



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO  
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA  
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLGÍA  
CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS  
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

---

**Aproximación paleoambiental y dietaria de los  
caballos pleistocénicos (*Equus conversidens*) de  
San Mateo Huexouyucan, Tlaxcala y Villa de  
Tezontepec, Hidalgo.**

**TESIS QUE PARA OBTENER ELGRADO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**

PRESENTA

**Luis Roberto Bonilla Toscano**

Director de Tesis: M. en C. Jesús Martín Castillo Cerón

Dr. Daniel DeMiguel

Mineral de la Reforma, Hidalgo

2014

A mis padres

## AGRADECIMIENTOS

Para la familia que siempre y ante cualquier cosa me han apoyado en todas mis locuras, en gran parte esto es por y para ustedes.

Al M. en C. Jesús Martín Castillo Cerón por haberme aceptado como su alumno, por guiarme a lo largo de esta etapa y confiar en el proceso que fue tomando este proyecto, por compartir sus conocimientos y confiar en mí.

Al Dr. Daniel DeMiguel por aceptarme como su alumno mexicano, recibirme en el Instituto Catalán de Paleontología, guiarme y compartirme su conocimiento sin el cual, sin duda este trabajo no sería el mismo.

Al Dr. Víctor Manuel Bravo Cuevas por sus consejos tanto académicos como profesionales durante mi estancia en la institución y por permitirme colaborar en los trabajos de campo que forman parte de sus proyectos.

Al Dr. Miguel Ángel Cabral Perdomo por sus enseñanzas en el campo y en el laboratorio y compartir sus conocimientos conmigo desde la Licenciatura.

Al M. en C. Carlos Castañeda Posadas de la BUAP y al personal del laboratorio de la FES Iztacala por facilitarme parte del material fósil utilizado en este trabajo.

Al CONACYT por otorgarme una beca de posgrado y la beca mixta que me permitió realizar una estancia en la Universidad Autónoma de Barcelona.

A los compañeros del Instituto Catalán de Paleontología, en particular a Mark Furia, Gretell y Laila por los buenos ratos pasados.

A Eloy García Cabrera por estar en las buenas y en las malas durante nuestra estancia en Pachuca, solo hubiera sido aún más difícil.

A los compañeros de laboratorio de la Universidad con los cuales compartí poco pero fueron buenos momentos.

Para Alex Marín por el apoyo mostrado en Barcelona y en México, gracias por colaborar conmigo. Al igual que a mi amigo español Marco por las tardes y noches en Barcelona y en especial a Celia por ser mi familia durante ese mes catalán.

Por último, a las personas que han formado parte de mi vida y ya no están por diferentes motivos, esto tiene un poco de todos ustedes.

GRACIAS

# ÍNDICE

I. RESUMEN .....	1
II. INTRODUCCIÓN .....	2
II.1 Pleistoceno en Norteamérica .....	6
II.2 Pleistoceno en México .....	9
II.4 Interpretación de paleodietas en México .....	14
III. JUSTIFICACIÓN.....	17
IV. OBJETIVOS .....	17
V. MATERIAL Y MÉTODO .....	18
V.1 Área de estudio.....	18
Marco geológico.....	19
Material fósil .....	19
Villa de Tezontepec, Hidalgo.....	20
Marco geológico.....	20
Material fósil .....	21
V. 2 Método de mesodesgaste.....	21
Muestra comparativa .....	25
Análisis de los datos .....	30
VI. RESULTADOS.....	32
VI.1 Paleontología sistemática .....	32
Alcance geocronológico y distribución geográfica.....	32
Material referido .....	32
VIII. CONCLUSIONES .....	46
IX. LITERATURA CITADA.....	47
X. ANEXOS .....	62

## FIGURAS

Página.

- 3      Figura 1.- Familias pertenecientes a los órdenes Artiodactyla y Perissodactyla
- 5      Figura 2.- Variaciones morfológicas registradas en los diversos géneros que dieron origen a *Equus*
- 11     Figura 3.- Mapa de los principales Estados en los cuales se ha recuperado material fósil de équidos pleistocénicos de México.
- 12     Figura 4.- Mapa de las localidades mexicanas con presencia de *Equus conversidens*.
- 13     Figura 5.- Mapa de las localidades mexicanas con presencia de *Equus excelsus* y *Equus mexicanus*.
- 13     Figura 6.- Mapa de las localidades mexicanas con presencia de *Equus tau*, *Equus pacificus* y *Equus parastylidens*.
- 18     Figura 7.- Mapa de la ubicación del Estado de Tlaxcala y de la región correspondiente al municipio de Panotla.
- 19     Figura 8.- Paisaje general de la Barranca de Huexoyucan.
- 20     Figura 9.- Variables consideradas para la evaluación del mesodesgaste.
- 21     Figura 10.- Relación del desgaste dental y el hábito alimentario.
- 22     Figura 11.- Ejemplo de la evaluación del ambas cúspides y la combinación.
- 35     Figura 12.- Diagrama jerárquico de clúster.
- 37     Figura 13.- Histograma comparativo de las variables.
- 39     Figura 14.- Distribución de las especies definidas por las variables de mesodesgaste.
- 41     Figura 15.- Gráfica que muestra las tres categorías dietarias y las dos clasificaciones.

## TABLAS

### Página

- |    |  |
|----|--|
| 6  | Tabla 1.- Nombre y fechas aproximadas de los periodos glaciares e interglaciares ocurridos durante el Pleistoceno.   |
| 7  | Tabla 2.- Edades Pleistocénicas.   |
| 25 | Tabla 3.- Combinaciones consideradas para el cálculo del coeficiente de mesodesgaste.                                |
| 26 | Tabla 4.- Valores originales de 64 especies actuales.  |
| 29 | Tabla 5.- Valores del coeficiente de mesodesgaste determinados con base en los porcentajes de Fortelius y Solounias. |
| 33 | Tabla 6.- Elementos dentales pertenecientes a <i>Equus conversidens</i> evaluados para el análisis de mesodesgaste.  |
| 34 | Tabla 7.- Valores de las variables de mesodesgaste para la muestra estudiada de las dos localidades.                 |
| 40 | Tabla 8.- Valores estadísticos.  |

## I. RESUMEN

La reconstrucción de los hábitos alimentarios y las paleodietas proporcionan, entre otras cosas, características sobre las adaptaciones de las especies fósiles.

Particularmente, los équidos fueron unos de los componentes principales en las faunas del Pleistoceno. En México representan a uno de los grupos fósiles más comúnmente encontrados, principalmente en el centro del país. La muestra analizada corresponde a elementos dentales de *Equus converidens* de Tlaxcala e Hidalgo.

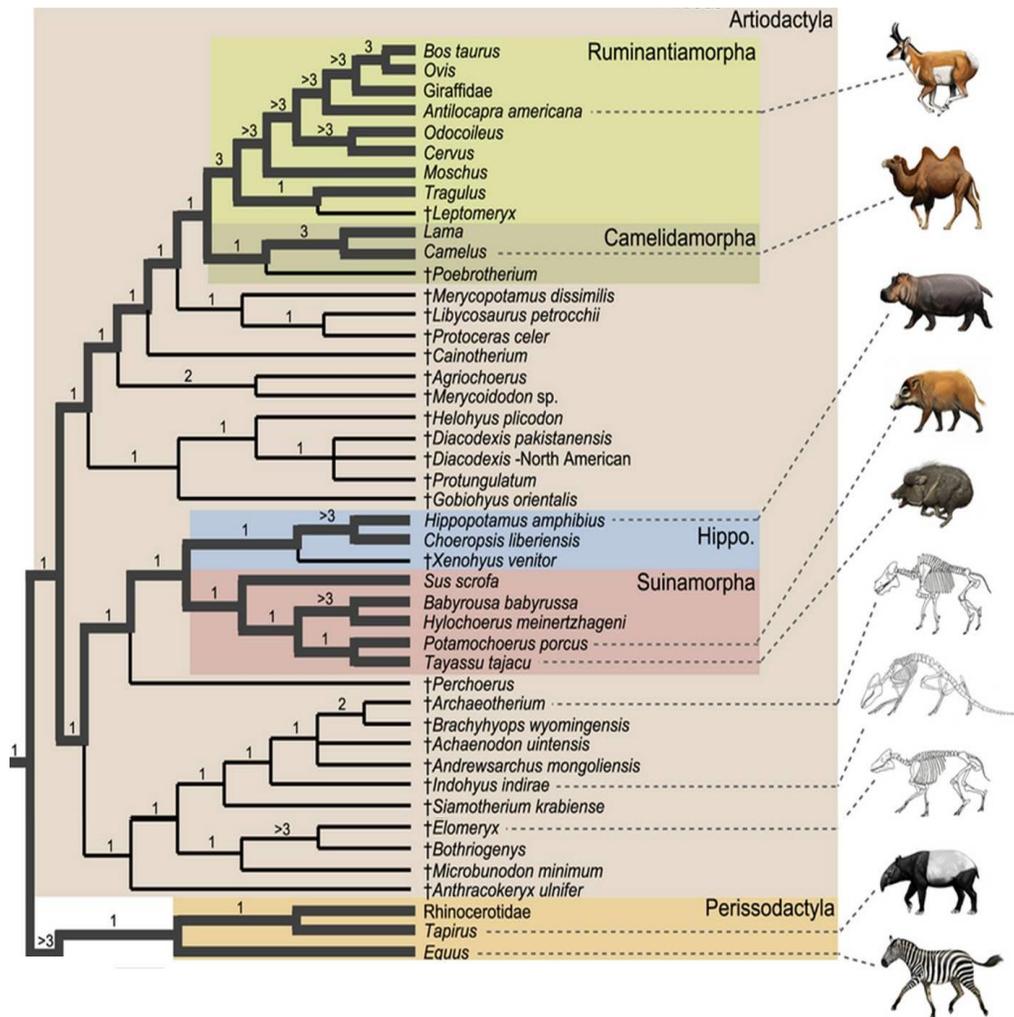
Se realizó un análisis de las preferencias dietarias mediante el método de mesodesgaste y se comparó con los hábitos alimentarios de especies recientes con la finalidad de poder comparar dichas preferencias. Los resultados obtenidos indican que las poblaciones pleistocénicas analizadas basaron fundamentalmente su dieta en la ingesta de materia vegetal altamente abrasiva, similar al de los actuales *Damaliscus lunatus*. Dado que las dietas tienden a reflejar condiciones ambientales, estos resultados permiten considerar que el hábito alimentario obtenido para ambas poblaciones, sugieren la presencia de zonas de vegetación abierta cubierta por hierba o pastos en la región Sudoeste del Estado de Tlaxcala y Sur del Estado de Hidalgo durante la segunda mitad del Pleistoceno.

## II. INTRODUCCIÓN

La reconstrucción de los hábitos alimentarios y las paleodietas proporcionan, entre otras cosas, características sobre las adaptaciones de las especies fósiles, en particular de los mamíferos herbívoros, e información de las condiciones de su hábitat en un determinado tiempo y espacio (Kaiser y Fortelius, 2003).

En los últimos años, el análisis de las preferencias alimentarias de los rumiantes extintos ha figurado un objetivo sumamente importante en el campo de la ecología evolutiva (*e.g.*, MacFadden y Cerling, 1996; Koch *et al.*, 1998; Fenarec, 2003; Rivals y Deniaux, 2003; Rivals *et al.*, 2010; Kaiser y Fortelius, 2003; Franz-Odenal y Kaiser, 2003; DeMiguel *et al.*, 2008). Sin embargo, en algunos grupos la información existente acerca de estas preferencias es aún limitada.

Por otro lado, los équidos pertenecen al orden Perissodactyla (Figura 1), el cual comprende a todos los mamíferos ungulados con un número impar de dedos (al menos en las extremidades posteriores) -a diferencia del orden Artiodactyla, de número par-, cada uno provisto de una pezuña queratinizada o cornificada. Dentro de este orden se agrupan tres familias: Tapiridae, Rhinocerotidae y Equidae, a esta última en la actualidad pertenecen todos los caballos, asnos, cebras y onagros, así como todos los ascendientes cuya pista hemos podido remontar, los cuales se caracterizan por tener un solo dedo funcional (Hickman *et al.*, 2002).



**Figura 1** Familias pertenecientes a los órdenes Artiodactyla y Perissodactyla. Éste último con tres familias actuales, entre las que se encuentra (Equidae) la familia objeto de estudio en este trabajo.

La historia del grupo se remonta al Eoceno (54.8 - 33.7 Ma.), época donde florecieron los équidos primitivos en América del Norte y en Europa. Durante este intervalo temporal existieron muchas especies distintas que variaban entre los 25 y 50 cm de altura (hasta la cruz), con dientes simples y con una baja altura de la corona dental, a demás de poseer las extremidades anteriores tetradáctilas y las posteriores tridáctilas (Stokes, 1969) (Figura 2).

Posteriormente, durante el Oligoceno (33.7 - 23.8 Ma.), se observa un aumento en la talla y en la altura de la corona dental, así como un desarrollo importante del tercer dígito y una paralela reducción del primer y último dígito (MacFadden, 1992) (Figura 2).

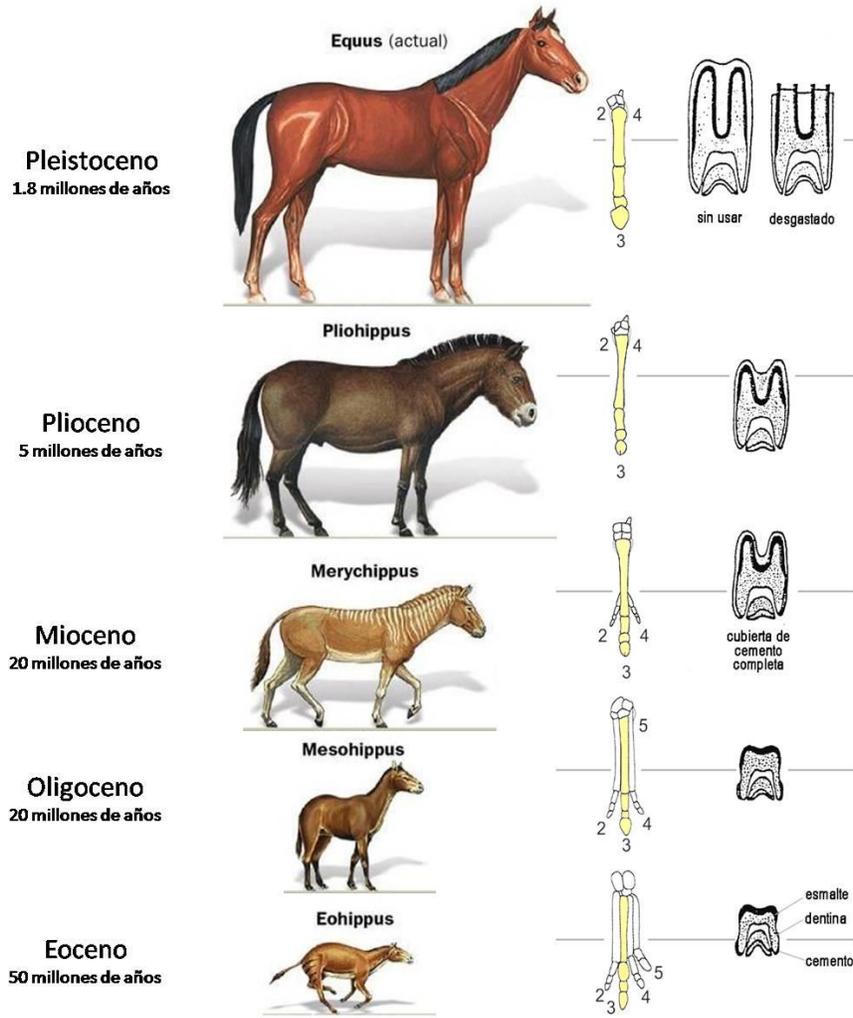
Un hecho de gran importancia fue la emergencia del puente terrestre entre Norteamérica y Asia, acontecida en la época Miocena (23.8 – 5.3 Ma.), lo cual permitió una radiación y distribución importante.

La adaptación más importante durante ese periodo se produjo en la dentición, la cual se volvió progresivamente más prismática y de corona más plana y todavía más alta, además de presentar raíces abiertas y persistentes que permitieron el crecimiento continuo. Las extremidades conservaban tres dedos, pero el central ya era mucho más grande que los laterales los cuales eran prácticamente no funcionales y la altura de los organismos ya rebasaba los 90 cm, parecidos enormemente a las actuales razas de caballo pequeño denominadas "pony" (Stokes, 1969) (Figura 2).

Hasta la época Pliocena (5.3 – 1.8 Ma.), la familia de los équidos era uno de los grupos más abundantes, dado que se conocen al menos siete géneros en el subcontinente Norteamericano (Hulbert, 1989). Sin embargo, este periodo geológico representa el punto de extinción de la mayoría de la variedad genérica de los caballos (Stokes, 1969; Hulbert, 1989).

Ya durante el Pleistoceno (1.8 – 0.01 Ma.), los *Pliohippus* originaron al actual género *Equus*, el cual durante el tiempo que este género lleva, se han rescatado fósiles en depósitos pleistocénicos distribuidos ampliamente, lo cual indica que las formas incluidas en este

grupo fueron un componente importante de las faunas del pleistoceno (Stokes, 1969, Bell *et. al.*, 2004) (Figura 2).



**Figura 2** Variaciones morfológicas registradas en los diversos géneros que dieron origen a *Equus*. Se puede observar la reducción de los dígitos en las extremidades así como el desarrollo de molares con un aumento en la altura de la corona (término conocido como "hipsodoncia").

## II.1 Pleistoceno en Norteamérica

El Pleistoceno es el periodo geológico más temprano del periodo Cuaternario, dentro de la era Cenozoica, y abarca de los 2.59 Ma hasta los 10,000 años antes del presente, precedida por el Plioceno y seguida por el Holoceno (ICS, 2009). Durante ese tiempo ocurrieron una serie de cambios climáticos estacionales y cíclicos (Bravo-Cuevas *et al.*, 2009).

Estas variaciones climáticas resultaron ser la consecuencia de una sucesión de periodos glaciares e interglaciares los cuales están bien documentados en Norte América y son correlacionables a eventos similares ocurridos en el continente Europeo (Tabla 1), por lo que el Pleistoceno también es comúnmente conocido como la “Edad de Hielo” o “La Era de las Glaciaciones” (Cabral-Perdomo, 2001).

**Tabla 1** Nombre y fechas aproximadas de los periodos glaciares e interglaciares ocurridos durante el Pleistoceno de Europa y América (Casanova-Sancho, 2010).

Periodo	Nombre Europa/América	Fecha
GLACIAL	WÜRM o WISCONSIN	80,000-10,000 A.
INTERGLACIAL	RISS-WÜRM	140,000 A.
GLACIAL	RISS o ILLINOIS	200,000 A.
INTERGLACIAL	MINDEL-RISS	390,000A.
GLACIAL	MINDEL o KANSAS	580,000 A.
INTERGLACIAL	GÜNZ-MINDEL	750,000 A.
GLACIAL	GÜNZ o NEBRASKA	1.1 Ma.
INTERGLACIAL	DONAU-GÜNZ	1.4 Ma.
GLACIAL	DONAU	1.8 Ma.
INTERGLACIAL	BIBER-DONAU	2 Ma.
GLACIAL	BIBER	2.5 Ma.

En América del Norte, el Pleistoceno se ha dividido en dos edades conocidas como las “Edades de los Mamíferos Terrestres” que engloban el Irvingtoniano y el Rancholabreano (Tabla 2). La primera abarca desde hace aproximadamente 1.8 Ma., hasta alrededor de los

400,000 años; la segunda abarca desde los 400,000 años hasta los 11,500 años aproximadamente (Tovar *et al.*, 2007).

**Tabla 2** Edades Pleistocénicas y sus periodos de duración en millones de años.

ERA	ÉPOCA	EDAD	M.a.
CENOZOICO	Pleistoceno	Rancholabreano	0.04
		Irvingtoniano	1.88
	Plioceno	Blancano	4.5

### Irvingtoniano

Savage (1951) considera al género *Mammuthus* (Brookes, 1828) como el fósil índice característico para determinar el comienzo de este lapso. Es probable que éste género así como *Lepus* (Linnaeus, 1758) y *Euceratherium* (Furlong y Sinclair, 1904), que forman parte de la fauna de ese tiempo, hayan cruzado por el Estrecho de Bering (Kurtén y Anderson, 1980).

Por medio del registro fósil, se cree que el *Stegomastodon* (Pohlig, 1912), el cual fue un proboscídeo importante durante el Blancano, aún estaba presente en el Irvingtoniano Temprano y desapareció hace aproximadamente 1.6 Ma. Otro remanente del Blancano que permanece hasta el Irvingtoniano medio es el camélido *Tyranotilopus* (Barbour y Shultz, 1934). Durante el mismo tiempo ya estaban presentes especies como *Mammuthus*

*meridionalis* (Nesti, 1825) y *Smilodon gracilis* (Cope, 1880). Durante el Irvingtoniano Tardío estaban presentes *Mammuthus columbi* (Falconer, 1857) y *Smilodon fatalis* descrito por Leidy en 1868 (Kurtén y Anderson, 1980).

### Rancholabreano

La transición del Irvingtoniano al Rancholabreano fue definida por la aparición del género *Bison* (Smith, 1827), proveniente de Eurasia. La fauna de esta edad se caracteriza por la existencia de muchas especies, especialmente carnívoros como *Canis lupus*, *Panthera atrox*, *Smilodon fatalis*, *Ursus americanus*, además de un gran número de especies pertenecientes al género *Peromyscus* (Kurtén y Anderson, 1980).

En el trabajo “Intervalos Estratigráficos de los Géneros de Mamíferos” Hibbard (1955), registró 48 géneros considerados como nuevos para el Rancholabreano, sin embargo, al menos 19 de éstos ya han sido identificados para la fauna del Irvingtoniano o incluso para el Blancano (Kurtén y Anderson, 1980).

Debido a que la longevidad de muchas especies de mamíferos es mucho mayor que la relativamente corta duración del Rancholabreano, es complicado determinar por completo la fauna de esta edad. Shultz y Hillerud (1977), han demostrado la presencia del bisonte gigante *Bison latifrons* (Harlan, 1825) acompañado de otras especies de bisontes de tallas menores, lo cual según diversos autores, solo ocurrió en la fauna del Rancholabreano en la región de las grandes llanuras (Kurtén y Anderson, 1980).

## II.2 Pleistoceno en México

Desde principios del Cuaternario, hace aproximadamente 2.5 millones de años (ICS, 2009), nuestro país ya había adquirido su posición geográfica intertropical y su complicada fisiografía actual.

Dentro del Territorio Mexicano, los sedimentos pleistocénicos se encuentran ampliamente distribuidos, siendo estas las localidades más abundante, encontradas comúnmente en actividades agrícolas (Montellano-Ballesteros y Jiménez-Hidalgo, 2006).

Durante el Pleistoceno y los comienzos del Holoceno, la fauna de mamíferos presentes en lo que ahora corresponde al territorio mexicano es ampliamente diversa en los niveles de Familia y Orden (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2010). Como resultado de lo anterior, se cuenta con un listado que incluye 147 géneros con 280 especies (Ferrusquia-Villafranca *et al.*, 2010), sin embargo, en la mayoría de estas localidades, los eventos geológicos y los cambios climáticos que afectaron a los diferentes ambientes presentes han sido poco estudiados (Palma-Ramírez, 2009)

Dadas las condiciones climáticas existentes durante ese periodo, muchos cuerpos de agua de grandes extensiones aparecieron rodeados por praderas y bosques, lo cual permitió que mastodontes, gonfoterios, perezosos terrestres, ciervos, osos, pumas, comadrejas, nutrias, mapaches, roedores, lagomorfos y musarañas habitaran las zonas boscosas de las laderas de las montañas y las colinas a lo largo de la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre oriental y el Cinturón Volcánico Transmexicano (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2010)

Sin embargo y aunado a esto, no se cuenta con un correcto control estratigráfico y son pocas las localidades que sobresalen debido a la información que se ha generado sobre el

contenido fósil que presentan; entre ellas destacan El valle de Tequixquiac en el Estado de México (Hibbard, 1955); El Cedazo en Aguascalientes (Mooser y Dalquest, 1975; Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros, 1994); La Cueva de San Josecito en Nuevo León (Arroyo-Cabrales y Johnson, 2003); El Cedral en San Luis Potosí (Alberdi *et al.*, 2003); La Cueva Moctezuma en Sonora (Carranza-Castañeda y Roldan-Quintana, 2007).

### **II.3 Los équidos en México**

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); donde se creía que aproximadamente el 55% de esta diversidad se presentaba en el Pleistoceno de México, sin embargo, hace poco más de una década, el análisis filogenético y estadístico de caracteres craneales, dentales y/o postcraneales, 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 (Bravo-Cuevas *et al.*, 2011).

En México se conocen numerosas localidades pleistocénicas en las cuales ha sido posible obtener una abundante muestra de fósiles pertenecientes a équidos (Figura 3).



**Figura 3** Mapa de los principales Estados en los cuales se ha recuperado material fósil de équidos pleistocénicos de México. Elaborado a partir de Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010.

Dentro del territorio nacional la especie mejor descrita es *E. conversidens*. Además de ser el primer caballo descrito en México (Owen, 1869), esta especie ha sido reportada en la cueva San Josecito, Nuevo León (Arroyo-Cabrales and Johnson, 2003); El Cedral, San Luis Potosí (Alberdi *et al*, 2003); El Cedazo, Aguascalientes (Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros, 1994); numerosas localidades en Jalisco, Michoacán, Estado de México, Puebla, Morelos e Hidalgo (Owen, 1869; Hibbard, 1955; Downs, 1958; Lucas, 2008); además de dos localidades en Yucatán (Ray, 1957; Arroyo-Cabrales y Álvarez, 2003) (Figura 4).



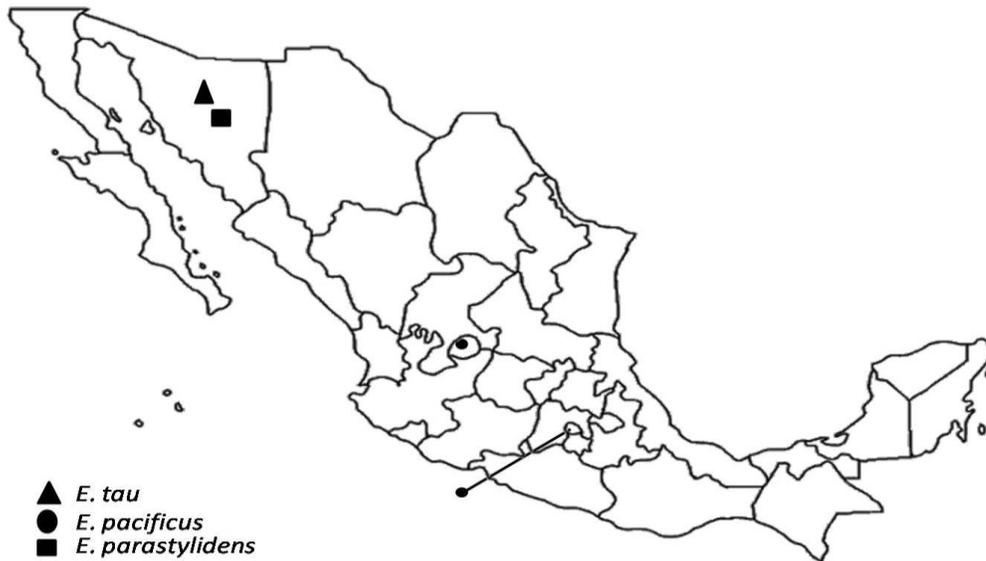
**Figura 4** Mapa de las localidades mexicanas con sedimentos pleistocénicos donde se ha reportado la presencia de *Equus conversidens* (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010).

Por su parte, otra especie de équido menos abundantes es *E. excelsus*, la cual ha sido reportada dentro de la localidad de Terapa, Sonora (Carranza-Castañeda y Roldan Quintana, 2007). Asimismo, se cuenta con registros de *E. mexicanus* dentro de El Cedral, San Luis Potosí (Alberdi *et al.*, 2003); El Cedazo, Aguascalientes (Mooser, 1958); Laguna de la Media Luna, San Luis Potosí (Hernández-Junquera, 1977); Chapala-Zacoalco, Jalisco (Downs, 1958; Lucas, 2008), Valle de Puebla, (Freudenberg, 1922; Silva-Bárceñas, 1993; Pichardo, 2000); y el Distrito Federal, (Hibbard, 1955) (Figura 5).

Por último, ha sido reportada las especies de *E. pacificus* en El Cedazo, Aguascalientes (Mooser, 1958) y en el Valle del Estado de México-Distrito Federal, (Hibbard, 1955), a demás de *E. parastylidens* y *E. tau*, las cuales únicamente se han registrado dentro de la localidad de El Cedazo, Aguascalientes (Figura 6).



**Figura 5** Mapa de las localidades mexicanas con sedimentos pleistocénicos donde ha sido reportada la presencia de *Equus excelsus* y *Equus mexicanus* (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010).



**Figura 6** Mapa de las localidades mexicanas con sedimentos pleistocénicos donde ha sido reportada la presencia de *Equus tau*, *Equus pacificus* y *Equus parastylidens* (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010).

## II.4 Interpretación de paleodietas en México

Tradicionalmente, la interpretación de la paleoecología de los mamíferos extintos se ha basado en datos de morfología funcional, estructuras análogas modernas y en la sedimentología, así como en métodos taxonómicos a partir de determinadas características bioestratinómicas, métodos isotópicos e incluso a partir de la distribución de restos fósiles presentes en los yacimientos (Macfadden y Cerling, 1996; Mendoza, 2005).

En los últimos años, los métodos más utilizados para proponer los hábitos alimentarios se basan en el estudio de isótopos presentes en el esmalte dental (*e.g.* MacFadden y Cerling, 1994; Koch *et al.*, 1998; Fenarec, 2003), así como el patrón de desgaste de los elementos dentales tanto a nivel microscópico (*e.g.* Teaford, 1988; Martínez *et al.*, 2001; Rivals y Deniaux, 2003; Solounias *et al.*, 2010) como a nivel mesoscópico (*e.g.* Fortelius y Solounias, 2000; Kaiser y Fortelius, 2003; Franz-Odenal *et al.*, 2003; DeMiguel *et al.*, 2008; 2011)

Aunque existen numerosos trabajos basados en la determinación de los hábitos alimentarios o en la reconstrucción de las condiciones ambientales utilizando alguna de las técnicas descritas anteriormente, son escasos los estudios realizados en localidades mexicanas.

Pérez-Crespo (2007), por medio del análisis de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$ , realizó la reconstrucción paleoambiental de una comunidad pleistocénica de la Laguna de las Cruces en San Luis Potosí; México. Dentro de este estudio se determinó la dieta y el hábitat de cuatro individuos fósiles del mamut de las praderas (*Mammuthus columbi*), llegando a revelar que su dieta permanece constante durante su vida dentro de un intervalo que va desde un consumo mayoritario de plantas  $\text{C}_4$  a una dieta mixta basada en  $\text{C}_3/\text{C}_4$ .

Las comparaciones de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  realizadas con trabajos previos en Florida, Nuevo México y Texas en Estados Unidos de América y la localidad El Cedral, San Luís Potosí en México, además de estudios palinológicos en la zona, indican la presencia de una gran pradera que se extendía desde el centro de Canadá hacia el centro de México por lo se pueden considerar que los mamuts de Laguna de las Cruces presentaron hábitos dietarios mixtos y que ocuparon regiones abiertas como un pastizal o una pradera.

Bravo-Cuevas y Priego-Vargas (2009) evaluaron la dieta de hipariones del Mioceno Tardío de Oaxaca mediante el mesodesgaste. En base a sus resultados determinaron que la población de équidos estudiada tuvo un hábito alimentario mixto con una elevada tasa de abrasión como consecuencia de una alta ingesta de recursos abrasivos (pastos, polvo y/o arena). Esta información refleja que a principios del Mioceno medio existieron zonas cubiertas por pastos en lo que ahora es parte de Norteamérica meridional; asimismo, fortalece la propuesta de que durante el Mioceno de Norteamérica, existieron ambientes similares a las sabanas actuales.

Pérez-Crespo y colaboradores (2009), realizaron un estudio isotópico ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$ ) para determinar la dieta y el hábitat del mamut y los caballos del Pleistoceno tardío del Cedral, SLP. Para el mamut (*Mammuthus columbi*), los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  reflejaron una dieta mixta C3/C4, mientras que para los tres especies de équidos estudiadas (*Equus mexicanus*, *E. conversidens* y *Equus* sp.) tienen un intervalo que va desde individuos con una dieta mixta C3/C4 a aquéllos que sólo se alimentan de plantas C4.

Al realizar comparaciones entre los valores obtenidos de las muestras mexicanas con las publicadas para los mismos grupos de Florida, Nuevo México y Texas, los autores señalan

que las preferencias alimentarias en ambos grupos eran parecidas. Asimismo, la comparación efectuada de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  junto con los de  $\delta^{18}\text{O}$ , para las especies de El Cedral con los valores de jabalíes, mastodontes, tapires y venados cola blanca del Pleistoceno tardío de Florida, revela que los caballos y el mamut de El Cedral habitaban en una zona abierta, como pastizales o sabanas.

Bravo- Cuevas y colaboradores (2011), mediante el análisis de mesodesgaste realizado a *Equus converisedens* del Pleistoceno Tardío de Hidalgo, indican que la población de équidos implicada tuvo una dieta semejante a la del bisonte de las planicies (*Bison bison*), basada fundamentalmente en la ingesta de materiales con un alto contenido en sílice tales como pasto, polvo y fitolios adheridos a la materia vegetal.

Pérez-Crespo y colaboradores (2012), analizando  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$ , determinaron la dieta y el hábitat de *Camelops hesternus*, *Equus* sp. y *Mammuthus columbi* de la Laguna de las Cruces, San Luis potosí, México. Las comparaciones realizadas entre ellos indican que no existen diferencias significativas en cuanto a la dieta de cada especie, siendo clasificados como especies de dietas mixtas. Estos resultados permitieron concluir que su alimentación explicaría su coexistencia en el lugar, el cual fue un pastizal con algunos árboles.

### **III. JUSTIFICACIÓN**

Al ser pocos los trabajos basados en los hábitos alimentarios y las reconstrucciones paleoambientales en México, el presente estudio pretende proporcionar evidencias de las dietas y comportamiento alimenticio de una especie de équido (*E. conversidens*), la cual presenta una amplia distribución en la zona centro de México durante el Pleistoceno. En base a eso, se pretende proporcionar una mayor información sobre las condiciones ambientales pleistocénicas de la región.

### **IV. OBJETIVOS**

Conocer el hábito alimentario de los caballos objeto de estudio.

Determinar si existen diferencias en la dieta de los équidos pertenecientes a la misma especie, que habitaron diferentes zonas geográficas en lo que ahora es la parte central de México.

Proponer las posibles condiciones ambientales que existieron en la región durante el Pleistoceno en función de sus dietas.

## V. MATERIAL Y MÉTODO

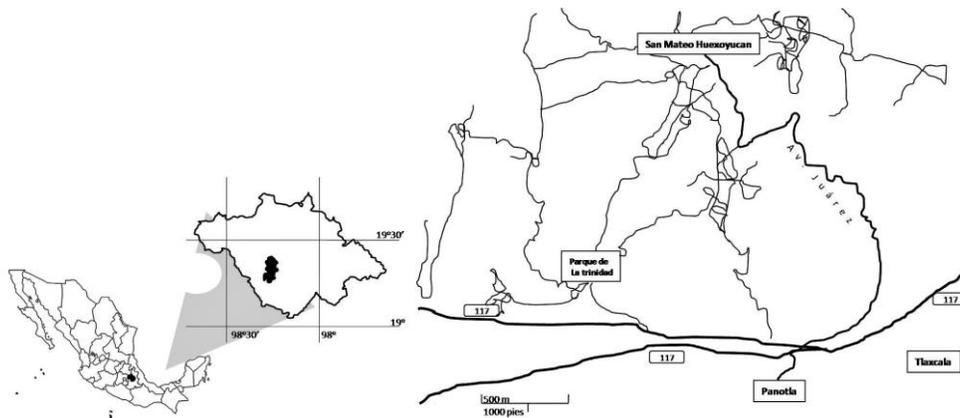
### V.1 Área de estudio

#### San Mateo Huexoyucan, Tlaxcala.

El estado de Tlaxcala se localiza en la parte centro oriental de México, entre las coordenadas  $19^{\circ}05'43''$  y los  $19^{\circ}05'43''$ N y los  $97^{\circ}37'07''$  y los  $98^{\circ}42'51''$ W. Está comprendido en su totalidad dentro de las tierras altas de la provincia fisiográfica denominada como Eje Neovolcánico (Pérez-López, 2006).

El municipio de Panotla se sitúa entre los  $19^{\circ}19'N$  y los y los  $98^{\circ}16'W$  a 2252msnm. Colinda al Norte con los municipios de Xaltocan y Hueyotlipan; al Sur con los municipios de Nopalucan y Texoloc; al oriente con los municipios de Totolac y Tlaxcala; por último, al poniente con el municipio de Ixtacuixtla (Pérez-López, 2006)

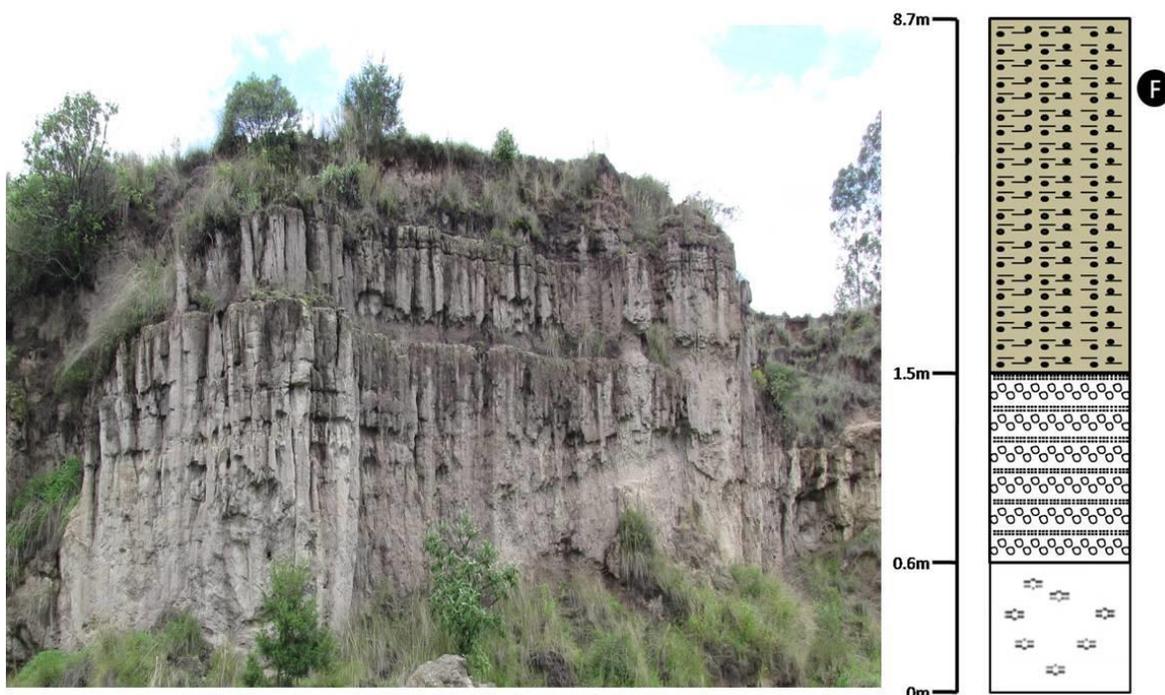
La comunidad de San Mateo Huexoyucan se ubica dos kilómetros al Norte del municipio de Panotla, entre las carreteras federales a Panotla y a San Simeón Xipetzingo (Figura 7).



**Figura 7** Mapa de la ubicación del Estado de Tlaxcala y de la región correspondiente al municipio de Panotla, así como de la localidad de San Mateo Huexoyucan.

## Marco geológico

En esta región del estado afloran cuerpos volcánicos y volcanoclásticos del Cenozoico tardío (Plioceno-Pleistoceno) (Servicio Geológico Mexicano, 2008). Los ejemplares de vertebrados fósiles se recuperaron de depósitos sedimentarios innominados del Cuaternario, los cuales consisten en arcilla, limo y arena fina con ceniza volcánica, depositados en un entorno fluvial y con espesores expuestos que no rebasan los 10 m (Figura 8).



**Figura 8** Paisaje general de la Barranca de Huexoyucan y columna estratigráfica en la cual se observan tres niveles. La **F** representa la unidad portadora de los fósiles.

## Material fósil

Parte del material considerado en la presente investigación fue obtenido durante las prospecciones en la localidad realizadas durante el año 2010 (Bonilla-Toscano, 2011), y reportadas posteriormente por Bonilla-Toscano *et. al.*, (2011; 2013). Actualmente, dicho

material forma parte de la colección del Laboratorio de paleontología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP), reconocidas por el acrónimo BUAPALZ; el resto de los ejemplares proviene de la colección del Laboratorio de Paleontología de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala (FESIZT), los cuales están registrados bajo el acrónimo IZT.

### Villa de Tezontepec, Hidalgo.

Localidad encontrada de manera fortuita debido a las excavaciones de un banco de arena conocido como “El Carmen”, el cual está ligado a la explotación de una mina de tepetate. Las prospecciones del sitio estuvieron a cargo de personal del INAH-Hidalgo y de alumnos e investigadores del Museo de Paleontología de la UAEH.

La brecha en la que se encontraron los fósiles se ubica en los 19°55'N y 98° 48'O, a 5 Km. al norte de la cabecera municipal de Villa de Tezontepec, Hgo., en la cara sudponiente del cerro conocido como cerro Xoconoxtle o cerro Muerto (Zavaleta-Villareal, 2012).

### Marco geológico

La cuenca de México comprende una amplia variedad de rocas del Mioceno al Cuaternario, de origen volcánico, volcanoclásticos y clástico, como derrames de lava, ceniza volcánica, depósitos lacustres-aluviales y piroclásticos, entre otros (Enciso-De la Vega, 1992).

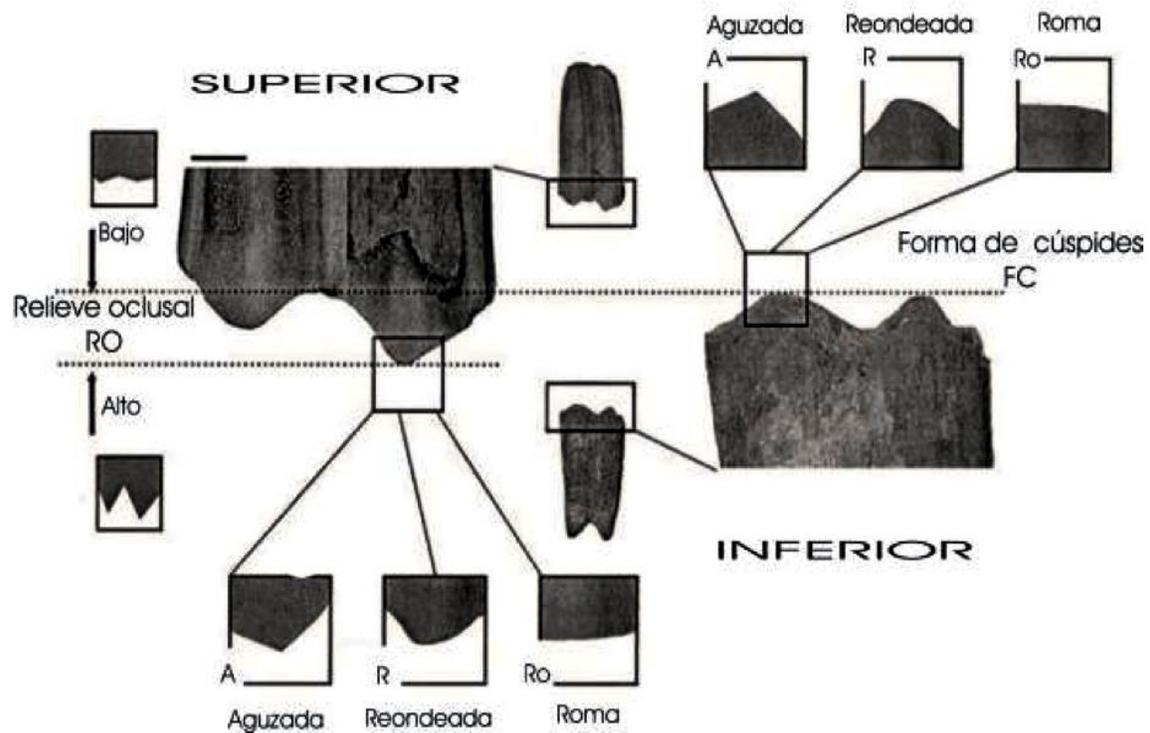
En la localidad de Villa de Tezontepec se encuentran depósitos detríticos no consolidados, constituidos principalmente por arenas y arcillas sin facies distinguibles en la secuencia. En esta localidad no ha sido posible hallar fósiles índice por lo que es difícil correlacionarla a una formación existente (Zavaleta-Villareal, 2012).

## Material fósil

Los ejemplares de estudio se colectaron en varias salidas a la localidad realizadas durante el 2009 por parte de alumnos y personal del Laboratorio y Museo de Paleontología de la UAEH; posteriormente, el material fue estudiado y reportado por Zavaleta-Villareal (2012). Actualmente los fósiles se encuentran resguardados dentro de la colección paleontológica del Museo de Paleontología de la UAEH, identificados con el acrónimo UAEHMP.

## **V. 2 Método de mesodesgaste**

Es la técnica de inferencia dietética propuesta por primera vez por Fortelius y Solounias (2000), y considerada como un método que permite la categorización del desgaste dental mediante la evaluación del relieve oclusal (RO en figura 9) y la morfología de los ápices de las cúspides (FC en la figura 9), las cuales vienen determinadas por el desgaste que sufren los molares debido al contacto diente/diente (*atricción*) y diente/alimento (*abrasión*) (Figura 9).



**Figura 9** Variables consideradas para la evaluación del mesodesgaste. Altura del relieve oclusal que puede ser alto o bajo y la forma de la cúspide que pueden presentar una forma aguzada (A), redondeada (R) o roma (Ro) (modificado de Kaiser y Fortelius, 2003).

Posteriormente, el método fue ampliado a los équidos por Kaiser y Solounias (2003) para incluir las últimas cuatro posiciones dentales superiores: P4-M3. Consecutivamente y debido a que en ocasiones los elementos dentales superiores no son tan abundantes, Kaiser y Fortelius (2003) ampliaron este método para evaluar las últimas cuatro posiciones dentales tanto superiores como inferiores.

Los alimentos de origen abrasivos, como los pastos, tiende a redondear y eliminar las cúspides, esto por el contenido de sílice propio de las gramíneas, así como por la ingesta de otros elementos como partículas exógenas como arena, polvo y ceniza. En tanto que una

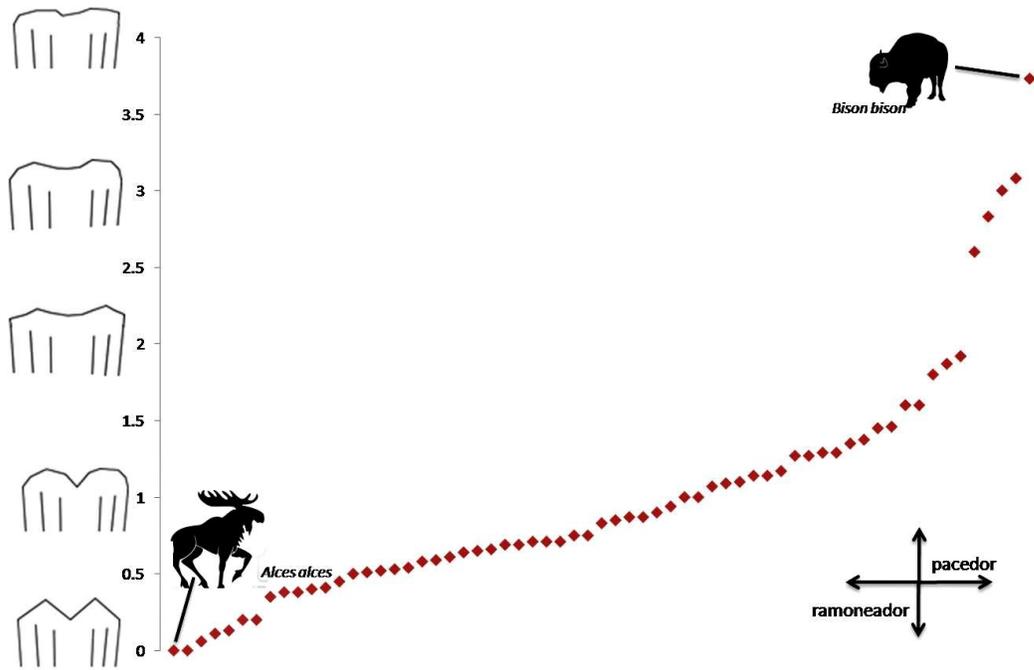
dieta más suave (hojas, semillas o frutas), tiende a mantenerlas puntiagudas y prominentes (Combella *et al.*, 1971).

Aunado a esto, existen especies con una clara tendencia alimenticia, por ejemplo *Bison bison* presenta cúspides bajas y generalmente romas, lo cual es característico en animales pacedores. Por otro lado, *Alces alces* presenta cúspides altas y afiladas, propio de los animales con tendencia al ramoneo (Fortelius y Solonias, 2000) (Figura 10).

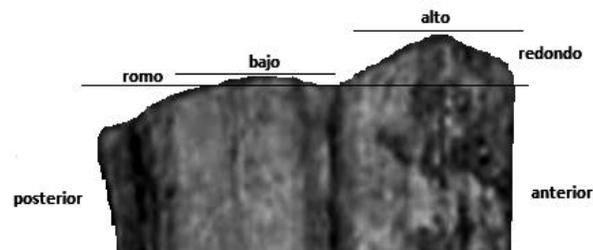
De esta manera, las variables empleadas en el método del mesodesgaste es el desarrollo de altura de las cúspides considerado como alto o bajo y la forma de las mismas que puede ser redonda, roma o afilada (Fortelius y Solounias, 2000).

Para el estudio se descartaron tanto los molares con un estado de desgaste avanzado como los no desgastados. Como resultado, para la exploración del mesodesgaste solo se consideraron elementos con una condición que va de moderada a ligeramente desgastados.

Para la evaluación de los ejemplares fueron consideradas ambas cúspides de cada diente, tanto superiores como inferiores, es decir, a cada una de las cúspides se le determinó su altura con respecto al valle (alto o bajo) y la forma que ésta presenta (afilada, redondeada o roma) (figura 11). Cabe señalar que la evaluación de las cúspides fue realizada por más de una persona, de forma directa a simple vista y con ayuda de fotografías.



**Figura 10** Relación del desgaste dental y el hábito alimentario. Valores del desgaste dental basado en lo propuesto por Kaiser *et al.* (2009).



**Figura 11** Ejemplo de la evaluación de ambas cúspides y la combinación que puede encontrarse en un elemento dental entre la altura del relieve oclusal y la forma de las cúspides. Elemento BUAPALZ1117

## Muestra comparativa

Debido a que pueden existir diferentes combinaciones entre las variables del relieve oclusal (alto o bajo), con la forma de las cúspides (redonda, roma o afilada), se determinó utilizar la clasificación propuesta por Kaiser *et. al.*, (2009) la cual abarca un rango de valores que van de cero (menos desgastado) a cuatro (más desgastado), dependiendo de la combinación (Tabla 3).

**Tabla 3** Combinaciones consideradas para el cálculo del coeficiente de mesodesgaste de las muestras consideradas en este estudio así como de las 64 especies actuales utilizadas por Fortelius y Solounias (2000). **R.O.**= relieve oclusal, **Cusp**= Forma que presenta la cúspide.

Valor	Combinación R.O./Cusp.
0	alto/afilado
1	alto/redondo
2	bajo/afilado
3	bajo/redondo
4	bajo/romo

En este análisis se utilizaron los valores originales de la altura del relieve oclusal (alto o bajo), así como la forma de las cúspides que presentan 64 especies actuales (Fortelius y Solounias, 2000). Éstas especies se agrupan en las tres categorías dietarias conocidas (Pacedores, Ramoneadores o Mixtos) (Tabla 4).

**Tabla 4** Valores originales de 64 especies actuales, así como los valores de *Equus conversidens* del pleistoceno de Huexoyucan y V. de Tezontepec. Porcentaje de cúspides afiladas, %a; porcentaje de cúspides romas, %Ro; porcentaje de cúspides redondeadas, %r; porcentaje de relieve oclusal alto, %A; porcentaje de relieve oclusal bajo, %B; **Cons**, clasificación conservadora; **Rad**, clasificación radical (Datos tomados de Fortelius y Solounias 2000).

Nº caso	abreviatura	nombre científico	nombre común	% a	% Ro	% r	% A	% B	Cons.	Rad.
1	Am	<i>Aepyceros melampus</i>	Impala	35.2	0	64.8	100	0	mixto	mixto
2	Ab	<i>Alcelaphus buselaphus</i>	Alcelafo	3.2	28	68.8	57	43	pacedor	pacedor
3	Al	<i>Alcelaphus lichtensteinii</i>	antílope de Lichtenstein	5.8	11.7	82.5	82	18	pacedor	pacedor
4	Aa	<i>Alces alces</i>	Alce	100	0	0	100	0	ramoneador	ramoneador
5	Ac	<i>Ammodorcas clarkei</i>	dibatag o gacela de Clark	28.5	0	71.5	100	0	ramoneador	ramoneador
6	Am	<i>Antidorcas marsupialis</i>	Gacela saltarina	73	0	27	96	4	mixto	mixto
7	Aam	<i>Antilocapra americana</i>	Berrendo	88.6	0	11.4	96	4	ramoneador	ramoneador
8	Aax	<i>Axis axis</i>	axis, chital o ciervo moteado	6.9	25.5	67.6	79	21	mixto	pacedor
9	Ap	<i>Axis porcinus</i>	ciervo porcino	4.1	0	95.9	88	12	mixto	pacedor
10	Bb	<i>Bison bison</i>	bisonte americano	0	73.3	26.7	0	100	pacedor	pacedor
11	Be	<i>Boocercus euryceros</i>	Bongo	44.4	0	55.6	100	0	ramoneador	ramoneador
12	Bt	<i>Boselaphus tragocamelus</i>	nilgó o toro azul	0	0	100	87	13	mixto	mixto
13	Bta	<i>Budorcas taxicolor</i>	Takín	42.1	0	57.9	95	5	mixto	ramoneador
14	Cd	<i>Camelus dromedarius</i>	Dromedario	31.2	0	68.8	100	0	mixto	ramoneador
15	Ci	<i>Capra ibex</i>	íbice o cabra salvaje de los Alpes	54.1	8.3	37.6	97	3	mixto	mixto
16	Cc	<i>Capreolus capreolus</i>	Corzo	72	2.9	25.1	96	4	ramoneador	ramoneador
17	Cs	<i>Capricornis sumatraensis</i>	serau común	45.4	4.5	50.1	100	0	mixto	mixto
18	Cdo	<i>Cephalophus dorsalis</i>	duiker bayo	32.1	7.1	60.8	93	7	ramoneador	ramoneador
19	Cn	<i>Cephalophus natalensis</i>	cefalofo de Natal	16.6	0	83.4	100	0	ramoneador	ramoneador
20	Cni	<i>Cephalophus niger</i>	duiker negro	35.4	3.2	61.4	91	9	ramoneador	ramoneador
21	Cnig	<i>Cephalophus nigifrons</i>	duiker de frente negra	25	4.5	70.5	82	18	ramoneador	ramoneador
22	Cs	<i>Cephalophus silvicultor</i>	efalofo silviculto	0	5.1	94.9	80	20	ramoneador	ramoneador

23	Csi	<i>Ceratotherium simum</i>	rinoceronte blanco	0	28	72	0	100	pacedor	pacedor
24	Cca	<i>Cervus canadensis</i>	ciervo canadiens	47.3	0	52.7	100	0	mixto	mixto
25	Cu	<i>Cervus unicolor</i>	sambar o sambhur	14.2	4.7	80.9	91	9	mixto	mixto
26	Cdu	<i>Cervus duvaucelli</i>	ciervo de los pantanos	12	24	64	67	33	mixto	pacedor
27	Ct	<i>Connochaetes taurinus</i>	ñu azul	15.3	28.8	55.9	55	45	pacedor	pacedor
28	Dl	<i>Damaliscus lunatus</i>	tsessebe común	20	20	60	20	80	pacedor	pacedor
29	Da	<i>Dendrohyrax arboreus</i>	damán arborícola meridional	50	0	50	100	0	ramoneador	ramoneador
30	Dd	<i>Dendrohyrax dorsalis</i>	damán arborícola occidental	46.4	0	53.6	82	18	ramoneador	ramoneador
31	Ds	<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>	rinoceronte de Sumatra	80	0	20	100	0	ramoneador	ramoneador
32	Db	<i>Diceros bicornis</i>	rinoceronte negro	94.1	0	5.9	100	0	ramoneador	ramoneador
33	EbS	<i>Equus burchelli</i>	cebra de sabana	27	33.6	39.4	0	100	pacedor	pacedor
34	Eg	<i>Equus grevyi</i>	Cebra	34.4	24.1	41.5	0	100	pacedor	pacedor
35	Gg	<i>Gazella granti</i>	gacela de Grant	50	0	50	88	12	mixto	mixto
36	Gt	<i>Gazella thomsoni</i>	gacela de thomson	55.4	1.3	43.1	88	12	mixto	mixto
37	Gc	<i>Giraffa camelopardalis</i>	Jirafa	73.7	0	26.3	94	6	ramoneador	ramoneador
38	Hb	<i>Heterohyrax brucei</i>	damán de Bruce	81.8	0	18.2	36	64	ramoneador	ramoneador
39	He	<i>Hippotragus equinus</i>	antílope ruano	3.8	0	96.2	85	15	pacedor	pacedor
40	Hn	<i>Hippotragus niger</i>	antílope sable o negro	0	15	85	85	15	pacedor	pacedor
41	Ha	<i>Hyemoschus aquaticus</i>	ciervo ratón de agua	16.6	0	83.4	100	0	ramoneador	ramoneador
42	Ke	<i>Kobus ellipsiprymnus</i>	antílope acuático	0	0	100	96	4	pacedor	pacedor
43	Lg	<i>Lama glama</i>	Llama	28.1	3.1	68.8	100	0	mixto	mixto
44	Lv	<i>Lama vicugna vicugna</i>	Vicuña	41.6	0	58.4	100	0	mixto	mixto
45	Lw	<i>Litocranius walleri</i>	gacela jirafa o gacela de Waller	33.3	0	66.7	96	4	ramoneador	ramoneador
46	Oh	<i>Odocoileus hemionus</i>	ciervo mulo o venado bura	72.7	0	27.3	100	0	ramoneador	ramoneador
47	Ov	<i>Odocoileus virginianus</i>	venado de cola blanca	88.8	0	11.2	100	0	ramoneador	ramoneador
48	Oj	<i>Okapia johnstoni</i>	Okapi	87.5	0	12.5	100	0	ramoneador	ramoneador
49	Oo	<i>Ourebia ourebi</i>	Oribí	21.8	0.7	77.5	96	4	mixto	pacedor
50	Om	<i>Ovibos moschatus</i>	buey almizclero	57.6	0	42.4	81	19	mixto	mixto
51	Oc	<i>Ovis canadensis</i>	borrego cimarrón	48.3	0	51.7	87	13	mixto	mixto

52	Pc	<i>Procapra capensis</i>	damán roquero	62.5	0	37.5	46	54	mixto	mixto
53	Rf	<i>Redunca fulvorufula</i>	redunca de montaña	0	0	100	86	14	mixto	pacedor
54	Rr	<i>Redunca redunca</i>	antílope bohor	6.4	2.5	91.1	91	9	pacedor	pacedor
55	Rs	<i>Rhinoceros sondaicus</i>	rinoceronte de java	100	0	0	100	0	ramoneador	ramoneador
56	Ru	<i>Rhinoceros unicornis</i>	rinoceronte indio	80	0	20	100	0	mixto	mixto
57	St	<i>Saiga tatarica</i>	saiga	60	0	40	40	60	mixto	mixto
58	Sc	<i>Syncerus caffer</i>	búfalo cafre	0	6.4	93.6	100	0	mixto	pacedor
59	To	<i>Taurotragus oryx</i>	antílope eland	50	0	50	100	0	mixto	mixto
60	Tq	<i>Tetracerus quadricornis</i>	antílope de cuatro cuernos	28.5	0	71.5	91	9	mixto	pacedor
61	Ta	<i>Tragelaphus angasii</i>	nyala	35	0	65	100	0	mixto	ramoneador
62	Ti	<i>Tragelaphus imberbis</i>	kudú menor	61.2	0	38.8	100	0	mixto	ramoneador
63	Ts	<i>Tragelaphus scriptus</i>	antílope jeroglífico	51	0	49	100	0	mixto	mixto
64	Ts	<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	gran kudú	0	0	100	100	0	ramoneador	ramoneador
65*	Ec-Huexo	<i>Equus conversidens</i>	Huexoyucan	12	6	82	14	86		
66*	Ec-Tez	<i>Equus conversidens</i>	Tezontepec	0	11	89	25	75		

\* Especies fósiles      **Especies consideradas en el análisis de clúster**

Por otro lado, basado en la propuesta de Kaiser *et. al.*, (2009), se calculó el valor del coeficiente de mesodesgaste de 63 especies actuales y *Equus conversidens* de Huexoyucan y Tezontepec (tabla 5).

**Tabla 5** Valores del coeficiente de mesodesgaste determinados con base en los porcentajes de Fortelius y Solounias (2000) y re-calculados mediante la codificación propuesta por Kaiser y colaboradores (2009). En negritas se resaltan las muestras fósiles.

Núm.	Abr.	Especie	C.M.	Núm.	Abr.	Especie	C.M.
1	Am	<i>Aepyceros melampus</i>	1.35	34	Eg	<i>Equus grevyi</i>	2.83
2	Ab	<i>Alcelaphus buselaphus</i>	1.92	35	Gg	<i>Gazella granti</i>	0.61
3	Al	<i>Alcelaphus lichtensteinii</i>	1.29	36	Gt	<i>Gazella thomsoni</i>	0.66
4	Aa	<i>Alces alces</i>	0	37	Gc	<i>Giraffa camelopardalis</i>	0.38
5	Ac	<i>Ammodorcas clarkei</i>	0.71	38	He	<i>Hippotragus equinus</i>	1.27
6	Am	<i>Antidorcas marsupialis</i>	0.35	39	Hn	<i>Hippotragus niger</i>	1.45
7	Aam	<i>Antilocapra americana</i>	0.38	40	Ha	<i>Hyemoschus aquaticus</i>	0.83
8	Aax	<i>Axis axis</i>	1.6	41	Ke	<i>Kobus ellipsiprymnus</i>	1.09
9	Ap	<i>Axis porcinus</i>	1.17	42	Lg	<i>Lama glama</i>	0.69
10	Bb	<i>Bison bison</i>	3.73	43	Lv	<i>Lama vicugna vicugna</i>	0.58
11	Be	<i>Boocercus euryceros</i>	0.59	44	Lw	<i>Litocranius walleri</i>	0.75
12	Bt	<i>Boselaphus tragocamelus</i>	1.27	45	Oh	<i>Odocoileus hemionus</i>	0.52
13	Bta	<i>Budorcas taxicolor</i>	0.71	46	Ov	<i>Odocoileus virginianus</i>	0.11
14	Cd	<i>Camelus dromedarius</i>	0.69	47	Oj	<i>Okapia johnstoni</i>	0.13
15	Ci	<i>Capra ibex</i>	0.54	48	Oo	<i>Ourebia ourebi</i>	0.87
16	Cc	<i>Capreolus capreolus</i>	0.4	49	Om	<i>Ovibos moschatus</i>	0.75
17	Cs	<i>Capricornis sumatraensis</i>	0.64	50	Oc	<i>Ovis canadensis</i>	0.71
18	Cdo	<i>Cephalophus dorsalis</i>	1	51	Pc	<i>Procapra capensis</i>	1.375
19	Cn	<i>Cephalophus natalensis</i>	0.87	52	Rf	<i>Redunca fulvorufula</i>	1.29
20	Cni	<i>Cephalophus niger</i>	1.07	53	Rr	<i>Redunca redunca</i>	1.14
21	Cnig	<i>Cephalophus nigifrons</i>	1.14	54	Rs	<i>Rhinoceros sondaicus</i>	0
22	Cs	<i>Cephalophus silvicultor</i>	1.46	55	Ru	<i>Rhinoceros unicornis</i>	0.2
23	Csi	<i>Ceratherium simum</i>	3.08	56	St	<i>Saiga tatarica</i>	1.6
24	Cca	<i>Cervus canadensis</i>	0.53	57	Sc	<i>Syncerus caffer</i>	0.94
25	Cu	<i>Cervus unicolor</i>	1.8	58	To	<i>Taurotragus oryx</i>	0.5
26	Cdu	<i>Cervus duvaucelli</i>	1.1	59	Tq	<i>Tetracerus quadricornis</i>	0.9
27	Ct	<i>Connochaetes taurinus</i>	1.87	60	Ta	<i>Tragelaphus angasii</i>	0.65
28	Dl	<i>Damaliscus lunatus</i>	2.6	61	Ti	<i>Tragelaphus imberbis</i>	0.41
29	Da	<i>Dendrohyrax arboreus</i>	0.45	62	Ts	<i>Tragelaphus scriptus</i>	0.51
30	Dd	<i>Dendrohyrax dorsalis</i>	0.85	63	Ts	<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	1
31	Ds	<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>	0.2	64	<b>Ec-Huexo</b>	<i>Huexoyucan</i>	2.4
32	Db	<i>Diceros bicornis</i>	0.059	65	<b>Ec-Tez</b>	<i>Tezontepec</i>	2.6
33	EbS	<i>Equus burchelli</i>	3				

## Análisis de los datos

Para establecer el grado de similitud del mesodesgaste entre las poblaciones de équidos consideradas en este estudio y las especies comparativas se realizó un conjunto de análisis estadísticos.

El primero de éstos consistió en un análisis de clúster (en base al método de agrupación de Ward, y escala geométrica), el cual es una técnica multivariante que permite clasificar una muestra en un número determinado de grupos basados en similitudes y disimilitudes. Para fines comparativos, esta prueba se basó en el análisis del porcentaje del relieve oclusal alto, y los porcentajes de las cúspides con forma afilada y roma (Kaiser y Fortelius, 2003), de los valores originales de las 64 especies actuales determinadas como muestra comparativa y las poblaciones de équidos bajo estudio. Los resultados obtenidos permitieron asignar a las especies dentro de alguna de las categorías alimentarias (hábitos pasadores, ramoneadores o mixtos).

Asociado a este análisis se realizó un histograma de frecuencias de los porcentajes que obtuvieron las variables evaluadas. El gráfico incluye las dos localidades bajo estudio y las especies más cercanamente relacionadas, esto con la finalidad de poder observar gráficamente las diferencias entre especies.

Por otra parte, se realizaron análisis discriminantes que tienen como finalidad el analizar si existen diferencias significativas entre grupos de objetos respecto a un conjunto de variables medidas sobre los mismos valores para, en caso de que existan diferencias, explicar en qué sentido se dan y facilitar procedimientos de clasificación sistemática de las nuevas observaciones en uno de los grupos analizados (De la Fuente, 2011).

En esta prueba se consideraron los mismos valores de las 64 especies antes seleccionadas, categorizadas previamente por Fortelius y Solounias (2000).

Posteriormente se realizó una gráfica en la que se observa la relación que existe entre el coeficiente de mesodesgaste de la muestra comparativa y las poblaciones fósiles bajo estudio (tabla 5), con las tres categorías dietarias (pacedor, mixto y ramoneador).

Por último, para comprobar si existe alguna diferencia estadísticamente significativa de los valores de mesodesgaste de ambas muestras fósiles se realizó una prueba Kruskal-Wallis, la cuales un método no paramétrico que nos permite conocer si un grupo de datos tiene el mismo origen o no.

Para la realización de estos análisis y procesamiento de datos fueron utilizados los Software estadísticos Past 2.17 y JMP6, además del paquete Microsoft Excel 2007.

## VI. RESULTADOS

### VI.1 Paleontología sistemática

Clase **MAMMALIA** Linnaeus, 1758

Orden PERISSODACTYLA Owen, 1848

Familia **EQUIDAE** Gray, 1821

Género *Equus* Linnaeus, 1758

*Equus conversidens* Owen, 1869

#### **Alcance geocronológico y distribución geográfica:**

Especie ampliamente distribuida a los largo de América del Norte desde comienzos del Pleistoceno Temprano hasta finales del Rancholabreano aproximadamente de los 1.8 Ma. hasta los 0.010 Ma. (Bravo-Cuevas *et al.*, 2011). Su distribución abarca desde Canadá, hasta el Pleistoceno de El Salvador (Cisneros, 2005).

#### **Material referido**

San Mateo Huexoyucan, Tlaxcala. *Dentadura inferior:* IZT8, m2d; BUAPALZ1015, m2d; BUAPALZ1009, m2d; BUAPALZ982, m2i; BUAPALZ976, m3d. *Dentadura superior:* BUAPALZ1121, M1i; BUAPALZ1119, M1i; BUAPALZ1117, M2i; IZT10b, M2i; IZT3, M2i; IZT10d, M3i (Anexo A, Tabla 6).

Villa de Tezontepec, Hidalgo. *Dentadura inferior:* UAHMP3301, m2i; UAHMP3328, m2d; UAHMP3268, m2d; UAHMP3308, m2d; UAHMP3285, m2d; UAHMP3292, m2d; UAHMP3256, m2i; UAHMP3269, p4i; UAHMP3326, m2i; UAHMP3324, m2i (Anexo B, Tabla 6).

**Tabla 6** Elementos dentales pertenecientes a *Equus conversidens* evaluados para el análisis de mesodesgaste y los resultados de las variables consideradas. **Pos**= Posición; **C.A**= Cúspide anterior; **C.P**= Cúspide posterior; **r**= redondo; **Ro**= romo; **a**= afilado; **R.O**= relieve oclusal; **A**= alto; **B**= bajo; **x**= sin determinar.

Huexoyucan											
Inferiores						Superiores					
Clave	Pos.	C.A	R.O	C.P	R.O	Clave	Pos.	C.A	R.O	C.P	R.O
① IZT8	m2d	r	B	r	B	① BUAPALZ1121	M1i	X	B	r	B
② BUAPALZ1015	m2d	r	B	x	A	② BUAPALZ1119	M1i	r	A	r	B
③ BUAPALZ1009	m2d	r	B	Ro	B	③ BUAPALZ1117	M2i	r	A	r	B
④ BUAPALZ982	m2i	x	B	r	B	④ IZT10b	M2i	r	B	a	B
⑤ BUAPALZ976	m3d	x	B	r	B	⑤ IZT3	M2i	X	B	r	B
						⑥ IZT10d	M3i	r	B	a	B
Villa de Tezontepec											
Inferiores											
Clave	Posición	C.A	R.O	C.P	R.O						
① UAHMP3301	m2i		ro		B						
② UAHMP3328	m2d		r		B						
③ UAHMP3268	m2d		r		B						
④ UAHMP3308	m2d		r		B						
⑤ UAHMP3285	m2d		r		A						
⑥ UAHMP3292	m2d		Ro		B						
⑦ UAHMP3256	m2i		r		B						
⑧ UAHMP3269	p4i		r		B						
⑨ UAHMP3326	m2i		r		A						
⑩ UAHMP3324	m2i		Ro		B						

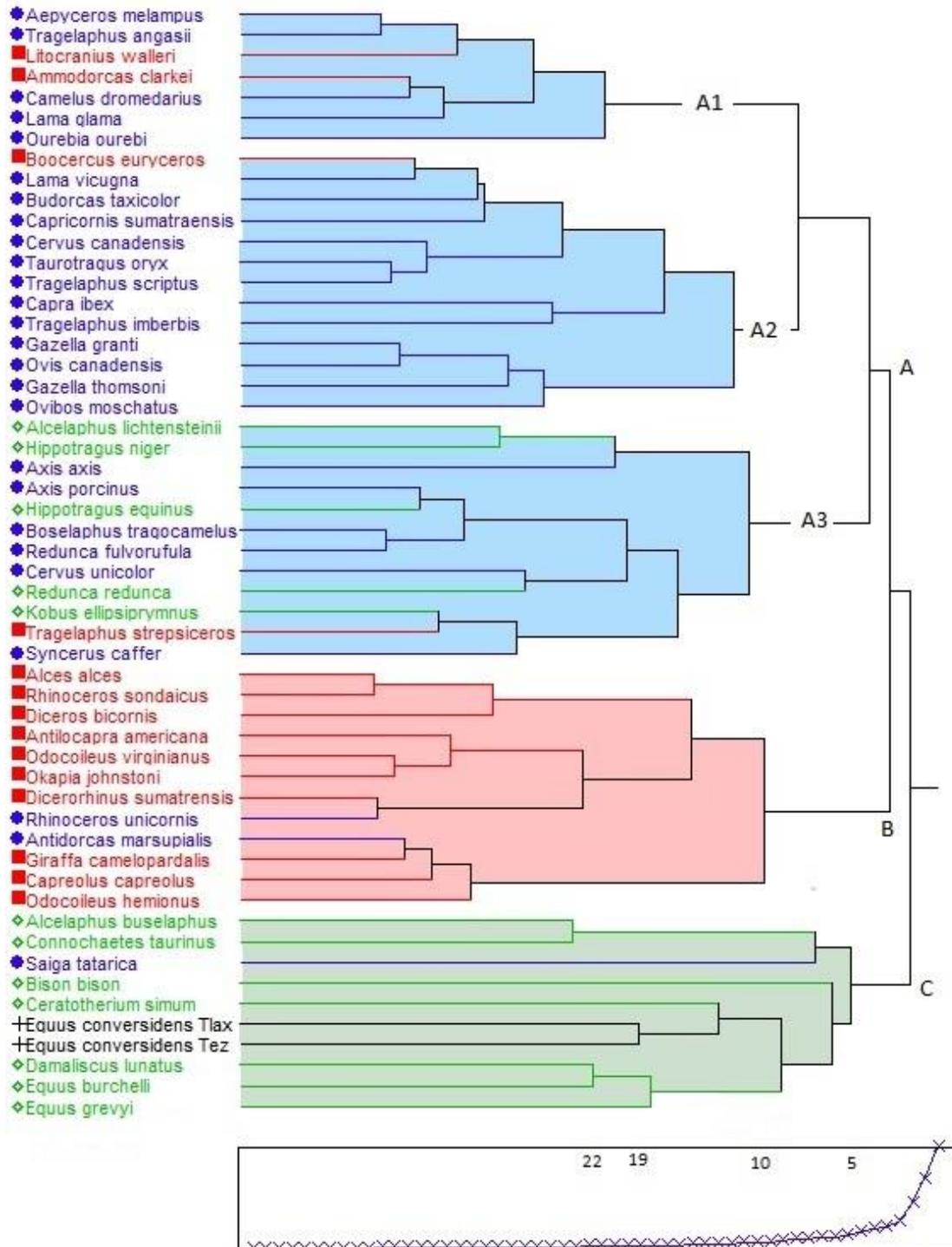
## VI.2 Análisis de mesodesgaste

Dentro de la muestra utilizada para el análisis de mesodesgaste correspondiente a la localidad de Huexoyucan, el 86% de los ejemplares presenta un relieve oclusal bajo y el 82% de las cúspides redondeadas. Por su parte, en los molares de Villa de Tezontepec domina con un 75% el relieve oclusal bajo y las cúspides redondeadas, las cuales constituyen el 89% (Tabla 7). Cabe señalar que dentro de la muestra evaluada no se encontraron cúspides afiladas.

**Tabla 7** Valores de las variables de mesodesgaste para la muestra estudiada de las dos localidades mostrando los conteos absolutos y el porcentaje de las frecuencias. **N**= número de molares; **n\***= número de cúspides; **A**= relieve oclusal alto; **B**= relieve oclusal bajo; **C.A**= cúspide aguzada, **C.R**= cúspide redonda; **C.Ro**= cúspide roma; **%C.A**= porcentaje de cúspides aguzadas; **%C.R**= porcentaje de cúspides redondas y **%C.Ro**= porcentaje de cúspides romas.

<i>E. conversidens</i>	N	n*	A	B	C.A	C.R	C.Ro	%A	%B	%C.A	%C.R	%C.Ro
<b>Huexoyucan</b>	11	17	3	19	2	14	1	14	86	12	82	6
<b>V. de Tezontepec</b>	11	18	5	15	0	16	2	25	75	0	89	11

El diagrama de clúster generado a partir los valores de mesodesgaste de las especies previamente seleccionadas (Tabla 4) así como la muestra de *E. conversidens* del Pleistoceno de Huexoyucan y Tezontepec muestra tres grandes grupos (Figura 12 A, B y C).



**Figura 12** Diagrama jerárquico de clúster basado en los porcentajes de las variables relieve oclusal alto y las cúspides afiladas y romas de la muestra comparativa así como los valores de *E. conversidens* provenientes de las localidades en estudio. Los nombres de las especies están resaltados en diferentes colores: Verde las especies con hábitos pacedores; azul las especies con hábitos mixtos y por último en rojo las especies ramoneadoras.

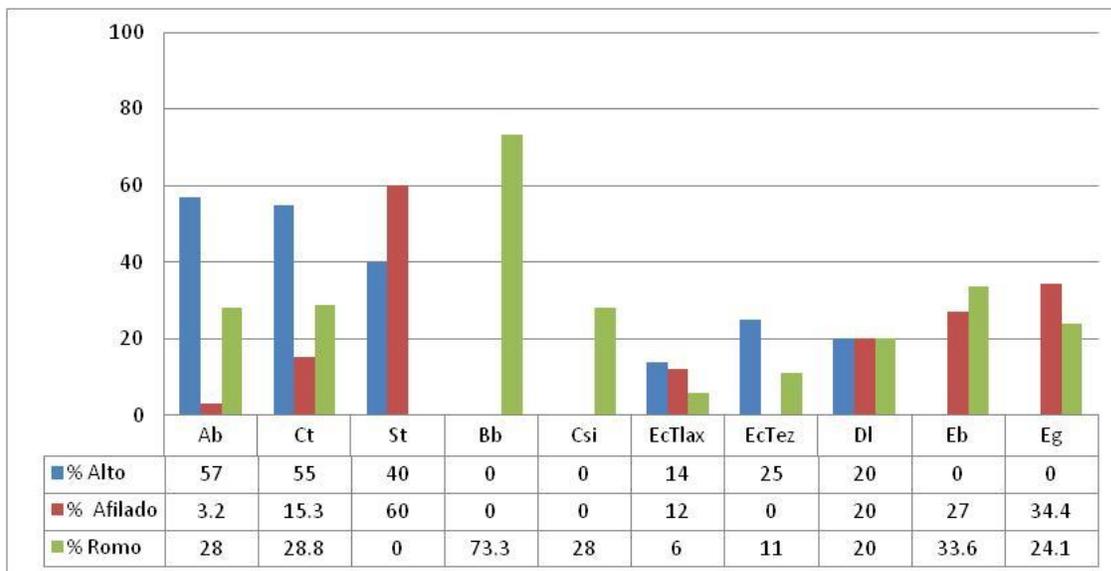
El primer grupo principal (señalado con la letra A) está subdividido en tres subclusters (A1, A2 y A3, sombreados en azul) y agrupa primordialmente a las especies con hábitos alimentarios mixtos, además de especies con una tendencia a otro tipo de dieta como *Litocranius walleri*, *Amodorcas clarkei*, *Boocerus eurycerus* y *Tragelaphus strepsiceros* los cuales presentan una tendencia al ramoneo incluyendo hojas, semillas, granos, brotes, hierbas y flores (Payne, 2003; Derrig, 2003; Newell, 1999), así mismo se agrupan *Alcelaphus lichtensteinii*, *Hipotragus niger*, *Hipotragus equinus*, *Redunca redunca* y *Kobus ellipsiprymnus* las cuales tienden a una dieta más abrasiva basada en varias especies de pastos aun que llegan a alimentarse de follaje y frutos en temporadas de escases de forraje (Rönning, 2002; Roe, 2002; Newell, 1999;).

Por otro lado, el segundo grupo principal (señalado con la letra B, sombreado en rojo) concentra a la mayoría de las especies que presentan de manera general hábitos ramoneadores como *Alces alces* y *Giraffa camelopardalis* las cuales basan su dieta en el consumo de una amplia variedad de hojas y arbustos (De Bord, 2009, Álvarez-Romero y Medellín, 2005), además de *Rhinoceros unicornis* y *Antidorcas marsupialis* con hábitos mixtos, variando su tipo de alimentación según la temporada, llegando a incluir hierba, pastos, fruta, hojas, ramas, plantas acuáticas y líquenes (Fahey, 1999, Barnard, 1999).

El último de los grupos principales (señalado con la letra c, sombreado en verde), agrupa a las especies que basan la mayor parte de su dieta en la ingesta de material altamente abrasivo como los pastos lo cual es característico en *Bison bison*, *Equus burchelli*, *Equus grevyi* y *Ceratotherium simum* (Newell y Sorin, 2003; Grubb, 1981; Hollingshead, 2010; Ellis, 1999)

Las muestras de *E. conversidens* que se evaluaron en este estudio caen en este último grupo, uniéndose directamente con el rinoceronte blanco (*Ceratotherium simum*), el cual basa su dieta principalmente en el consumo de hierbas altas y pastos (Emslie, 2012; Johnson 2009)

En la figura 13 se muestra una comparación de las variables (alto, afilado y romo) entre las especies consideradas paceroras (Figura 8, grupo C) y *E. conversidens* del Pleistocenos de Huexoyucan y Tezontepec. Se puede observar la similitud entre *D. lunatus* y ambas muestras de *E. conversidens*, principalmente en el porcentaje correspondiente al relieve oclusal alto.

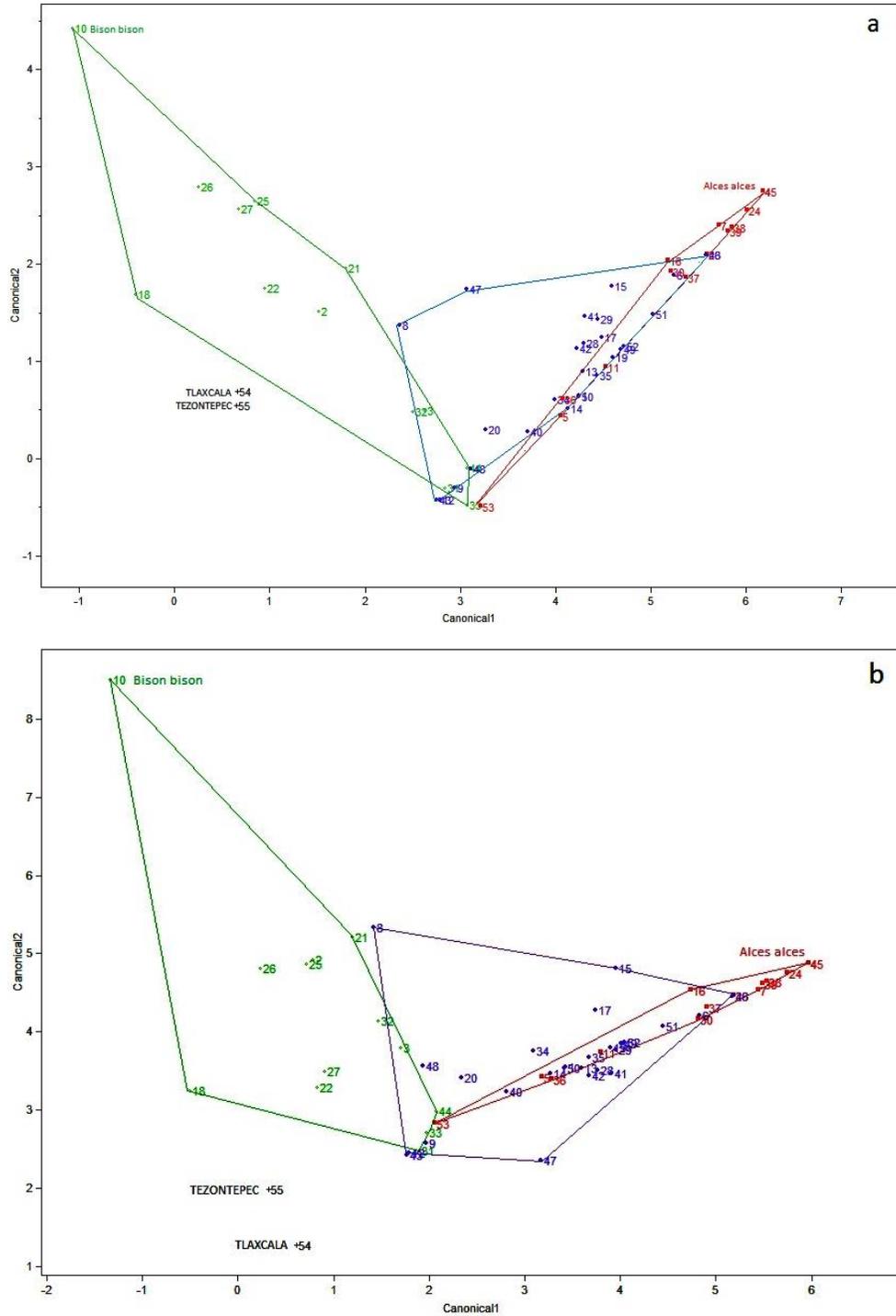


**Figura 13** Histograma comparativo de las variables correspondientes al porcentaje del relieve oclusal alto así como los porcentajes de las cúspides en forma afilada y roma. **Ab**= *Alcelaphus buselaphus*; **Ct**= *Connochaetes taurinus*; **St**= *Saiga tatarica*; **Bb**= *Bison bison*; **Csi**= *Ceratotherium simum*; **EcTlax**= *Equus conversidens* Tlaxcala; **EcTez**= *Equus conversidens* Tezontepec; **Dl**= *Damaliscus lunatus*; ; **Eb**= *Equus burchelli*; **Eg**= *Equus grevyi*.

Al evaluar el relieve oclusal alto, así como las cúspides que presentan forma afilada y roma, utilizando dos clasificaciones dietéticas (Fortelius y Solounias, 2000) mediante un análisis discriminante se distinguen las diferencias entre los tres grupos considerados tradicionalmente (ramoneadores, mixtos y pacedores) (Figura 12).

Tanto la clasificación conservadora arrojan un valor del 75.47% de especies bien clasificadas dentro de una de las categorizaciones dietéticas. Utilizando los discriminantes como medios de agrupación, en ambos casos las muestras de *E. conversidens* (**EcTez** y **EcTlax**), se sitúan dentro del grupo de pacedores, con una predicción mayor a 95% de pertenecer a esa categoría (Anexo C y D).

Cabe resaltar que en ambos gráficos (Figura 14 **a** y **b**) las dos poblaciones estudiadas no se sitúan dentro de ninguno de los polígonos/dominios que representan los tres diferentes hábitos dietarios. Este hecho pueda deberse posiblemente a que los valores de mesodesgaste obtenidos reflejen un hábito dietario algo diferente a los que presentan las especies actuales.



**Figura 14** Distribución de las especies definidas por las variables de mesodesgaste (relieve oclusal alto y cúspides afiladas y romas), utilizando dos tipos de clasificación, la clasificación conservadora (parte superior, letra **a**) y la clasificación radical (parte inferior, letra **b**). En ambos casos las figuras en rojo representan a las especies ramoneadores, en azul los de hábitos mixtos y en verde los pacedores. **Ec-Tez**= *E. conversidens* de V. de Tezontepec; **Ec-Huexo**= *E. conversidens* de Huexoyucan.

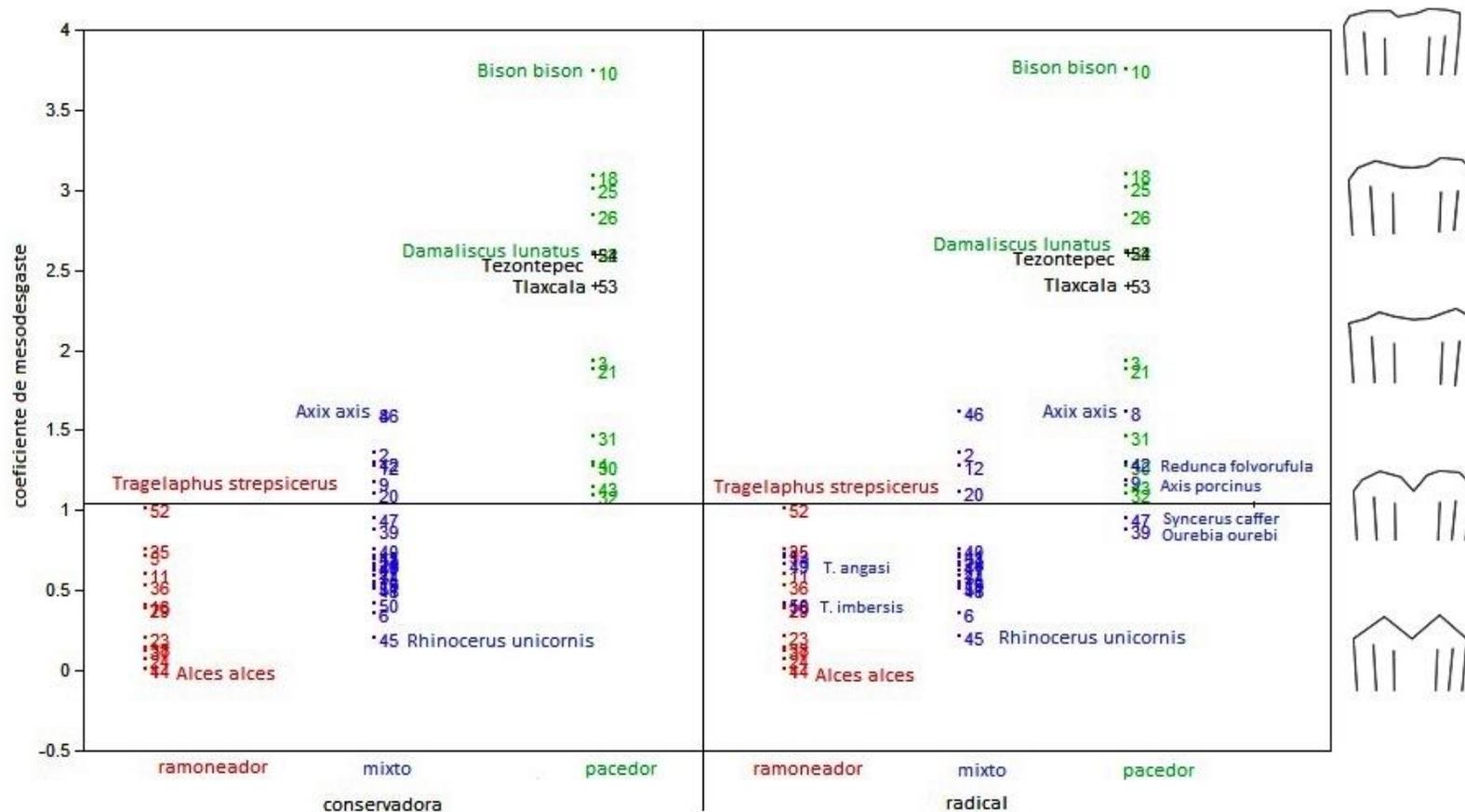
En la figura 15 se muestra una gráfica del coeficiente de mesodesgaste (tabla 5) contra las categorías dietarias de las especies con hábitos alimentarios conocidos antes seleccionadas (Fortelius y Solounias, 2000). Se puede observar que con base a la configuración del mesodesgaste de las muestras de *E. conversidens* evaluadas, ambas poblaciones se agrupan nuevamente con las especies que presentan hábitos pacedores, principalmente cerca de *Damaliscus lunatus*.

Cabe señalar, que en este gráfico se pueden observar las similitudes de organismos asignados a una categoría dietaria con los pertenecientes a otra categoría (radical). Estas probabilidades se observan mejor en la sección de anexos (C y D), sin embargo, es de resaltar la distancia que tienen las poblaciones implicadas en este estudio con los ramoneadores o mixtos, lo cual nos refleja la alta probabilidad de que ambas poblaciones hayan tenido hábitos pacedores.

Por último los porcentajes del mesodesgaste de la población de Huexoyucan y Tezontepec no mostraron una diferencia significativa entre ellos, obteniendo una  $P > 0.05$  (Tabla 8).

**Tabla 8** Valores estadísticos en los cuales se observa que no existe diferencia estadísticamente significativa entre las poblaciones fósiles bajo estudio.

<p>H (chi<sup>2</sup>): 7.964  Hc (tie corrected): 7.964  p(same): 0.09292</p> <p>Mann-Whitney pairwise comparisons,  Bonferroni corrected \ uncorrected:</p>					
	alto	bajo	afilado	redondo	romo
alto		0.2453	0.2453	0.2453	0.2453
bajo	1		0.2453	0.6985	0.2453
afilado	1	1		0.2453	0.6985
redondo	1	1	1		0.2453
romo	1	1	1	1	



**Figura 15** Gráfica que muestra las tres categorías dietarias y las dos clasificaciones, la conservadora (Izquierda) y la radical (derecha), propuestas por Fortelius y Solounias (2000), además del valor de coeficiente de mesodesgaste de cada especie. Se puede observar que los organismos con hábitos pacedores (verde), presentan un mayor grado de desgaste en los molares, sobre todo las especies *Bison bison* (**Bb**). *Damaliscus lunatus* (**DI**), relacionada cercanamente con las poblaciones de *E. conversidens* de Huexoyucan (**Tlaxcala**) y de **Tezontepec**. Se puede observar que en la clasificación radical (derecha) hay especies que presentan un hábito dietario determinado y se agrupan dentro de otra categorización, sobre todo especies con hábitos mixtos como *Redunca redunca*, *Axis porcinus*, *Syncerus caffer*, *Ourebia ourebi*, *T. angasi* y *T. imberis*

## VII. DISCUSIÓN

El análisis de clúster agrupa a las poblaciones de *Equus conversidens* de San mateo Huexoyucan, Tlaxcala y Villa de Tezontepec, Hidalgo dentro del conjunto de especies que presentan, de manera fundamental, hábitos pacedores. Ambas poblaciones de équidos se agrupan cercanamente con el rinoceronte blanco (*Ceratotherium simum*) y a su vez, con el antílope tsessebe común (*Damaliscus lunatus*).

Cabe señalar aquí que debido a la actual distribución del rinoceronte y el tsessebe el cual la mayor parte del tiempo habita pastizales y laderas de inundación, pueden incluir en su dieta vegetales menos abrasivos como pastos suculentos, lo cual le permite pasar largas temporadas sin consumir agua directamente (Emslie, 2012, Johnson, 2009, Estes, 1991).

Con relación a los discriminantes obtenidos en base a las clasificaciones propuestas por Fortelius y Solounias (2000), en ambas, los équidos pleistocénicos de Huexoyucan y Tezontepec alcanzan valores superiores al 95% de presentar dietas con un elevado grado de abrasión.

Considerando lo anterior y en base al patrón de desgaste que presentan las poblaciones de *E. conversidens* de Tlaxcala e Hidalgo podríamos considerar que los équidos estudiados basaban su dieta principalmente en la ingesta de vegetación altamente abrasiva como lo hace *Damaliscus lunatus* (Newell, 1999).

Respecto a la similitud entre las poblaciones estudiadas, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas ( $P=0.0929$ ), sin embargo, dentro de la muestra correspondiente a Villas de Tezontepec no se detectaron cúspides afiladas lo cual sugiere un desgaste mayor por varios posibles factores como podría ser una ingesta de materia

vegetal más abrasiva o acompañada de más polvo o tierra; que el ambiente que se presentaba en lo que en la actualidad corresponde a la región de Tezontepec fuera más seca y cálida, provocando que la vegetación fuera más abrasiva; así como un mayor uso de los molares, es decir, pudiese tratarse de individuos más viejos por lo que los elementos dentales presentan un desgaste más desarrollado que los pertenecientes a la muestra de Huexoyucan.

Esto último podría relacionarse con lo propuesto por Zavaleta-Villarreal (2012), que analizó la variación relacionada con la edad de los équidos fósiles de Tezontepec, encontrando que la mayoría de los individuos son joven-adulto, adultos o viejos.

Por otro lado, el patrón de mesodesgaste de ambas poblaciones de équidos está definido por una dominancia del relieve oclusal bajo y cúspides redondeadas, con un coeficiente de mesodesgaste superior al valor promedio que presentan actualmente los integrantes del género *Equus* (>1.7) reportado por Shultz y Kaiser (2012) (Anexo E).

Este valor se asemeja a los presentados por especies pacedoras estrictas, es decir, aquellas que tienen la capacidad de ingerir otro tipo de materia vegetal, como hojas, semillas o frutas, pese a que alrededor del 90% de su dieta se basa en el consumo de materia vegetal altamente abrasiva, como los pastos, que posee un alto contenido de sílice sobre todo en zonas cálidas/áridas (UICN 2013; Laredo *et. al.*, 1990).

Ahora bien, los resultados arrojados en el patrón de mesodesgaste de las poblaciones de équidos de Tlaxcala e Hidalgo son similares a los observados en *Equus zebra* (Anexo E), especie considerada como pacedora estricta la cual, actualmente habita estepas áridas de África del sur donde la temperatura promedio ronda al rededor de los 16.5° C (Kottek *et. al.*,

2006; Schulz y Kaiser, 2012). Sin embargo el patrón de mesodesgaste que cada especie presenta no refleja parámetros ambientales, como las variables climáticas, por lo tanto estas variables climáticas no influyen en lo abrasiva que puede llegar a ser la dieta.

Aunado a esto, los resultados obtenidos mediante el análisis de mesodesgaste realizado a la muestra fósil de équidos de Huexoyucan y Tezontepec son consistentes con lo propuesto por Pérez-Crespo *et. al.*, (2009) quien por medio del análisis isotópico de carbono y oxígeno en el esmalte dental de una muestra fósil de *E. conversidens* del Pleistoceno del Cedral, San Luis Potosí, sugiere una dieta compuesta en su mayoría de plantas C4.

Además de la similitud de los resultados observados en las poblaciones de *Equus conversidens* implicadas en este estudio con los resultados obtenidos en muestras fósiles de équidos de la misma especie del Pleistoceno Tardío de Hidalgo (Bravo-Cuevas *et. al.*, 2009) y del Pleistoceno Tardío de Chiapas (Carbot-Chanona y Gómez-Pérez, 2013), donde el patrón de mesodesgaste de ambas poblaciones evidencia un estricto hábito alimentario pecedor.

Por otro lado, aunque los valores de mesodesgaste de poblaciones de *Equus conversidens* analizadas en este trabajo se relacionen de manera cercana con organismos actuales como *Ceratotherium simim*, *Damaliscus lunatus* y *Equus zebra* no es posible considerar una equivalencia climática ya que el patrón de desgaste en muestras fósiles no refleja las condiciones bióticas o abióticas como clima, temperatura, precipitación o humedad (Schulz y Kaiser, 2012), por lo que el patrón de mesodesgaste solo refleja el grado de abrasión de la dieta de las especies y permite reconocer de manera indirecta el tipo de hábitat que ocuparon.

Considerando lo anterior podemos inferir que las poblaciones de *Equus conversidens* de San Mateo Huexoyucan y Villa de Tezontepec, habitaron áreas muy parecidas las cuales eran grandes praderas de pastizales las cuales bordeaban cuerpos de agua. Esta aproximación coincide con lo propuesto por Pérez-Crespo y colaboradores (2009); Bravo-Cuevas y colaboradores (2009); Carbot-Chanona y Gómez-Pérez (2013) quienes coinciden en que *Equus conversidens* habitó amplias zonas abiertas muy similares a las actuales sabanas o los grandes pastizales.

## VIII. CONCLUSIONES

La interpretación de los hábitos alimentarios mediante la evaluación del mesodesgaste dental permitió reconocer que las poblaciones pleistocénicas de *Equus conversidens* de San Mateo Huexoyucan Tlaxcala y Villa de Tezontepec Hidalgo basaron fundamentalmente su dieta en la ingesta de materia vegetal altamente abrasiva, indicando que las poblaciones consideradas tuvieron un hábito similar al de los actuales *Damaliscus lunatus* considerado como un antílope pacedor y *Equus zebra*, el cual es considerado como el único équido estrictamente pacedor.

Dado que las dietas tienden a reflejar condiciones ambientales, el hábito alimentario obtenido para ambas poblaciones, sugiere la presencia de zonas de vegetación abierta cubierta por hierba o pastos en la región Sudoeste del Estado de Tlaxcala y Sur del Estado de Hidalgo durante la segunda mitad del Pleistoceno.

Este método y los resultados expresados anteriormente demuestran que además de ser una técnica fácil de aplicar y poco costosa, permite alcanzar un alto grado de confiabilidad al inferir los hábitos alimentarios, tanto de organismos recientes como extintos.

Los datos aquí presentados contribuyen a la información existente respecto al comportamiento dietario de *Equus conversidens* del Pleistoceno Tardío en México.

## IX. LITERATURA CITADA

- Alberdi, M. T., Arroyo-Cabrales, J. y Polaco, O .J., 2003. ¿Cuántas especies de caballo hubo en una sola localidad del Pleistoceno Mexicano? *Revista Española de paleontología* 18, 205-212.
- Álvarez-Romero, J. y Medellín R. A., 2005. *Aepyceros melampus*. Vertebrados superiores exóticos en México: diversidad, distribución y efectos potenciales. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto U020. México. D.F.
- Álvarez-Romero, J. y R. A. Medellín. 2005. *Kobus ellipsiprymnus*. Vertebrados superiores exóticos en México: diversidad, distribución y efectos potenciales. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto U020. México. D.F.
- Álvarez-Romero, J. y Medellín R. A., 2005. *Giraffa camelopardalis*. Vertebrados superiores exóticos en México: diversidad, distribución y efectos potenciales. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto U020. México. D.F.
- Arroyo-Cabrales, J. y Álvarez, S. T., 2003. A preliminary report of the Late Quaternary mammal fauna from Loltún Cave, Yucatán, México. In: Schubert, B. W., Mead, J. I., Graham, R. W. (Eds), *Ice Age Cave Faunas of North America*, Chapter 10, XIII. Indiana University Press and Denver Museum of Nature & Science, Denver, CO, pp. 262-272.

- Arroyo-Cabrales J. y Johnson, E. 2003. Catálogo de los ejemplares tipo procedentes de la cueva San Josecito, Nuevo León, México: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas. 20 (1). 79-93
- Arroyo-Cabrales J., Polaco, O. J., Johnson E. y Ferrusquia-Villafranca I., 2010. A perspective on mammal biodiversity and zoogeography in the Late Pleistocene of México. Quaternary International 212: 187-197.
- Barnard, J. 1999. "*Antidorcas marsupialis*" (On-line), Diversidad de los Animales Web. Visitado Enero 22, 2014  
[http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Antidorcas\\_marsupialis/](http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Antidorcas_marsupialis/)
- Bell, Ch. J., Lundelius, Jr., Barnosky, E. L., Graham, A. D., Lindsay, R. W., Ruesch, E. H., Semken Jr., D. R., Webb, H. A. y Zakrewski, R. J., 2004. The Blancan, Irvingtonian and Rancholabrean Mammal Ages, *In*: Woodburne M. O., (ed.), Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America: E. U. A., Columbia University Press, 232-314.
- Bonilla-Toscano, L. R., 2011. Descripción e identificación de la mastofauna fósil del municipio de Panotla, Tlaxcala. Ciudad de Puebla. Tesis profesional de Licenciatura en Biología. Escuela de Biología, BUAP. pp52.
- Bonilla-Toscano, L. R. y Castañeda-Posadas, C., 2011. Descripción e identificación de la mastofauna fósil del municipio de Panotla, Tlaxcala, México. *In*: Libro de Resúmenes, XII Congreso Nacional de Paleontología. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México. Febrero 2011. pp38.

- Bonilla-Toscano, L. R., Marín-Leyva, A. H., Madurell, J. y DeMiguel, D., 2013. Aproximación paleoambiental y dietaria de los équidos de Huexoyucan, Tlaxcala y Carihuela, España. *In:* Reynoso, V. H. Oseguera-Montiel, B y Flores-Mejía, P., 2013. Programa y Resúmenes del VIII Congreso Latinoamericano de Paleontología & XIII Congreso Mexicano de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología, A. C. – Museo Dugès, Universidad de Guanajuato, Guanajuato, México.
- Bravo-Cuevas, V. y Priego-Vargas, J., 2009. Dietary evaluation of a *Hipparion* horses population from the Middle Miocene of Oaxaca, Southeastern Mexico: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26, 356-366.
- Bravo-Cuevas, V., Jimenez-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*, v. 28(1) 65-82.
- Brookes, J. 1828. On the new genus of the order Rodentia. *Trans. Linn. Soc.* 16. 95
- Cabral-Perdomo, M. A. 2001. Vertebrados pleistocénicos de la región Pachuca-Tulancingo, Estado de Hidalgo. Ciudad de México, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de geología, Tesis Profesional de Maestría en Ciencias. pp85.
- Carbot-Chanona, G. y Gómez-Pérez, L. E., 2013. Use of mesowear analysis for inferring paleodietary habitats of *Equus conversidens* (Perissodactyla: Equidae) from the Late Pleistocene of Chiapas, Mexico. *In:* Reynoso, V. H. Oseguera-Montiel, B y Flores-Mejía, P., 2013. Programa y Resúmenes del VIII Congreso

Latinoamericano de Paleontología & XIII Congreso Mexicano de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología, A. C. – Museo Dugès, Universidad de Guanajuato, Guanajuato, México.

- Carranza-Castañeda, O. y Roldán-Quintana, J., 2007. Mastofaunula de la Cueva Moctezuma, Cenozoico Tardío de Sonora, México. *Revista Mexicana de Geociencia* 24 (1), 81-88.
- Casanova-Sancho, J. 2010. Las faunas frías del Pleistoceno. *Paleontología de Vertebrados y Humana*. pp27
- Cisneros, J. C. 2005. New Pleistocene Vertebrate Fauna from El Salvador: *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8 (3), 239-255.
- Combellas J., González J. E. y Parra R. R. 1971. Composición y valor nutritivo de forrajes producidos en el trópico. I. Digestibilidad aparente y verdadera de las fracciones químicas. *Agronomía Tropical* 21(6):483-494.
- Cope, E. D. 1880. The genealogy of American rhinoceroses. *Amer. Natur.* 14. 540.
- De Bord, D. 2009. “*Alces alces*” (On-line), Animal Diversity Web. Visitado Enero 16, 2014  
[http://animaldiversity.ummz.umich.edu/acount/alces\\_alces/](http://animaldiversity.ummz.umich.edu/acount/alces_alces/)
- De la Fuente F. S. 2011. Análisis discriminante. Universidad Autónoma de Madrid. Fac. Ciencias Económicas y Empresariales. pp43.

- DeMiguel, D., Fortelius, M., Azanza, B., y Morales, J. 2008. Ancestral feeding state of ruminants reconsidered: earliest grazing adaptation claims a mixed condition for Cervidae. *BMC Evolutionary Biology* 8: 13.
- DeMiguel, D., Azanza, B., y Morales, J. 2011. Paleoenvironments and paleoclimate of the Middle Miocene of central Spain: A reconstruction from dental wear of ruminants. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*. 302. 452-463.
- Derrig, J. 2003. "*Ammodorcas clarkei*" (On-line), Animal Diversity Web. Visitado Enero 22, 2014  
[http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Ammodorcas\\_clarkei/](http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Ammodorcas_clarkei/)
- Downs, T. 1958. Fossil vertebrates from Lago Chapala, Jalisco. Congreso Geológico Internacional, XX. Publicación 77, Sesión México, D.F. 76-77.
- Ellis, E. 1999. "*Ceratotherium simum*" (On-line), Animal Diversity Web. Visitado Enero 22, 2014  
[http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Ceratotherium\\_simum/](http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Ceratotherium_simum/)
- Emslie, R. 2012. *Ceratotherium simum*. In: UICN 2013. Lista Roja de Especies Amenazadas. Versión 2013.2. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org). Visitado Enero 22, 2014.
- Enciso-De la Vega, S. 1992. Propuesta de nomenclatura estratigráfica para la cuenca de México. UNAM, Instituto de Geología, Revista. 10(1): 26-36.
- Estes, R.D. 1991. *The Behavior Guide to African Mammals*. University of California Press, Los Angeles, 142-146.

- Fahey, B. 1999. "*Rhinoceros unicornis*" (On-line), Animal Diversity Web.  
Visitado Enero 16, 2014  
[http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Rhinoceros\\_unicornis/](http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Rhinoceros_unicornis/)
- Falconer, H. 1857. On the species of Mastodon and Elephas occurring in the fossil state England, Quarterly Journal of the Geological Society of London.14 (1): 81-84.
- Fenarec, S. R. 2003. Stable isotopes, hypsodonty, and the paleodiet of *Hemiauchenia* (Mammalia: Camelidae): a morphological specialization creating ecological generalization. *Paleobiology*, 29(2): 230–242.
- Ferrusquia-Villafranca, I., Arroyo-Cabrales J., Martínez-Hernández, E., Gama-Castro, J., Ruiz-González, J., Polaco, 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: 53-104.
- Fortelius, M. y Solounias, N. 2000. Functional characterization of ungulate molars using abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets: *American Museum Novitates*: 3301, 1-36.
- Franz-Odenal, T. A. y Kaiser, T. M. 2003. Differential mesowear in the maxillary and mandibular cheek dentition of some ruminants (Artiodactyla): *Annales Zoologici Fenneci*, 40. 395-410.
- Franz-Odenal, T. A., Kaiser, T. M. y Bernor, R. L. 2003. Systematics and dietary evaluation of a fossil equid from South Africa. *South African Journal of Science*, 99. 453-459.

- Freudentberg, W., 1922. Die Säugetierfauna des pliocäns und postpliocäns von Mexiko. II, Tiel: Mastodonden und Elefant. Geologische und Palaeontologische Abhandlungen 14, 103-176.
- Furlong, E. L. y Sinclair, W. J. 1904. Preliminary description of *Euceratherium collinum*. Univ. Calif. Publ.Amer. Archeol. Ethnol, 2. 18
- Gray, J. E., 1821. On the natural arrangement of vertebrates animals: London Medical Repository Monthly Journal and Review, 15, 296-310.
- Grubb, P. 1981. *Equus burchelli*. Mammalian species: American society of Mammalogist. No. 157, 1-9.
- Harlan, 1825. Pleistocene of eastern Kentucky, east of the Rocky Mountains. , United, States. Fauna Amer., 1825, 273
- Hernández-Junquera, A., 1977. Fauna local Laguna de la Media Luna, Pleistoceno Tardío, Municipio de Rio Verde, san Luis Potosí, México. Tesis Profesional. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias.
- Hibbard, C. W., 1955. Pleistocene vertebrates from the Upper Becerra (Becerra Superior) Formation, Valley of Tequixquiac, México, with notes on other Pleistocene forms. University of Michigan, Contributions from the Museum of Paleontology 12 (5), 47-96.
- Hickman, C. P., Roberts, L. S., y Larson, A. 2002. Principios Integrales de Zoología. Undécima edición. McGraw-Hill Interamericana. España.

- Hollingshead, A. 2010. "*Equus grevyi*" (On-line), Diversidad de los Animales Web. Visitado Enero 22, 2014  
[http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Equus\\_grevyi/](http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Equus_grevyi/)
- Hulbert, R. C., 1989. Phylogenetic interrelationships and evolution of North American Late Neogene Equinae, *In*. Protero D. R. y Schoch, R. M., (eds.), The Evolution of perissodactyls: New York, E. U. A., Oxford University Press, 176-193.
- International Comisión on Stratigraphy. 2009. International Stratigraphic Chart.  
[www.stratigraphy.com](http://www.stratigraphy.com)
- Johnson, N. C. 2009. Consecuencias ecológicas de Late Quaternary extinciones de megafauna. *Proc . R. Soc . B.* 276, 2509-251.
- Kaiser, T. M., Brasch, J., Castell, J. C., Shulz, E. y Clauss, M. 2009. Tooth wear in captive ruminant species differs from that of free-ranging conspecifics. *Mammalian Biology.* 74: 425-437.
- Kaiser, T. M. y Fortelius, M. 2003. Differential Mesowear in Occluding Upper and Lower Molars: Opening Mesowear Analysis for Lower Molars and Premolars in Hipsodont Horses. *Journal of Morphology* 258: 67–83.
- Kaiser, T. M. y Solounias, N. 2003. Extending the tooth mesowear method to extinct and extant equids: *Geodiversitas*, 25 (2): 321-345.
- Koch, P. L., Hoppe, K. A. y Webb, S. D. 1998. The isotopic ecology of late Pleistocene mammals in North America, Part 1. Florida. *Chemical Geology.* 152: 119–138.

- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B. y Rubel, F. 2006. World map of Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 15. 259–263.
- Kurten, B. y Anderson, E. 1980. *Pleistocene mammals Of North America*. New York, E.U.A., Columbia University Press. 442p.
- Laredo, M. A., Anzola, J. y Cuesta, A. 1990. Efecto del contenido de sílice en la digestibilidad de la materia seca de las gramíneas tropicales. *Pasturas tropicales*. Vol.12 (3): pp7-10.
- Linnaeus, C. A., 1758, *Systema naturae per regnatria naturae, secunduam classes, ordine, genera, species, cum characteribus, differetiis. Synonymis, locis*. 1: Regnum animale. Editio decima, reformata. Laurentii Salvii, Stockholm, Sweden, 824 p.
- Lucas, S. G. 2008. Late Cenozoic mammals from the Chapala Rift Basin, Jalisco, Mexico, *In*: Lucas, S. G., Morgan G. S., Spielmann, J. A. y Prothero, D. R. (eds.), *Neogene Mammals*. Bulletin 44. Museum of Natuarl History and Science,new Mexico. 39-50p.
- MacFadden, B. J. 1992. *Fossil horses: Systematics, Peleobiology and Evolution of the family Equidae*: Cambridge; E. U. A., Cambridge University Press, 384p.
- MacFadden, B. J. y Cerling, T. E. 1994. Fossil horses, carbon isotopes and global change. *Trends in ecology and evolution* 9(12): 481-486.

- MacFadden, B. J. y Cerling, T. E. 1996. Mammalian herbivore communities, ancient feeding ecology and carbon isotopes: a 10 million-year sequence from the Neogeno of Florida. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16(1): 103-115.
- Martínez, L. M., López-Amor, H. M. y Pérez-Pérez, A. 2001. Microestriación dentaria y alteraciones del esmalte dentario en Hominos Plio-Pleistoceno de Laetoli y Olduvai (Tanzania). *Rev. Esp. Antrop. Biol.*, 22. 61-72.
- Mendoza, M. 2005. Hacia una caracterización ecomorfológica compleja: una revisión de la paleoautoecología de los ungulados. *Ameghiniana*, 1.
- Montellano-Ballesteros, M. y Jiménez-Hidalgo, E. 2006. Mexican fossil mammals, who, where and when? *In: Vega Vera, F. Torrey, G. N., Perrillat, M. A., Montellano-Ballesteros, M., Cevallos-Ferriz, S. R. S. & Quiroz-Barroso, S. (eds). Studies on Mexican Paleontology Topics in Geobiology*, 24. Springer. 249-273p.
- Mooser, B. O., 1958. La fauna “Cedazo” del pleistoceno en Aguascalientes, *Anales* 1-2. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, pp. 409-452.
- Mooser, O y Dalquest, W. 1975 Pleistocene mammals from Aguascalientes, Central Mexico: *Journal of Mammalogy*, 56, 781-820.
- Nesti, M. 1825. Su alcune ossa fossili di mammiferi che s'incontrano nel Valdarno. *Annali Museo di Firenze*, Volumen 1

- Newell, T. 1999. "*Damaliscus lunatus*" (On-line), Animal Diversity Web.  
Visitado Enero 18, 2014  
[http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Damaliscus\\_lunatus/](http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Damaliscus_lunatus/)
- Newell, T. 1999. "*Redunca redunca*" (On-line), Animal Diversity Web.  
Visitado Enero 18, 2014  
[http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Redunca\\_redunca/](http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Redunca_redunca/)
- Newell, T. 1999. "*Tragelaphus strepsiceros*" (On-line), Animal Diversity Web.  
Visitado Enero 22, 2014  
[http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Tragelaphus\\_strepsiceros/](http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Tragelaphus_strepsiceros/)
- Newell, T. y Sorin, A. 2003. "*Bison bison*" (On-line), Animal Diversity Web.  
Visitado Enero 18, 2014  
[http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Bison\\_bison/](http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Bison_bison/)
- 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: 559-573p.
- Palma-Ramírez, A. 2009. Sucesión faunística (Pleistoceno-Holoceno) de roedores del área de Actopan, Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología, BUAP. Puebla, México. 74 pp.
- Payne, J. 2003. "*Litocranius walleri*" (On-line), Animal Diversity Web.  
Visitado Enero 22, 2014  
[http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Litocranius\\_walleri/](http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Litocranius_walleri/)

- Pérez-Crespo, V. A. 2007. Reconstrucción paleoambiental de una comunidad pleistocénica en México usando isótopos estables ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$ ). Tesis de Maestría en ciencias en conservación y aprovechamiento de recursos naturales (biodiversidad del neotrópico). Instituto Politécnico Nacional, Unidad Oaxaca. 65pp.
- Pérez-Crespo, V. A., Sánchez-Chillón, B., Arroyo-Cabrales, J., Alberdi, M. T., Polaco, J. O., Santos-Moreno, A., Benammi, M., Morales-Puente P. y Cienfuegos-Alvarado, E. 2009. La dieta y el hábitat del mamut y los caballos del Pleistoceno tardío de El Cedral con base en isótopos estables ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ ). Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 26 (2): 347-355.
- Pérez-Crespo, V. A., Arroyo-Cabrales, J., Alva-Valdivia, L. M., Morales-Puente, P. y Cienfuegos-Alvarado, E. 2012. Datos isotópicos ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ ) de la fauna pleistocénica de la Laguna de las Cruces, San Luis Potosí, México. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 29 (2): 299-307.
- Pérez-López, A. 2006. Análisis de los recursos naturales del Estado de Tlaxcala. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología, BUAP. Puebla, México. 178 p.
- Pichardo, M. 2000. Valsequillo Biostratography III. Equis ecospecies in Paleoindian Sites: Anthorp. Anz. 275-298.
- Pohlig, H. 1912. Sur une vieille mandibule de *Tetracaulodon ohioiticom*. Blum., avec défense in situ. Bulletin de la Société Belge de Géologie, de Paléontologie et D' Hydrologie. Bruselles. Tome XXVI. 187-193.
- Ray, C. E. 1957. Precolumbian horses in Yucatan. Journal of Mammalogy 38, 278.

- Reynoso-Rosales, V. H. y Montellano-Ballesteros, M. 1994. Revisión de los équidos de la fauna Cedazo del Pleistoceno de Aguascalientes, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 11(1):87-105.
- Rivals, F. y Deniaux, B., 2003. Dental microwear analysis for investigating the diet on argali population (*Ovis amon antiqua*) of mid-Pleistocene age, Caune de l' Arago Cave, eastern Pyrenees, France: *Paleogeography, Paaleoclimatology, Paleocology*, 193, 443-455.
- Rivals, F., Muhlbachler, M., Solounias, N., Mol, D., Semprebon, G. M., De Vos, J. y Kalthoff, D. C. 2010. Palaeoecology of the Mammoth Steppe fauna from the late Pleistocene of the North Sea and Alaska: Separating species preferences from geographic influence in paleoecological dental wear analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 286: 42–54.
- Roe, B. 2002. "*Hippotragus Equinus*" (On-line), Animal Diversity Web. Consultado Enero 22, 2014  
[http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Hippotragus\\_equinus/](http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Hippotragus_equinus/)
- Rönning, E. 2002. "*Hippotragus Niger*" (On-line), Animal Diversity Web. Visitado Enero 22, 2014  
[http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Hippotragus\\_niger/](http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Hippotragus_niger/)
- Savage, D. E. 1951. Late Cenozoic vertebrates of the San Francisco Bay región. *Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Sci.* 28(10): 215-314.
- Servicio Geológico Mexicano, 2008, Carta Geológico-Minera Estados de Puebla y Tlaxcala, Esc. 1: 500 000.

- Shultz, C. B. Y Hillerus, J. M. 1977. The antiquity of *Bison latifrons* in the Great Plains of North America. Trans. Nebr. Acad. Sci., 4. 103-160.
- Schulz, E. y Kaiser, T. M. 2012. Historical distribution, habitat requirements and feeding ecology of the genus *Equus* (Perissodactyla). Mammal Review. 1-18.
- Silva-Bárcenas, A. 1933. Vertebrados fósiles del museo de geología de la UNAM. Revista de la sociedad Mexicana de Paleontología 6 (1).
- Smith, H. 1927. Bovidae Mammalia in the Cape Biotic Zone, Annal of the South African Museum. 71. 169 -191.
- Solounias N., Rivals F., y Semprebon G. M., 2010. Dietary interpretation and paleoecology of herbivores from Pikermi and Samos (late Miocene of Greece). Paleobiology, 36(1): 113–136.
- Teaford M. F., 1988. Scanning electron microscope diagnosis of wear patterns versus artifacts on fossil teeth. Scanning Microscopy, 2 (2): 1167-1175.
- Tovar, R. E., Montellano-Ballesteros, M. y Corona, M. E. 2007. Fauna pleistocénica de Santa Cruz Nuevo, Puebla; México: Cuadernos del Museo Geominero, Instituto Geológico y Minero, España, 8, 393-397p.
- UICN SSC Antelope Specialist Group 2008. *Damaliscus lunatus*. In UICN 2013. Lista Roja de Especies Amenazadas. Versión 2013.1.  
Visitado Noviembre 28, 2013  
[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)

- Winans, M. C. 1989. A quantitative study of North American fossil species of the genus *Equus*, In: Prothero, D. R. Y Soch, R. M., (eds), The Evolution of Perosodactyls: New York, E. U. A., Oxford University Press, 262-297.
- Zavaleta-Villarreal, V. 2012. Asignación taxonómica y análisis de variación en équidos pleistocénicos de Villa de Tezontepec, Hidalgo, México. Ciudad de Querétaro, México. Tesis Profesional de Licenciatura en Biología. 76p.

## X. ANEXOS

**Anexo A** Elementos dentales considerados para la evaluación del mesodesgaste para la muestra correspondiente a San Mateo Huexoyucan, Tlax. En la parte de arriba se agrupa la dentadura inferior dejando a los elementos superiores en la parte inferior. Barra de escala= 2cm.



**Anexo B** Elementos dentales considerados para la evaluación del mesodesgaste correspondiente a Villa de Tezontepec, Hidalgo. Barra de escala =5cm.



**Anexo C** Valores del análisis discriminante de las variables de relieve oclusal alto así como las cúspides afiladas y romas, bajo la clasificación conservadora propuesta por Fourtelius y Solounias (2000). Se observa la clasificación actual así como las posibles predicciones de las especies mal clasificadas (\*) según los valores arrojados por el análisis. Las muestras analizadas correspondientes a *E. conversidens* se encuentran en la parte inferior de la tabla donde se observa que ambas alcanzan una probabilidad superior al .95% de ser correcta su inclusión en la categoría dietaria de los organismos pacedores.

Número mal clasificados                      13  
 Porcentaje mal clasificados                24.53

caso	Actual	SqDist(Actual)	Prob(Actual)	-Log(Prob)	Plot -Log(Prob)		Predicción	Prob(Pred)	Otro
1	mixed feeder	0.14293	0.7269	0.319			mixed feeder	0.7269	browser 0.26
2	grazer	1.43425	0.9677	0.033			grazer	0.9677	
3	grazer	2.90760	0.4616	0.773		*	mixed feeder	0.5130	
4	browser	1.92993	0.9506	0.051			browser	0.9506	
5	browser	3.13568	0.1903	1.659		*	mixed feeder	0.7933	
6	mixed feeder	2.40021	0.2364	1.442		*	browser	0.7631	
7	browser	0.73204	0.8936	0.113			browser	0.8936	mixed feeder 0.11
8	mixed feeder	7.50522	0.2423	1.418		*	grazer	0.7390	
9	mixed feeder	2.81924	0.7788	0.250			mixed feeder	0.7788	grazer 0.19
10	grazer	25.63640	1.0000	0.000			grazer	1.0000	
11	browser	1.14384	0.3869	0.950		*	mixed feeder	0.6082	
12	mixed feeder	3.53744	0.7292	0.316			mixed feeder	0.7292	grazer 0.25
13	mixed feeder	0.06656	0.6738	0.395			mixed feeder	0.6738	browser 0.32
14	mixed feeder	0.20410	0.7688	0.263			mixed feeder	0.7688	browser 0.22
15	mixed feeder	1.84251	0.4166	0.876		*	browser	0.5788	
16	browser	0.09995	0.7697	0.262			browser	0.7697	mixed feeder 0.23
17	mixed feeder	0.74207	0.5557	0.587			mixed feeder	0.5557	browser 0.44
18	grazer	7.09919	0.9998	0.000			grazer	0.9998	
19	mixed feeder	0.33775	0.5660	0.569			mixed feeder	0.5660	browser 0.43
20	mixed feeder	1.11746	0.8087	0.212			mixed feeder	0.8087	grazer 0.12
21	grazer	1.60684	0.9472	0.054			grazer	0.9472	
22	grazer	3.64067	0.9936	0.006			grazer	0.9936	

23	browser	0.25890	0.8494	0.163			browser	0.8494	mixed feeder 0.15
24	browser	1.27477	0.9305	0.072			browser	0.9305	
25	grazer	1.81304	0.9970	0.003			grazer	0.9970	
26	grazer	3.53794	0.9994	0.001			grazer	0.9994	
27	grazer	8.05463	0.9980	0.002			grazer	0.9980	
28	mixed feeder	0.41376	0.6157	0.485			mixed feeder	0.6157	browser 0.37
29	mixed feeder	0.59046	0.5269	0.641			mixed feeder	0.5269	browser 0.47
30	browser	0.12069	0.7590	0.276			browser	0.7590	mixed feeder 0.24
31	grazer	5.41998	0.2406	1.425		*	mixed feeder	0.7356	
32	grazer	3.73298	0.5446	0.608			grazer	0.5446	mixed feeder 0.44
33	grazer	6.59617	0.1317	2.027		*	mixed feeder	0.8375	
34	mixed feeder	0.43847	0.7771	0.252			mixed feeder	0.7771	browser 0.20
35	mixed feeder	0.17484	0.6471	0.435			mixed feeder	0.6471	browser 0.35
36	browser	2.61832	0.2167	1.529		*	mixed feeder	0.7663	
37	browser	0.03755	0.7827	0.245			browser	0.7827	mixed feeder 0.22
38	browser	0.80198	0.9064	0.098			browser	0.9064	
39	browser	0.70274	0.8994	0.106			browser	0.8994	mixed feeder 0.10
40	mixed feeder	0.53623	0.8411	0.173			mixed feeder	0.8411	browser 0.12
41	mixed feeder	1.26254	0.5583	0.583			mixed feeder	0.5583	browser 0.43
42	mixed feeder	0.40711	0.6452	0.438			mixed feeder	0.6452	browser 0.34
43	mixed feeder	3.64917	0.7134	0.338			mixed feeder	0.7134	grazer 0.27
44	grazer	5.20879	0.1603	1.831		*	mixed feeder	0.7995	
45	browser	1.92993	0.9506	0.051			browser	0.9506	
46	mixed feeder	3.72062	0.1505	1.894		*	browser	0.8494	
47	mixed feeder	11.94365	0.5461	0.605			mixed feeder	0.5461	browser 0.13 grazer 0.32
48	mixed feeder	3.11846	0.8126	0.208			mixed feeder	0.8126	grazer 0.15
49	mixed feeder	0.45913	0.5256	0.643			mixed feeder	0.5256	browser 0.47
50	mixed feeder	0.14451	0.7291	0.316			mixed feeder	0.7291	browser 0.26
51	mixed feeder	1.26620	0.3590	1.024		*	browser	0.6399	
52	mixed feeder	0.51130	0.5105	0.672			mixed feeder	0.5105	browser 0.49
53	browser	9.17326	0.0362	3.318		*	mixed feeder	0.8674	
<b>Ec. Tlax</b>		.	.	.		-	grazer	0.9944	
<b>Ec. Tez</b>		.	.	.		-	grazer	0.9941	

**Anexo D** Valores del análisis discriminante de las variables de relieve oclusal alto así como las cúspides afiladas y romas, bajo la clasificación radical propuesta por Fourtelius y Solounias (2000). Se observa la clasificación actual así como las posibles predicciones de las especies mal clasificadas (\*) según los valores arrojados por el análisis. Las muestras analizadas correspondientes a *E. conversidens* se encuentran en la parte inferior de la tabla donde se observa que ambas alcanzan una probabilidad superior al .98% de ser correcta su inclusión en la categoría dietaria de los organismos pacedores.

Número mal clasificados            13  
 Porcentaje mal clasificados        24.53

Caso	Actual	SqDist(Actual)	Prob(Actual)	-Log(Prob)	Plot -Log(Prob)		Predicción	Prob(Pred)	Otro
1	mixed feeder	0.38535	0.6274	0.466			mixed feeder	0.6274	browser 0.32
2	grazer	1.42929	0.9867	0.013			grazer	0.9867	
3	grazer	0.99934	0.8450	0.168			grazer	0.8450	mixed feeder 0.14
4	browser	3.15591	0.8729	0.136			browser	0.8729	mixed feeder 0.13
5	browser	2.65960	0.2545	1.369		*	mixed feeder	0.6491	
6	mixed feeder	1.69842	0.3243	1.126		*	browser	0.6747	
7	browser	1.45122	0.7952	0.229			browser	0.7952	mixed feeder 0.20
8	grazer	4.04254	0.9403	0.062			grazer	0.9403	
9	grazer	2.82368	0.6680	0.403			grazer	0.6680	mixed feeder 0.30
10	grazer	27.20285	1.0000	0.000			grazer	1.0000	
11	browser	0.76508	0.4171	0.874		*	mixed feeder	0.5629	
12	mixed feeder	5.35956	0.2250	1.492		*	grazer	0.7554	
13	browser	1.12422	0.3577	1.028		*	mixed feeder	0.6095	
14	browser	2.25706	0.2812	1.269		*	mixed feeder	0.6438	
15	mixed feeder	1.63163	0.4256	0.854		*	browser	0.5606	
16	browser	0.26292	0.6864	0.376			browser	0.6864	mixed feeder 0.31
17	mixed feeder	0.74511	0.5155	0.663			mixed feeder	0.5155	browser 0.46
18	grazer	8.23138	0.9992	0.001			grazer	0.9992	
19	mixed feeder	0.17608	0.5378	0.620			mixed feeder	0.5378	browser 0.45
20	mixed feeder	2.42769	0.4266	0.852		*	grazer	0.4881	
21	grazer	1.61683	0.9647	0.036			grazer	0.9647	
22	grazer	4.61137	0.9773	0.023			grazer	0.9773	
23	browser	0.68117	0.7548	0.281			browser	0.7548	mixed feeder 0.24

24	browser	2.23720	0.8442	0.169			browser	0.8442	mixed feeder 0.16
25	grazer	2.81677	0.9886	0.011			grazer	0.9886	
26	grazer	4.62989	0.9966	0.003			grazer	0.9966	
27	grazer	9.41439	0.9740	0.026			grazer	0.9740	
28	mixed feeder	0.13339	0.5894	0.529			mixed feeder	0.5894	browser 0.39
29	mixed feeder	0.19180	0.5318	0.632			mixed feeder	0.5318	browser 0.46
30	browser	0.30126	0.6684	0.403			browser	0.6684	mixed feeder 0.33
31	grazer	2.85527	0.7030	0.352			grazer	0.7030	mixed feeder 0.27
32	grazer	1.77096	0.9136	0.090			grazer	0.9136	
33	grazer	3.15568	0.6739	0.395			grazer	0.6739	mixed feeder 0.29
34	mixed feeder	1.07484	0.6158	0.485			mixed feeder	0.6158	browser 0.26 grazer 0.12
35	mixed feeder	0.19193	0.5855	0.535			mixed feeder	0.5855	browser 0.39
36	browser	2.11140	0.2759	1.288		*	mixed feeder	0.6500	
37	browser	0.22986	0.6965	0.362			browser	0.6965	mixed feeder 0.30
38	browser	1.54653	0.8142	0.206			browser	0.8142	mixed feeder 0.19
39	browser	1.39659	0.8062	0.215			browser	0.8062	mixed feeder 0.19
40	grazer	3.50476	0.2107	1.557		*	mixed feeder	0.6195	browser 0.17
41	mixed feeder	0.73114	0.5683	0.565			mixed feeder	0.5683	browser 0.42
42	mixed feeder	0.16400	0.6084	0.497			mixed feeder	0.6084	browser 0.37
43	grazer	2.94986	0.7635	0.270			grazer	0.7635	mixed feeder 0.22
44	grazer	2.30306	0.6309	0.461			grazer	0.6309	mixed feeder 0.32
45	browser	3.15591	0.8729	0.136			browser	0.8729	mixed feeder 0.13
46	mixed feeder	2.93287	0.2448	1.407		*	browser	0.7548	
47	mixed feeder	10.22457	0.7333	0.310			mixed feeder	0.7333	browser 0.19
48	grazer	3.09215	0.7363	0.306			grazer	0.7363	mixed feeder 0.23
49	mixed feeder	0.22001	0.5132	0.667			mixed feeder	0.5132	browser 0.48
50	browser	1.74655	0.3196	1.141		*	mixed feeder	0.6284	
51	browser	0.00920	0.5903	0.527			browser	0.5903	mixed feeder 0.41
52	mixed feeder	0.24467	0.5038	0.685			mixed feeder	0.5038	browser 0.49
53	browser	8.92521	0.0408	3.198		*	grazer	0.6330	mixed feeder 0.33
<b>Ec. Tlax</b>		.	.	.		-	grazer	0.9769	
<b>Ec. Tez</b>		.	.	.		-	grazer	0.9908	

**Anexo E** Diagrama jerárquico de cluster basado en los porcentajes de las variables relieve oclusal alto y las cúspides afiladas y romas de 23 especies de équidos y *Equus conversidens* de Huexoyucan (**Ec-Huexo**) y Tezontepec (**Ec-Tez**). Valores tomados de Shultz y káiser (2012).

