo, plihipostilo, pliprefoseta y plipostfoseta están presentes, son simples y moderadamente profundos. El pliprotocónulo está moderadamente desarrollado. El plicaballín es simple, de moderada a fuertemente desarrollado y persistente hasta un estado de desgaste moderado;

en UAHMP-314 es doble, mientras que UAHMP-594 y UAHMP-1116 carecen de esta estructura. El surco anteroprotocónal es profundo y permanece abierto cerca de la base del diente. El surco hipoconal es profundo y se cierra en un estado de desgaste avanzado; en UAHMP-2706 y UAHMP-941 el cierre del surco hipoconal resulta en la formación de una foseta hipoconal.

El patrón oclusal de los molares es comparable al que se reconoce en los premolares; difieren únicamente en la presencia de un plicaballín simple, pobremente desarrollado y no persistente.

*Dentadura inferior* (Figura 5b-b'). Los molariformes inferiores tienen una amplia cobertura de cemento (grosor promedio de 2.13 mm). La altura de la corona a lo largo del metacónido, en elementos ligeramente desgastados, es de ca. 65 mm (Tabla 2) y la longitud de la serie dental p2-m3

Tabla 1. Medidas (en mm) de los molariformes superiores pertenecientes a *Equus conversidens* del Pleistoceno Tardío de Hidalgo, centro de México.

Ejemplar	Posición	AC	LAP	AT	LPr	APr
UAHMP-179	P3D	69.6	26.03	19.71	11.09	3.77
UAHMP-314	P4D	63.09	24.04	24.63	11.74	4.72
UAHMP-317	M3D	21.2	22.3	21.31	12.75	4.26
UAHMP-319	M1I	37.94	20.2	21.1	9.3	5.1
UAHMP-320	M3I	42.01	22.09	18.66	12.1	2.67
UAHMP-409	M3D	46.53	20.57	---	11.97	3.67
UAHMP-415	M1I	47.42	22.65	23.64	12.95	5.52
UAHMP-417	P4I	35.83	23.03	21.81	11.36	4.38
UAHMP-491	M1I	59.43	21.42	23.67	12.87	4.31
UAHMP-510	M3D	28.84	25.64	18.59	11.84	3.47
UAHMP-935	P2I	49.36	28.75	22.69	8.16	4.58
UAHMP-941	P2D	---	---	---	7.72	4.29
UAHMP-900	P4I	71.1	24.54	22.98	12.05	5.27
UAHMP-901	M1I	34.77	19.73	22.5	10.74	4.35
UAHMP-902	M1D	34.84	22.42	23.67	10.36	5.28
UAHMP-905	P3D	69.85	26.07	22.4	12.48	4.44
UAHMP-909	M1D	36.32	---	---	---	---
UAHMP-939	M2D	---	23.16	---	11.23	4.26
UAHMP-942	P4I	62.63	24.81	19.91	12.77	4.36
UAHMP-943	M3D	62.06	22.79	17.56	13.25	4.44
UHMP-1123a	P4D	41.21	24.56	26.21	10.93	5.05
UAHMP-1123b	M1D	34.26	22.45	24.71	11.07	4.97
UAHMP-1124	M3I	54.3	16.51	13.62	9.35	3.51
UAHMP-1125	P3D	47.34	22.26	21.66	11.02	---
UAHMP-1910	M2D	52.12	22.07	21.48	12.39	4.3
UAHMP-1911	M2I	50.08	21.86	23.01	12.76	4.38
UAHMP-1913	P2I	39.31	22.99	---	---	---
UAHMP-1914	M1D	36.98	17.37	19.31	10.76	3.61
UAHMP-2705	M2I	59.56	18.82	---	---	---
UAHMP-2706	P2D	41.45	29.64	22.35	22.4	5.38
UAHMP-2709	P4I	51.87	23.95	19.5	10.47	4.4
UAHMP-2711	P4I	65.22	23.86	21.92	11.98	4.63

es en promedio de 147.71 mm. El protocónido e hipocónido son amplios, subcuadrangulares y con los bordes labiales rectos; en el p2, el paracónido es pequeño, es decir, ocupa menos del 10% de la longitud anteroposterior del elemento dental. El complejo metacónido-metastílido está expandido, dado que ocupa más del 50% de la longitud anteroposterior del diente. El metacónido y metastílido son subiguales en tamaño, el primero es de configuración ovoidal y el segundo es aguzado. En los premolares el protostílido está moderadamente desarrollado y aparece en las primeras fases de desgaste, mientras que en los molares esta estructura es débil y se reconoce sobre la superficie oclusal en un estado de desgaste avanzado. El linguaflexido es amplio con forma de “V” abierta; en algunos ejemplares esta estructura tiene forma de “U”; tal es el caso de UAHMP-945, UAHMP-937, UAHMP-390 y UAHMP-597. El plientoflexido está comúnmente presente al menos durante las primeras fases de desgaste. El ectoflexido es moderadamente profundo (*i.e.*, penetra parcialmente el istmo) en los premolares y profundo (*i.e.*, penetra completamente el istmo) en los molares. El plicaballínido es simple y moderadamente desarrollado. El

entocónido es ovoidal y se diferencia completamente del hipoconúlido; únicamente en UAHMP-597 el entocónido es subcuadrangular.

**Asignación taxonómica.** La configuración cráneo-dental y el tamaño de los ejemplares hidalguenses es comparable a la del género *Equus* en el desarrollo de la fosa dorsal preorbital, posición de los caninos, grado de hipsodondia, curvatura de los molariformes superiores, forma del protocono, tiempo de conexión del protocono al protolofo, profundidad del ectoflexido en los molariformes inferiores y grado de desarrollo del plicaballínido (Bennett, 1980; MacFadden, 1992, 1998; Azzaroli, 1998).

La combinación de caracteres craneales que distingue a UAHMP-509 y UAHMP-1116 corresponde con la de *Equus conversidens* en la longitud del hocico, profundidad del rostro, forma del frontal, inclinación de la barra postorbital, disposición del complejo mastoideo-paramastoideo y parte mastoidea del temporal, orientación del meato auditivo externo, así como configuración de la cresta temporal y cresta lamboidea (*cf.* Bennett, 1980: tabla 1, p. 273). La comparación de los ejemplares hidalguenses con el holotipo

Tabla 2. Medidas (en mm) de los molariformes inferiores pertenecientes a *Equus conversidens* del Pleistoceno Tardío de Hidalgo, centro de México.

Ejemplar	Posición	ac	lap	at	lmm
UAHMP-181	p4I	48.83	24.05	14.9	11.42
UAHMP-215	p3I	45.90	23.22	13.5	12.45
UAHMP-353	p4I	61.11	29.84	17.63	18.81
UAHMP-390	m3D	57.24	24.57	9.04	10.41
UAHMP-416	m3I	60.12	22.74	7.84	10.75
UAHMP-418	p4I	57.32	24.76	14.89	14.30
UAHMP-495	p4D	31.34	25.59	14.99	13.85
UAHMP-507	p4I	61.45	28.2	15.68	---
UAHMP-903	m2D	30.68	21.55	12.62	11.20
UAHMP-932	p3I	55.02	---	---	---
UAHMP-944	m3I	67.29	24.96	11.37	13.28
UAHMP-945	m2D	43.51	23.23	---	---
UAHMP-2704a	m1I	60.15	25.47	15.32	14.28
UAHMP-2704b	m2I	73.78	25.88	14.62	13.02
UAHMP-2708	m3D	24.68	29.04	10.32	12.25
UAEMP-2710	p3I	15.20	25.73	11.41	14.70

de *E. mexicanus* (IGM-4009, cráneo de un individuo adulto), reveló que esta última especie difiere en presentar un cráneo más alargado y delgado ( $Lmc/Amc = 2.8$ ), con un rostro profundo (longitud naso-maxilar que ocupa más del 25% de la longitud total del cráneo) y cresta lamboidea de configuración cuadrangular.

El tamaño y patrón oclusal de los molariformes superiores e inferiores que distingue a los ejemplares hidalguenses es semejante al de las poblaciones de *Equus conversidens* del Pleistoceno de Aguascalientes y de la cuenca de México (Tablas 3 y 4) (Hibbard, 1955; Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros, 1994). Los rasgos dentales incluyen: (1) estilos bien desarrollados de configuración cuadrangular en los premolares y redondeada en los molares; (2) protocono elongado con borde lingual cóncavo; (3) plicaballín simple comúnmente presente en los premolares, mientras que es raro o ausente en los molares; (4) surco anteroprotoconal profundo y persistente cerca de la base del diente; (5) metacónido redondeado y metastilido aguzado; (6) istmo estrecho en los premolares y amplio en los molares; (7) linguaflexido amplio y en forma de "V"; (8) ectoflexido moderadamente profundo en los premolares y profundo en los molares; (9) plicaballínido moderadamente desarrollado en los premolares y ligeramente desarrollado o ausente en los molares y (10) ausencia de protostilido.

Los molariformes superiores de *E. tau* (o de *E. francisci*) del Pleistoceno de la cuenca de México se distinguen por tener una superficie oclusal pequeña, tienden a ser más largos que anchos (*i.e.*, son rectangulares) (Tabla 3) y el borde lingual del protocono es recto en los molares (*cf.* Gidley, 1901: 120-121). Por su parte, los ejemplares dentales de *E. excelsus* del Pleistoceno de Aguascalientes y de Sonora (Mooser y Dalquest, 1975; Carranza-Castañeda y Roldán-Quintana, 2007) tienen un tamaño semejante a los que integran la muestra hidalguense (Tablas 3 y 4); sin embargo, se diferencian por presentar protoconos menos elon-

gados de configuración ovoidal (*e.g.* IGM-6689, fragmento de maxilar derecho con serie dental P4-M2), linguaflexido en forma de "U", así como metastilido de configuración redondeada y ectoflexido poco profundo (*e.g.* IGM-6575, p4D; IGM-6577, m2D).

Los molares de *E. niobrarenensis* son relativamente pequeños, los premolares son grandes en comparación a los molares, los ectoflexidos son poco profundos y nunca entran en contacto con los linguaflexidos; el cráneo en esta especie es largo y profundo (Azzaroli, 1998).

Los molariformes de *E. mexicanus* del Pleistoceno de la cuenca de México son más grandes que los ejemplares hidalguenses (Tablas 3 y 4); asimismo, se diferencian por tener protoconos con borde lingual recto, fosetas moderadamente plegadas con dos a tres plicaciones persistentes sobre los bordes internos, así como plicaballín simple, bien desarrollado en los premolares y molares. Estas características son claramente reconocibles en los molariformes superiores de IGM-4009 (cráneo de un individuo adulto con series dentales P2I-M2I y P2D-M3D) e IGM-4010 (serie de molariformes izquierda con P3-M2).

En resumen, el estudio comparado indica que los ejemplares fósiles considerados presentan un tamaño y una morfología cráneo-dental estrechamente cercanos a los de *Equus conversidens* y, por lo tanto, el material hidalguense se asigna a esta especie.

## HÁBITO ALIMENTARIO DE *EQUUS CONVERSIDENS* DEL PLEISTOCENO DE HIDALGO

### Resultados del análisis de mesodesgaste

La evaluación de las variables de mesodesgaste en la muestra dental hidalguense, reveló que el 100% de los

Tabla 3. Medidas seleccionadas (en mm) de la dentadura superior de especies de *Equus* del Pleistoceno de México y la población hidalguense considerada en este estudio. A: *E. conversidens* de Hidalgo; B: *E. tau* de la cuenca de México (Gidley, 1901: 120-121); C: *E. conversidens* de Aguascalientes; D: *E. conversidens* de la cuenca de México (Hibbard, 1955: tablas I-III, p. 56, 59-60); E: *E. excelsus* de Aguascalientes (Mooser y Dalquest, 1975: tabla 1, p. 793); F: *E. mexicanus* de la cuenca de México (Hibbard, 1955: tablas VII-VIII, p. 72-73).

	P2		P3		P4		M1		M2		M3	
	LAP	AT										
<b>A</b>												
<i>N</i>	7	7	7	7	11	11	11	11	7	7	10	10
<i>X</i>	29.1	22.5	24.7	21.2	24.1	22.4	20.8	22.6	21.3	21.8	21.6	17.9
<i>S</i>	3.6	0.2	2.1	1.3	0.5	2.4	1.9	1.8	1.6	0.9	3.0	2.7
<i>V</i>	13.0	0.05	4.7	1.9	0.3	5.8	4.1	4.1	2.6	0.9	9.0	7.7
<i>RO</i>	22.9-29.6	22.3-22.6	22.2-26.0	19.7-22.4	23.0-24.8	19.5-26.2	17.3-22.6	19.3-24.7	18.8-23.1	21.1-23.0	16.5-25.6	13.6-21.3
<b>B</b>												
<i>N</i>			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>RO</i>			22.5	19.0	23.0	20.0	21.0	19.5	18.0	22.0	22.0	15.5
<b>C</b>												
<i>N</i>	4	4	3	3	6	6	4	4	5	5	6	6
<i>X</i>	30.0	23.6	25.4	25.0	24.9	24.6	24.9	23.8	22.5	22.5	23.8	18.2
<i>S</i>	1.7	1.0	0.9	0.6	1.7	0.4	1.3	2.0	1.7	0.05	0.7	2.3
<i>V</i>	2.9	1.1	0.9	0.3	3.1	0.1	1.9	4.0	2.9	0.0	0.5	5.6
<i>RO</i>	30.2-33.6	22.4-26.3	24.4-26.3	24.3-25.5	22.3-26.5	20.7-25.6	22.4-26.5	21.8-25.8	20.5-24.7	21.2-22.8	22.4-24.5	16.8-23.3
<b>D</b>												
<i>N</i>	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>X</i>	33.1	22.4	24.8	23.8	24.3	22.8	22.1	21.9	22.4	20.7	21.7	17.5
<i>S</i>	0.2	1.5	0.9	0.4	0.7	1.0	0.6	0.7	0.8	1.5	2.1	0.7
<i>V</i>	0.04	2.2	0.9	0.1	0.5	1.1	0.3	0.5	0.7	2.2	4.5	0.6
<i>RO</i>	33.0-33.3	20.7-23.6	24.2-26.3	23.5-24.5	23.5-25.2	21.8-24.3	21.7-23.0	21.2-23.0	21.7-23.6	19.6-22.9	20.4-24.9	17.0-18.7
<b>E</b>												
<i>N</i>	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
<i>X</i>	34.3	24.5	27.2	25.7	27.3	25.4	24.5	24.4	23.5	23.4	24.4	19.6
<i>S</i>	0.8	1.6	1.0	1.4	0.7	1.8	1.6	1.6	1.5	1.9	1.0	2.2
<i>V</i>	0.7	2.6	1.1	2.1	0.6	3.5	2.7	2.7	2.4	3.9	1.0	5.0
<i>RO</i>	33.0-35.1	22.5-26.6	26.2-29.2	23.5-27.5	26.6-28.8	22.8-27.9	22.0-26.5	21.8-26.0	21.2-26.0	20.3-25.4	23.0-25.8	16.8-21.8
<b>F</b>												
<i>N</i>	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1
<i>X</i>			33.2	32.9	31.2	30.9	27.3	29.0	28.8	28.4		
<i>S</i>			1.8	1.4	1.7	1.4	0.6	0.7	0.0	2.9		
<i>V</i>			3.3	2.2	3.1	2.2	0.4	0.5	0.0	8.8		
<i>RO</i>	42.5	28.1	31.9-34.5	31.9-34.0	30.0-32.5	29.9-32.0	26.9-27.8	28.5-29.5	28.8-28.8	26.3-30.5	32.8	26.2

ejemplares tienen un relieve oclusal bajo; asimismo, el 70.45% de los elementos presentan cúspides romas, el 27.27% redondeadas y en el 2.2% restante son aguzadas (Tabla 5, Figura 6).

El análisis de cúmulos basado en las especies fósiles y recientes junto con la población de *Equus conversidens* del Pleistoceno Tardío de Hidalgo polariza a los taxones considerados en un patrón que coloca a las formas ramoneadoras y pacedoras en los extremos del diagrama (DE [*Distancia euclideana*] = 17 y DE = 38 respectivamente), mientras que aquellas de hábitos mixtos se ubican entre estos grupos (DE = 27). En el caso de las especies fósiles, *Equus capensis* del Pleistoceno de Sudáfrica se unifica con las gacelas de hábitos mixtos *Gazella granti* (= *Nanger granti*) y *G. thomsonii* (= *Eudorcas thomsonii*) (DE = 15), mientras que *Equus mosbachensis* del Pleistoceno de Francia se une con el topi *Damaliscus lunatus* de hábitos pacedores (DE = 4). Este perfil de similitud es consistente con las interpre-

taciones previas sobre los hábitos alimentarios propuestos para estos taxones de équidos pleistocénicos (cf. Kaiser y Franz-Ondendaal, 2004).

Con relación a la población de *Equus conversidens* del Pleistoceno de Hidalgo, ésta se integra en un cúmulo con el bisonte de las planicies *Bison bison* (DE = 2) (Figura 7).

Las pruebas de *ji-cuadrada* muestran que existe una mayor discrepancia entre las variables de mesodesgaste observadas en *Equus conversidens* del Pleistoceno de Hidalgo, las cebras *E. grevyi* y *E. burchellii* así como *E. mosbachensis* del Pleistoceno de Francia ( $\chi^2$ ,  $P < 0.05$ ) (Tabla 6). Sin embargo, cuando se compara la población de équidos hidalguenses con el bisonte de las planicies *Bison bison*, se observa que no hay diferencias significativas entre las variables consideradas ( $P = 0.3166$ ). Los histogramas muestran la estrecha semejanza en el patrón de mesodesgaste de estas especies, el cual se caracteriza por presentar

Tabla 4. Medidas seleccionadas (en mm) de la dentadura inferior de especies de *Equus* del Pleistoceno de México y la población hidalguense considerada en este estudio. A: *E. conversidens* de Hidalgo; B: *E. conversidens* de Aguascalientes (Mooser y Dalquest, 1975: tabla 2, p. 794); C: *E. excelsus* de Sonora (Carranza-Castañeda y Roldán-Quintana, 2007: tabla 1, p. 86); D: *E. mexicanus* de la cuenca de México (Hibbard, 1955: tabla IX, p. 73).

	p2		p3		p4		m1		m2		m3	
	lap	at	lap	at								
<b>A</b>												
N	11	11	14	14	17	17	13	13	15	15	16	16
X	28.0	14.4	25.7	15.0	25.8	14.5	25.7	15.3	23.7	13.3	25.0	9.6
S	2.8	0.5	3.5	2.1	1.4	1.5	0.3	0.0	1.9	1.0	2.4	1.2
V	8.2	0.2	12.4	4.6	2.1	2.3	0.1	0.0	3.7	1.0	5.9	1.4
RO	26.2-32.2	13.8-15.0	23.2-28.2	13.5-16.5	24.0-28.2	11.4-15.6	25.4-26.0	15.2-15.3	21.5-25.8	12.6-14.6	22.5-29.0	9.0-11.3
<b>B</b>												
N	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
X	29.9	14.3	26.4	15.7	25.0	13.5	23.9	13.4	22.9	11.6	23.6	9.3
S	1.5	0.2	1.2	0.2	1.2	0.2	1.5	0.4	0.5	0.2	4.0	0.9
V	2.5	0.05	1.6	0.06	1.5	0.04	2.4	0.2	0.2	0.08	16.0	0.8
RO	28.6-31.7	14.1-14.5	25.0-27.4	15.4-15.9	24.1-26.4	13.3-13.7	23.9-22.4	12.9-13.8	22.6-23.5	11.3-11.8	19.5-27.5	8.4-10.2
<b>C</b>												
N			1	1					1	1		
RO			31.0	20.0					29.0	19.0		
<b>D</b>												
N	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
RO	37.5	17.5	33.2	19.8	33.5	22.5	30.0	19.7	27.7	17.7	38.0	17.0

una combinación de relieve oclusal bajo y cúspides romas (Figura 8).

La Figura 9 muestra una gráfica de dispersión entre el índice de hipsodoncia y el coeficiente de mesodesgaste de las especies recientes consideradas, *Equus capensis* y *E. mosbachensis* del Pleistoceno de Sudáfrica y de Francia respectivamente, así como *E. conversidens* del Pleistoceno de Hidalgo. Los índices de hipsodoncia son los reportados en Fortelius y Solounias (2000), mientras que los datos de coeficiente de mesodesgaste son los presentados en Rivals y Semprebon (2006). Los valores de las variables se estimaron a partir de los datos presentados en Kaiser y Franz-Odenaal (2004: tabla 2, p. 318). El coeficiente de mesodesgaste estimado para la población de équidos hidalguense (2.7) cae en el rango observado en los pacedores actuales (2.0–3.0), mientras que el índice de hipsodoncia (2.9) es comparable al del rinoceronte blanco *Ceratotherium simum*, el cual es considerado una forma meramente pacedora (Estes, 1991, 1993).

### Interpretación de hábito alimentario

El análisis de cúmulos unifica a la población de *Equus conversidens* del Pleistoceno de Hidalgo con *Bison bison* y ambos se integran en un cúmulo principal con el resto de las especies pacedoras recientes (Figura 7). El bisonte (*Bison bison*), las cebras de Burchell (*E. burchellii*) y Grevy (*E. grevyi*), así como el rinoceronte blanco (*Ceratotherium simum*) y el topi (*Damaliscus lunatus*), son organismos con una dieta que consiste en el consumo de cantidades variables de pastos (Nowak, 1991; Estes, 1993). La comparación

Tabla 5. Molariformes superiores de *Equus conversidens* del Pleistoceno Tardío de Hidalgo utilizados en el análisis de mesodesgaste. La evaluación del patrón de desgaste dental incluye la combinación de posiciones P4, M1, M2, M3. RO: relieve oclusal (bj = bajo, al = alto); FC: forma de la cúspide (a = aguzada, r = redondeada, ro = roma).

Ejemplar	Elemento	RO	FC	
			(paracono)	(metacono)
UAHMP-1123	P4D	bj	ro	ro
UAHMP-417	P4I	bj	ro	ro
UAHMP-942	P4I	bj	r	ro
UAHMP-2709	P4I	bj	ro	ro
UAHMP-314	M1D	bj	ro	ro
UAHMP-901	M1D	bj	ro	ro
UAHMP-909	M1D	bj	ro	ro
UAHMP-1123	M1D	bj	ro	r
UAHMP-1914	M1D	bj	ro	ro
UAHMP-319	M1I	bj	r	r
UAHMP-491	M1I	bj	r	r
UAHMP-SN A	M2D	bj	r	a
UAHMP-1125	M2D	bj	ro	ro
UAHMP-1912	M2D	bj	ro	ro
UAHMP-1911	M2I	bj	ro	r
UAHMP-2705	M2I	bj	ro	ro
UAHMP-317	M3D	bj	ro	ro
UAHMP-510	M3D	bj	ro	ro
UAHMP-943	M3D	bj	r	ro
UAHMP-2706	M3D	bj	ro	ro
UAHMP-320	M3I	bj	r	r
UAHMP-1124	M3I	bj	r	ro

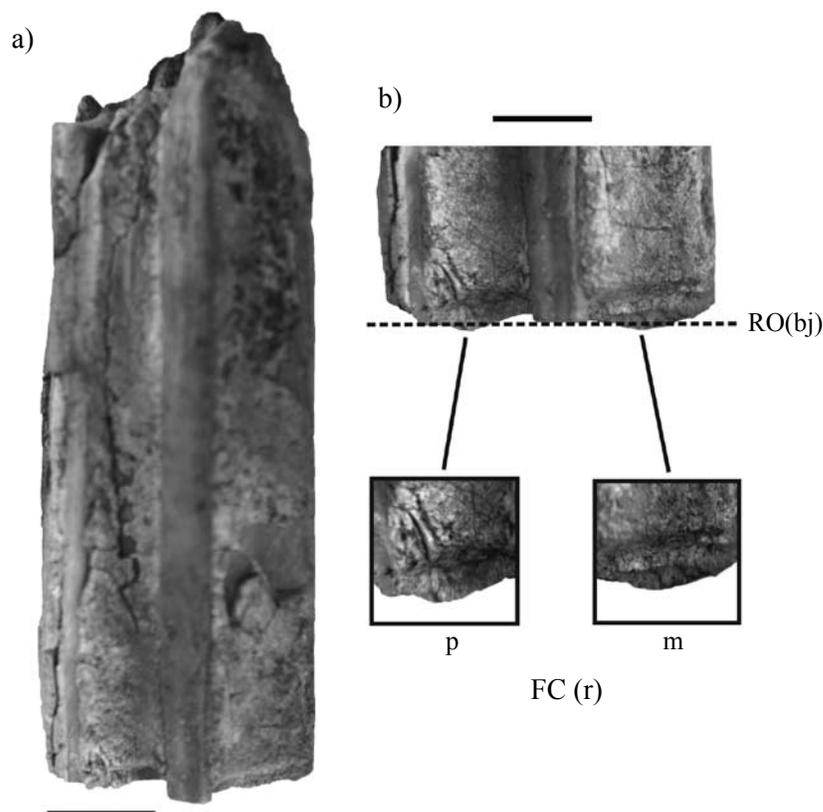


Figura 6. Hipsodondia y variables de mesodesgaste convencionales evaluadas en los molariformes superiores de *Equus conversidens* del Pleistoceno de Hidalgo. (a) Vista labial de un M1 izquierdo (UAHMP-491); así como (b) acercamiento del ectolofa con un relieve oclusal (RO) bajo (bj) y formas de las cúspides (FC) redondeadas (r) en el paracono (p) y metacono (m). Barras de escala: 1 cm.

sugiere que la dieta de la población hidalguense de *Equus conversidens* incluyó materiales con sílice o fitolitos, tales como pastos, polvo y/o arena contenidos en la materia vegetal; estos componentes son la fuente principal de abrasivos que consumen los herbívoros actuales (MacNaughton *et al.*, 1985). Cabe señalar que en el área de estudio existen sedimentos volcanoclásticos con minerales abrasivos, los cuales pudieron estar contenidos en los recursos alimenticios explotados por los équidos hidalguenses. El efecto de abrasión producido por el polvo volcánico en los elementos dentales está fuera del alcance del presente estudio; sin embargo, podría esclarecerse eventualmente mediante la evaluación microscópica del maltrato dental con un análisis de mesodesgaste.

La interpretación propuesta es consistente con rasgos dentales y craneales correlacionados a la ingesta de dichos recursos alimentarios, algunos de los cuales se reconocen en los ejemplares hidalguenses, que incluyen elementos dentales fuertemente hipsodontes (IH = 2.9) con una amplia cobertura de cemento (grosor *ca.* 2.3 mm), incisivos subiguales en tamaño, hocico ancho y serie de los incisivos recta (Janis y Ehrhardt, 1988; Janis y Fortelius, 1988, Bennett, 1992, MacFadden, 1992).

El coeficiente de mesodesgaste estimado en la población hidalguense de *Equus conversidens* es mayor que el de *E. burchellii*, *E. grevyi*, *Damaliscus lunatus* y

*Ceratotherium simum*; sin embargo, es estrechamente cercano al de *Bison Bison* (Figura 9). Las cebras de Burchell y Grevy consumen aproximadamente 50 especies diferentes de pastos e ingieren bajas cantidades de materia vegetal suculenta (arbustos, hierbas u hojas), mientras que el topi y el rinoceronte blanco se alimentan de pastos suculentos con bajas concentraciones de sílice o fitolitos (Nowak, 1991; Skinner y Smithers, 1990; Estes, 1991; Gagnon y Chew, 2000). Por su parte, el bisonte tiene un hábito alimentario que consiste en el consumo de más del 90% de pastos con un alto contenido de sílice (Meagher, 1986). La evidencia disponible sugiere que la población hidalguense de *Equus conversidens* tuvo una dieta comparable a la que se observa en los bisontes actuales, consistente principalmente de pastos abrasivos o de pastos con materiales abrasivos asociados, de los cuales algunos de estos materiales probablemente procedieron de los eventos volcánicos del Cuaternario que ocurrieron en el estado; con base en esto, se categoriza como una especie pacedora.

#### Comparación de hábito alimentario en especies de *Equus* del Pleistoceno de Norteamérica

Los estudios sobre el hábito alimentario de *Equus* del Pleistoceno de Nuevo México, Texas, Florida y San Luis

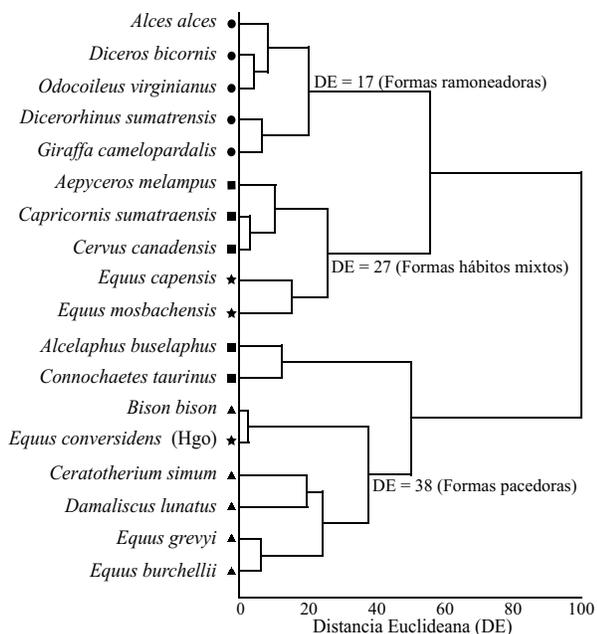


Figura 7. Diagrama jerárquico de cúmulos basado en las posiciones dentales P4, M1, M2 y M3 de acuerdo al método de mesodesgaste extendido (Kaiser y Solounias, 2003). Círculo: ramoneadores recientes; cuadrado: formas recientes de hábitos mixtos; triángulo: pacedores recientes; estrella: especies pleistocénicas del género *Equus*. Los números en los nodos indican la distancia de los cúmulos principales. Los cúmulos están basados en un conjunto de 15 especies actuales con hábitos alimentarios conocidos (Fortelius y Solounias, 2000: tab. 1, p. 4-5); así como *Equus capensis* del Pleistoceno de Sudáfrica, *E. mosbachensis* del Pleistoceno de Francia (Kaiser y Franz-Ondendaal, 2004: tab. 2, p. 318) y la población de *E. conversidens* del Pleistoceno de Hidalgo.

Potosí, mediante el análisis de isótopos estables en esmalte dental, muestran que una alimentación de tipo mixto fue la más común entre las poblaciones consideradas (Koch et al., 1998, 2004; Pérez-Crespo et al., 2009). Esta variabilidad dietaria también se ha observado en varios grupos de mamíferos herbívoros del Pleistoceno de Norteamérica (cf. Rivals et al., 2007; Rivals y Solounias, 2007), lo cual sugiere que una dieta restringida a un tipo de recurso alimenticio fue poco frecuente en ungulados pleistocénicos (incluidos

los équidos). El comportamiento dietario de la población hidalguense, consistente mayoritariamente en una ingesta de recursos con un alto contenido de sílice (pastos, polvo y/o fitolitos contenidos en la materia vegetal), es comparable al observado en las poblaciones pacedoras de *Equus conversidens* del Pleistoceno de San Luis Potosí, así como de aquellas pertenecientes a *E. fraternus*, *E. pacificus* y *E. complicatus* del Pleistoceno de Texas (Koch et al., 2004). Esto coloca al registro hidalguense de *Equus* como una de las pocas poblaciones de équidos pleistocénicos norteamericanos que presentó una dieta con tendencia al consumo de recursos abrasivos. Por otra parte, los datos derivados del presente estudio complementan las consideraciones previas acerca de la dieta de *Equus conversidens* y conducen a categorizar a esta especie como pacedora.

Pérez-Créspeo et al. (2009) basados en su estudio de isótopos estables, propusieron que los caballos del Pleistoceno Tardío de San Luis Potosí habitaron en una zona de vegetación abierta comparable a un pastizal. El hábito pacedor considerado para la población de *Equus conversidens* del Pleistoceno de Hidalgo, sugiere también la existencia de un tipo de hábitat semejante donde probablemente los pastos fueron un componente importante en lo que ahora es la parte suroriental del territorio hidalguense. Sin embargo, el hábito alimentario propuesto para varias de las formas herbívoras asociadas al registro de équidos, sugiere también la presencia de zonas cerradas de vegetación; por ejemplo, el cérvido *Odocoileus virginianus* y *Capromeryx* son considerados ramoneadores (Smith, 1991; Villa y Cervantes, 2003, Semprebon y Rivals, 2007), mientras que el perezoso terrestre *Paramylodon*, el antilocáprido *Stockoceros conklingii*, los camélidos *Hemiauchenia* y *Camelops*, así como el proboscídeo *Cuvieronius* son considerados de hábitos mixtos (MacFadden y Cerling, 1996; Koch et al., 1998; Feranec, 2004; Prado et al., 2005; Semprebon y Rivals, 2007, 2010; DeSantis et al., 2009); otras formas como los bisontes (*Bison* sp.), los mamuts (*Mammuthus* sp.) y los gliptodontes (*Glyptotherium floridanum*) se han categorizado básicamente como pacedoras (Gillette y Ray, 1981; MacFadden y Cerling, 1996; Koch et al., 1998) (Tabla

Tabla 6. Distribución de variables de mesodesgaste en una población de *Equus conversidens* del Pleistoceno Tardío de Hidalgo, así como en especies fósiles y actuales seleccionadas. N = Tamaño de muestra;  $\chi^2$  = valor de ji-cuadrada; gl = grados de libertad; P = valor de probabilidad; el resto de las abreviaturas como en la Tabla 5. <sup>1</sup>Datos tomados de Kaiser y Franz-Ondendaal (2004: tab. 2, p. 318); <sup>2</sup>Datos tomados de Fortelius y Solounias (2000: tab. 1, p. 4-5).

Especie	N	bj	al	a	r	ro	%al	%a	%r
<i>Equus conversidens</i> (Pleistoceno de Hidalgo)	22	22	0	1	6	15	0	2.2	27.27
<sup>1</sup> <i>E. mosbachensis</i> (Pleistoceno de Francia)	122	122	0	33	48	41	0	27	39.3
<sup>2</sup> <i>E. grevyi</i>	5	4	1	1	3	1	20	60	20
<sup>2</sup> <i>E. burchellii</i>	29	29	0	10	12	7	0	34.4	41.3
<sup>2</sup> <i>Bison bison</i>	15	15	0	4	0	11	0	26.6	0

*Equus conversidens* vs. *E. mosbachensis* (al, a, ro)  $\chi^2 = 13.65$ , gl = 2, P = 0.0011; *E. conversidens* vs. *E. grevyi* (al, a, ro)  $\chi^2 = 13.73$ , gl = 2, P = 0.001; *E. conversidens* vs. *E. burchellii* (al, a, ro)  $\chi^2 = 10.78$ , gl = 2, P = 0.0045; *E. conversidens* vs. *Bison bison* (al, a, ro)  $\chi^2 = 2.3$ , gl = 2, P = 0.3166.

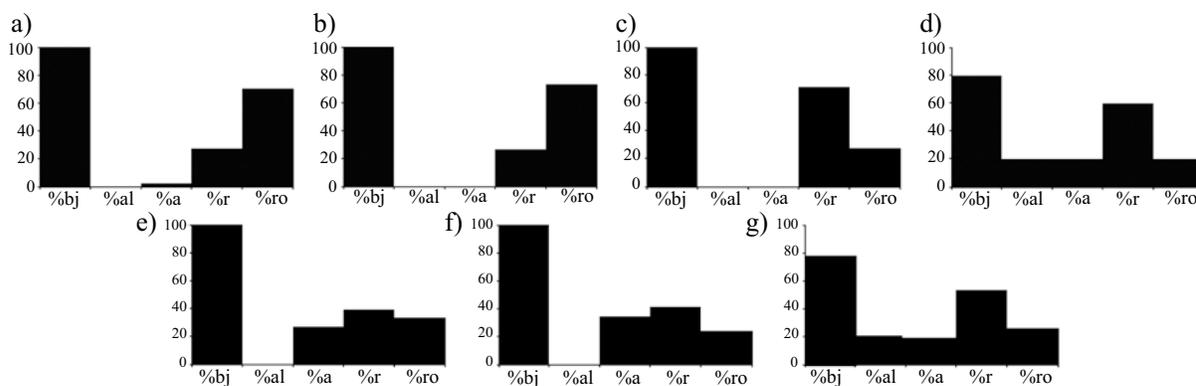


Figura 8. Histogramas de las variables de mesodesgaste %bajo (bj), %alto (al), %aguzada (a), %redondeada (r), %roma (ro) en *Equus conversidens* del Pleistoceno de Hidalgo (a), *Bison bison* (b), *Cerathotherium simum* (c), *Damaliscus lunatus* (d), *E. grevyi* (e), *E. burchellii* (f) y *E. mosbachensis* (g) del Pleistoceno de Francia. Nótese la estrecha semejanza en frecuencia de las variables de mesodesgaste en la población hidalguense de *Equus conversidens* y la especie pacerora *Bison bison*. Los datos de las especies recientes tomados de Fortelius y Solounias (2000: tab. 1, p. 4-5) y para *E. mosbachensis* de Kaiser y Franz-Odenaal (2004: tab. 2, p. 318).

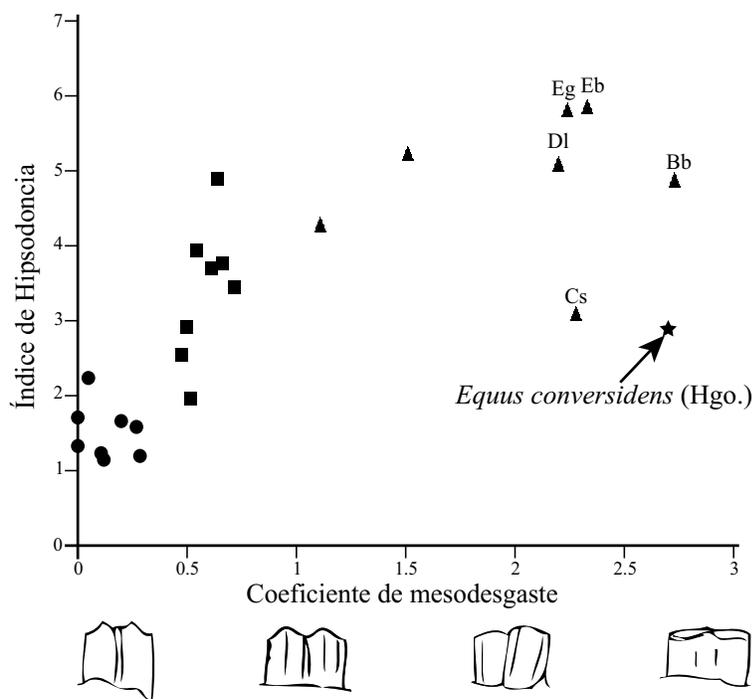


Figura 9. Gráfica del coeficiente de mesodesgaste e índice de hipsodoncia en la población hidalguense de *Equus conversidens* y especies de ungulados actuales con hábitos alimentarios típicos reportados en Fortelius y Solounias (2000). Las formas paceroras recientes incluyeron a las cebras *E. grevyi* (Eg) y *E. burchellii* (Eb); así como al topi *Damaliscus lunatus* (Dl), al rinoceronte *Cerathotherium simum* (Cs) y al bisonte *Bison bison* (Bb). Los valores de coeficiente de mesodesgaste e hipsodoncia en las especies actuales incluidas en la comparación corresponden a los graficados en Rivals y Semprebon (2006). Círculo: ramoneador reciente; cuadrado: formas recientes de hábitos mixtos; triángulo: paceror reciente.

7). Con base en esto, la asociación faunística en conjunto indica un hábitat heterogéneo con zonas abiertas donde posiblemente predominaban los pastos y otras herbáceas, así como zonas más arboladas.

**CONCLUSIONES**

El presente estudio reporta formalmente un conjunto de materiales craneales y dentales atribuibles a *Equus*

*conversidens*, recuperados de depósitos cuaternarios en el estado de Hidalgo. El registro indica que esta especie también habitó en el sector suroriental del territorio hidalguense durante el Pleistoceno, complementando así su extenso rango de distribución para la República Mexicana.

Los resultados del análisis de mesodesgaste indican que la población de équidos implicada tuvo una dieta semejante a la del bisonte de las planicies (*Bison bison*), consistente fundamentalmente en la ingesta de materiales con un alto contenido de sílice, tales como pastos, polvo y/o

Tabla 7. Lista de herbívoros del Pleistoceno Tardío (Rancholabreano) de la parte suroriental de Hidalgo; asimismo se indica el hábito alimentario propuesto para cada una de las formas conocidas. Las localidades de procedencia del material fósil incluyen: Las Cajas (HGO-46), El Barrio (HGO-47), Barranca Piedras Negras (HGO-23), Barranca del Berrendo (HGO-28), Barranca San Agustín (HGO-29). \*Hábito alimentario propuesto en el presente estudio.

Familia	Género y especie	Localidad	Hábito alimentario
Orden Artiodactyla			
Camelidae	<i>Hemiauchenia</i> sp.	HGO-28, HGO-29, HGO-47	Mixto
	<i>Camelops</i> cf. <i>hesternus</i>	HGO-29, HGO-47	Mixto
Cervidae	<i>Odocoileus virginianus</i>	HGO-47	Ramoneador
Bovidae	<i>Bison</i> sp.	HGO-28, HGO-46	Pacedor
Antilocapridae	<i>Stockoceros conklingii</i>	HGO-47	Mixto
	<i>Capromeryx mexicanus</i>	HGO-28	Ramoneador
Orden Perissodactyla			
Equidae	<i>Equus conversidens</i>	HGO-23, HGO-28, HGO-29, HGO-46, HGO-47	Pacedor*
Orden Proboscidea			
Gomphotheriidae	<i>Cuvieronius</i> sp.	HGO-47	Mixto
Elephantidae	<i>Mammuthus</i> sp.	HGO-46 HGO-47	Pacedor
Orden Xenarthra			
Glyptodontidae	<i>Glyptotherium floridanum</i>	HGO-28, HGO-46, HGO-47	Pacedor
Paramylodontidae	<i>Paramylodon</i> sp.	HGO-47	Mixto

fitolitos adheridos a la materia vegetal. Por otra parte, nuestras observaciones proporcionan evidencia adicional acerca del comportamiento alimentario de *Equus conversidens* y colocan a este especie como pacedora, en congruencia con los resultados obtenidos por Pérez-Crespo *et al.* (2009) en los ejemplares de El Cedral, San Luis Potosí.

El hábito alimentario propuesto para *Equus conversidens* de Hidalgo evidencia de manera indirecta zonas de vegetación abierta y el conjunto de formas herbívoras asociadas indican también la presencia de zonas de vegetación cerrada, lo cual sugiere que durante la segunda mitad del Pleistoceno existió un hábitat heterogéneo en lo que ahora es la parte suroriental del territorio hidalguense.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos en primera instancia a los revisores anónimos y a Florent Rivals por sus comentarios y sugerencias realizados al manuscrito, los cuales mejoraron significativamente la versión final del presente trabajo. El primer autor desea expresar su agradecimiento a la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo por el apoyo económico otorgado para la realización de trabajo de campo en la región de San Agustín Tlaxiaca, durante el periodo 2000-2001, mediante el proyecto PSO-6MOD "Diferenciación geológica y bioestratigráfica de la Formación Tarango en el estado de Hidalgo, Centro de México", Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Tierra, UAEH. Asimismo, al C. Tomás Ángeles Hernández, profesor de Inglés de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, por su participación en la prospección y rescate de una parte del material de équidos que se describe en este estudio. La base de las secciones estratigráficas de la región Pachuca-Tulancingo fue propor-

cionada por el M. en C. Miguel Ángel Cabral Perdomo, al cual agradecemos su apoyo por compartir la información correspondiente. También se agradece a la Sra. Elizabeth Ortiz de Bravo por editar la versión final del manuscrito.

## REFERENCIAS

- Alberdi, M.T., Arrollo, C.J., Polaco, J.O., 2003, ¿Cuántas especies de caballo hubo en una sola localidad del Pleistoceno Mexicano?: Revista Española de Paleontología, 18(2), 205-212.
- Álvarez, T., Ocaña, A., 1987, Nomenclatura específica de los équidos del Pleistoceno de México: Instituto Politécnico Nacional, Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, 31, 125-132.
- Azzaroli, A., 1998, The Genus *Equus* in North America. The Pleistocene species: Palaeontographica Italica, 85, 1-60.
- Barrios-Rivera, I., 1985, Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México: Ciudad de México, México, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Licenciatura, 224 pp.
- Bell, Ch.J., Lundelius Jr., E.L., Barnosky, A.D., Graham, R.W., Lindsay, E.H., Ruez Jr., D.R., Semken Jr., H.A., Webb, H.A., Zakrewski, R.J., 2004, The Blancan, Irvingtonian, and Rancholabrean Mammal Ages, in Woodburne, M. O. (ed.), Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America: United States, Columbia University Press, 232-314.
- Bennett, D.K., 1980, Stripes do not a zebra make, Part I: A cladistic analysis of *Equus*: Systematic Zoology, 29 (2), 271-294.
- Bennett, D.K., 1992, The evolution of Horse. A historical review, in Evans J.W. (ed.), Horse Breeding and Management: Amsterdam, Elsevier Science Publishers, 1-37.
- Bravo-Cuevas, V.M., 2001, Pleistocene faunal assemblage from South-central region of the State of Hidalgo, Central Mexico (resumen), in 61<sup>st</sup> Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology, Denver, Colorado, USA: Abstracts of papers, 21(3), p. 35.
- Bravo-Cuevas, V.M., 2002, Diferenciación geológica y bioestratigráfica de la Formación Tarango para el Estado de Hidalgo, Centro de México: Pachuca, Hidalgo, México, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Reporte Técnico, 59 pp.
- Bravo-Cuevas, V.M., Priego-Vargas, J., 2009, Dietary evaluation of a

- Hipparionin horses population from the Middle Miocene of Oaxaca, Southeastern Mexico: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26(2), 356-366.
- Bravo-Cuevas, V.M., Cabral-Perdomo, M.A., Ortiz-Caballero, E., Priego-Vargas, J., 2009, La megafauna del Pleistoceno, *en* González-Rodríguez, K., Cuevas-Cardona, C., Castillo-Cerón, J. M. (eds.), *Los fósiles del estado de Hidalgo: Pachuca, Hidalgo, México*, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, 85-96.
- Cabral-Perdomo, M.A., 2001, Vertebrados Pleistocénicos de la región Pachuca-Tulancingo, Estado de Hidalgo: Distrito Federal, México, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Maestría, 85 pp.
- Carbot-Chanona, G., Vázquez-Bautista, D., 2006, Presencia de *Bison* en Chiapas, México (resumen), *en* X Congreso Nacional de Paleontología, Chiapas, México, p. 96.
- Carranza-Castañeda, O., Roldán-Quintana, J., 2007, Mastofaunula de la Cuenca de Moctezuma, Cenozoico tardío de Sonora, México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 24(1), 81-88.
- Castillo-Cerón, J.M., Cabral-Perdomo, M.A., Carranza-Castañeda, O., 1996, Vertebrados Fósiles del Estado de Hidalgo: Pachuca Hidalgo, México, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, 95 pp.
- Cerling, T.E., Harris, J.M., 1999, Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleontological studies: *Oecologia*, 120, 247-363.
- Cerling, T.E., Harris, J.M., MacFadden, B.J., Leakey, M.G., Quade, J., Eisenmann, V., Ehlinger, J.R., 1997, Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary: *Nature*, 389, 153-158.
- Cisneros, J.C., 2005, New Pleistocene Vertebrate Fauna from El Salvador: *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8(3), 239-255.
- Connin, S.L., Betancourt, J., Quade, J., 1998, Late Pleistocene C4 plant dominance and summer rainfall in the southwestern United States from isotopic study of herbivore teeth: *Quaternary Research*, 50, 179-193.
- Dalquest, W.W., 1978, Phylogeny of American Horses of Blancan and Pleistocene age: *Annales Zoologici Fennici*, 15, 191-199.
- DeSantis, L.R., Feranec, R.S., MacFadden, B.J., 2009, Effects of global warming on ancient mammalian communities and their environments. *PLoS ONE*, 4(6):e5750. doi:10.1371/journal.pone.0005750.
- Eisenmann, V., 1980, Les Chevaux (*Equus sensu lato*) fossiles et actuels: cranes et dents jugales supérieures: *Cahiers de Paléontologie, Centre Nationale de la Recherche Scientifique*, 1-186.
- Eisenmann, V., Alberdi, M.T., De Giuli, C., Staesche, U., 1988, Volume I Methodology, *in* Woodburne, M., Sondaar, P. (eds.), *Studying fossil horses*: Leiden, Brill, 71 pp.
- Estes, R.D., 1991, *The Behavior Guide to African Mammals*: Los Angeles, The University of California Press, Berkeley, 611 p.
- Estes, R.D., 1993, *The Safari Companion: Post Mills, Vermont, Sudáfrica*, Chelsea Green Publishing Co., 458 pp.
- Feranec, R.S., 2004, Geographic variation in the diet of hypsodont herbivores from the Rancholabrean of Florida: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207(3-4), 359-369.
- Fortelius, M., 1985, Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations: *Acta Zoologica Fennica*, 180, 1-76.
- Fortelius, M., 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.
- Fortelius, M., Eronen, J., Jernvall, J., Liu, L., Pushkina, D., Rinne, J., Tesakov, A., Vislobocova, I., Zhang, Z., Zhou, Z., 2002, Fossil mammals resolve regional patterns of Eurasian climate change over 20 million years: *Evolutionary Ecology Research*, 4, 1005-1016.
- Gagnon, M., Chew, A.E., 2000, Dietary preferences in extant African Bovidae: *Journal of Mammalogy*, 81, 490-511.
- Gidley, J.W., 1901, Tooth characters and revision of the North American species of the Genus *Equus*: *Bulletin of the American Museum of Natural History*, Vol. XIV, Article IX, 91-142.
- Gidley, J.W. 1907, Revision of the Miocene and Pliocene Equidae of North America: *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 39, 865-934.
- Gillette, D.D., Ray, C.E. 1981, Glyptodonts of North America: *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 40, 255 pp.
- Gray, J.E. 1821. On the natural arrangement of vertebrate animals: *London Medical Repository and Review* 15, 296-310.
- Hayek, L.A.C., Bernor, R.L., Solounias, N., Steigerwald, P., 1992, Preliminary studies of hipparionine horse diet as measured by tooth microwear, *in* Forsten, A., Fortelius, M. (eds.), *Bjorn Kurten – A Memorial Volume*: Helsinki, *Annales Zoologici Fennici*, 28, 187-200.
- Hibbard, C.W., 1955, Pleistocene Vertebrates from the Upper Becerra Formation, Valley of Tequixquiác, Mexico, with notes on other Pleistocene Forms: *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 21, 47-96.
- Hulbert, R.C., 1989, Phylogenetic interrelationships and evolution of North American Late Neogene Equinae, *in* Protero, D.R., Schoch, R.M. (eds.), *The evolution of perissodactyls*: New York, USA, Oxford University Press, 176-193.
- Hulbert, R.C., MacFadden, B.J., 1991, Morphological transformation and cladogenesis at the base of the adaptive radiation of Miocene hypsodont horses: *American Museum Novitates*, 3000, 1-61.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI), 1992, *Síntesis Geográfica del estado de Hidalgo: México*, D. F., Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- Jackson, D.R., Fernández, E., 2005, A small Pleistocene Mammalian Megafauna from Southern Honduras, *in* Hulbert Jr., R.C., Morgan, G.S., Baskin, J.A. (eds.), *Cenozoic Vertebrates of the Americas, Papers to Honor S. David Webb*: Florida, USA, *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 45, 267-276.
- Janis, C.M., Ehrhardt, D., 1988, Correlation of relative muzzle width and relative incisor width with dietary preference in ungulates: *Zoological Journal of the Linnean Society*, 92, 267-284.
- Janis, C.M., Fortelius, M., 1988, On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors: *Biological Review*, 63, 197-230.
- Janis, C.M., Damuth, J., Theodor, J.M., 2002, The origins and evolution of the North American grassland biome: the story from the hoofed mammals: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 177, 183-198.
- Kaiser, T.M., Franz-Odenaal, T.A., 2004, A mixed feeding *Equus* species from the middle Pleistocene of South Africa: *Quaternary Research*, 62, 316-323.
- Kaiser, T.M., Solounias, N., 2003, Extending the tooth mesowear method to extinct and extant equids: *Geodiversitas*, 25(2), 321-345.
- Kaiser, T.M., Bernor, R.L., Franzen, J.L., Scott, R., Solounias, N., 2003, New interpretations of the systematic and palaeoecology of the Dorn-Durkheim 1 Hipparions (Late Miocene, Turolian age [MN11]), Rheinhesen Germany: *Senckenbergiana Lethaea*, 83(1/2), 103-133.
- Kaiser, T.M., Solounias, N., Fortelius, M., Bernor, R.L., Schrenk, F., 2000, Tooth mesowear analysis of *Hippotherium primigenium* from the Vallesian Dinotheriensande (Germany) – A blind test study: *Carolina*, 58, 103-114.
- Kelly, T.S., 1995, New Miocene Horses from the Caliente Formation, Cuyama Valley badlands, California: *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science*, 473, 1-33.
- Kelly, T.S., 1998, New Middle Miocene Equid Cranea From California and their implications for the Phylogeny of the Equini: *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science*, 455, 1-46.
- Koch, P.L., Hoppe, K.A., Webb, S.D., 1998, The isotopic ecology of late Pleistocene mammals in North America Part I. Florida: *Chemical Geology*, 152, 119-138.
- Koch, P.L., Diffenbaugh, N.S., Hoppe, K.A., 2004, The effects of late Quaternary climate and CO<sub>2</sub> change on C4 plant abundance in the south-central United States: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207, 331- 357.

- Kurtén, B., Anderson, E., 1980, Pleistocene Mammals of North America: New York, USA, Columbia University Press, 442 pp.
- Linnaeus, C.A. 1758, Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordine, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. 1: Regnum animale. Editio decima, reformata. Laurentii Salvii, Stockholm, Sweden, 824 pp.
- Lucas, S.G., 2008a, Late Cenozoic fossil mammals from the Chapala rift basin, Jalisco, Mexico, in Lucas, S.G., Morgan, G.S., Spielmann, J.A., Prothero, D.R. (eds.), Neogene mammals: New Mexico, USA, New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, 44, 39-49.
- Lucas, S.G., 2008b, Pleistocene mammals from Yeroconte, Honduras, in Lucas, S.G., Morgan, G.S., Spielmann, J.A., Prothero, D.R. (eds.), Neogene mammals: New Mexico, USA, New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, 44, 403-407.
- MacFadden, B.J., 1984, Systematics and phylogeny of *Hipparion*, *Neohipparion*, *Nannippus*, and *Cormohipparion* (Mammalia, Equidae) from the Miocene and Pliocene of the New World: Bulletin of the American Museum of Natural History, 179, 1-196.
- MacFadden, B.J., 1992, Fossil Horses: Systematics, Paleobiology, and Evolution of the Family Equidae: Cambridge, USA, Cambridge University Press, 384 pp.
- MacFadden, B.J., 1998, Equidae, in Janis, C.M., Scott, K.M., Jacobs, L.L. (eds.), Evolution of Tertiary Mammals of North America: USA, Cambridge University Press, 537-559.
- MacFadden, B.J., Cerling, T.E., 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.
- MacNaughton, S.J., Tarrants, J.L., MacNaughton, M.M., Davis, R.H., 1985, Silica as a defense against herbivory and a growth promoter in African grasses: Ecology, 66, 528-535.
- Meagher, M., 1986, "*Bison bison*" Mammalian Species: The American Society of Mammalogists, 266, 1-8.
- Melgarejo-Damián, P.M., Montellano-Ballesteros, M., 2008, Quantitative differentiation of Mexican Pleistocene: Current Research in the Pleistocene, 25, 184-186.
- Mooser, O., 1958, La Fauna "Cedazo" del Pleistoceno de Aguascalientes: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Anales, 29, 408-452.
- Mooser, O., Dalquest, W.W., 1975, Pleistocene Mammals from Aguascalientes, Central Mexico: Journal of Mammalogy, 56 (4), 781-820.
- Nowak, R.M., 1991, Walker's Mammals of the World: Baltimore, USA, Johns Hopkins University Press, 1947 pp.
- Owen, R., 1869, On fossil remains of equines from Central and South America. Referable to *Equus conversidens* Ow., *Equus tau* Ow., and *Equus arcidens* Ow.: Royal Society of London, Philosophical Transactions, 159, 559-573.
- Passey, B.J., Cerling, T.E., Perkins, M.E., Voorhies, M.R., Harris, J.M., Tucker, S.T., 2002, Environmental change in the Great Plains: an isotopic record from fossil horses: The Journal of Geology, 110, 123-140.
- Pérez-Crespo, V.A., Sánchez Chillón, B., Arroyo-Cabrales, J., Alberdi, M.T., Polaco, J.O., 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 (<sup>13</sup>C, <sup>18</sup>O): Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 26(2), 347-355.
- Prado, J.L., Alberdi, M.T., Azanza, B., Sánchez, B., Frassinetti, D., 2005, The Pleistocene Gomphotheriidae (Proboscidea) from South America: Quaternary International, 126(128), 21-30.
- Rensberger, J.M., Forsten, A., Fortelius, M., 1984, Functional evolution of the cheek tooth pattern and chewing direction in Tertiary horses: Paleobiology, 47, 515-528.
- Retallack, G.J., 2007, Cenozoic paleoclimate on land in North America: Journal of Geology, 115, 271-294.
- Reynoso-Rosales, V.H., Montellano-Ballesteros, M., 1994, Revisión de los Équidos de la Fauna local de Cedazo del Pleistoceno de Aguascalientes México: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 11(1), 87-105.
- Rivals, F., Semperebon, G.M., 2006, A comparison of the dietary habits of a large sample of the Pleistocene pronghorn *Stockoceros onusrosagris* from the Papago Springs Cave in Arizona to the modern *Antilocapra Americana*: Journal of Vertebrate Paleontology, 26(2), 495-500.
- Rivals, F., Solounias, N., 2007, Differences in Tooth Microwear of Populations of Caribou (*Rangifer tarandus*, Ruminantia, Mammalia) and Implications to Ecology, Migration, Glaciations and Dental Evolution: Journal of Mammalian Evolution, 14, 182-192.
- Rivals, F., Muhlbachler, M.C., Solounias, N., 2007, Effect of ontogenetic-age distribution in fossil samples on the interpretation of ungulate paleodiets using the mesowear method: Journal of Vertebrate Paleontology, 27(3), 763-767.
- Semperebon, G.M., Rivals, F., 2007, Was grass more prevalent in the pronghorn past? An assessment of the dietary adaptations of Miocene to Recent Antilocapridae (Mammalia: Artiodactyla): Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 253, 332-347.
- Semperebon, G.M., Rivals, F., 2010, Trends in the paleodietary habits of fossil camels from the Tertiary and Quaternary of North America: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 295, 131-145.
- Semperebon, G.M., Godfrey, L.R., Solounias, N., Sutherland, M.R., Jungers, W.L., 2004, Can low magnification stereomicroscopy reveal diet?: Journal of Human Evolution, 47, 115-144.
- Skinner, J.D., Smithers, R.H.N., 1990, The Mammals of the Southern African Subregion: South Africa, University of Pretoria, 771 p.
- Smith, W.P. 1991, *Odocoileus virginianus*: Mammalian Species, 388, 1-13.
- Solounias, N., Semperebon, G., 2002, Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids: American Museum Novitates, 3366, 1-52.
- Strömberg, C.A.E., 2002, The origin and spread of grass-dominated ecosystems in the late Tertiary of North America: preliminary results concerning the evolution of hypsodonty: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 177, 59-75.
- Valerio, A., Laurito, C., 2004, Paleofauna de Aguacaliente de Cartago, Costa Rica, Parte I: *Equus* cf. *E. conversidens* Owen, 1869: Revista Geológica de América Central, 31, 87-92.
- Villa, B.F., Cervantes, F.A. 2003, Los mamíferos de México, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Grupo Editorial Iberoamericana, 140 pp.
- Wilson, D.E., Reeder, D.M. (eds.), 2005, Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference: Baltimore, USA, Johns Hopkins University Press, 2, 142 pp.
- Winans, M.C., 1985, Revision of North American fossil species of the genus *Equus* (Mammalia: perissodactyla: Equidae): Austin, Texas, USA, University of Texas, Ph.D. dissertation.
- Winans, M.C., 1989, A quantitative study of North American fossil species of the genus *Equus*, in Prothero, D.R., Soch, R.M. (eds.), The Evolution of Perissodactyls: New York, USA, Oxford University Press, 262-297.

Manuscrito recibido: Abril 28, 2010

Manuscrito corregido recibido: Agosto 11, 2010

Manuscrito aceptado: Septiembre 13, 2010