



Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería
Área Académica de Biología
Licenciatura en Biología

Tema:

**Dinámica poblacional de *Equus conversidens*
(Mammalia, Perissodactyla, Equidae) del
Pleistoceno tardío (Rancholabreano,
Wisconsiniano) del sureste del estado de
Hidalgo, Centro de México**

Tesis

Que para obtener el grado de

Licenciado en Biología

Presenta

Alexis Pérez Pérez

Director

Dr. Víctor Manuel Bravo Cuevas

Mineral de la Reforma, Hidalgo, 2018



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería
Institute of Basic Sciences and Engineering
Área Académica de Biología
Biology Department

M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR, UAEH.
P R E S E N T E

Por este conducto le comunico que el Jurado asignado al pasante de Licenciatura en Biología **Alexis Pérez Pérez** quien presenta el trabajo recepcional de tesis intitulado **Dinámica poblacional de *Equus conversidens* (Mammalia, Perissodactyla, Equidae) del Pleistoceno tardío (Rancholabreano, Wisconsiniano) del sureste del estado de Hidalgo, Centro de México**, después de revisarlo en reunión de sinodales ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Jurado:

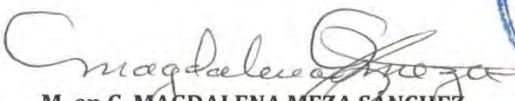
PRESIDENTE: M. en C. Miguel Ángel Cabral Perdomo
 SECRETARIO Dra. Katia Adriana González Rodríguez
 PRIMER VOCAL: Dra. María del Consuelo Cuevas Cardona
 SEGUNDO VOCAL: Dr. Gerardo Sánchez Rojas
 TERCER VOCAL: Dr. Víctor Manuel Bravo Cuevas
 PRIMER SUPLENTE: Dr. Philippe Fernandez
 SEGUNDO SUPLENTE: Dr. Alberto Enrique Rojas Martínez



Signature numérique de Fernandez
 DN: cn=fernandez, o=uaeh, email=philippe.fernandez@uaeh.mx, c=MX
 Date: 2018.08.07 09:57:15 -02'00'

Sin otro particular, reitero a usted la seguridad de mi más atenta consideración.

ATENTAMENTE
"AMOR, ORDEN Y PROGRESO"
Mineral de la Reforma, Hidalgo a 07 de Agosto de 2018


M. en C. MAGDALENA MEZA SANCHEZ
COORDINADOR ADJUNTO DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGÍA



Ciudad del Conocimiento
 Carretera Pachuca - Tulancingo km. 4.5
 Colonia Carboneras
 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, C.P. 42184
 Tel. +52 771 7172000 exts. 6640 y 6642, Fax 2112
 aab_icbi@uaeh.edu.mx



www.uaeh.edu.mx

Agradecimientos

La culminación de este trabajo se la dedico a mis padres Ana María Pérez Pérez y Esteban Pérez Pascual, así como, a mi familia y seres queridos por su incansable apoyo.

Agradezco al Dr. Víctor Manuel Bravo Cuevas director de mi tesis, así como, a los demás miembros del jurado: M. en C. Miguel Ángel Cabral Perdomo, Dra. Katia Adriana González Rodríguez, Dra. María del Consuelo Cuevas Cardona, Dr. Gerardo Sánchez Rojas, Dr. Alberto Enrique Rojas Martínez y en especial al Dr. Philippe Fernandez, por sus valiosos comentarios que ayudaron al mejoramiento de este trabajo.

Agradezco también al Dr. Aurelio Ramírez Bautista por su labor como mi tutor académico.

Tabla de contenido

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS.....	6
1. RESUMEN.....	7
2. INTRODUCCIÓN	8
3. ANTECEDENTES.....	10
3.1. Aspectos paleobiológicos de <i>Equus conversidens</i>	11
3.1.1. Diagnósis.....	11
3.1.2. Distribución.....	12
3.2. Dinámica poblacional de équidos actuales.....	12
3.3. Dinámica poblacional de équidos extintos	16
4. OBJETIVOS.....	20
4.1. General.....	20
4.2. Específicos.....	20
5. JUSTIFICACIÓN.....	21
6. HIPÓTESIS	22
7. ÁREA DE ESTUDIO.....	23
8. MATERIAL	25
8.1. Muestra objeto de estudio	25
8.2. Características tafonómicas de la muestra.....	25
8.3. Criterios para definir la cohorte fósil de <i>Equus conversidens</i>	26
9. MÉTODO	28
9.1. Asignación de los ejemplares a clases de edad.....	28
9.2. Conteo de los individuos de la muestra y estimación de los individuos subrepresentados ..	31
9.3. Construcción del perfil de mortalidad	34
9.4. Construcción de la tabla de vida.....	35
9.5. Construcción de la curva de supervivencia	38
10. RESULTADOS	39
10.1. Edades estimadas	39
10.2. Número de individuos.....	39
10.3. Perfil de mortalidad	40
10.4. Tabla de vida.....	42

10.5. Curvas de supervivencia	44
11. DISCUSIÓN.....	48
11.1. Desarrollo de la asociación fósil de <i>Equus conversidens</i> mediante la interpretación de perfiles de mortalidad y sus implicaciones en la dinámica poblacional.....	48
11.2. Historia de vida de <i>Equus conversidens</i> como posible explicación de su estructura social y sus implicaciones en la dinámica poblacional.....	51
11.3. Factores ambientales que regularon la estructura de edades y dinámica poblacional de <i>Equus conversidens</i>	53
11.4. Comparación de la dinámica poblacional de <i>E. conversidens</i> con poblaciones de équidos extintos y actuales	55
12. CONCLUSIONES.....	61
13. BIBLIOGRAFÍA	62
14. ANEXOS	76

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

Figura 1. Mapa índice del área de estudio.....	21
Figura 2. Esquemas de las secciones estratigráficas de las localidades de estudio.....	22
Figura 3. Esquematación de criterios temporales y espaciales para concebir a la población de <i>Equus conversidens</i> del sureste de Hidalgo.....	25
Figura 4. Medición de la altura de la corona en molares y premolares superiores e inferiores.....	27
Figura 5. Estimación de los intervalos v_1 , v_2 , v_3 del ejemplar UAHMP-1913.....	29
Figura 6. Esquematación del perfil de mortalidad de <i>Equus conversidens</i>	38
Figura 7. Comparación entre la estructura de edades del perfil de mortalidad de <i>Equus conversidens</i> y los modelos demográficos propuestos por Mothé <i>et al.</i> , 2010.....	40
Figura 8. Curva de supervivencia de <i>Equus conversidens</i> del sureste de Hidalgo.....	43
Figura 9. Comparación de la curva de supervivencia de <i>Equus conversidens</i> y de otras poblaciones de équidos extintos de sitios no antrópicos.....	43
Figura 10. Comparación de la curva de supervivencia de <i>Equus conversidens</i> y de otras poblaciones de équidos extintos de sitios antrópicos.....	44
Figura 11. Comparación de la curva de supervivencia de <i>Equus conversidens</i> con poblaciones de équidos actuales.....	44
Tabla 1. Tiempo promedio de erupción de molares y premolares en équidos.....	26
Tabla 2. Valores para estimar la edad de équidos a partir de molares y premolares.....	28
Tabla 3. Probable número de individuos de la localidad HGO-46.....	31
Tabla 4. Estimación del número de individuos subrepresentados (factor 5.5) y su ajuste a una hipotética cohorte de 100 individuos (factor de 2.439).....	32
Tabla 5. Parámetros demográficos estimados en la tabla de vida de <i>Equus conversidens</i>	35
Tabla 6. Número de ejemplares (NISP). Número mínimo de individuos (MNI). Número probable de individuos (NIL).....	37
Tabla 7. Tabla de vida de <i>Equus conversidens</i> del sureste de Hidalgo.....	40
Tabla 8. Comparación de los principales parámetros demográficos de diferentes poblaciones de équidos.....	41

1. RESUMEN

En México los estudios paleodemográficos de grandes mamíferos son escasos. El propósito de este trabajo fue analizar la dinámica poblacional de *Equus conversidens* del sureste del estado de Hidalgo, para inferir los posibles factores que la modelaron. Primero se compararon dos modelos demográficos (con y sin subrepresentación de individuos de la primera clase de edad). La prueba estadística de Kolmogorov-Smirnov mostró que no hay diferencias significativas entre ambos, por lo que, se empleó el modelo con subrepresentación para analizar la dinámica poblacional de *E. conversidens* mediante perfiles de mortalidad, curvas de supervivencia, tablas de vida y los parámetros que se derivan de estas tales como la tasa reproductiva neta (R_0), tiempo generacional (T_c), tasa de crecimiento exponencial (r) y la tasa de crecimiento asintótico (λ). El perfil de mortalidad de *E. conversidens* presenta características mixtas entre un perfil atricional y uno catastrófico. Sin embargo, las características tafonómicas sugieren un modelo atricional. La estructura de edades indica tasas de supervivencia altas (>70%) en la mayoría de las clases de edad. Los valores de R_0 , r , y λ indican que la dinámica de la población fue estable y casi estacionara con un ligero crecimiento (<10%), mientras que, el T_c de *E. conversidens* es del 23.15% de su esperanza de vida. Estas características posiblemente se debieron a la flexibilidad dietaria, la estructura social de esta especie (Tipo I), así como, a la abundancia de recursos en el área. Se sugiere que la dinámica poblacional y la estructura social de *E. conversidens* estuvo modelada por procesos que involucraban la abundancia de recursos (“*bottom-up process*”), lo cual, favoreció el crecimiento poblacional y la estabilidad social. Al mismo tiempo, la depredación (“*top-down process*”) fue el principal regulador del tamaño de la población. La supervivencia en las poblaciones de équidos ha presentado el mismo patrón a través del tiempo (curvas tipo I), siendo el tiempo generacional el único parámetro poblacional que se ha modificado significativamente.

Palabras clave: *Equus conversidens*, cohorte fósil, dinámica poblacional, “*top-down/bottom-up process*”.

2. INTRODUCCIÓN

Un aspecto importante en la ecología de mamíferos es la dinámica poblacional, la cual, por medio de la demografía permite conocer si el tamaño de una poblacional está aumentando, disminuyendo o si permanece constante. El estudio de la dinámica poblacional consiste en conocer el número de individuos por categoría de edad que conforman a una población (estructura poblacional, *e.g.* proporción de inmaduros, sub-adultos, adultos y viejos) y entender cómo cambia a través del tiempo. La dinámica de las poblaciones se ve afectada por (1) factores demográficos, tales como la natalidad, mortalidad y la migración; y (2) factores ambientales, los cuales pueden ser bióticos, como competencia y depredación, y/o abióticos, como variación del clima (Lemos-Espinal *et al.*, 2005).

Algunos de los métodos principales para estudiar la dinámica poblacional, incluyen la interpretación de tablas de vida y curvas de supervivencia (Pianka, 2011). Estas herramientas incluso pueden adecuarse para ser aplicadas en estudios con cohortes fósiles (Monchot *et al.*, 2012; Martín-González *et al.*, 2016; Fernandez *et al.*, 2017). Deevey (1947), fue el primero en analizar la dinámica poblacional de mamíferos a partir de una muestra de cráneos y carcasas. A partir de su trabajo, se han estudiado la estructura y dinámica poblacional de diversos ungulados de manera similar (Spinage, 1972; Ruffner y Carothers, 1974; Smuts, 1976; Attwell, 1982; Fhe *et al.*, 2001; Lkhagvasuren, 2015). Por su parte Kurtén (1953, 1983, 1984a, 1984b), en el área de la paleontología fue el primero en analizar la dinámica poblacional de mamíferos extintos. A partir de este, numerosos trabajos, particularmente con équidos han sido realizados. Entre estos destacan los trabajos clásicos de Van Valen (1964), Voorhies (1969), Hulbert (1982, 1984), así como, los recientes trabajos de O'Sullivan (2005) y Fernandez *et al.*, (2006).

Durante este siglo, el trabajo paleontológico realizado en depósitos del Cuaternario que afloran en el sureste de Hidalgo, centro de México, ha permitido recuperar una muestra significativa de restos fósiles de mamíferos. Del que, cabe resaltar el material referido a *Equus conversidens*, el cual, es el más abundante (Castillo-Cerón *et al.*, 1996; Bravo-Cuevas, 2001; Cabral-Perdomo, 2001; Bravo-Cuevas *et al.*, 2009a, 2009b, 2011, 2012, 2013, 2015, 2016). El propósito del presente trabajo es proveer información referente a la dinámica poblacional de *E. conversidens* del sureste de Hidalgo, y asociar esta información con la existente, referente a aspectos ecológicos de esta especie, para obtener una aproximación de la biología poblacional de este équido, el cual, fue uno de los componentes principales de los ecosistemas pleistocénicos de Norteamérica.

3. ANTECEDENTES

Los équidos (Familia Equidae) son un grupo de mamíferos ungulados que pertenecen al orden Perissodactyla (es decir, que tienen extremidades con dígitos impares). El origen de los équidos se remonta a 56 millones de años (ma) (Eoceno Temprano) en Norteamérica. Los miembros del género *Hyracotherium* son los équidos más antiguos que se conocen y se caracterizaron por presentar un cuerpo de talla pequeña, cráneo corto, dentadura braquiodonta y una dieta a base de hojas (Strömberg, 2006; Shoemaker y Clauset, 2014). Durante el Oligoceno, aparecieron los géneros *Mesohippus* y *Miohippus*. En estos, destaca un aumento del tamaño corporal, dientes con coronas más altas y el desarrollo del tercer dígito (MacFadden, 1992). Durante el Mioceno Temprano ocurrió una gran diversificación de équidos llegando a todos los continentes excepto a Oceanía (Alberdi *et al.*, 2014). Durante este periodo aparecieron los géneros *Archaeohippus*, *Anchitherium* y *Merychippus*, el cual, destacó por un mayor espectro alimenticio (Maguire y Stigall, 2008). Durante el Mioceno Tardío, *Merychippus* dio lugar a *Hipparion* y *Pliohippus*. Los hipariones se caracterizaron por ser hipsodontes y tener extremidades tridactilares. Por otra parte, los pliohipines se caracterizaron por presentar un cráneo con dientes bien desarrollados y extremidades monodactilares (Meléndez-Meléndez, 1995). Durante el Plioceno, la diversidad de los hipariones disminuyó notablemente, hasta extinguirse durante el Plioceno tardío. Por otro lado, a partir de *Pliohippus* se originaron dos géneros: *Equus*, del que posteriormente se originó *Equus conversidens* y todos los équidos actuales; e *Hippidion*, el cual, posteriormente migró hacia Sudamérica (Meléndez-Meléndez, 1995). Durante el Pleistoceno, los équidos fueron animales pacedores de talla mediana, habitantes de los pastizales y estepas de Asia, África y América. En México se han reportado de tres a cuatro especies de équidos del Pleistoceno tardío (Alberdi *et al.*, 2014; Marín-Leyva *et al.*, 2016a).

En la actualidad todas las especies de équidos (7 de origen salvaje y 2 de origen doméstico) están clasificadas dentro del mismo género, *Equus*. Este se conforma de dos grandes linajes, caballines (o caballos verdaderos) y no-caballines. Dentro del linaje de los caballines se incluye a la especie doméstica (y/o feral), *Equus caballus* y a la especie silvestre *Equus ferus* (caballos de Tarpan y de Przewalski). En conjunto, los asnos y cebras conforman el linaje de los no-caballines. Los asnos, incluyen al asno salvaje africano, *Equus africanus* y a la especie doméstica *Equus asinus* (burros), así como las dos especies de asnos salvajes asiáticos, *Equus hemionus* y *Equus kiang*. Las cebras incluyen tres especies endémicas de África, las cuales son, la cebra de las planicies o de Burchell *Equus quagga*, la cebra de Grevy *Equus grevyi*, y a la cebra de la montaña o de Hartmann *Equus zebra* (Vilstrup *et al.*, 2013; Ransom *et al.*, 2016).

3.1. Aspectos paleobiológicos de *Equus conversidens*

3.1.1. Diagnósis

E. conversidens fue descrito por primera vez por Owen (1869) a partir de un fragmento de paladar con la dentadura maxilar (IGM 4008) de un individuo joven. La localidad tipo se encuentra en el Cerro del Tepeyac, Cd. de México, México. El cráneo es largo anteroposteriormente y comprimido dorsoventralmente. Los premolares son más grandes que los molares. Los molariformes superiores poseen protoconos elongados y aplanados; y fosetas con uno a tres pliegues en los bordes internos. Los molariformes inferiores poseen ectofléxidos profundos. La proporción entre la longitud y la anchura proximal para metacarpos es menor a 5.0 y 6.0 para metatarsos. Los metapodiales son cortos y robustos (Bravo-Cuevas *et al.*, 2011; Alberdi *et al.*, 2014. Priego-Vargas *et al.*, 2017).

3.1.2. Distribución

Bravo-Cuevas *et al.* (2011), mencionan que *E. conversidens* estuvo ampliamente distribuido a lo largo de Norteamérica durante el Pleistoceno, desde el sur de Canadá, las Grandes Planicies y la Gran Cuenca en Estados Unidos, el extremo meridional de México, El Salvador, Honduras y Costa Rica. Cacho-Alfaro (2011), menciona la presencia de *E. conversidens* en numerosas localidades del territorio nacional, de las que, destacan Tequixquiac en el Estado de México, El Cedazo en Aguascalientes, San Josecito en Nuevo León, El Cedral en San Luis Potosí, la Cuenca de Moctezuma en Sonora y la Cuenca de Valsequillo en Puebla. Martínez-Martínez(2007), reporta ejemplares dentales adscritos a *E. conversidens* recuperados del municipio de Chilcuautla, Hidalgo. Bravo-Cuevas *et al.* (2009b), reportan a *E. conversidens* en las regiones de Tula, Pachuca-Tulancingo, Actopan-Ixmiquilpan, Santa María Amajac y San Agustín Tlaxiaca.

3.2. Dinámica poblacional de équidos actuales

El conocimiento respecto a la dinámica poblacional de équidos actuales es limitado. Algunas especies, tales como *E. caballus*, *E. quagga* y *E. hemionus*, han sido bien estudiadas, mientras que por otra parte las especies *E. africanus*, *E. kiang* y *E. grevyi* han sido poco estudiadas (Ransom *et al.*, 2016). Moehlman (2002) y Ransom *et al.* (2016) realizaron una síntesis de información a partir de estudios de équidos actuales para entender la influencia de factores bióticos y abióticos sobre sus poblaciones.

Existen numerosos trabajos respecto a la dinámica poblacional del caballo domestico feral, *E. caballus*. Entre ellos destaca el estudio de Berger (1983) quien estudió la mortalidad catastrófica, así como los parámetros demográficos de grandes grupos de *E. caballus* del Desierto de la Gran Cuenca de Estados Unidos y sus implicaciones para

reconstruir aspectos de la estructura social de paleopoblaciones de mamíferos. Garrott y Taylor (1990) realizaron un estudio a largo plazo (16 años) de la dinámica poblacional de caballos mustangs *E. caballus* de Pryor Mountain, Montana, Estados Unidos. El propósito de este trabajo fue conocer la demografía de esta población y cómo se correlaciona con las características de su hábitat. Las características demográficas tales supervivencia, natalidad y mortalidad se obtuvieron mediante la captura y seguimiento de animales. Este estudio provee una tabla de vida y una curva de supervivencia, las cuales son útiles para comparar su dinámica con la de otras poblaciones. Scorolli y Cazorla (2010) estudiaron la demografía de la población de *E. caballus* del Parque de Tornquist, Buenos Aires, Argentina, con la finalidad de determinar las relaciones entre parámetros demográficos de esta población, la densidad poblacional y la precipitación. Los resultados principales indican que el crecimiento de esta población estuvo limitado principalmente por bajas tasas de fecundidad. Dawson y Hone (2011) estudiaron la dinámica de tres poblaciones de *E. caballus* del Parque Nacional Alpino, Victoria, Australia. El propósito de este trabajo fue analizar la relación entre crecimiento anual y la disponibilidad de alimento. Los resultados principales indican que estas poblaciones son sensibles a la disponibilidad de recursos alimenticios. Kampmann *et al.* (2013), estudiaron la dinámica poblacional de *E. caballus* de Alice Springs, Australia, con la finalidad de aportar información respecto a la estructura social y el crecimiento poblacional posterior a un periodo prolongado de lluvias. Sus resultados indican que la estacionalidad fue el principal factor que influyó en la población. Zabek *et al.* (2016), estudiaron la dinámica poblacional de *E. caballus* de ambientes de vegetación cerrada de la Provincia Boscosa de Tuan-Toolara, Queensland, Australia. Se encontró que en promedio los individuos de todas las clases de edad presentaron una supervivencia alta (93.5%) debido a la abundancia y calidad de recursos alimenticios.

Probablemente *E. quagga* sea la segunda especie de équidos mejor estudiada respecto a aspectos demográficos después de *E. caballus*. Sin embargo, a pesar de que *E. quagga* es el ungulado más abundante de África, su dinámica poblacional ha sido poco documentada. Numerosas poblaciones han sido censadas, sin embargo, en pocas se han estimado tablas de vida (Moehlman, 2002). Entre los estudios demográficos con *E. quagga* destaca el estudio de Petersen y Casebeer (1972), quien fue el primero en compilar una tabla de vida de *E. quagga* de las planicies de Athi-Kapiti, Kenia a partir de individuos vivos. Spinage (1972b) fue el primero en construir tablas de vida que incluyen parámetros como supervivencia (lx), tasa de mortalidad (qx), supervivencia media (Lx), tiempo generacional específico (Tx) y esperanza de vida (e_x), de diferentes ungulados del Parque Nacional de Akagera, Rwanda. Las tablas de vida y curvas de supervivencia de impala *Aepyceros melampus*, búfalo *Syncerus caffer*, cebra *E. quagga* y jabalí *Phacochoerus aethiopicus* fueron construidas a partir de cráneos. Smuts (1975) estudió la población de *E. quagga* del Parque Nacional de Kruger con el fin de proveer las características demográficas de esta población. Se emplearon cráneos y carcasas de diferentes individuos para construir perfiles respecto a la estructura social y demografía de la población. Este estudio sugiere que la población fue regulada principalmente por la depredación. Otros factores, tales como enfermedades, accidentes y caza furtiva influyeron en menor grado en la dinámica poblacional. A partir de este trabajo es posible reconstruir tablas de vida y curvas de supervivencia. Georgiadis *et al.* (2003), analizaron la dinámica poblacional de la *E. quagga* de Laikipia, Kenya, para proveer información respecto a la influencia de la lluvia sobre la densidad poblacional. Sus resultados demostraron que las poblaciones declinaron más rápido durante los periodos de sequías y se incrementaron durante los periodos de lluvia. Grange *et al.* (2004), estudiaron los factores que limitan el crecimiento

de las poblaciones de ñu (*Connochaetes taurinus*), búfalo (*S. caffer*) y cebrá (*E. quagga*). Sus resultados sugieren que *E. quagga* utilizó estrategias para el aprovechamiento de recursos diferentes a las de *C. taurinus* y *S. caffer*. De modo que la competencia por recursos no fue un factor que delimitó sus poblaciones. Sin embargo, la alta tasa de depredación sobre adultos y la baja supervivencia de crías jugaron un papel importante en la dinámica de sus poblaciones. Fischhoff (2007) estudió la influencia que ejercen los leones (*Panthera leo*) sobre los patrones de movimiento y el uso de hábitat en una población de 600 cebras (*E. quagga*) en Kenia. El área de estudio presenta zonas abiertas de pastizales y zonas con vegetación densa. Este estudio demostró que la abundancia de cebras en zonas abiertas disminuyó tanto de día como de noche debido a la presencia y actividad de leones, la cual se incrementó durante las noches. A pesar de esto, la abundancia de cebras en zonas boscosas no mostró incremento. Grange *et al.* (2015), llevaron a cabo un estudio demográfico de una población de *E. quagga* del Parque Nacional de Hwange. Este ecosistema se caracteriza por presentar recursos alimenticios de baja calidad nutricional y altas tasas de depredación. Sus resultados mostraron una baja tasa de supervivencia anual (44.1%) durante el primer año, la cual se incrementó en los años posteriores de vida, hasta llegar a la edad adulta donde la supervivencia fue superior al 80%. Por otra parte, la temporada de sequías afectó la supervivencia de hembras adultas. La supervivencia en todas las edades fue baja en comparación con la de otros ungulados que habitan el área y no tienen altas tasas de depredación.

Los estudios de dinámica poblacional de *E. hemionus* son escasos, sin embargo, el estudio de poblacional de Saltz y Rubenstein (1995) de la reserva natural de Ramon Makhtesh (Desierto de Nagev), Israel, representa uno de los casos mejor documentados

respecto a dinámica poblacional de équidos, debido al hecho de que esta población ha sido monitoreada desde su introducción a la reserva desde 1982 y el posterior seguimiento de los individuos de la primera generación durante más de 10 años. Esta población mostró un lento incremento en su tamaño, debido a los periodos estacionales de lluvia. Este trabajo provee tablas de vida útiles para comparar la dinámica de esta población con otras. Otros estudios como el de Fhe *et al.* (2001) y Lkhagvasuren (2015) proporcionan la estructura de edades de *E. hemionus* a partir de cráneos.

3.3. Dinámica poblacional de équidos extintos

A partir de la segunda mitad del siglo XX el estudio de la dinámica poblacional de especies de mamíferos extintos se volvieron comunes (MacFadden, 1989). Los estudios paleodemográficos con équidos, desde aquellos se enfocan en la construcción de perfiles demográficos (de mortalidad) hasta aquellos que emplean tablas de vida para reconstruir la dinámica que tuvieron sus poblaciones (Monchot *et al.*, 2012), son relativamente abundantes.

Van Valen (1964) analizó una muestra representativa referida a *Merychippus primus* del Mioceno Medio (17 Ma) de Thompson Quarry, Nebraska. Estimó que la longevidad máxima de los individuos de esta cohorte fósil fue de aproximadamente 10 años, sugirió una tasa de fecundidad de 0.5 a partir de los dos años de edad y que la muestra representa una acumulación catastrófica. También analizó una muestra referida a *Pseudhipparion retrusum* (anteriormente *Griphippus gratus*, *Pseudhipparion gratum*) del Mioceno Tardío (11 ma) de Burge Quarry, Nebraska. Estimó una longevidad máxima de aproximadamente 11 años para los individuos de la cohorte fósil, una tasa de fecundidad de 0.5 a partir de los dos años de edad y que la muestra representa una acumulación atricial.

Voorhies (1969) analizó una muestra representativa referida a *Protohippus* cf. *P. perditus* del Mioceno Tardío (13 ma) de Verdigre Quarry, Nebraska, Determinó una longevidad máxima de aproximadamente 9 años para los individuos de la cohorte fósil, tasas de fecundidad de 0.5 para la primera y segunda clase de edad y de 0.9 para el resto de clases, y que la muestra representa una acumulación catastrófica. Construyó una tabla de vida y una curva de supervivencia.

Hulbert (1982) analizó una muestra referida a *Neohipparion* cf. *N. leptode* del Mioceno Tardío (10-8.5 ma) de Love Bone Bed, Florida. Determinó una longevidad máxima de 13 años para los individuos de la cohorte fósil, una tasa de fecundidad de 0.23 para la segunda y última clase de edad y de 0.45 para el resto de las clases. Determinó que la muestra representa una acumulación atricional, describió la vía para calcular el número de individuos subrepresentados de las clases más jóvenes basada en análogos actuales, construyó la tabla de vida más compleja para équidos extintos hasta la fecha, comparó la curva de supervivencia de *N. cf. N. leptode* con la de otros équidos y notó que a pesar del grado de hipsodoncia más avanzado de *N. cf. N. leptode*, este no mostró un incremento significativo en la longevidad respecto a *Merychippus*.

Posteriormente Hulbert (1984) analizó la paleoecología y la dinámica poblacional de *Parahippus leonensis* del Mioceno temprano (18 ma) Thomas Farm Quarry, Florida. Determinó una longevidad máxima de 9 años para los individuos de la cohorte fósil, una tasa de fecundidad de 0.15 para la segunda clase de edad, 0.23 para la última clase y 0.45 para el resto, y que la muestra testifica una acumulación atricional relacionada con el ambiente de depósito. Comparó la curva de supervivencia de *P. leonensis* con la de *N. cf.*

N. leptode, la cual indica que este último tuvo una supervivencia menor a lo largo de su vida.

McDonald (1996) analizó la estructura poblacional de *Equus simplicidens* del Plioceno tardío de Hagerman Horse Quarry, Idaho. Identificó 145 individuos de los cuales solo el 58% de los individuos fue posible asignar una edad específica entre 0 y 4 años de edad. La estructura de esta población estaba comprendida principalmente por individuos jóvenes, adicionalmente se determinó que esta muestra testifica una acumulación catastrófica.

Fernandez y Legendre (2003) desarrollaron una ecuación predictiva para estimar la edad de especies del género *Equus*. Este método que está basado en una regresión tipo polinómica. El método fue aplicado a cohortes fósiles de *Equus mosbachensis*, *Equus cf. E. taubachensis* y *Equus sp.* para reconstruir las estructuras poblacionales de estas especies del Pleistoceno de Francia. También se construyeron tablas de vida, perfiles de mortalidad y se compararon entre sí para evaluar el impacto de poblaciones de humanos sobre la estructura de estas poblaciones. La información indica que en general los individuos adultos jóvenes fueron los más susceptibles a ser cazados.

O'Sullivan (2005) fue el primero en estudiar de la dinámica poblacional de una especie de équido ramoneador de un hábitat boscoso como lo es *Archaeohippus blackbergi* del Mioceno temprano (18 ma) de Thomas Farm Quarry. Construyó tablas de vida y curvas de mortalidad, mediante los cuales comparó la dinámica de *A. blackbergi*, *Miohippus obliquidens* (del Oligoceno de Wyoming), *P. leonensis* (Thomas Farm) y *E. caballus* (actual) y encontró que la dinámica de *A. blackbergi* fue regulada principalmente por la competencia intraespecífica entre los machos de la población.

Posteriormente Fernandez *et al.* (2006), realizaron uno de los estudios paleodemográficos más completos con équidos. Aplicaron el método de ecuaciones predictivas para reconstruir la estructura poblacional de *Equus germanicus* y *E. caballus* de sitios con altas tasas de depredación del Pleistoceno de Francia y posteriormente construyeron tablas de vida complejas, así mismo, estimaron otros parámetros tales como R_0 (tasa de reproducción neta) y Kx (factor de mortalidad) y construyeron curvas de supervivencia. La aplicación de estos métodos permitió comparar estas poblaciones con las de *E. quagga* de Akagera y *E. caballus* de Pryor Mountain para confirmar el impacto que tuvieron las poblaciones de *Homo neanderthalensis* y *Crocota* sobre la dinámica poblacional de équidos pleistocénicos de Francia.

Por otra parte, pocos trabajos (no publicados) han analizado la estructura de edades de *E. conversidens*, como Robles-Romero (2006) que sugiere que el sitio de Valsequillo, Puebla fue un sitio idóneo para la reproducción y crianza. Zavaleta-Villareal (2011) estudió una muestra (25 fragmentos de mandíbulas) de *E. conversidens* de la localidad HGO-77. Esta cohorte fósil está principalmente integrada por individuos adultos, y probablemente representan una acumulación catastrófica (opinión personal).

4. OBJETIVOS

4.1. *General*

Analizar la dinámica poblacional de *Equus conversidens* del sureste de Hidalgo mediante la evaluación demográfica de la estructura poblacional, con la que se construyó una tabla de vida y una curva de sobrevivencia para aportar información acerca de la ecología de esta especie de équido, que es la más común del Pleistoceno de Norteamérica.

4.2. *Específicos*

Evaluar las características de la muestra de *E. conversidens* del sureste de Hidalgo, para describir formalmente la presencia de una población en contextos temporales y espaciales.

Asignar la muestra de *E. conversidens* a uno de los modelos de mortalidad (atricional o catastrófico) citados en la literatura paleontológica.

Determinar qué factores bióticos y abióticos influyeron en la dinámica poblacional de *E. conversidens*.

Determinar cuál fue la estrategia de sobrevivencia de *E. conversidens*, así como la comparación de su dinámica poblacional con las de otras poblaciones de équidos (fósiles y actuales).

5. JUSTIFICACIÓN

Equus conversidens fue la especie de équido más común durante el Pleistoceno en Norteamérica. En las últimas décadas se ha recabado abundante información sobre aspectos biológicos y ecológicos, tales como su distribución, hábitat, hábito dietario y su relación con otras especies. El registro fósil de *E. conversidens* en el sureste del estado de Hidalgo cuenta con un número representativo de ejemplares, lo cual permite conocer la estructura poblacional y los factores afectaron su dinámica. La significancia de este trabajo radica en tres aspectos. El primero es, ser uno de los pocos trabajos de su tipo hasta la fecha, empleando el registro fósil del Pleistoceno tardío de México. El segundo es, ser el primer análisis de la dinámica poblacional de *E. conversidens* empleando herramientas, como tablas de vida y los parámetros poblacionales que se pueden derivar de esta, así como una curva de supervivencia. En tercer lugar, pero no menos importante, este trabajo aporta información demográfica, la cual complementa e integra el conocimiento sobre la paleoecología de *E. conversidens*, el cual fue uno de los componentes principales de los ecosistemas terrestres durante el Pleistoceno tardío de Norteamérica.

6. HIPÓTESIS

Diversos factores ambientales tales como la disponibilidad de recursos, competencia, depredación y el clima influyen en la estructura y dinámica poblacional de las especies. Particularmente algunas poblaciones de *Equus caballus* y *Equus quagga* presentan estatus estables con dinámicas principalmente influenciadas por la depredación y la abundancia de alimento, las cuales reflejan una alta supervivencia durante la primera parte de su vida y una mortalidad severa en la parte final. Teniendo en cuenta la estrecha cercanía de *Equus conversidens* con las especies actuales, cabría esperar que la dinámica de la población del sureste de Hidalgo de esta última especie presente patrones similares a las especies actuales.

7. ÁREA DE ESTUDIO

Los ejemplares de este estudio proceden de las localidades formalmente conocidas como Ventoquipa (HGO-9: 20°01' Lat. N; 98°20' Long. O; 2289 msnm); Barranca Piedras Negras (HGO-23: 20°03'03" Lat. N; 98°37'23" Long. O; 2460 msnm); Barranca del Berrendo (HGO-28: 20°01'20.7" Lat. N; 98°37'37.9" Long. O; 2458 msnm); Barranca San Agustín (HGO-29: 20°00'27.7" Lat. N; 98°37'59.9" Long. O; 2467 msnm); Barranca Jagüey Viejo (HGO-42: 20°02.311" Lat. N; 98°35.885" Long O; 2528 msnm); Las Cajas (HGO-46: 20°07'31.7" Lat. N; 98°58'07.7" Long. O; 2140 msnm); y El Barrio (HGO-47: 20°07'41" Lat. N; 98°56'02. 7" Long. O; 2184 msnm). Estas siete localidades se sitúan en el límite norte de la Cuenca de México, en el sureste del estado de Hidalgo, centro de México, cubriendo una extensión territorial de aproximadamente 1,200 Km² (Figura 1).

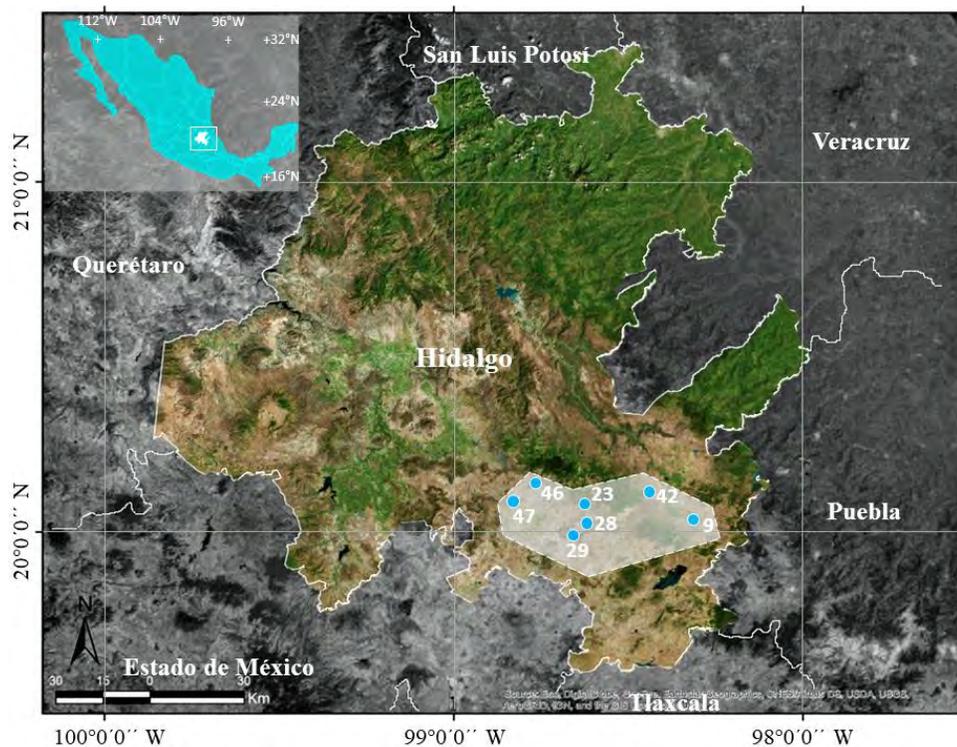


Figura 1. Mapa índice del área de estudio. Las localidades pleistocénicas son 09. Ventoquipa, 23. Barranca Piedras Negras, 28. Barranca del Berrendo, 29. Barranca San Agustín, 42. Barranca Jagüey Viejo, 46. Las Cajas y 47. El Barrio.

En el área afloran sedimentos del Cuaternario de origen fluvial, los cuales consisten en arcilla, limo y lentes conglomeráticas (Figura 2) (Bravo-Cuevas *et al.*, 2011). Numerosos restos (incluyendo ejemplares dentales, craneales y postcraneales) de diferentes grupos de mamíferos han sido recuperados de estos depósitos sedimentarios. La asociación de mamíferos incluye antilocápridos, bóvidos, cánidos, camélidos, cérvidos, équidos, félidos, proboscídeos, roedores y xenartros (Bravo-Cuevas *et al.*, 2017). La presencia de material referido a *Bison antiquus* (Bravo-Cuevas comunicación personal) indica un intervalo de edad entre 60,000 y 11,000 años para la unidad portadora, lo cual corresponde al último periodo glacial en Norteamérica formalmente conocido como Wisconsiniano (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2013).

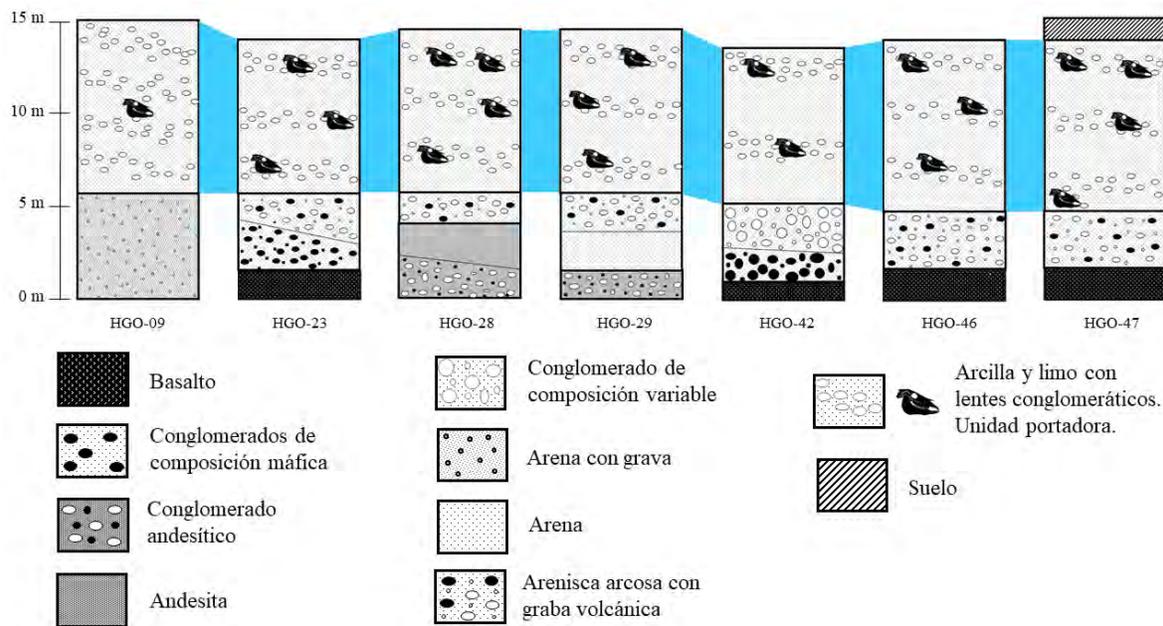


Figura 2. Esquemas de las secciones estratigráficas de las localidades de estudio. Modificado de Bravo-Cuevas *et al.* (2011).

8. MATERIAL

8.1. Muestra objeto de estudio

La muestra objeto de este estudio consistió en dos cráneos con las series de los molariformes completas; un cráneo parcial con la serie dental izquierda; un fragmento de mandíbula con serie dental derecha p3-m3; dos fragmentos mandibulares con serie dental derecha p2-m2; un fragmento de mandíbula con serie dental izquierda p2-m3; cuatro fragmentos mandibulares con serie dental derecha p2-m3; un fragmento mandibular con serie dental derecha p4-m3; una mandíbula derecha con p2-m3; tres mandíbulas con series dentales izquierda y derecha con serie dental p2-m3; así como 71 dientes aislados de los cuales se tienen 15 premolares de la dentadura superior; 11 premolares de la dentadura inferior; 29 molares de la dentadura superior y 16 molares de la dentadura inferior. Los ejemplares están alojados en el Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAHMP) (ver sección de anexos)

8.2. Características tafonómicas de la muestra

Bravo-Cuevas *et al.* (2017) sugieren que la asociación fósil de mamíferos del Pleistoceno tardío del sureste de Hidalgo, de la que es parte la muestra objeto de este estudio, presenta condiciones de parautoctonía. Esto, es congruente con el índice dental de preservación diferencial (PD% = 88%, Tabla 5, [calculado mediante el método de Brain, 1981]), que indica que los depósitos originales fueron modificados por variables naturales. Así mismo, sugieren una asociación del tipo al interior del hábitat (“*within-habitat assemblage*”), por lo cual, se sugiere que la muestra de *Equus conversidens* se acumuló en un periodo de 10 mil años como máximo.

8.3. Criterios para definir la cohorte fósil de *Equus conversidens*

Para analizar la dinámica poblacional de *E. conversidens* primero se verificó si era pertinente tratar esta muestra como a una población. En paleobiología el análogo de una población es formalmente denominada paleopoblación (o población fósil y cohorte fósil formalmente para estudios paleodemográficos), la cual, exhibe las mismas propiedades biológicas para ser tratada como una población actual (MacFadden, 2008). Para concebir una muestra fósil como una cohorte fósil (en este caso), esta, debe representar un breve periodo de tiempo geológico (Dodd y Stanton, 1990; Brenchly y Harper, 1998). En el mejor de los casos no más de 100 mil años (MacFadden, 2008). Teniendo en cuenta estos argumentos, para concebir la muestra de *E. conversidens* como una cohorte fósil, se propusieron tres criterios: (1) la edad relativa de la secuencia portadora con base en la presencia de *Bison antiquus* indica una edad entre 60, 000 y 11, 700 años (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2013). (2) Sin embargo, considerando la ponderación temporal de la asociación fósil de mamíferos (entre 100-10,000 años), la cual incluye la muestra de *E. conversidens*, esta última representa un periodo de tiempo geológico 10.1 veces menor al sugerido por MacFadden (2008). (3) También es posible justificar espacialmente la cohorte de *E. conversidens*, teniendo en cuenta la capacidad de desplazamiento de sus congéneres actuales, tal como *Equus quagga*, que es capaz de desplazarse cientos de kilómetros anualmente (Moehlman, 2002), por lo que es probable que los individuos de *E. conversidens* de cada localidad hayan interactuado en algún momento (Figura 3). Hasta este punto, también se sugiere que cada localidad representa una asociación diferente teniendo en cuenta que la separación mínima entre estas es de tres kilómetros (Badgley, 1986; Behrensmeyer, 1988).

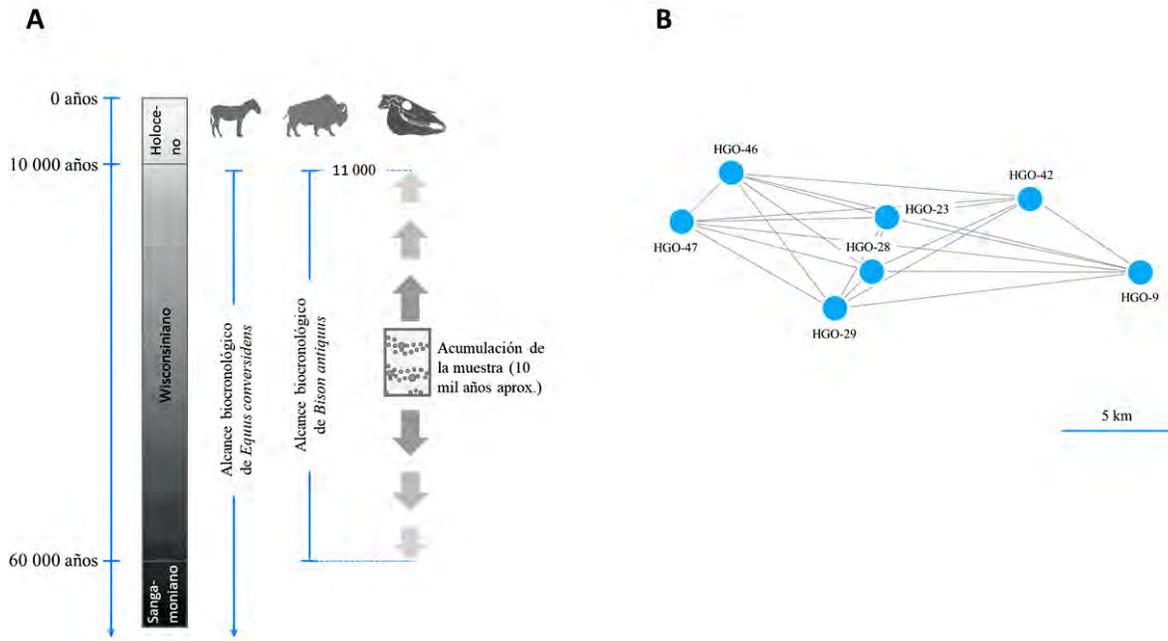


Figura 3. A, esquematización de los criterios temporales y B, los criterios espaciales para concebir a la población de *Equus conversidens* del sureste de Hidalgo. En A, las flechas grises sugieren que la cohorte de *E. conversidens* se acumuló en un rango de 10 mil años dentro de un intervalo de 60 mil a 11 mil años. El alcance biocronológico de *E. conversidens* es de 1.8 millones de años a 11 mil años (Bravo-Cuevas *et al.*, 2011). En B, las líneas indican las interacciones entre individuos.

9. MÉTODO

9.1. Asignación de los ejemplares a clases de edad

Existen numerosos métodos para asignar ejemplares dentales a clases de edad (Morris, 1972; Spinage, 1973). Los procedimientos empleados en este trabajo fueron (1) el grado de desgaste y erupción dental, solo para los ejemplares UAHMP-509 y UAHMP-4170, debido a que a estos ejemplares fue imposible conocer la altura de la corona de alguno de sus molares y/o premolares; y (2) la ecuación predictiva de Fernandez y Legendre (2003), para los molares y premolares aislados, así como de aquellos que están engastados pero que aun así fue posible conocer la altura de su corona mediante radiografías.

Para determinar el número de años del ejemplar UAHMP-509, el cual, consiste en un cráneo con las series dentales completas, se emplearon las descripciones y figuras de Fraústo da Silva *et al.* (2003) y Cardona y Álvarez (2010). Para el ejemplar UAHMP-4170 que consiste en una maxila fragmentada, la cual, presenta la serie izquierda de los premolares deciduos y el primer molar izquierdo recién eructado, se empleó la información de la Tabla 1.

Tabla 1. Tiempo promedio de erupción de molares y premolares en équidos. Modificado de Fernandez y Legendre (2003).

	Edad de erupción (meses)		Edad de erupción (meses)
P2	31	p2	29
P3	40	p3	32
P4	47	p4	42
M1	11	m1	11
M2	23	m2	23
M3	45	m3	45

Para conocer la edad en años de molares y premolares mediante la ecuación predictiva de Fernandez y Legendre (2003) se midió la altura de la corona de 85

ejemplares, de los cuales, a nueve (UAHMP-504, 508, 949, 950, 957, 1109, 1915, 1916, SN) fue requerido tomar radiografías debido a que los dientes se encuentran engastados en mandíbulas. Las radiografías fueron tomadas en placas de 57.0 mm de ancho por 76.0 mm de largo, en la Clínica de Odontología ubicada en el Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. La altura de la corona en los molares y premolares de la maxila se tomó a lo largo del mesostilo, desde la base del diente entre las raíces, hasta la superficie oclusal; mientras que, en los molares y premolares de la mandíbula, la altura de la corona se midió a lo largo del pli-caballinido desde la base del diente hasta la superficie oclusal de acuerdo al método de Fernandez y Legendre (2003) (Figura 4).

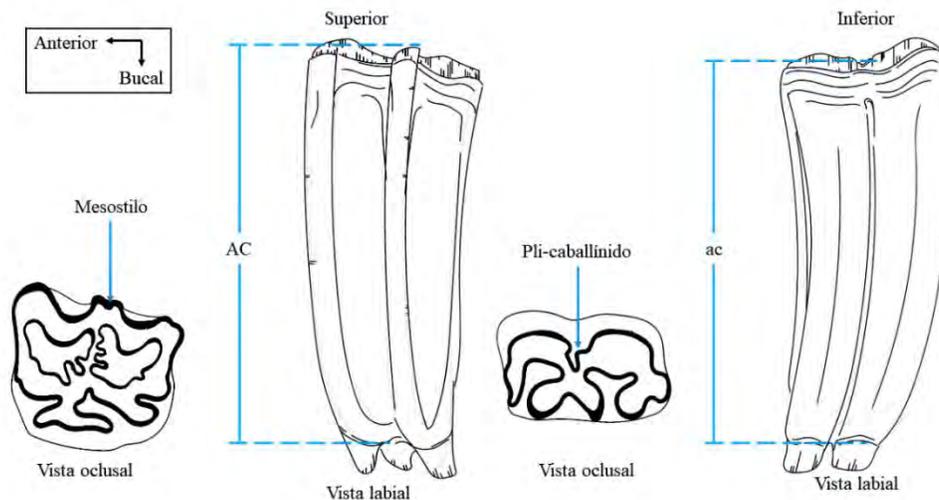


Figura 4. Medición de la altura de la corona en molares y premolares superiores e inferiores siguiendo el método de Fernandez y Legendre (2003).

La edad individual de cada ejemplar se calculó aplicando la ecuación de Fernandez y Legendre (2003):

$$a_0 + a_1H + a_2H^2 + a_3H^3 = Age$$

En la cual *Age* es la edad promedio (en años) de los ejemplares: a_0, a_1, a_2, a_3 son los valores dados en la Tabla 2; y H es la altura de la corona (en milímetros) del ejemplar.

Posteriormente se calcularon las edades mínimas y máximas para cada ejemplar. Las cuales se obtienen sustrayendo y sumando respectivamente dos veces el valor de E (Tabla 2), Fernandez (2009).

Tabla 2. Valores para estimar la edad de équidos a partir de molares y premolares. a_0, a_1, a_2 y a_3 son los coeficientes de las regresiones polinómicas de tercer grado que correlacionan la altura de la corona de molares y premolares superiores e inferiores con la edad de un individuo; y E es su error de predicción, ambos calculados por Fernandez y Legendre (2003).

Posición	a_0	a_1	a_2	a_3	E
P2	28.290625	-1.028377	0.019429	-0.000141	0.544
P3	33.658749	-1.041913	0.015383	-0.000087	0.257
P4	40.593780	-1.318328	0.018488	-0.000096	0.494
M1	35.572249	-1.064404	0.013784	-0.000066	0.389
M2	41.143669	-1.312885	0.018273	-0.000095	0.534
M3	40.634788	-1.482155	0.023170	-0.000128	0.532
p2	23.931106	-0.940985	0.020425	-0.000174	0.636
p3	37.758397	-1.447331	0.024167	-0.000141	0.414
p4	46.789425	-1.766535	0.027637	-0.000153	1.343
m1	36.176726	-1.309214	0.020176	-0.000110	0.827
m2	36.936030	-1.236690	0.018852	-0.000105	0.366
m3	36.102387	-1.203143	0.018695	-0.000110	0.652

Las categorías de edad que se emplearon son de tres años (e.g. 0-3 años, 3-6 años...21-24 años) debido a que esto equivale a un intervalo de confianza del 95% para la mayoría de las clases de edad (Fernandez y Legendre, 2003).

A partir de la edad mínima, edad promedio y edad máxima de cada ejemplar se calculó la distribución de su edad en cada una de las categorías de edad de acuerdo al método de Fernandez (2009). Por ejemplo, para el ejemplar UAHMP-1913 (p2 con $E = 0.636$) primero se estimó el intervalo entre la edad máxima y la edad mínima del ejemplar ($v1 = [4E]$), el intervalo entre el límite máximo de la clase a la que es asignado el ejemplar (con base en su edad promedio) y la edad mínima del ejemplar ($v2 = [6-3.78]$) y el

intervalo entre la edad máxima del ejemplar y el límite máximo de la clase a la que es asignado el ejemplar (con base en su edad promedio) ($v3 = [6.32-6]$) tal como se muestra en la Figura 5.

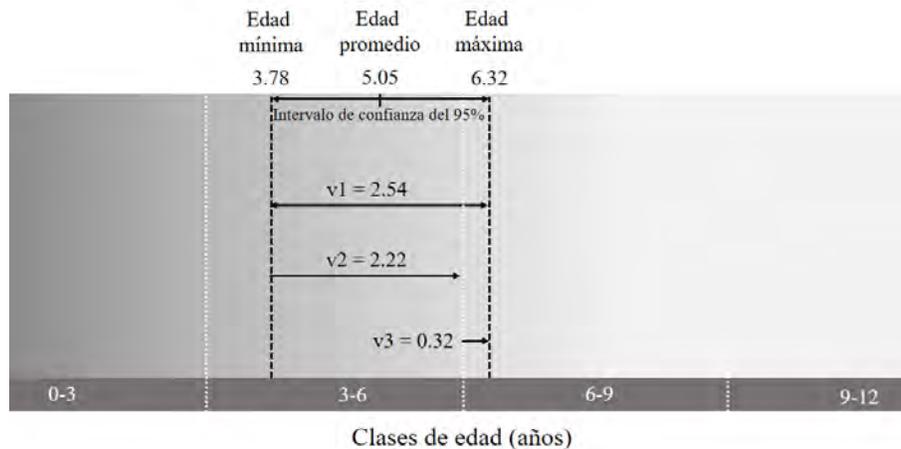


Figura 5. Estimación de los intervalos $v1$, $v2$ y $v3$ del ejemplar UAHMP-1913, para calcular la distribución de su edad entre las clases 3-6 y 6-9 años. Modificado a partir de Fernandez (2009).

La distribución de la edad del ejemplar UAHMP-1913 en las categorías edad de 3-6 años y 6-9 años se calculó en términos de porcentaje de la siguiente forma:

- Probabilidad en el intervalo de 3-6 años: $(v2/v1)100 = (2.22/2.54)100 = 87\%$
- Probabilidad en el intervalo de 6-9 años: $(v3/v1)100 = (0.32/2.54)100 = 13\%$

Teniendo en cuenta lo anterior, en este caso la edad más probable del ejemplar UAHMP-1913 es de 3-6 años.

9.2. *Conteo de los individuos de la muestra y estimación de los individuos subrepresentados*

Los dos principales métodos para contar individuos en muestras fósiles son el índice MNI (número mínimo de individuos) y el índice NISP (número de ejemplares identificados). A pesar de emplear todos los ejemplares dentales completos, no se utilizó el índice NISP

debido a que el porcentaje de preservación diferencial (Tabla 6) indica que las frecuencias dentales se modificaron posteriormente a su deposición. Por lo que, de esta manera los individuos de la clase 6-9 años se sobrestima. El índice MNI tampoco se empleó únicamente debido a la posibilidad de subestimar el número de individuos (Badgley, 1986; Nikita y Lahr, 2011; Domínguez-Rodrigo, 2012; Morin *et al.*, 2016). Vasileiadou (2007) sugirió que un método más preciso para contar individuos en una muestra fósil debe incluir criterios adicionales. Es por ello que sin restar importancia al MNI (n = 18 individuos) se propuso un índice denominado NIL (probable número de individuos por localidad) el cual incluye tres criterios para contar individuos: (1) Localidad de los ejemplares, (2) MNI, y (3) edad más probable de cada ejemplar, tomada de la distribución de la edad de cada uno.

Se propuso la siguiente ecuación para estimar el probable número de individuos de la muestra hidalguense atendiendo los criterios anteriores:

$$NIL = (MNI + D)$$

En la cual *MNI* es el número mínimo de individuos por localidad y *D* es el número de individuos cuya edad más probable sea $\geq 50\%$ y no se sobreponga con la edad más probable de los individuos del *MNI*.

Por ejemplo, el *NIL* de la localidad HGO-46 es igual a 3 (ver Tabla 3). En esta localidad el valor de *MNI* es 2, ya que la posición M2I se repite dos veces lo que la hace la más frecuente (sombreado en gris). El valor de *D* es 1, ya que solo un ejemplar (UAHMP-1913) presenta una probabilidad del 87% de pertenecer a la categoría de 3-6 años, la cual, a su vez no se sobrepone con la edad más probable de los individuos del *MNI*. Sustituyendo estos valores en la fórmula, se tiene:

$$NIL = (2 + 1) = 3 \text{ individuos}$$

De esta manera cuando se sumaron los siete valores del *NIL* (ya que hay siete localidades) se obtuvo el número aproximado de individuos representados en la muestra fósil de *Equus conversidens* del sureste de Hidalgo.

Tabla 3. Probable número de individuos de la localidad HGO-46. NC es el número de catálogo del ejemplar; PD es la posición dental; Emin, Emed y Emax, son las edades mínima, promedio y máxima respectivamente.

NC	PD	AC (mm)	Emin (años)	Emed (años)	Emax (años)	Distribución de la edad* (%)					Total
						0-3	3-6	6-9	9-12	12-15	
1913	P2I	54.87	3.78	5.05	6.32	0	87	13	0	0	100
1911	M2I	51.86	7.88	8.95	10.02	0	0	52	48	0	100
1912	M2I	53.13	7.66	8.72	9.79	0	0	63	37	0	100
507	p4i	63.50	4.19	6.88	9.56	0	34	56	11	0	100
Total						0	1	2	0	0	3

*A fin de ejemplificar solo se muestran algunas categorías de edad. Estos valores son los correctos. Las edades y la distribución de todos los ejemplares se muestran en Tabla 10 de la sección de anexos.

Frecuentemente el número de individuos de una cohorte fósil esta subrepresentado, es decir, el número de individuos más jóvenes se encuentra sesgado debido a que sus restos oponen menor resistencia al proceso de fosilización. Consecuentemente factores de corrección basados en estructuras poblacionales actuales son requeridos (Levine, 1979 p. 117; MacFadden, 1992).

Teniendo en cuenta el porcentaje de individuos de *E. conversidens* de la primera clase respecto a otras se consideró ajustar el número de individuos de esta categoría a un porcentaje aproximado al 27%. Este porcentaje se obtuvo promediando la tasa de mortalidad de los tres primeros años de vida de *Equus quagga*. Las tasas de mortalidad de *E. quagga* se calcularon a partir de su tasa de supervivencia por edad a partir de los datos de Grange *et al.* (2004) (teniendo en cuenta que *E. conversidens* y *E. quagga* presentan una masa corporal similar alrededor de 280 kg [Grub, 1981; Bravo-Cuevas *et al.*, 2016]). Este procedimiento se realizó con base en el método de Hulbert (1992). Ver Tabla 4.

Tabla 4. Estimación del número de individuos subrepresentados (factor de 5.5) y su ajuste a una hipotética cohorte de 100 individuos (factor de 2.439)

Clase de edad (años)	NIL	NIL (%)	NIL (con ajuste de 2.439)
0 - 3	2.00	6.25	$(2 \times 5.5) \times 2.439 = 26.83$
3 - 6	7.00	21.88	17.07
6 - 9	6.00	18.75	14.63
9 - 12	6.00	18.75	14.63
12 - 15	3.00	9.38	7.32
15 - 18	4.00	12.50	9.76
18 - 21	2.00	6.25	4.88
21 - 24	2.00	6.25	4.88
Σ	32.00	100.00	100.00

De esta manera se obtuvieron dos modelos de la estructura poblacional de *E. conversidens*. (1) El primero a partir del porcentaje original de individuos en cada categoría de edad, en el cual, se asume que no hay subrepresentación de individuos; y (2) el segundo modelo a partir de la ponderación de los individuos de la primera categoría de edad, en el cual, se asume que hay subrepresentación de individuos. Las frecuencias acumulativas de las clases de edad de cada modelo se compararon mediante la prueba estadística de Kolmogorov-Smirnov (Klein y Cruz-Uribe, 1984; Steele, 2005). Lo cual indicó que no hay diferencias significativas entre uno y otro modelo (K-S, $z = 1.01$, $P > 0.05$). Por lo cual, se decidió emplear el segundo modelo para analizar la dinámica poblacional de *E. conversidens*.

9.3. Construcción del perfil de mortalidad

El método empleado para construir el perfil de mortalidad de *E. conversidens* fue de histogramas de edades, el cual, muestra el porcentaje de individuos que murieron en cada categoría de edad (Steele, 2003, 2005; Vasileiadou *et al.*, 2007). El eje de la variable independiente (x) indica la edad, mientras que el eje de la variable dependiente (y) indica la frecuencia o número de individuos en porcentaje (Steele, 2005). Tres años de edad corresponden a 12% de la esperanza de vida *E. conversidens*.

Se evaluó la forma de la distribución del porcentaje de individuos en el perfil de mortalidad para identificar las típicas formas de “L” y “U” atribuidas a los modelos clásicos catastrófico y atricional. Los cuales, a su vez se asocian a modos de acumulación instantánea y gradual respectivamente. Además, se comparó el perfil de mortalidad de *E. conversidens* con el perfil de mortalidad de *Parahippus leonensis*, el cual constituye un modelo atricional (Hulbert, 1984); y con el perfil de mortalidad de *E. quagga* de Akagera, el cual constituye un modelo catastrófico (Spinage, 1972, Feranandez *et al.*, 2006) mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Los perfiles de *P. leonensis* y *E. quagga* fueron empleados debido a que poseen el mismo número de categorías de edad que los perfiles de *E. conversidens*, lo cual es un requerimiento para aplicar esta prueba (Steele, 2005).

9.4. Construcción de la tabla de vida

De acuerdo con Voorhies (1969 p. 24) existen tres formas de construir tablas de vida dependiendo del tipo de datos: (1) dinámicas u horizontales, cuando se tienen los datos de los individuos de una población desde que nacen hasta que mueren, (2) tiempo-específicas o verticales, cuando los datos proceden de un particular censo de la población y (3) compuestas, cuando los datos proceden de varios censos. En paleontología este último tipo de tablas de vida son las más apropiadas debido a que las muestras fósiles son el resultado de numerosos “muestreos aleatorios” de una población a través del tiempo (Voorhies, 1969).

Con base en lo anterior, la tabla de vida construida para *E. conversidens* fue compuesta. Adicionalmente se asumió (1) una proporción sexual entre machos y hembras de 1:1; y (2) que la migración e inmigración no afectaron la dinámica poblacional de *E. conversidens*. Voorhies (1969 p. 25) describe dos vías para analizar una tabla de vida

compuesta, teniendo en cuenta el modo de acumulación de los individuos: (1) tiempo-específicamente si los individuos se acumularon rápidamente (acumulación catastrófica, también llamada censo poblacional [Dodd y Stanton, 1990; Brenchley y Harper, 1997] o paleopoblación catastrófica [MacFadden, 1992]); y (2) Dinámicamente si los individuos se acumularon gradualmente (acumulación atricional o natural, población normal [Dodd y Stanton, 1990] o paleopoblación atricional [MacFadden, 1992]).

Para analizar la dinámica poblacional de *E. conversidens* se tomó en cuenta que los individuos de la muestra se acumularon gradualmente. Por lo tanto, el tipo de análisis de las tablas de vida de *E. conversidens* de acuerdo con Voorhies (1969) fue dinámico. La principal diferencia entre al análisis tiempo-especifico y dinámico es que el primero considera al porcentaje de individuos de cada categoría como el probable número de individuos vivos de esa categoría, mientras que en el segundo los individuos de cada categoría se consideran como el número de individuos que murieron en tal categoría (tasa de mortalidad bruta o d_x).

Los parámetros estadísticos que fueron empleados en este trabajo se muestran en la tabla 5. Particularmente m_x se calculó de la siguiente forma. En la clase I: se multiplicó 2.1 (tasa aproximada de individuos potencialmente reproductores con base en la información de Grange *et al.*, 2004) por 0.686 (tasa de fecundidad de *E. quagga* para individuos entre 3-5

ños); para el resto de las clases se multiplico l_x por 0.883 (valor que equivale a la tasa de fecundidad de *E. quagga* para individuos mayores a 5 años). Estos valores se tomaron de Grange *et al.* (2004), teniendo en cuenta que *E. conversidens* y *E. quagga* presentan masas y tamaños corporales similares.

Tabla 5. Parámetros demográficos estimados en la tabla de vida de *Equus conversidens*. Los parámetros fueron estimados con base en los procedimientos de Voorhies (1969), Lemos-Espinal *et al.* (2005) y Fernandez *et al.* (2017).

Estadístico	Nombre	Formula	Función
X	Clase de edad	No hay. En este caso son de 3 años	Indica la edad. Puede ser una categoría o anual
d_x	Tasa de mortalidad bruta	= número de individuos muertos	Indica el porcentaje de individuos que muertos por clase
l_x	Tasa de supervivencia bruta	$l_{x+1} = l_x - d_x$	Indica el porcentaje acumulativo de supervivencia por clase. Por convención el valor de la primera clase es 1.0, 100, 1000, etc.
m_x^*	Tasa de fecundidad	= número de crías	Indica el número de crías por clase
$l_x m_x$	Tasa de supervivencia de la fecundidad	$l_x m_x = l_x * m_x / 100$	Indica la tasa de supervivencia de las crías
$X l_x m_x$	Tasa de supervivencia de la fecundidad por clase	$X l_x m_x = X * (l_x m_x)$	Indica la tasa de supervivencia de las crías por clase
s_x	Tasa de supervivencia	$s_x = (l_{x+1}/l_x) * 100$	Indica la probabilidad de supervivencia por clase
q_x	Tasa de mortalidad	$q_x = (d_x/l_x) * 100$	Indica la probabilidad de mortalidad por clase
k_x/K_x	Factor de mortalidad por clase/poblacional	$k_x = (\log 10 * d_x) - (\log 10 * d_{x+1}) $ $K_x = \sum k_x$	Índice de la intensidad de mortalidad por diferentes factores
e_x	Esperanza de vida	$e_x = T_x / l_x$ $T_x = \sum L_{x+1}$ $L_x = (l_x + l_{x+1}) / 2$	Indica el tiempo de vida restante de los individuos de cada clase
Parámetro			
R_0	Tasa de reproducción neta	$R_0 = \sum (l_x m_x)$	Indica crecimiento poblacional mediante hembras = 1: declive = 1: estable < 1: crecimiento
T_c	Tiempo generacional poblacional	$T_c = (R_0 + \sum [X l_x m_x])$	Indica el tiempo que tarda una hembra en remplazarse a sí misma
r	Tasa intrínseca de crecimiento poblacional	$r = (LN[R_0]) / T_c$	Indica crecimiento exponencial de la población: > 0: declive = 0: estable < 0: crecimiento
λ	Tasa finita de crecimiento poblacional	$\lambda = EXP(r)$	Indica crecimiento asintótico de la población: > 1: declive = 1: estable < 1: crecimiento

*Se estimó utilizando la tasa de fecundidad de *Equus quagga* (Grange *et al.*, 2004).

9.5. Construcción de la curva de supervivencia

Existen dos tipos de curvas de supervivencia en función del origen de los datos de supervivencia. En poblaciones actuales se considera como una (1) curva de supervivencia verdadera a aquella que resulta del seguimiento de los individuos de una cohorte desde su nacimiento hasta su muerte. En ocasiones este tipo de curvas son también llamadas “curvas de supervivencia específica de la edad”. Sin embargo, este tipo de curvas son difíciles de construir. En cohortes fósiles las curvas de supervivencia que mejor se aproximan a las del primer tipo se denominan “curvas de supervivencia tiempo-específicas”. Las muestras atricionales permiten construir curvas de supervivencia muy similares a las curvas de supervivencia verdaderas por lo que su comparación es factible (Dodd y Stanton, 1990). Teniendo en cuenta lo anterior la curva de supervivencia para la cohorte de *E. conversidens* del sureste de Hidalgo se construyó graficando el porcentaje de esperanza de vida en el eje de X y el logaritmo de lx en el eje de Y (Voorhies 1969).

10. RESULTADOS

10.1. Edades estimadas

Con base en la aplicación de ecuaciones predictivas (Fernandez y Legendre, 2003), se obtuvo la edad del 98% de los ejemplares de la muestra (84 ejemplares), mientras que, con el grado de desgaste y secuencia de erupción dental, se determinó la edad de dos ejemplares: (1) UAHMP-0509, al cual se determinó una edad de cinco años. Este ejemplar presenta todos los incisivos permanentes eructados, enrasados y ligeramente desgastados; los incisivos intermedios presentan una superficie oclusal elíptica, mientras que en los incisivos centrales comenzaban a tomar forma ovalada; y la estrella dental aún no se observa. (2) Para el ejemplar UAHMP-4170 se determinó una edad de un año, con base en que el M1 se encuentra parcialmente eructado. Las edades estimadas de todos los ejemplares se muestran en la Tabla 10 de la sección de anexos.

10.2. Número de individuos

Un (probable) total de 32 individuos (Tabla 6) diferentes se identificaron a partir de la muestra de 86 ejemplares. Así mismo la asociación de los ejemplares dentales se puede observar en las Figuras 12 y 13 de la sección de anexos.

Tabla 6. Número de ejemplares (NISP). Número mínimo de individuos (MNI). Número probable de individuos por localidad (NIL). Porcentaje de preservación diferencial (PD) de acuerdo al método de Brain (1981).

	Índices			Dientes		Frecuencias dentales		PD % (Fobs/Fesp)*100
	NISP	MNI	NIL	Izq	Der	Observada (Izq + Der)	Esperada (izq o der) * 2	
HGO-09	1	1	1	0	1	1	2	50
HGO-23	3	1	3	1	2	3	4	75
HGO-28	27	5	8	21	46	70	92	76
HGO-29	15	2	5	20	8	34	40	85
HGO-42	6	2	4	8	9	17	18	94
HGO-46	4	2	3	4	0	4	8	50
HGO-47	30	5	8	24	36	61	72	85
	86	18	32	78	180	180	204	88

10.3. Perfil de mortalidad

El perfil de mortalidad de *Equus conversidens* se observa en la Figura 6. La estructura de edades indica que la categoría de edad de individuos más jóvenes (0-3 años / 12% de esperanza de vida) es la que predomina (26.83%). Esto, considerando la ponderación de individuos jóvenes. Sin embargo, los individuos (de 3 hasta 12 años) subadultos (sexualmente maduros [3 a 5 años]) y adultos maduros (5 a 13 años) son quienes realmente predominan en la muestra (46.33%). Mientras que los individuos seniles (> 13 años) representan el 26.84% de la muestra. Teniendo en cuenta lo anterior, los individuos que se encontraban en su plenitud sexual y de desarrollo son el principal componente del perfil de mortalidad de *E. conversidens*.

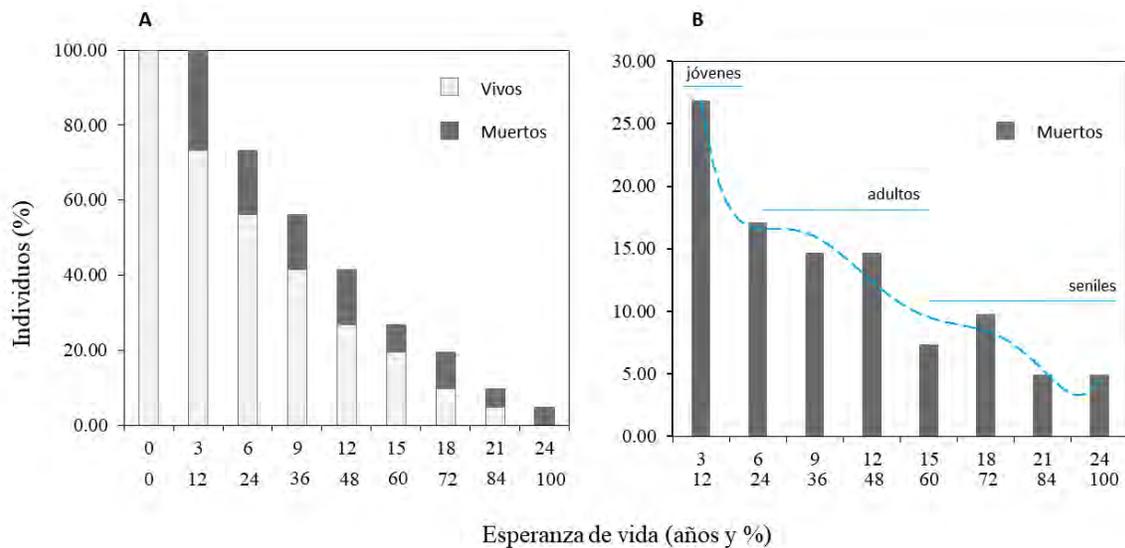


Figura 6. (A) Esquematización del hipotético perfil de edades natural o catastrófico de *Equus conversidens* (población). Los individuos que debieron vivir se representan en gris claro y los que murieron en gris oscuro. (B) Perfil de mortalidad atricional-catastrófico de *E. conversidens* (cohorte fósil) con la línea de tendencia de los datos. Los estados de desarrollo son tomados de Grange *et al.* (2004).

El porcentaje de individuos en cada categoría de edad es decreciente (no en todas). Esta característica es típica en perfiles de mortalidad de tipo catastrófico, mientras que en poblaciones actuales esta distribución es típica de una estructura de edades natural o estable. Sin embargo, es posible observar al menos dos principales subconjuntos o modos. El primero abarca las clases de edad de individuos jóvenes y adultos, mientras que el segundo abarca las clases de edad de individuos seniles. Esto a su vez es congruente con las características de un perfil de mortalidad de tipo atricional (Klein y Cruz-Urbe, 1984, Levine, 1983; Layman, 1987; Steele, 2003, 2005; Jiménez-Hidalgo y Carranza-Castañeda, 2011; Bai *et al.*, 2011; Discamps y Costamagno, 2015).

Por otra parte, los resultados obtenidos mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov indican que no existen diferencias significativas entre el perfil de mortalidad de *E. conversidens* y los perfiles de *P. leonensis* y de *E. quagga* (K-S, $z = 1.27$, $P > 0.05$ y K-S, $z = 0.46$, $P > 0.05$ respectivamente).

Mediante la distribución de individuos y la prueba de K-S no es posible categorizar la cohorte de *E. conversidens* en atricional o catastrófica. Estos resultados sugieren que la cohorte fósil de *E. conversidens* presenta características intermedias (“*mixed attritional-catastrophic profile*” [Klien, 1982 p. 81]).

En la Figura 7 se muestra la comparación de la estructura de edades del perfil de mortalidad de *E. conversidens* y la estructura de edades de tres modelos demográficos de proboscídeos propuestos por Mothé *et al.* (2010). Estos resultados indican que la estructura de edades de *E. conversidens* corresponde a un modelo estable.

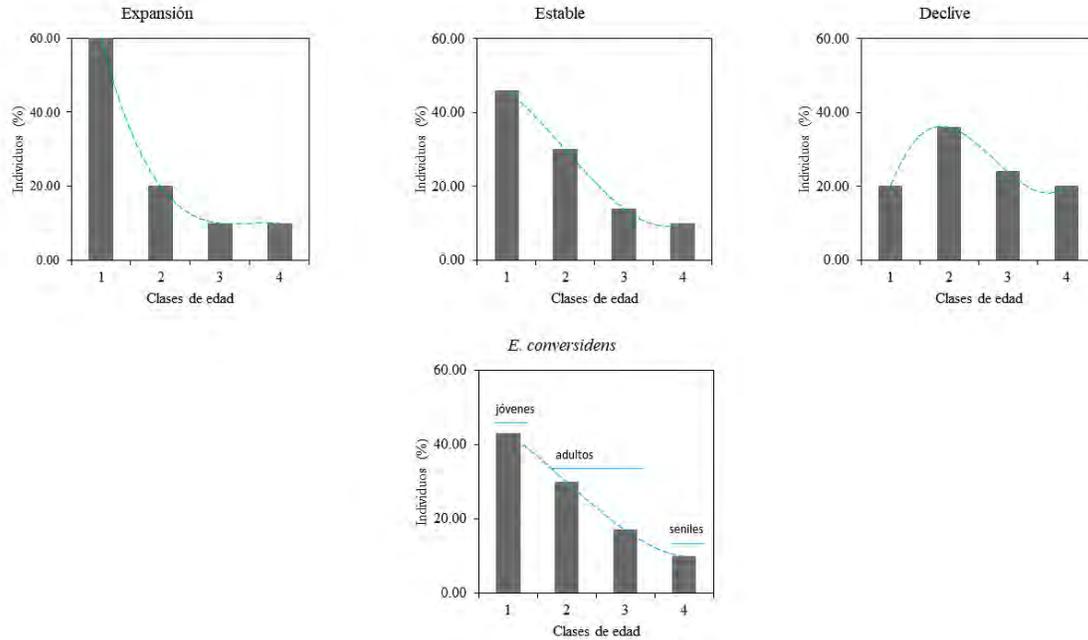


Figura 7. Comparación entre la estructura de edades del perfil de mortalidad de *Equus conversidens* y los modelos demográficos propuestos por Mothé *et al.*, 2010.

10.4. Tabla de vida

La tabla de vida de *E. conversidens* (Tabla 7) indica que la supervivencia (s_x) en todas las clases de edad, excepto en la última, fue igual o superior al 50%. De acuerdo con Ransom *et al.* (2016) esta estructura poblacional es común en varias poblaciones équidos actuales.

Tabla 7. Tabla de vida de *Equus conversidens* del sureste de Hidalgo.

x	dx	lx	qx	sx	Lx	Tx	ex	kx	mx	$lxmx$	$Xlxmx$
0-3	26.83	100.00	0.27	0.73	86.59	281.74	2.82	0.20	0.10	0.10	0.00
3-6	17.07	73.17	0.23	0.77	64.64	195.16	2.67	0.07	0.55	0.40	1.21
6-9	14.63	56.10	0.26	0.74	48.79	130.52	2.33	0.00	0.50	0.28	1.68
9-12	14.63	41.47	0.35	0.65	34.16	81.74	1.97	0.30	0.37	0.15	1.38
12-15	7.32	26.84	0.27	0.73	23.18	47.58	1.77	0.12	0.24	0.06	0.77
15-18	9.76	19.52	0.50	0.50	14.64	24.40	1.25	0.30	0.17	0.03	0.50
18-21	4.88	9.76	0.50	0.50	7.32	9.76	1.00	0.00	0.09	0.01	0.16
21-24	4.88	4.88	1.00	0.00	2.44	2.44	0.50		0.0	0.00	0.00
								$Kx = 0.99$	$R_0 = 1.04$		

$$T_c = 5.45$$

$$r = 0.007$$

$$\lambda = 1.007$$

Entre los parámetros principales de la población, el factor de mortalidad (kx) indica que las clases de edad más afectadas en la población son las de 9 a 12 años y 15 a 18 años. El factor de mortalidad de la población (Kx) es bajo en comparación con el de otras poblaciones (Tabla 8). Esto sugiere la estructura de edades de la población no fue distorsionada en gran medida por factores ecológicos y tafonómicos. El valor de R_0 es cercano a la unidad, lo cual, sugiere que el remplazo entre hembras fue casi uno a uno, así como una estructura poblacional estable. El valor de T_c indica un tiempo de generación relativamente rápido (22.71% de la esperanza de vida). Este parámetro indica la edad promedio en que las hembras de la población dan a luz. Lo cual, a su vez representa un “pulso demográfico” en la población (*sensu* Leslie, 1966). El valor de r indica que el crecimiento anual de la población fue de 0.7%. El valor de λ es cercano a la unidad, lo cual, testifica una dinámica poblacional estable y casi estacionaria.

La comparación de los principales parámetros demográficos de *E. conversidens* con los de otras poblaciones de équidos extintos y actuales se muestran en la Tabla 8.

Tabla 8. Principales parámetros demográficos para caracterizar y comparar la dinámica poblacional de diferentes poblaciones de équidos. Adicionalmente se sugiere el estatus de cada población. El tiempo generacional se encuentra estandarizado para todas las especies.

	K	R_0	T_c	r	λ	
<i>M. obliquidens</i>	1.68	1.39	62.30	0.10	1.11	Estable (LA)
<i>A. blackbergi</i>	2.73	0.77	59.63	0.08	1.08	Estable (LA)
<i>P. leonensis</i>	2.11	1.01	46.50	0.00	1.00	Estacionaria
<i>M. primus</i>	1.92	1.01	30.21	0.00	1.00	Estacionaria
<i>P. cf. P. perditus</i>	0.86	1.71	28.84	0.21	1.23	Aumento
<i>P. retrusum</i>	2.79	1.11	33.78	0.03	1.03	Estable (LA)
<i>N. cf. N. leptode</i>	3.20	1.01	43.12	0.00	1.00	Estacionaria
<i>E. simplicidens</i>	4.92	0.25	11.85	-0.51	0.50	Declive
<i>E. capensis</i>	2.59	1.10	25.77	0.01	1.01	Estable
<i>E. lambei</i>	1.20	1.25	30.04	0.04	1.04	Estable (LA)
<i>E. cf. E. taubachensis</i>	1.56	0.96	20.49	-0.01	0.99	Estable (LD)

Tabla 8. Principales parámetros demográficos para caracterizar y comparar la dinámica poblacional de diferentes poblaciones de équidos (continuación).

	K	R_0	T_c	r	λ	Estable (LD)
<i>E. mosbachensis</i>	2.95	1.15	21.94	0.03	1.03	Estable (LA)
<i>E. germanicus</i>	2.69	1.40	25.02	0.06	1.06	Estable (LA)
<i>E. acheneimensis</i>	1.14	0.87	20.65	-0.03	0.97	Estable (LD)
<i>E. altidens</i>	3.16	0.90	19.50	-0.02	0.98	Estable (LD)
<i>E. hydruntinus</i>	1.35	0.64	16.23	-0.12	0.88	Declive
<i>E. conversidens</i>	0.99	1.04	22.69	0.01	1.01	Estable
<i>E. africanus</i>	2.55	0.46	15.96	-0.17	0.84	Declive
<i>E. asinus</i>	1.57	0.43	18.74	-0.19	0.82	Declive
<i>E. caballus</i>	1.2	2.12	31.90	0.09	1.10	Estable (LA)
<i>E. ferus</i>	5.40	0.55	21.73	-0.11	0.90	Declive
<i>E. hemionus</i>	1.48	1.87	20.58	0.08	1.09	Estable (LA)
<i>E. kiang</i>	1.70	0.88	16.34	-0.03	0.97	Estable (LD)
<i>E. quagga</i> (Akagera 1)	2.13	1.14	25.63	0.02	1.02	Estable (LA)
<i>E. quagga</i> (Akagera 2)	1.72	0.61	19.51	-0.11	0.90	Declive
<i>E. quagga</i> (Kruger)	1.57	1.06	19.95	0.02	1.02	Estable (LA)
<i>E. quagga</i> (Serengueti)	0.08	1.78	25.30	0.12	1.13	Estable (LA)
<i>E. zebra</i>	2.24	1.00	24.56	0.00	1.00	Estable

LA, ligero aumento; LD, ligero declive. Estacionaria: no presenta cambio a través del tiempo.

10.5. Curvas de supervivencia

La curva de supervivencia de *E. conversidens* se muestra en la Figura 8. Su comparación con las curvas de otras poblaciones de équidos se muestra en las Figuras 9, 10 y 11. Estas curvas presentan la forma de media campana, la cual, corresponde a curvas de supervivencia tipo I. Estas a su vez son típicas en mamíferos. Este tipo de curvas difieren de aquellas que son lineales (tipo II, características de aves) y de aquellas con forma de media campana invertida (tipo III, características de insectos y peces) (Deevey, 1947; Fernandez *et al.*, 2006). Las curvas de supervivencia tipo I se caracterizan por presentar tres momentos: el primero corresponde a la fase de mortalidad neonatal no severa, seguida

de una fase de estabilidad y finalmente una fase de mortalidad severa (ver Erickson *et al.*, 2006).

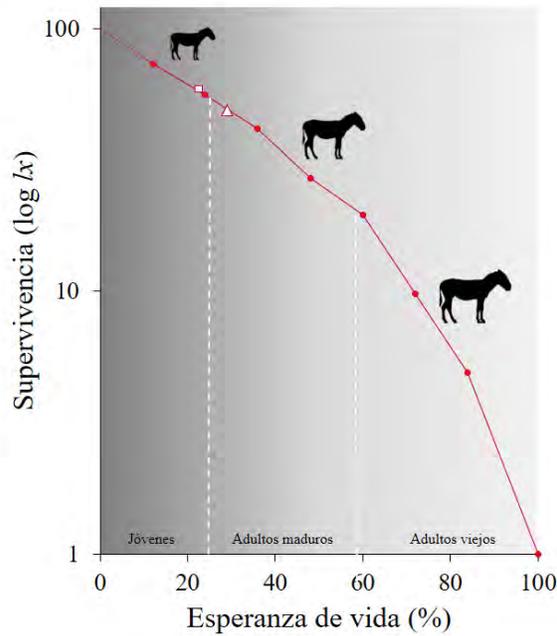


Figura 8. Curva de supervivencia de *Equus conversidens* del sureste de Hidalgo. El cuadrado representa la edad de madurez sexual, mientras que el triángulo el tiempo generacional.

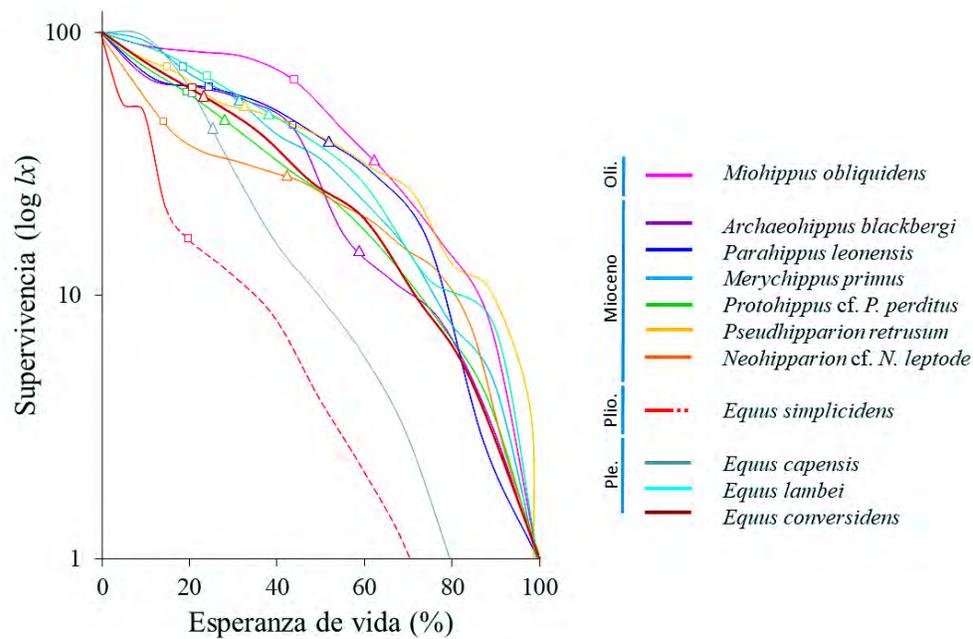


Figura 9. Comparación de la curva supervivencia de *Equus conversidens* y de otras poblaciones de équidos extintos de sitios no antrópicos.

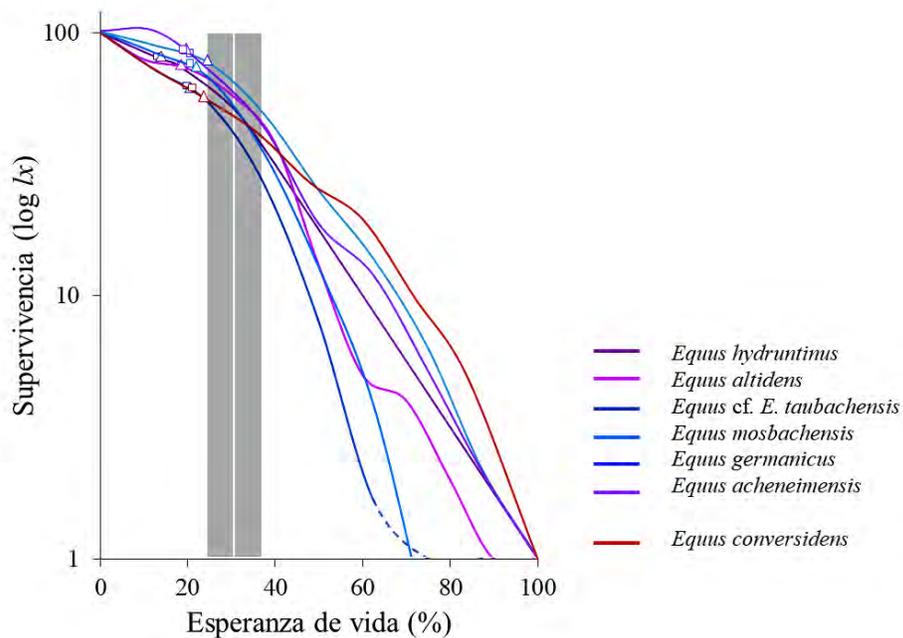


Figura 10. Comparación de la curva supervivencia de *Equus conversidens* y de otras poblaciones de équidos extintos de sitios antrópicos. La barra gris representa el intervalo de edad en el que ocurre la mortalidad más alta.

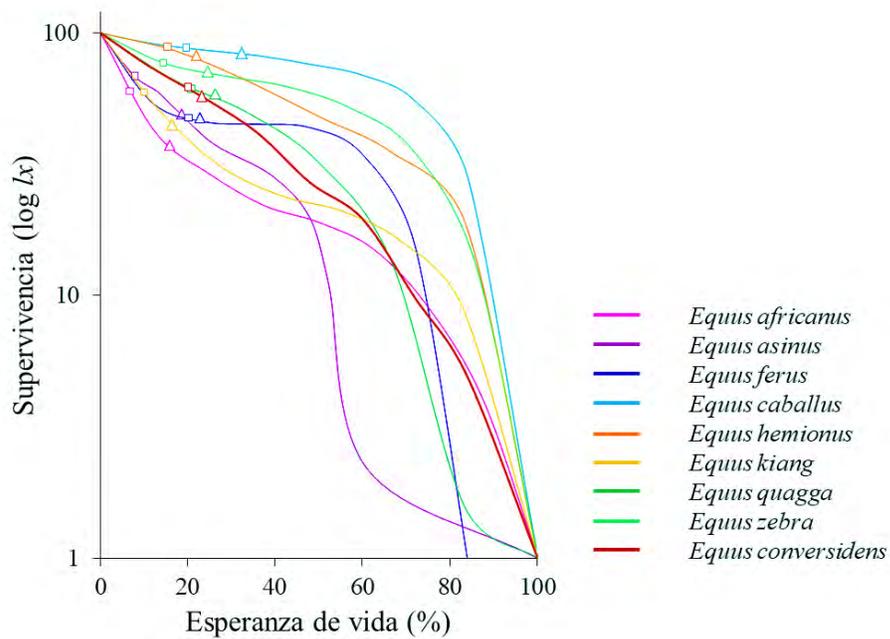


Figura 11. Comparación de la curva supervivencia de *Equus conversidens* y de poblaciones actuales de équidos.

La curva de supervivencia de *E. conversidens* presenta una caída regular. En comparación con las poblaciones de équidos extintos de sitios no antrópicos la curva de supervivencia de *E. conversidens* es similar a las de *Protohippus* cf. *P. perditus* y de *Equus lambei*. En comparación con las poblaciones de équidos extintos de sitios antrópicos la curva de supervivencia de *E. conversidens* difiere debido a una mortalidad de individuos jóvenes más alta y una mortalidad menos pronunciada en individuos viejos. Por otra parte, en comparación con las poblaciones de équidos actuales, la curva de supervivencia de *E. conversidens* presenta una supervivencia más baja, siendo las curvas de *Equus quagga* la mejor aproximación para explicar la dinámica poblacional de *E. conversidens*.

11. DISCUSIÓN

*11.1. Desarrollo de la asociación fósil de *Equus conversidens* mediante la interpretación de perfiles de mortalidad y sus implicaciones en la dinámica poblacional*

Teniendo en cuenta la distribución de edades y los valores de la prueba de Kolmogorov-Smirnov, la asignación del perfil de mortalidad de *Equus conversidens* a uno de los dos modelos principales, atricional o catastrófico es imprecisa. En este caso, las características ambientales y tafonómicas de la muestra ofrecen una respuesta más puntual.

Los perfiles de mortalidad catastróficos se originan cuando una parte de los individuos de una población muere debido a un desastre natural estocástico (MacFadden, 1992). Adicionalmente, en este tipo de muestras es común encontrar un alto grado de preservación y/o articulación de los restos debido a la rápida deposición (Fernandez *et al.*, 2006). Ejemplos de mortalidad catastrófica son la muestra de *Merychippus primus* de Thompson Quarry (Van Valen, 1964), *Protohippus* cf. *P. perditus* de Burge Quarry (Voorhies, 1969), *Equus simplicidens* de Hagerman Horse Quarry (McDonald, 1996), y *Equus quagga* del Parque Nacional de Akagera (Spinage, 1972b) (ver perfiles de mortalidad en las Figuras 14 y 15 de la sección de anexos). Las características estratigráficas y tafonómicas de la muestra de *E. conversidens* no indican escenarios catastróficos. Por lo anterior, la posibilidad de que la muestra de *E. conversidens* testifique un singular evento de mortalidad catastrófico queda descalificada. Sin embargo, la posibilidad de muerte por inundaciones no se descarta.

Por otra parte, los perfiles de mortalidad atricionales están asociados a diversos factores que causan una acumulación gradual, tales como, muerte neonatal, senescencia, competencia y enfermedades (Levine, 1983; Tatin *et al.*, 2009; Robu, 2016). A pesar de

existir poca evidencia en el registro fósil, estos suelen ser los factores de mortalidad más comunes en las poblaciones (e.g. *Archaeohippus blackbergi* de Thomas Farm [O'Sullivan, 2005]). En otros casos, la presencia de carnívoros (e.g. *Hiparion* cf. *H. baardi* de Langebaaweg, Sudafrica [Klein, 1982]) y/o humanos puede tener un efecto similar (Fernandez *et al.*, 2006). De acuerdo con MacFadden (1992), las muestras atricionales están asociadas a ambientes fluviales, en los que, debido a las lluvias estacionales se generan corrientes de agua que transportaron los restos de los individuos y los acumulaban gradualmente. Ejemplos de este tipo de mortalidad los son la muestra de *Pseudhipparion retrusum* de Burge Quarry (Van Valen, 1964), *Neohipparion*. cf. *N. leptode* de Love Bone Bed (Hulbert, 1982) y *Parahippus leonensis* de Thomas Farm (Hulbert, 1984) (ver Figuras 14 y 15 de anexos). Con base en lo anterior, se sugiere que el ambiente de depósito fue relevante en el desarrollo de la muestra de *E. conversidens*.

Las características estratigráficas de los sitios de los que procede la muestra de *E. conversidens* evidencian numerosas corrientes de agua y planicies de inundación. Esto es apoyado por el estudio isotópico realizado por Bravo-Cuevas *et al.*, (2017), así como por el estudio palinológico de Pineda-Maldonado *et al.*, (2017) quienes sugieren la presencia de bosques de galerías asociados a ríos.

Adicionalmente, la muestra de *E. conversidens* (incluyendo elementos craneales y postcraneales) está compuesta por un 10.45% de ejemplares que pertenecen al Grupo I de Voorhies (costillas y vertebras), 9.7% al Grupo II (fémures, tibias, humeros, metapodiales, radios y pelvis) y 75.37% al Grupo III (dientes cráneos y mandíbulas), mientras que el 4.48% restante corresponde a grupos intermedios. La predominancia de ejemplares del Grupo III implica que, estos, experimentaron transporte mínimo desde su sitio original de

deposición (Voorhies, 1969; Bai *et al.*, 2011), probablemente alrededor de 0.1 km, lo cual, equivale al transporte observado en cráneos, mandíbulas y dientes de carcasas recientes de caballos en ríos (Aslan y Behrensmeyer, 1996), así como, a la distancia de dispersión generada carroñeros y carnívoros gráciles (Lubinski y O'Brien, 2001). A su vez, estas características indican que los individuos murieron y/o fueron cazados cerca de cuerpos de agua.

La depredación también fue un factor de mortalidad importante en el desarrollo de la muestra de *E. conversidens*. Esto es sugerido con base en la presencia del león americano (*Panthera atrox*) y el lobo gigante (*Canis dirus*) en el sureste de Hidalgo durante el Pleistoceno tardío (Bravo-Cuevas *et al.*, 2016); así como, la probable recurrencia de depredadores que históricamente han habitado en la zona, tales como el jaguar (*P. onca*), el puma (*Puma concolor*) y el lobo gris (*C. lupus*) (Aranda-Sánchez, 2012). Con base en lo anterior, es posible asignar la muestra de *E. conversidens* a un modelo atricional.

La población de *E. conversidens* presento una estructura con una mortalidad regular con base en los modelos que sugieren Dodd y Satantod (1990), mientras que con base en los modelos propuestos por Mothé *et al.*, (2010) la muestra de *E. conversidens* se asemeja al modelo de estabilidad, esto implica una dinámica en la que la estructura de edades de la población no fluctuó considerablemente. A pesar de que los modelos de Mothé y colaboradores están contruidos a partir de muestras catastróficas esto no representa un problema en este estudio, debido a que, las distribuciones de edades entre la cohorte fósil y el modelo poblacional de *E. conversidens* son las mismas. Los perfiles de *E. conversidens* también sugieren una mortalidad independiente de la edad y de la densidad de individuos.

11.2. Historia de vida de *Equus conversidens* como posible explicación de su estructura social y sus implicaciones en la dinámica poblacional

E. conversidens puede ser asignado dentro de la categoría D1 de ungulados propuesta por Janis (1982), con base en las siguientes características. Durante el Pleistoceno de Norteamérica *E. conversidens* habitó ecosistemas compuestas por zonas de vegetación boscosa y zonas de vegetación abierta como pastizales, así mismo, presentó una dieta mixta entre plantas C3 y C4, con una ligera tendencia por estas últimas (Bravo-Cuevas *et al.*, 2011, 2017; Marin-Leyva *et al.*, 2016b; Pérez-Crespo *et al.*, 2015). Es una especie con un índice de hipsodoncia alto (IH = 2.9) (Bravo-Cuevas *et al.*, 2011). Su masa corporal promedio fue de 280 kg (Alberdi *et al.*, 2014, Bravo-Cuevas *et al.*, 2016) y aparentemente no exhibió dimorfismo sexual marcado. Algunas otras especies actuales dentro de esta categoría lo son *E. ferus*, *E. quagga* y *E. zebra*.

MacFadden (1982), sugiere que la categoría D1 de Janis equivale a la organización social Tipo I en équidos. Los équidos que presentan este tipo de organización viven en zonas donde abundan los recursos. Contrario a las especies que presentan estructura social Tipo II (categoría D2), las cuales, viven en zonas semiáridas y áridas. En consecuencia, el modelo de estructura social que más se asemeja al que presentó *E. conversidens* es el de Tipo I.

La abundancia de recursos alimenticios y fuentes de agua disponibles (“*bottom-up process*”) en el sureste de Hidalgo durante el Pleistoceno tardío (Bravo-Cuevas *et al.*, 2017) implicó que los individuos de *E. conversidens* formaran grupos familiares altamente cohesivos; se redujera la competencia entre hembras reproductivas de diferentes clases de edad; y se prolongaran los periodos de búsqueda de más y mejor calidad de forraje. Esto a

su vez implica que las hembras tuvieran tasas de éxito reproductivo altas (Rubenstein, 2010).

La abundancia de recursos en el área también implica que *E. conversidens* haya presentado una temporada de crianza poco marcada y que el nacimiento de potros haya ocurrido a lo largo de todo el año. Únicamente presentándose picos en las tasas de natalidad durante las estaciones de lluvia más prolongadas (Nuñez *et al.*, 2011).

La tendencia de grupos cohesivos al interior de la población de *E. conversidens* incluso pudo ser influenciada por la presión selectiva de depredadores (“*top-down process*”) (Burke, 2006). En ambientes templados como el que se presentó en el sureste de Hidalgo, numerosos grupos familiares (harem) pudieron asociarse para reducir el impacto de la depredación sobre la población. Únicamente, si la estación de sequía se prolongaba, los machos y hembras de la población pudieron establecerse cerca de fuentes de agua. Lo cual, haría que los patrones de desplazamiento de los grupos familiares fueran más predecibles para los depredadores.

Respecto a la distribución espacial y patrones de desplazamiento de *E. conversidens*, la población estuvo regularmente limitada por cadenas montañosas del Eje Neovolcánico, excepto hacia el sur. La superficie del área considerada en este trabajo es de 1 200 Km² y la presencia de numerosas localidades con los restos de *E. conversidens* evidencian sus numerosas rutas de desplazamiento al interior ecosistema.

Se sugiere que *E. conversidens* no llegó a presentar poblaciones con grupos muy numerosos como la actual cebrá de las planicies (*E. quagga*). Si esto es correcto, con base

en los rangos de hábitat de *E. quagga* (Klingel, 1969), probablemente los rangos de hábitat de *E. conversidens* fueron de 80 km² en promedio.

En una escala corta de tiempo, el desplazamiento de *E. conversidens* pudo ser de varios kilómetros diariamente, tal como lo suelen hacer sus congéneres actuales que se desplazan en rangos desde su sitio de reposo hasta el sitio donde se alimentan; mientras que una ruta de migración pudo haber sido de más de 100 km (Klingel, 1969). Durante su desplazamiento en el día los individuos del harem pudieron ser más cohesivos socialmente. Por otro lado, los grupos de jóvenes solteros probablemente tendían a dispersarse más durante el día, haciéndolos más accesibles para los depredadores.

11.3. Factores ambientales que regularon la estructura de edades y dinámica poblacional de Equus conversidens

En ambientes naturales existen dos principales procesos que regulan la dinámica poblacional de la megafauna (≥ 45.3 kg [Malhi *et al.*, 2015]). Estos procesos están directamente relacionados con la abundancia y calidad del alimento (“*bottom-up process*”) y con la presencia de depredadores (“*top-down process*”) (Kreebs, 2009; Grange y Duncan, 2006, Grange *et al.*, 2015). Con respecto a équidos Moehlman (2002), también cita el control social, enfermedades y los fenómenos catastróficos como posibles factores que influyen en su dinámica poblacional.

Caballero *et al.* (2010, 2017) sugieren un clima estacional en el centro de México, durante el Pleistoceno tardío. Por su parte, Bravo-Cuevas *et al.* (2011, 2017), y Pineda-Maldonado *et al.*, (2017), sugieren que durante el Pleistoceno tardío en el sureste de Hidalgo existieron hábitats con una gran diversidad vegetal, así como, numerosas fuentes de agua disponibles para los animales. Aunado a esto, la flexibilidad dietaria que presento

E. conversidens, sugieren que la disponibilidad de recursos no fue un factor limitante para esta población. El análisis isotópico de Bravo-Cuevas *et al.* (2017) incluso podría estar indicando que las poblaciones de *Equus francisci* y *Bison antiquus* fueron más sensibles a la disponibilidad de recursos en comparación con *E. conversidens*.

La estructura social que se sugirió anteriormente (Tipo I) probablemente también tuvo efectos que favorecieron una estructura y una dinámica poblacional estable. La cohesión entre individuos que presento *E. conversidens* fue una estrategia para reducir el impacto de la depredación sobre la población, mantener tasas reproductivas óptimas, cubrir grandes superficies en busca de alimento, así como, una influencia directa en el tiempo generacional.

Por otra parte, también es probable que la estructura social que presento *E. conversidens* haya favorecido la propagación de enfermedades entre individuos. Respecto a esto, algunas poblaciones de *E. quagga* han mostrado ausencia de epizootias cuando los recursos son abundantes (Grange *et al.*, 2004). Con base en lo anterior, se sugiere que debido a la abundancia de recursos en el ecosistema las enfermedades no hayan tenido un impacto severo en la población de *E. conversidens*.

Dada la estrategia nutricional altamente efectiva que presentan los équidos y la dependencia al agua relativamente baja que Bravo-Cuevas *et al.* (2017) indica para *E. conversidens*, se sugiere que la población de esta especie del sureste de Hidalgo fue limitada por otros procesos principalmente relacionados con la depredación. Esto, teniendo en cuenta la presencia de *P. atrox* y *C. dirus* en la misma secuencia estratigráfica de la que procede *E. conversidens*, así como, la posible presencia de otras especies de carnívoros que históricamente han habitado en el área. Respecto a esto Malhi *et al.* (2016) indica que los

megacarnívoros (≥ 100 kg) son los principales reguladores de las poblaciones de mesoherbívoros (45-999 kg).

El análisis trófico de Bravo-Cuevas *et al.*, (2016) indica que *E. conversidens* fue una de las presas potenciales de *P. atrox*. Por su parte, el análisis isotópico de Pérez-Crespo *et al.* (2015) indica que los équidos fueron una de las principales presas de este félido. Smuts (1975); Schaller, (1976); Grange *et al.* (2004, 2015) indican que el león africano (*P. leo*) es el principal regulador de las poblaciones de *E. quagga*. Coltrain *et al.* (2004) sugieren que en Rancholabrea los équidos no fueron una de las principales presas de *C. dirus*. Sin embargo, en la actualidad su congénere moderno *C. lupus* es el principal depredador de *E. ferus*, *E. hemionus*, *E. kiang*, así como de caballos y asnos ferales (Moehlman, 2002; Ransom *et al.*, 2016). Teniendo en cuenta lo anterior, se sugieren que *P. atrox* y *C. dirus* fueron los principales reguladores de la población de *E. conversidens*, manteniéndola en equilibrio. *C. lupus*, *P. onca*, y *P. concolor* posiblemente impactaban moderadamente o en menor medida en la población.

La estructura de edades de este équido no muestra mortalidad dependiente de la edad. Por lo cual la influencia de estos depredadores, así como de los otros factores discutidos anteriormente indican un patrón de mortalidad no selectivo en la población de *E. conversidens*.

11.4. Comparación de la dinámica poblacional de *E. conversidens* con poblaciones de équidos extintos y actuales

La estructura, así como la dinámica de diferentes poblaciones de équidos (extintos y actuales) fueron comparadas. Los datos indican que a través del tiempo cada población presento una estructura y dinámica particular, aunque a pesar de esto son muy semejantes

entre sí. Todas las poblaciones analizadas en este estudio presentan curvas de supervivencia Tipo I. Esto, indica que a través de la historia evolutiva de la familia Equidae la estrategia de supervivencia tipo K ha sido una característica de sus integrantes.

En las poblaciones de *M. obliquidens*, *A. blackbergi* y *P. leonensis* (Oligoceno tardío y Mioceno temprano) la madurez sexual y el tiempo generacional ocurren entre el 40 y 60% de esperanza de vida. Lo cual indica historias de vida lenta, debido a que las hembras de estas poblaciones daban a luz aproximadamente durante la mitad de su vida. Esta característica en estas poblaciones está relacionada con su masa corporal y esperanza de vida. Las cuales influyen directamente sobre las tasas de fecundidad (Hulbert, 1982, 1984). De acuerdo con la interpretación de O'Sullivan (2005), es posible que estos équidos presentaran una organización social Tipo II. Esto a su vez es congruente con el hecho de que su supervivencia disminuye luego de alcanzar la madurez sexual.

En las poblaciones de *M. primus*, *P. cf. P. perditus*, *P. retrusum* y *N. cf. N. leptode* (Mioceno tardío) la madurez sexual es alcanzada a temprana edad (entre el 15 y 20% de esperanza de vida), mientras que el tiempo generacional es alcanzado entre el 30 y 40% de esperanza de vida. Esto indica que las poblaciones de équidos del Mioceno tardío presentaron historias de vida más rápidas en comparación con las poblaciones del Oligoceno y Mioceno temprano. Un factor importante en la dinámica de estas poblaciones fue la estacionalidad Van Valen (1964), Voorhies (1969) y Hulbert (1982). En poblaciones actuales de *E. caballus* de Australia se ha observado el efecto de la estacionalidad. En el que, las poblaciones crecen durante la estación de lluvias, y posteriormente disminuyen en la estación de sequías (efecto “Boom/bust” [Moehleman, 2002]). Con base en esta analogía,

se considera que las poblaciones de équidos del Mioceno tardío presentaban un comportamiento demográfico similar.

La población de *E. simplicidens* presenta una mortalidad del 54% durante los primeros años cuatro años de vida. Lo cual, implica que la población se encontraba en declive. McDonald (1996) sugiere un escenario donde la dinámica poblacional de *E. simplicidens* fue influenciada principalmente por la estacionalidad del sitio.

En las poblaciones de équidos pleistocénicos (Figuras 9 y 10) la madurez sexual ocurre rápidamente (21% de esperanza de vida), mientras que, el tiempo generacional ocurre en promedio durante el 30% de esperanza de vida. Esto indica historias de vida rápidas. El acortamiento de las edades de la madurez sexual y el tiempo generacional en las poblaciones de équidos desde el Oligoceno tardío hasta el Pleistoceno y la actualidad están relacionadas con el incremento del tamaño y la masa corporal (Gaillard *et al.*, 2005). Cabe resaltar la similitud entre las estructura y dinámica poblacional de *E. lambei* y *E. conversidens*. Esto indica que los procesos que regularon estas poblaciones fueron muy parecidos. Burke y Cinq-Mars (1998) sugieren que la población de *E. lambei* fue numerosa en su ecosistema (similar a una estepa). Los principales factores que regularon esta población fueron la abundancia y disponibilidad de recursos en este sitio durante el último periodo glacial (Wisconsiniano), así como, la depredación, considerando los registros de lobo (probablemente *C. dirus* y/o *C. lupus*), oso y león (*P. atrox*). El sistema de cuevas de Bluefish actuó como trampas naturales para *E. lambei*. Se ha registrado la presencia de humanos en estas cuevas. Sin embargo, estos solían recurrir a estos sitios en busca de animales muertos. Por lo que su papel era de carroñeros y no de depredadores activos.

En las poblaciones de équidos del pleistoceno de Francia, España y Crimea (Figura 11) la actividad antrópica fue el principal regulador de la dinámica. En el caso de *Equus* cf. *Equus taubachensis*, *Equus mosbachensis*, y *Equus hydruntinus*, esta tendencia es atribuida a las estrategias de cacería de humanos. En el caso de *Equus germanicus* y *Equus altidens* el efecto de la actividad de carroñeros tuvo efectos similares en su dinámica (Palmqvist *et al.*, 1996; Fernandez y Legendre, 2003; Patou-Mathis, 2006; Fernandez *et al.*, 2006). Por su parte, la muestra de *Equus acheneimensis*, no indica actividad de humanos y/o carroñeros (Fernandez y Boulbes, 2010). Con base en el patrón de las curvas de supervivencia de estas poblaciones de équidos se sugiere que la actividad antrópica no fue un factor determinante en la dinámica poblacional de *E. conversidens*. Lo cual, es congruente con el hecho de que en el área de estudio no se han encontrado herramientas, restos de humanos, ni indicios de actividades como la agricultura.

Muchas de las poblaciones actuales de équidos que se muestran en la Figura 11 presentan tasas de supervivencia altas a lo largo de toda su vida. La supervivencia alta que presentan, *Equus caballus*, *Equus hemionus* y *Equus zebra* es congruente con su estilo de vida, en el que la depredación es mínima (Joubert, 1974; Garrot y Taylor, 1990 Saltz y Rubenstein, 1995). Por otra parte, las tasas de supervivencia bajas de *Equus ferus*, *Equus asinus*, *Equus africanus* y *Equus kiang* se deben a la depredación, fragmentación del hábitat, pocos recursos disponibles y poblaciones pequeñas y discretas (Ruffner y Carothers, 1982; Ransom *et al.*, 2016; Ibler y Fischer, 2017). Adicionalmente, cabe resaltar la similitud entre las curvas de supervivencia de la población del Mioceno tardío de *N.* cf. *N. leptode* de Love Bone Bed con las curvas de las poblaciones actuales de asnos asiáticos, particularmente con *E. kiang*.

La estructura y la dinámica poblacional de *E. quagga* varía de acuerdo a las características del lugar, aunque en general son similares. Para la población de *E. quagga* de Akagera (1) (Spinage, 1972) probablemente factores como la estacionalidad, disponibilidad de recursos, depredación son los principales reguladores (Hack, 2002; Grange *et al.*, 2004; Ransom, 2016). El estudio demográfico posteriormente realizado por Monfort y Monfort (1978) en este mismo lugar (Akagera 2), sugiere que la depredación es el principal factor regulador. Otros estudios similares realizados con carcasas de *E. quagga* en el Serengeti (Schaller, 1972) y en el Parque Nacional de Kruger (Smuts, 1975) coinciden en que el león africano es el principal depredador y regulador de estas poblaciones.

Cabe resaltar que de las poblaciones de équidos actuales (Figura 11) la estructura poblacional de *E. quagga* es la que más se asemeja a la estructura de *E. conversidens* durante gran parte de sus vidas (70%). El análisis de dinámica poblacional de *E. quagga* de Grange *et al.* (2004) también indica un estatus demográfico similar ($\lambda = 1.01$) al que presenta *E. conversidens* en el presente estudio. Probablemente la presencia de depredadores similares en los ecosistemas de estas poblaciones, ejercen un control similar sobre estas, dando como resultado una dinámica semejante.

Finalmente, un aspecto que cabe añadir, es el hecho de que el declive y la extinción local y regional de las poblaciones de équidos están relacionados con condiciones de estrés hídrico ambiental. Con relación a esto Maguire y Stigall (2009) sugieren que las poblaciones de équidos a finales del Mioceno en las Grandes planicies se extinguieron debido a un cambio climático de cálido y húmedo a frío y árido. Un clima frío y árido también se ha sugerido para el centro de México a finales del Pleistoceno (14 mil años)

(Caballero *et al.*, 2010). Particularmente en el sureste de Hidalgo una capa de 10 a 20 cm de caliche (paleosuelo) en la parte superior de la secuencia portadora de *E. conversidens* evidencia un periodo de aridificación. Estas condiciones que en primera instancia afectan la composición y distribución de la vegetación (Malhi *et al.*, 2015; Ripple *et al.*, 2015), es posible que posteriormente afectaran la condición física y las tasas reproductivas de *E. conversidens* contribuyendo con el declive de la población del sureste de Hidalgo, así como, a otras poblaciones de este équido del centro de México.

12. CONCLUSIONES

La estructura y dinámica poblacional de *Equus conversidens* fue analizada mediante curvas de supervivencia y parámetros demográficos derivados de una tabla de vida. Los resultados indican una población con una estructura de edades similar a la de los actuales équidos, así como, una dinámica poblacional estable.

La ponderación temporal y la cercanía de las localidades indican que la muestra de *E. conversidens* presenta las propiedades de una población natural. Tales como, coexistencia, interacción y flujo genético entre individuos.

Las características ambientales y tafonómicas de la cohorte de *E. conversidens* sugieren una acumulación gradual y diacrónica a través del tiempo principalmente mediante corrientes de agua. Lo que, a su vez indica claramente una cohorte atricial.

La estructura y dinámica poblacional de *E. conversidens* fue influenciada positivamente por la abundancia de recursos alimenticios y fuentes de agua (“*bottom-up process*”), así como, por su estructura social cohesiva (Tipo I); y principalmente limitada por la presencia de depredadores como *Panthera atrox* y *Canis dirus* (“*top-down process*”).

A pesar de los cambios que han experimentado los équidos a través de su historia evolutiva, estos han presentado la misma estrategia de supervivencia (estrategas K). Esto, implica que los factores de presión selectiva que han actuado sobre ellos también han sido similares a través del tiempo. Lo cual, evidencia la importancia de las poblaciones de équidos en los ecosistemas. Por otra parte, en términos demográficos las poblaciones que más se asemejan a *E. conversidens* fueron *Merychippus primus*, *Protohippus* cf. *P. perditus* y en mayor medida *Equus lambei* y la actual *Equus quagga*.

13. BIBLIOGRAFÍA

Alberdi, M.T., Arroyo-Cabrales, J., Marín-Leyva, A.H., Polaco, O., 2014, Study of Cedral horses and their place in the Mexican Quaternary: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 31 (2), 221-237.

Aranda-Sánchez, J.M., 2012, Manual para el rastreo de mamíferos silvestres de México: Cd. De México, CONABIO, 255 pp.

Aslan, A., Berensmeyer, A.K., 1996, Taphonomy and time resolution of bone assemblages in a Contemporary Fluvial System: The East Fork River, Wyoming: *PALAIOS*, 11(5), 411-421.

Attwell, C.A.M., 1982, Population ecology of the blue wildebeest *Connochaetes taurinus taurinus* in Zululand, South Africa: *Afr. J. Ecol.*, 20, 147-168.

Behrensmeier, A.K., 1988, Vertebrate preservation in fluvial channels: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63, 183-199.

Badgley, C., 1986, Counting individuals in mammalian fossil assemblages from fluvial environments: *Palaaios*, 1, 328-338.

Bai, B., Wang, Y., Meng, J., Jin, X., Li, Q., Li, P., 2011, Taphonomic analyses of an early Eocene *Litolophus* (perissodactyla, chalicotherioidea) assemblage from the erlian basin, inner Mongolia, China, *PALAIOS*, 26, 187-196.

Berger, J., 1983, Ecology and catastrophic mortality in wild horses: implications for interpreting fossil assemblages: *Science*, 220, 1403-1404.

Brain, C.K., 1981, *The Hunters or the Hunted? an Introduction to African cave taphonomy*: The University of Chicago Press, 365 pp.

Bravo-Cuevas, V. M., 2001, Pleistocene faunal assemblage from south-central region of the state of Hidalgo, Central Mexico: *Journal of Vertebrate Paleontology*. 21, 35A.

Bravo-Cuevas, V. M., Ortiz-Caballero, E., Cabral-Perdomo, M. A., 2009a. Gliptodontes (*Xenarthra*, Glyptodontidae) del Pleistoceno Tardío (Rancholabreano) de Hidalgo, Centro de México: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 61, 267-276.

Bravo-Cuevas, V.M., Cabral-Perdomo, M.A., Ortiz-Caballero, E., Priego-Vargas, J., 2009b, La megafauna del Pleistoceno, en González-Rodríguez, K.A., Cuevas-Cardona, C., Castillo-Cerón, J.M. (eds.), Los fósiles del estado de Hidalgo: Pachuca, Hidalgo, México, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, 85-96.

Bravo-Cuevas, V.M., Jiménez-Hidalgo, E., Priego-Vargas, J., 2011, Taxonomía y hábito alimentario de *Equus conversidens* (Perissodactyla, Equidae) del Pleistoceno tardío (Rancholabreano) de Hidalgo, Centro de México: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 28(1), 65-82.

Bravo-Cuevas, V. M., Jiménez-Hidalgo, E., Cuevas-Ruíz G., Cabral-Perdomo M. A., 2012, A small camelid *Hemiauchenia* from the late Pleistocene of Hidalgo, central Mexico; Acta Palaeontologica Polonica, 57, 497-508

Bravo-Cuevas, V. M., Jiménez-Hidalgo, E., Cabral-Perdomo, M. A., Priego-Vargas, J., 2013, Taxonomy and notes on the paleobiology of the late Pleistocene (Rancholabrean) antilocaprids (Mammalia, Artiodactyla, Antilocapridae) from the state of Hidalgo, central México: Revista Mexicana Ciencias Geológicas, 30, 601–613.

Bravo-Cuevas, V. M., Morales-García, N. M., Cabral-Perdomo, M.A., 2015, Description of mastodons (*Mammot americanum*) from the late Pleistocene of southeastern Hidalgo, central Mexico: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 67, 337–347.

Bravo-Cuevas, V. M., Priego-Vargas, J., Cabral-Perdomo, M. A., Pineda-Maldonado, M. A., 2016, First occurrence of *Panthera atrox* (Felidae, Pantherinae) in the Mexican state of Hidalgo and a review of the record of felids from the Pleistocene of Mexico: Fossil Record, 19, 131-141.

Bravo-Cuevas, V.M., Rivals, F., Priego-Vargas, J., 2017, Paleoecology ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ stable isotopes analysis) of a mammalian assemblage from the late Pleistocene of Hidalgo, central Mexico and implications on the better understanding of environmental

conditions in temperate North America (18° - 36° N Lat.): *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 485, 632-643.

Brenchley, P.J., Harper, D.A.T., 1998, *Palaeoecology. Ecosystems, environments and evolution*: London, Weinheim, New York, Tokyo, Melbourne, Madras, Chapman & Hall, 402 pp.

Burke, A., Cinq-Mars, J., 1998, Paleothological reconstruction and taphonomy of *Equus lambei* from the Bluefish Caves, Yukon Territory, Canada: 51(2), 105-115.

Burke, A., 2006, Palaeoethology as an archaeological tool: a model for the social and spatial behavior of *Equus hydruntinus*, in Mashkour, M. (ed.), *Equids in time and space: paper in honor of Véra Eisenmann*: Reino Unido, Oxbow Books, 62-69.

Caballero, M., Lozano-García, S., Vázquez-Selem, L., Ortega, B., 2010, Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 62(3), 359-377.

Caballero-Rodríguez, D., Lozano-García, S., Correa-Metrio, A., 2017, Vegetation assemblages of central Mexico through the late Quaternary: modern analogs and compositional turnover: *Journal of Vegetation Science*, 28, 504-514

Cabral-Perdomo, M.A., 2001, *Vertebrados pleistocénicos de la región Pachuca-Tulancingo, estado de Hidalgo*: Ciudad de México, México, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis de Maestría, 85 pp.

Cacho-Alfaro, N.G., 2011, Hábito alimentario de *Equus aff. conversidens* del área de Valsequillo, Pleistoceno tardío de Puebla, México: Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Tesis de licenciatura, 63 pp.

Cardona, J.A.Á., Álvarez, J.P., 2010, estimación de la edad de los caballos basado en el examen dentario. Estimation of horse age based on dental exam: *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, 13(1), 29-39.

Castillo-Cerón, J.M., Cabral-Perdomo, M.A., Carranza-Castañeda, O., 1996. Vertebrados fósiles del Estado de Hidalgo: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.

Coltrain, J.B., Harris, J.M., Cerling, T.E., Ehleringer, J.R., Dearing, M-D., Ward, J., Allen, J., 2004, Rancho La Brea stable isotope biogeochemistry and its implications for the palaeoecology of late Pleistocene, coastal southern California, *PALAEO*, 205, 199-219.

Dawson, M.J., Hone, J., 2012, Demography and dynamics of three wild horse populations in the Australian Alps: *Austral Ecology*, 37, 97-109.

Deevey, E.S., 1947, Life tables for natural populations of animals: *The Quarterly Review of Biology*, 22(4), 283-314.

Discamps, E., Costamagno, S., 2015, Improving mortality profile analysis in zooarchaeology: a revised zoning for ternary diagrams, *Journal of Archaeological Science*, 58, 62-76.

Domínguez-Rodrigo, M., 2012, Critical review of the MNI (minimum number of individuals) as a zooarchaeological unit of quantification: *Archaeol. Anthropol. Sci.*, 4, 47–59.

Dodd, J.R., Stanton, R.J., 1990, *Paleoecology: concepts and applications*: John Wiley y Sons, 277 pp.

Erickson, G.M., Currie, P.J., Inouye, B.D., Winn, A.A., Tyrannosaur life tables: an example of nonavian dinosaur population biology: *Science*, 313(5784), 213-217.

Fernandez P., 2009, De l'estimation de l'âge individuel dentaire au modèle descriptif des structures d'âge des cohortes fossiles: l'exemple des Equidae et du time-specific model en contextes paléobiologiques pléistocènes. *Bull. Soc. Prehist. Fr.* 106, 5-14.

Fernandez, P., Legendre, S., 2003, Mortality curves for horses from the Middle Palaeolithic site of Bau de l'Aubesier (Vaucluse, France): methodological, palaeo-ethnological, and palaeo-ecological approaches: *Journal of Archaeological Science*, 30, 1577–1598.

Fernandez, P., Guadelli, J-L., Fosse, P., 2006, Applying dynamics and comparing life tables for Pleistocene Equidae in anthropic (Bau de l'Aubesier, Combe-Grenal) and carnivore (Fouvent) contexts with modern feral horse populations (Akagera, Pryor Mountain): *Journal of Archaeological Science*, 33, 176-184.

Fernandez, P., Bonenfant, C., Gaillard, J.M., Legendre, S., Monchot, H., 2017, Life tables and Leslie matrices for mammalian cohorts in different paleobiological contexts during the Pleistocene, in Brugal, J.P. (ed.), *Taphonomies*: Paris, Editions des Archives Contemporaines, 477-497.

Fhe, C., Munkhtuya, B., Enkhbold, S., Sukhbaatar, T., 2001, Ecology and social structure of the Gobi khulan *Equus hemionus* subsp. in the Gobi B National Park, Mongolia: *Biological Conservation*, 101, 51-61.

Fischhoff, I.R., Sundaresan, S.R., Cordingley, J., Rubenstein, D.I., 2007, Habitat use and movements of plains zebra (*Equus burchelli*) in response to predation danger from lions: *Behavioral Ecology*, 18, 25-729.

Fraústo da Silva, M., Gomes, T., Dias, A.S., Marques, J.A., Mendes, J.L., Faísca, J.C., Pires, G.A., Caldeira, R.M., 2003, Estimativa da idade dos equinos através do exame dentário. Estimation of horse age based on dental features: *Revista Portuguesa De Ciências Veterinárias*, 98(547), 103-110.

Gaillard, J.M., Yoccoz, N.G., Lebreton, J.D., Bonenfant, C., Devillard, S., Loison, A., Pontier, D., Allainé, D., 2005. Generation time: a reliable metric to measure lifehistory variation among mammalian populations. *Am. Nat.* 166, 119-123.

Garrott, R.A., Taylor, L., 1990, Dynamics of a feral horse population in Montana: *Journal of Wildlife Management*, 54(4), 603-612.

Georgiadis, N., Hack, M., Turpin, K., 2003, The influence of rainfall on zebra population dynamics: implications for management: *Journal of Applied Ecology*, 40, 125-136.

Grange, S., Duncan, P., Gaillard, J-M., Sinclair, A.R.E., Gogan, P.J.P., Packer, C., Hofer, H., East, M., 2004, What limits the Serengeti zebra population?: Population Ecology, *Oecologia*, 140, 523-532.

Grange, S., Duncan, P., 2006, Bottom-up and top-down processes in African ungulate communities: resources and predation acting on the relative abundance of zebra and grazing bovids: *Ecography*, 29, 899-907.

Grange, S., Barnier, F., Duncan, P., Gaillard, J-M., Valeix, M., Ncube, H., Périquet, S., Fritz, H., 2015, Demography of plains zebras (*Equus quagga*) under heavy predation: Population Ecology, 57, 201-214.

Grub, P., 1981, *Equus burchelli*: Mammalian Species, 157, 1-9.

Hack, M.A., East, R., Rubenstein, D.I., 2002, Status and action plan for the plains zebra (*Equus burchelli*), in Moehlman, P.D. (ed.), Equids: zebras, asses and horses. Status survey and conservation action plan, IUCN/SSC Equid Specialist Group: Gland, Switzerland and Cambridge, UK, IUCN 43-60.

Hulbert, R.C., 1982, Dynamics of the three-toed horse *Neohipparion* from the Late Miocene of Florida: *Paleobiology*, 8(2), 159-167.

Hulbert, R.C., 1984, Paleoecology and population dynamics of the Early Miocene (Hemingfordian) horse *Parahippus leonensis* from the Thomas Farm site, Florida: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4(4), 547-558.

Ibler, B., Fischer, K., 2017, Comparative analyses of life-history strategies in Asiatic and African wild asses using a demographical approach: *Folia Zoologica*, 66(2), 133-146.

Janis, C.M., 1982, Evolution of horns in ungulates: ecology and paleoecology: *Biological Review*, 57:261-318.

Jiménez-Hidalgo, E., Carranza-Castañeda, O., 2011, The Pliocene pronghorn *Hexobelomeryx fricki* (mammalia: artiodactyla) from San Miguel de Allende, Guanajuato, central México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 28(3), 533-543.

Jiménez-Hidalgo, E., Cabrera-Pérez, L., MacFadden, B.J., Guerrero-Arenas, R., 2013, First record of *Bison antiquus* from the Late Pleistocene of southern Mexico: Journal of South American Earth Sciences, 42, 83-90.

Joubert, E., 1974, Composition and limiting factors of a Khoma Hochland population of Hartmann zebra *Equus zebra hartmannae*: Madoqua, 1(8), 49-53.

Kampmann, S., Hampson, B.A., Pollitt, C.C., 2013, Population dynamics of feral horses (*Equus caballus*) following above-average rainfall in a semi-arid environment of Australia: 91(11), 482-487.

Klein, R.G., 1982, Patterns of ungulate mortality and ungulate mortality profiles from Langebaanweg (Early Pliocene) and Elandsfontein (Middle Pleistocene), southwestern Cape Province, South Africa. Annals of the South African Museum 20:49–94

Klein, R.G., Cruz-Uribe, K., 1984, The analysis of animal bones from archeological sites: University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

Klingel, H., 1969, The social organization and population ecology of the plains zebra (*Equus quagga*), Zoologica Africana, 4(2), 249-263.

Krebs, C.J., 2009, Population dynamics of large and small mammals: Graeme Caughley's grand vision: Wildlife Research, 36, 1-7.

Kurtén, B., 1953, On the variation and population dynamics of fossil and recent mammal populations: Acta Zoologica Fennica, 76, 1-122.

Kurtén, B., 1983, Variation and dynamics of a fossil antelope population: Paleobiology, 9(1), 62-69.

Kurtén, B., 1984a, Population dynamics and evolution: Evolution, 8, 75-81.

Kurtén, B., 1984b, Population dynamics: a new method in paleontology: Journal of Paleontology, 28(3), 286-292.

Lemos-Espinal, J., Rojas-Gonzales, R.I., Zúñiga-Vega, J.J., 2005, Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre: México, CONABIO, UNAM, 157 pp.

Leslie, P.H., 1966, The intrinsic rate of increase and the overlap of successive generations in a population of Guillemot (*Uria aalge* Pont.): *Anim. Ecol.*, 35, 291-301.

Levine, M.A., 1979, Archaeo-zoological analysis of some upper Pleistocene horse bone assemblages in Western Europe: University of Cambridge, thesis doctoral

Levine, M.A., 1983, Mortality models and the interpretation of horse population structure, in G. Bailey (ed.), *Hunter–Gatherer Economy in Prehistory: A European Perspective*, Cambridge, Cambridge University Press, 23–46.

Lkhagvasuren, D., 2015, Some population characteristics of the Asiatic wild ass (*Equus hemionus* Pallas, 1775) in Mongolia: Mongolia, National University of Mongolia, tesis doctoral, 84 pp.

Lubinski, P.M., O’Brien, C.J., Observations on seasonality and mortality from a recent catastrophic death assemblage: *Journal of Archaeological Science*, 28, 833-842.

Lyman, R.L., 1987, On the analysis of vertebrate mortality profiles: sample size, mortality type, and hunting pressure: *American Antiquity*, 52(1), 125-142.

MacFadden, B.J., 1989. Dental character variation in paleopopulations and morphospecies of fossil horses and extant analogs. In: Prothero, D.R., Schoch, R.M. (Eds.), *The evolution of Perissodactyls*: Oxford University Press, New York, NY, 128-141 pp.

MacFadden, B.J., 1992, Population dynamics, behavioral ecology, and “paleoethology” in MacFadden, B.J. (ed.), *Fossil horses: systematics, paleobiology and evolution of the Family Equidae*: Cambridge, EEUU, Cambridge University Press, 262-297 pp.

MacFadden, B.J., 2008, Geographic variation in diets of ancient populations of 5-million-year-old (early Pliocene) horses from southern North America: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 226, 83-94.

Maguire, K.C., Stigall, A.L., 2008, Paleobiogeography of Miocene Equinae of North America: a phylogenetic biogeographic analysis of the relative roles of climate, vicariance, and dispersal. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 267, 175-184.

Maguire, K.C., Stigall, A.L., 2009, Using ecological niche modeling for quantitative biogeographic analysis: a case study of Miocene and Pliocene Equinae in the Great Plains: *Palaeobiology*, 35(4), 587-611.

Malhi, Y., Doughty, C.E., Galett, M., Smith F. A., Svenning, J., Teborgh, J.W., 2016, Megafauna and ecosystem function from the Pleistocene to the Anthropocene: *PNAS*, 113(4), 838-846.

Marín-Leyva, A.H., Arroyo-Cabrales, J., García-Zepeda, M.L., Ponce-Saavedra, J., Schaaf, P., Pérez-Crespo, V.A., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., Alberdi, M.T., 2016a, Feeding ecology and habitat of late Pleistocene *Equus* horses from west-central Mexico using carbon and oxygen isotopes variation: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 33(2), 157-169.

Marín-Leyva, A.H., DeMiguel, D., García-Zepeda, M., Ponce-Saavedra, J., Arroyo-Cabrales, J., Schaaf, P., Alberdi, M.T., 2016b, Dietary adaptability of late Pleistocene *Equus* from west central Mexico: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 441, 748-757.

Martín-González, J.A., Mateos, A., Rodríguez-Gómez, G., Rodríguez, J., A parametrical model to describe a stable and stationary age structure for fossil populations: *Quaternary International*, xxx, 1-9.

Martinez-Martinez, J., 2007, Paleofauna de los poblados de Texcatepec (minas de arena) y Tunititlan (Cerro del Elefante, "El Salitre"), municipio de Chilcuautla, Hidalgo: Tlalnepantla, estado de México, México, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, tesis de licenciatura, 49 pp.

McDonald, H.G., 1996, Population structure of the late Pliocene (Blancan) zebra *Equus simplicidens* (Perissodactyla: Equidae) from the Hagerman Horse Quarry, Idaho, in Stewart, K.M., Seymour, K.L. (eds.), *Palaeoecology and palaeoenvironments of late Cenozoic mammals*, 134-155.

Meléndez-Meléndez, B., 1995, *Paleontología III*, Madrid, España, Paraninfo.

Moehlman, P.D., 2002, Equids: Zebras, Asses and Horses. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Equid Specialist Group: Gland, Switzerland and Cambridge, UK, IUCN, 190 pp.

Monchot, H., Léchelle, J., 2002, Statistical nonparametric methods for the study of fossil populations, *Paleobiology*, 28(1), 55-69.

Monchot, H., Fernandez, P., Gaillard, J-M., 2012, Paleodemographic analysis of a fossil porcupine (*Hystrix refossa* Gervais, 1852) population from the Upper Pleistocene site of Geula Cave (Mount Carmel, Israel), *Journal of Archaeological Science* 39, 3027-3038.

Monfort, A., Monfort, N., 1978, Structure et repartition des populations de zebres (*Equus burchelli*) du Parc de l'Akagera (Rwanda): *Mammalia*, 42(3), 315-322.

Morin, E., Ready, E., Boileau, A., Beauval, C., Comout, M-P., 2016, Problems of identification and quantification in archaeozoological analysis, Part I: insights from a lind test: New York, Springer Science Business Media, 52 pp.

Morris, P., 1972, A review of mammalian age determination methods: *Mammal Review*, 2(3), 69-104.

Mothé, D., Avilla, L.S., Winck, G, R., 2010, Population structure of the gomphothere *Stegomastodon waringi* (Mammalia: Proboscidea: Gomphotheriidae) from the Pleistocene of Brazil, *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 82(4), 983-996.

Nikita, E., Lahr, M.M., 2011, Simple algorithms for the estimation of the initial number of individuals in commingled skeletal remains, *American Journal of Physical Anthropology*, 146, 629-636.

Nuñez, C.M.V., Asa, C.L., Rubenstein, D.I., 2011, Zebra reproduction, *in* Mckinnon, A.O., Squires, E.L., Vaala, W.E., Varner, D.D. (eds.), *Equine reproduction*: Blackwell Publishing, 2851-2865.

O'Sullivan, J.A., 2005, Population dynamics of *Archaeohippus blackbergi* (Mammalia; Equidae) from the Miocene Thomas Farm fossil site of Florida: *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 45(4), 449-463.

Owen, R., 1869, On fossil remains of Equines from Central and South America referable to *Equus conversidens* Ow., *E. tau* Ow., and *E. arcidens* Ow.: Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 159, 559-573.

Palmqvist, P., Martínez-Navarro, B., Arribas, A., 1996, Prey selection by terrestrial carnivores in a lower Pleistocene paleocommunity: *Paleobiology*, 22(4), 514-534.

Patou-Mathis, M., 2006, Analyse archéozoologique de l'Unité III, in Chabai, V., Richter, J., Uthmeier, T. (eds.), *Palaeolithic sites of Crimea Vol. 2. Kabazi II: the 70 000 years since the last interglacial: Ukraine, Simferopol – Cologne*, 209-240.

Pianka, E.R., 2011, *Evolutionary ecology*. New York, N.Y., EEUU, Harper and Row, 512 pp.

Pineda-Maldonado, M.A., Bravo-Cuevas, V.M., Castañeda-Posadas, C., 2017, Interpretación paleoambiental de un ecosistema del Pleistoceno tardío en Epazoyucan, sureste de Hidalgo mediante palinología y un análisis ecomorfológico: Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Tesis Maestría, 104 pp.

Pérez-Crespo, V.A., Carbot-Chanona, G., Morales-Puente, P., Cinfuegos-Alvarado, E., Otero, F.J., 2015, Paleoambiente de la Depresión Central de Chiapas, con base en isótopos estables de carbono y oxígeno: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 32(2), 273-282.

Petersen, J.C., Casebeer, R.L., 1972, Distribution, population status and group composition of wildebeest (*Connochaetes taurinus* Burchell) and zebra (*Equus burchellii* Gray) on the Athi-Kapiti Plains, Kenya: Project KEN-Y1/526, Nairobi, Kenya.

Priego-Vargas, J., Bravo-Cuevas, V.M., Jiménez-Hidalgo, E., 2017, Revisión taxonómica de los équidos del pleistoceno de México con base en la morfología dental: *Rev. Bras. Paleontol.*, 20(2), 239-268.

Ransom, J.I., Lagos, L., Hrabar, H., Nowzari, H., Usukhjargal, D., Spasskaya, N., 2016, Wild and feral equid population dynamics in Ransom J.I., Kaczensky, P. (eds.), *Wild*

equids. Ecology, Management, and conservation, Baltimore, Maryland, EEUU, Johns Hopkins University Press, 68-83.

Ripple, W., Newsome, T., Wolfe, C., Dirzo, R., Everatt, K.T., Galetti, M., Hayward, M.W., Kerley, G.I.H., Levi, T., Lindsey, P.A., Macdonald, D.W., Malhi, Y., Painter, L.E., Sandom, C.J., Terborgh, J., Van Valkenburgh, B., 2015, Collapse of the world's largest herbivores: *Sci. Adv.* 1, 1-12.

Robles-Romero, O.J., 2006, Dinámica poblacional de *Equus conversidens* (Perissodactyla: Equidae) del Pleistoceno de Valsequillo, Puebla: Puebla, Puebla, México, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Tesis de licenciatura, 68 pp.

Robu, M., 2016, Fossil population structure and mortality analysis of the cave bears Urşilor Cave, north-western Romania, *Acta Palaeontologica Polonica*, 61(2), 469-476.

Rubenstein, D.I., 2010, Ecology, social behavior, and conservation in zebras: *Advances in the Study of Behavior*, 42, 231-258.

Ruffner, G.A., Carothers, S.W., 1982, Age structure, condition and reproduction of two *Equus asinus* (Equidae) populations from Grand Canyon National Park, Arizona: *The Southwestern Naturalist*, 27(4), 403-411.

Saltz, D., Rubenstein, D.I., 1995, Population dynamics of a reintroduced Asiatic wild ass (*Equus hemionus*) herd: *Ecological Applications*, 5(2), 32-335.

Scorolli A.L., Lopez-Cazorla, A.C., 2010, Demography of feral horses (*Equus caballus*): a long-term study in Tornquist Park, Argentina: *Wildlife Research*, 37, 207-214.

Schaller, G.B., 1972, *The Serengeti Lion*, Chicago, University of Chicago Press, 387 pp.

Shoemaker, L., Clauset, A., 2014, Body mass evolution and diversification within horses (family Equidae): *Ecology Letters*, 17(2), 211-220.

Smuts, G.L., 1972, Population characteristics of Burchell's zebra (*Equus burchelli antiquorum*, H. Smith, 1841) in the Kruger National Park, *South African Journal of Wildlife Research*, 6(2), 99-112.

- Spinage, C.A., 1972, African ungulate life tables: *Ecology*, 53(4), 645-652.
- Spinage, C.A., 1973, A review of the age determination of mammals by means of teeth, with especial reference to Africa: *East Africa Wild Journal*, 11, 165-187.
- Steele, T.E., 2003, Using mortality profiles to infer behavior in the fossil record: *Journal of Mammalogy*, 84(2), 418-430.
- Steele, T.E., 2005, Comparing methods for analyzing mortality profiles in zooarchaeological and palaeontological samples: *International Journal of Osteoarchaeology*, 15, 404-420.
- Strömberg, C.A., 2006, Evolution of hypsodonty in equids: testing a hypothesis of adaptation. *Paleobiology*, 32(2), 236-258.
- Tatin, L., King, S.R.B., Munkhtuya, B., Hewison, A.J.M., Feh, C., 2009, Demography of a socially natural herd of Przewalski's horses: an example of a small, closed population: *Journal of Zoology*, 277, 134-140.
- Van Valen, L., 1964, Age in two fossil horse populations: *Acta Zoologica*. 45, 93-10
- Vasileiadou, K., Hooker, J.J., Collinson, M.E., 2007, Quantification and age structure of semi-hypsodont extinct rodent populations: *Journal of Taphonomy* 5 (1), 15-41.
- Vilstrup, J.T., Seguin-Orlando, A., Stiller, M., Ginolhac, A., Raghavan, M., *et al.* (2013) Mitochondrial phylogenomics of modern and ancient equids: *PLoS ONE* 8(2), 1-12.
- Voorhies, M.R., 1969, Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska: University of Wyoming Contribution Geology, Special Paper, 1, 1-69.
- Zabek, M.A., Berman, D.M., Blomberg, S.P., Collins, C.W., Wright, J., 2016, Population dynamics of feral horses (*Equus caballus*) in an exotic coniferous plantation in Australia: *Wildlife Research*, (43), 385-367.

Zavaleta-Villareal, V., 2011, Asignación taxonómica y análisis de variación en équidos pleistocénicos de Villa Tezontepec, Hidalgo: Querétaro, Querétaro, México, Universidad Autónoma de Querétaro, Tesis de licenciatura, 61 pp.

14. ANEXOS

Tabla 9. Poblaciones de équidos consideradas para comparar la dinámica poblacional de *E. conversidens*. n se refiere al tamaño de la muestra.

	Especie	n	Localidad	Edad	Reconstrucción de:	Fuente
Oligoceno	<i>M. obliquidens</i>	26	Torrington Quarry, Goshen Co., Wyoming	Orelleano	(pm, tv, cs)	O'Sullivan (2005)
	<i>A. blackbergi</i>	57	Thomas Farm, Gilchrist Co., Florida	Hemingfordiano temprano	(pm, tv, cs)	O'Sullivan (2005)
	<i>P. leonensis</i>	84	Thomas Farm, Gilchrist Co., Florida	Hemingfordiano temprano	(pm, tv)	Hulbert (1984)
	<i>M. primus</i>	127	Thompson Quarry, Sioux Co., Nebraska	Hemingfordiano tardío	(pm, tv, cs)	Van Valen (1964)
	<i>P. cf. P. perditus</i>	57	Verdigre Quarry, Brown Co., Nebraska	Barsoviano tardío	(pm, tvp, cs)	Voorhies (1969)
	<i>P. retrusum</i>	106	Burge Quarry, Cherry Co., Nebraska	Clarendoniano temprano	(pm, tv, cs)	Van Valen (1964)
	<i>N. cf. N. leptode</i>	229	Love Bone Bed, Archer Co., Florida	Clarendoniano tardío	(pm, tvp, cs)	Hulbert (1992)
Plioceno	<i>E. simplicidens</i>	145	Hagerman Horse Quarry, Twin Falls Co., Idaho	Blancano temprano	(pm, tv, cs)	McDonald (1997)
	<i>E. altidens</i>	70	Venta-Micena, Granada, España	“Olduvai event”	(pm, tv, cs)	Palmqvist <i>et al.</i> (1996)
Pleistoceno	<i>E. capensis</i>	89	Elandsfontein, Cape Town, Sudáfrica	“Brunhes epoch”	(tv, cs)	Klein (1982)
	<i>E. acheneimensis</i>	315	Romain-la-Roche, Doubs, Francia	Biozonas MNQ 23 y 24	(pm, tv, cs)	Fernandez y Boulbes (2009)
	<i>E. cf. E. taubachensis</i>	145	Bau de l'Aubesier, Vaucluse, Francia	Riss-Würm	(pm, tv)	Fernandez <i>et al.</i> (2006)
	<i>E. mosbachensis</i>	41	Bau de l'Aubesier, Vaucluse, Francia	Riss-Würm	(pm, tv)	Fernandez <i>et al.</i> (2006)
	<i>E. hydruntinus</i>	78	Kabazi II, Occidente de Crimea, Europa	Eemiense – Weichsel	(pm, tv, cs)	Patou-Mathis (2006)
	<i>E. lambei</i>	52	Bluefish Caves, Yukon, Canada	Wisconsiniano	(tv, cs)	Burke y Cinq-Mars (1996)
	<i>E. conversidens</i>	32	Pachuca-Tulancingo, Centro de México	Wisconsiniano	(pm, tv, cs)	Presente estudio
	<i>E. germanicus</i>	463	Fouvent, Haute-Saone, France	Würm	(pm, tvp,)	Fernandez <i>et al.</i> (2006)
Actual	<i>E. africanus</i>	432	Somalia	Holoceno	(pm, tvp)	Ibler y Fischer (2017)
	<i>E. asinus</i>	143	Grand Canyon National Park, Arizona	Holoceno	(tv, cs)	Ruffner y Carothers (1982)
	<i>E. caballus</i>	1500	Pryor Mountain, Montana	Holoceno	(tv, cs)	Garrot y Taylor (1990)
	<i>E. quagga</i>	128	Akagera National Park, Rwanda	Holoceno	(tv, cs)	Spinage (1972)

Nota: En la columna “Reconstrucción de:” se hace referencia a las poblaciones en las que se reconstruyó el perfil de mortalidad (pm), tabla de vida (tv), tabla de vida parcial (tvp) y curva de supervivencia (cs).

Tabla 10. Poblaciones de équidos consideradas para comparar la dinámica poblacional de *E. conversidens*. n se refiere al tamaño de la muestra (continuación).

Especie	n	Localidad	Edad	Reconstrucción de:	Fuente
<i>E. quagga</i>	172	Akagera National Park, Rwanda	Holoceno	(tv, cs)	Monfort y Monfort (1975)
<i>E. quagga</i>	294	Kruger National Park, Sudáfrica	Holoceno	(tv, cs)	Smuts (1975)
<i>E. quagga</i>	174	Planicies del Serengeti	Holoceno	(tv, cs)	Schaller (1972)
<i>E. ferus (przewalskii)</i>	-	Hustai National Park, Mongolia	Holoceno	(tv, cs)	Ransom <i>et al.</i> (2006)
<i>E. zebra</i>	128	Khornas Hochland	Holoceno	(tv, cs)	Joubert (1974)
<i>E. hemionus</i>	44	Desierto de Nagev, Israel	Holoceno	(tv, cs)	Saltz y Rubenstein (1995)
<i>E. kiang</i>	353	Sur de China	Holoceno	(tv, cs)	Ibler y Fischer (2017)

Nota: En la columna “Reconstrucción de:” se hace referencia a las poblaciones en las que se reconstruyó el perfil de mortalidad (pm), tabla de vida (tv), tabla de vida parcial (tvp) y curva de supervivencia (cs).

Tabla 10. Edades estimadas para los ejemplares de *Equus conversidens* del sureste del estado de Hidalgo. L es la localidad, NC es el número de catálogo, PD es la posición dental, AC es la altura de la corona, Emin es la edad mínima, Emed es la edad promedio, Emax es la edad máxima, E es el error estándar (Fernandez y Legendre, 2003), y la distribución de edad en porcentaje.

L	NC (UAHMP)	PD	AC	Emin	Emed	Emax	E	Distribución de la edad (%)							
								0 - 3	3 - 6	6 - 9	9 - 12	12 - 15	15 - 18	18 - 21	21 - 24
HGO-09	0286	pd4	58.14	4.75	7.43	10.12	1.343	0	23	56	21	0	0	0	0
HGO-23	0179	P3D	71.55	5.45	6.28	7.10	0.414	0	33	67	0	0	0	0	0
HGO-23	0409	M3D	45.83	7.99	9.05	10.12	0.532	0	0	48	52	0	0	0	0
HGO-23	0181	p4i	53.64	5.25	7.94	10.62	1.343	0	14	56	30	0	0	0	0
HGO-28	0941	P2D	38.72	8.33	9.42	10.50	0.544	0	0	31	69	0	0	0	0
HGO-28	0905	P3D	67.00	6.22	6.74	7.25	0.257	0	0	100	0	0	0	0	0
HGO-28	0314	P4D	63.65	5.84	6.83	7.82	0.494	0	8	92	0	0	0	0	0
HGO-28	0319	M1I	43.30	9.19	9.97	10.75	0.389	0	0	0	100	0	0	0	0
HGO-28	0594	*M1I	13.10	23.07	23.85	24.62	0.389	0	0	0	0	0	0	0	100
HGO-28	0901	M1I	34.72	11.69	12.47	13.25	0.389	0	0	0	20	80	0	0	0
HGO-28	0909	M1D	34.72	11.69	12.47	13.25	0.389	0	0	0	20	80	0	0	0
HGO-28	0316	M2I	66.61	6.44	7.17	7.90	0.534	0	0	100	0	0	0	0	0
HGO-28	0942	M2I	65.03	5.85	6.92	7.98	0.534	0	7	93	0	0	0	0	0
HGO-28	0356	M3I	61.25	6.30	7.36	8.43	0.532	0	0	100	0	0	0	0	0
HGO-28	0317	M3D	20.81	17.61	18.67	19.74	0.532	0	0	0	0	0	18	82	0
HGO-28	0939	M3D	60.80	6.34	7.40	8.47	0.532	0	0	100	0	0	0	0	0
HGO-28	0943	M3D	67.86	5.69	6.75	7.82	0.532	0	15	85	0	0	0	0	0
HGO-28	0215	p3i	65.70	6.17	7.00	7.83	0.414	0	0	100	0	0	0	0	0
HGO-28	0353	p4i	64.70	4.06	6.75	9.43	1.343	0	36	56	8	0	0	0	0
HGO-28	4145	p4d	50.21	5.71	8.40	11.08	1.343	0	5	56	39	0	0	0	0
HGO-28	0945	m1i	44.01	6.61	8.26	9.91	0.827	0	0	72	28	0	0	0	0
HGO-28	1916	*m1i	66.77	4.31	5.97	7.62	0.827	0	51	49	0	0	0	0	0
HGO-28	0403	*m1d	28.95	10.86	12.52	14.17	0.827	0	0	0	34	66	0	0	0
HGO-28	0508	*m1d	78.70	2.83	4.49	6.14	0.827	5	91	4	0	0	0	0	0
HGO-28	0950	*m1d	19.49	15.86	17.51	19.16	0.827	0	0	0	0	0	65	35	0
HGO-28	1915	*m1d	54.38	5.30	6.96	8.61	0.827	0	21	79	0	0	0	0	0
HGO-28	4130	*m1d	20.06	15.49	17.14	18.80	0.827	0	0	0	0	0	76	34	0
HGO-28	0944	m2i	74.8	5.23	5.97	6.70	0.366	0	52	48	0	0	0	0	0
HGO-28	0326	m3d	38.72	9.86	11.16	12.46	0.652	0	0	0	82	18	0	0	0
HGO-28	0390	m3d	65.25	5.33	6.63	7.94	0.652	0	26	74	0	0	0	0	0
HGO-28	0509	Cráneo	3.44	4.22	5.00	5.78	0.389	0	100	0	0	0	0	0	0
HGO-29	0417	P4I	33.93	10.01	12.69	15.38	1.343	0	0	0	37	56	7	0	0
HGO-29	0415	M1I	47.39	8.28	9.06	9.84	0.389	0	0	46	54	0	0	0	0
HGO-29	0491	M1I	59.6	6.35	7.12	7.90	0.389	0	0	100	0	0	0	0	0
HGO-29	0510	M3D	27.15	13.85	14.91	15.98	0.532	0	0	0	0	54	46	0	0
HGO-29	0492	*p2i	53.78	4.06	5.33	6.61	0.636	0	76	24	0	0	0	0	0
HGO-29	0512	p2i	49.63	5.00	6.30	7.54	0.636	0	39	61	0	0	0	0	0
HGO-29	0418	p4i	65.31	3.99	6.68	9.36	1.343	0	37	56	7	0	0	0	0
HGO-29	0932	m1i	59.71	4.87	6.52	8.17	0.827	0	34	66	0	0	0	0	0
HGO-29	0504	*m1i	49.55	5.81	7.46	9.11	0.827	0	6	91	3	0	0	0	0
HGO-29	0387	*m1d	65.83	4.39	6.04	7.70	0.827	0	49	51	0	0	0	0	0
HGO-29	4145	m2i	56.03	7.63	8.36	9.09	0.366	0	0	94	6	0	0	0	0
HGO-29	0495	m2d	41.28	9.89	10.62	11.36	0.366	0	0	0	0	1	0	0	0

Tabla 10. (Continuación).

L	NC (UAHMP)	PD	AC	Emin	Emed	Emax	E	Distribución de la edad (%)							
								0-3	3-6	6-9	9-12	12-15	15-18	18-21	21-24
HGO-29	0416	m3i	64.83	4.47	6.13	7.78	0.827	0	46	54	0	0	0	0	0
HGO-29	0511	p3i	SD	-	-	-	0.827	100	6	91	3	0	0	0	0
HGO-29	4170	M1I	SD	-	-	-	0.389	100	0	0	0	0	0	0	0
HGO-42	0935	P2I	48.6	5.20	6.47	7.74	0.636	0	32	68	0	0	0	0	0
HGO-42	0902	M1D	37.28	10.85	11.63	12.41	0.389	0	0	0	74	26	0	0	0
HGO-42	0936	p4i	28.28	12.79	15.47	18.16	1.343	0	0	0	74	26	0	0	0
HGO-42	0949	*m1d	71.24	3.88	5.53	7.19	0.827	0	64	36	0	0	0	0	0
HGO-42	0903	m2d	36.16	11.17	11.90	12.63	0.366	0	0	0	57	43	0	0	0
HGO-42	0937	m2d	59.85	7.21	7.94	8.67	0.366	0	0	100	0	0	0	0	0
HGO-46	1913	P2I	54.87	3.78	5.05	6.32	0.636	0	87	13	0	0	0	0	0
HGO-46	1911	M2I	51.86	7.88	8.95	10.02	0.534	0	0	52	48	0	0	0	0
HGO-46	1912	M2I	53.13	7.66	8.72	9.79	0.534	0	0	63	37	0	0	0	0
HGO-46	0507	p4i	63.5	4.19	6.88	9.56	1.343	0	34	56	11	0	0	0	0
HGO-47	2706	P2D	37.28	8.56	9.65	10.74	0.544	0	0	20	80	0	0	0	0
HGO-47	1125	P3D	50.11	8.61	9.13	9.64	0.257	0	0	38	62	0	0	0	0
HGO-47	4014	P3D	44.80	9.52	10.03	10.55	0.257	0	0	0	100	0	0	0	0
HGO-47	0900	P4I	63.56	5.85	6.84	7.83	0.494	0	8	92	0	0	0	0	0
HGO-47	0116	*P4I	26.06	16.11	17.09	18.08	0.494	0	0	0	0	0	96	4	0
HGO-47	2709	P4I	57.86	6.63	7.61	8.60	0.494	0	0	100	0	0	0	0	0
HGO-47	2711	P4I	66.23	5.50	6.49	7.48	0.494	0	25	75	0	0	0	0	0
HGO-47	1123	P4D	39.70	10.40	11.39	12.38	0.494	0	0	0	81	19	0	0	0
HGO-47	SN	P4D	49.73	7.96	8.95	9.94	0.494	0	0	53	47	0	0	0	0
HGO-47	1112	M1I	56.87	6.70	7.48	8.26	0.389	0	0	100	0	0	0	0	0
HGO-47	4017	M1I	43.73	9.09	9.87	10.64	0.389	0	0	0	100	0	0	0	0
HGO-47	1123	M1D	37.52	10.78	11.55	12.33	0.389	0	0	0	79	21	0	0	0
HGO-47	2712	M1D	11.63	24.18	24.95	25.73	0.389	0	0	0	0	0	0	0	100
HGO-47	4022	M1D	29.51	13.69	14.47	15.25	0.389	0	0	0	0	84	16	0	0
HGO-47	4023	M1D	46.76	8.41	9.19	9.97	0.389	0	0	38	62	0	0	0	0
HGO-47	4162	M1D	48.39	8.09	8.86	9.64	0.389	0	0	59	41	0	0	0	0
HGO-47	1910	M2D	52.85	7.70	8.77	9.84	0.534	0	0	61	39	0	0	0	0
HGO-47	4019	M2D	53.67	7.56	8.63	9.70	0.534	0	0	67	33	0	0	0	0
HGO-47	2710	p3i	18.64	17.44	18.26	19.09	0.414	0	0	0	0	0	34	66	0
HGO-47	4018	p4i	30.86	11.41	14.10	16.78	1.343	0	0	0	11	56	33	0	0
HGO-47	2704	p4d	60.59	4.50	7.18	9.87	1.343	0	28	56	16	0	0	0	0
HGO-47	2704	m1i	72.64	3.72	5.37	7.03	0.827	0	69	31	0	0	0	0	0
HGO-47	4020	m1i	50.80	5.66	7.32	8.97	0.827	0	10	90	0	0	0	0	0
HGO-47	0957	*m1d	57.32	5.05	6.71	8.36	0.827	0	29	71	0	0	0	0	0
HGO-47	1109	*m1d	34.93	8.72	10.37	12.03	0.827	0	0	8	91	1	0	0	0
HGO-47	SN	*m1d	24.25	13.07	14.72	16.38	0.827	0	0	0	0	58	42	0	0
HGO-47	2708	m3i	25.26	14.56	15.87	17.17	0.652	0	0	0	0	17	83	0	0
HGO-47	4016	m3i	71.31	4.18	5.48	6.79	0.652	0	70	30	0	0	0	0	0
HGO-47	4215	m3i	55.54	6.80	8.10	9.41	0.652	0	0	84	16	0	0	0	0
HGO-47	2713	m3d	56.8	6.62	7.92	9.22	0.652	0	0	91	9	0	0	0	0

Nota: *dientes engastados. SN, ejemplares sin número de catálogo. SD, sin desgaste.

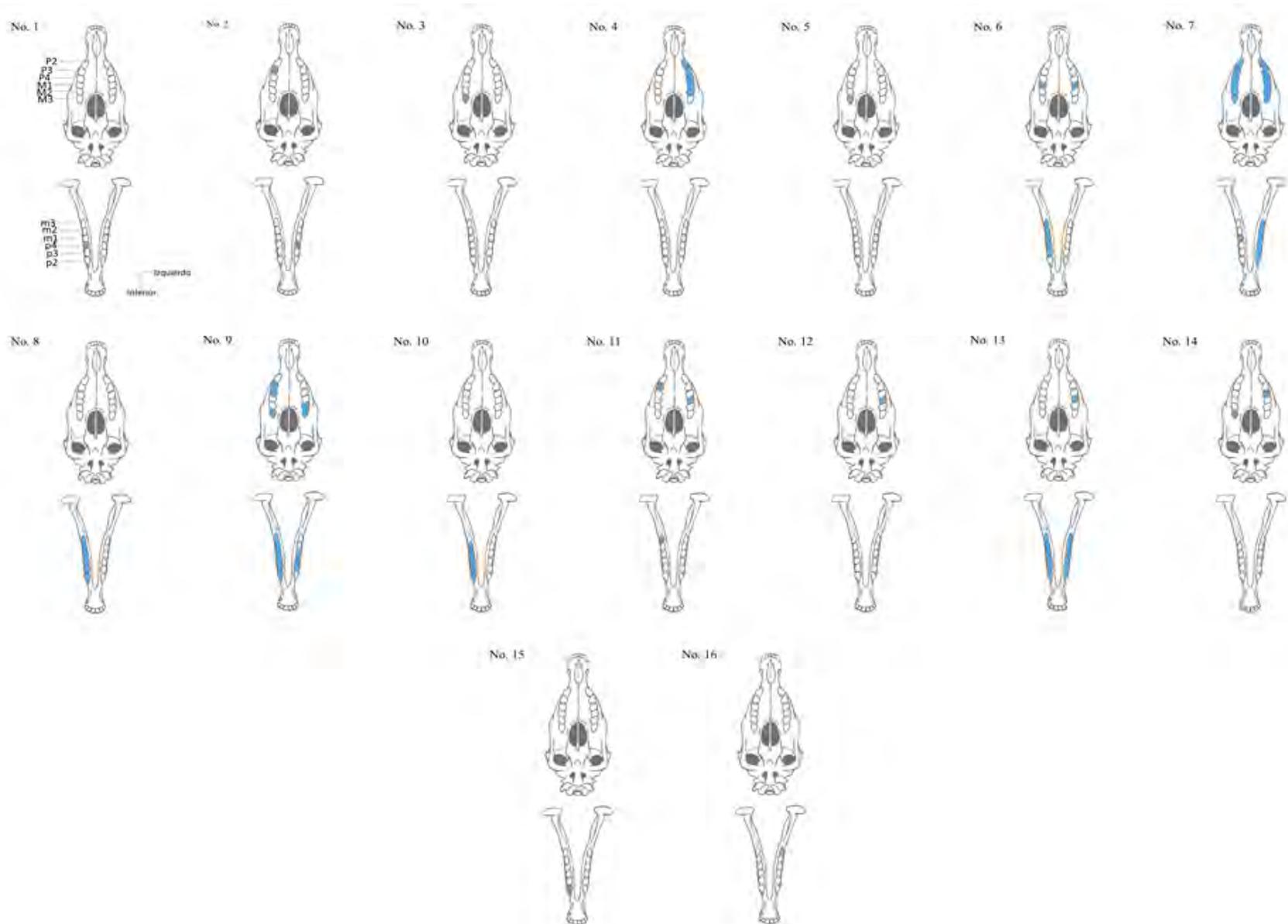


Figura 12. Individuos identificados (individuos número 1 a número 16).

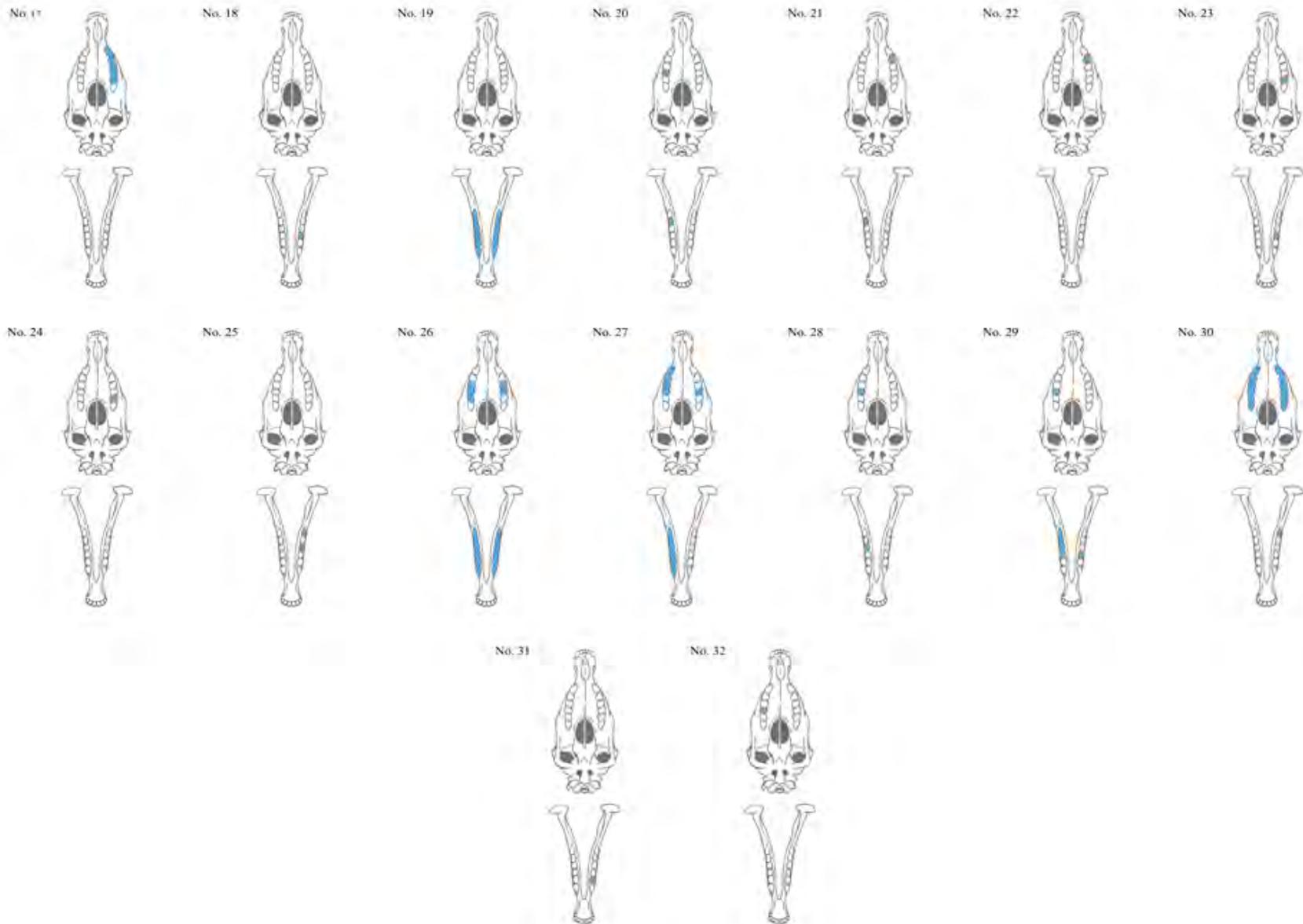


Figura 13. Individuos identificados (individuos número 17 a número 32).

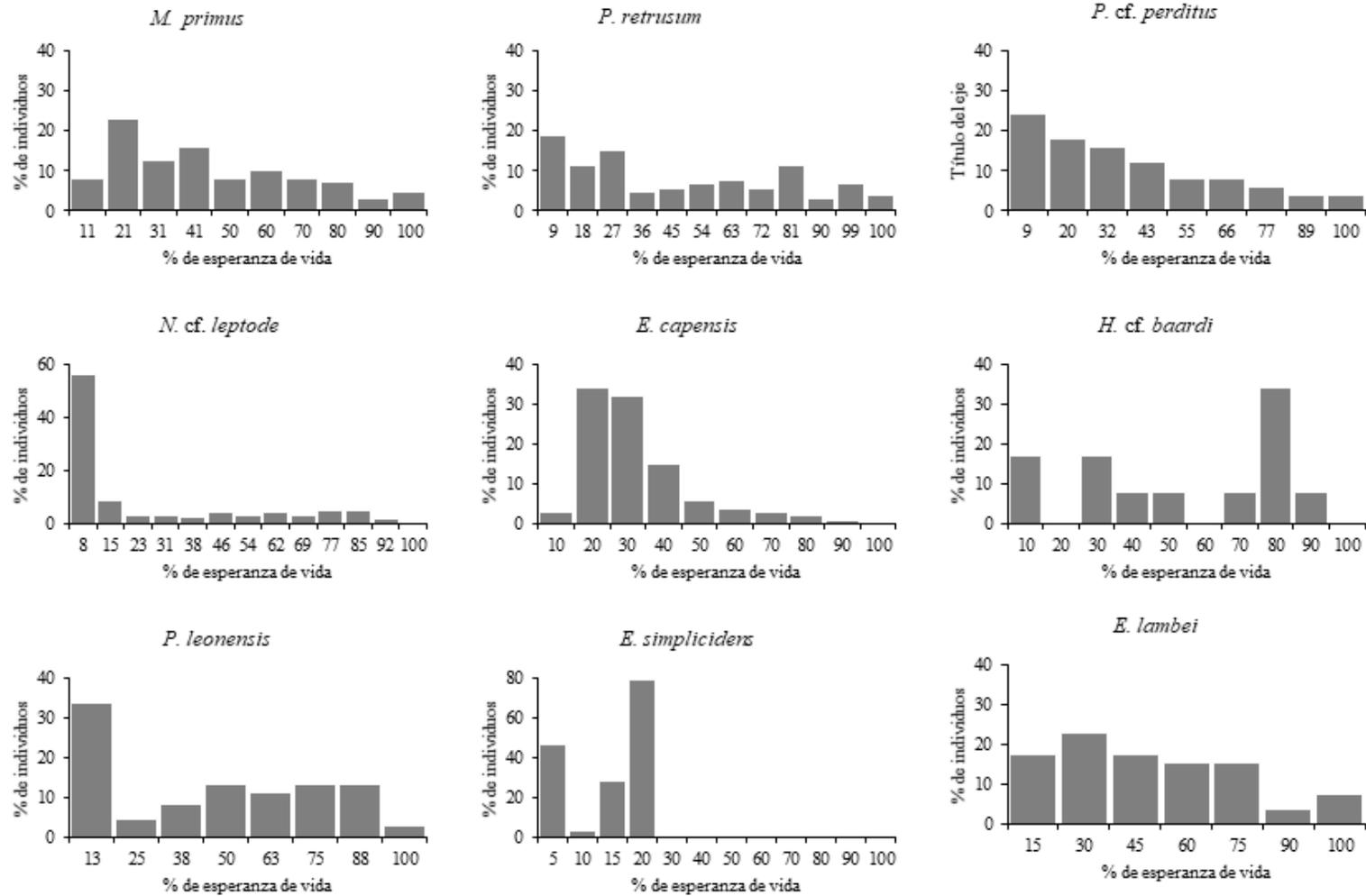


Figura 14. Perfiles de mortalidad de diferentes poblaciones de équidos.

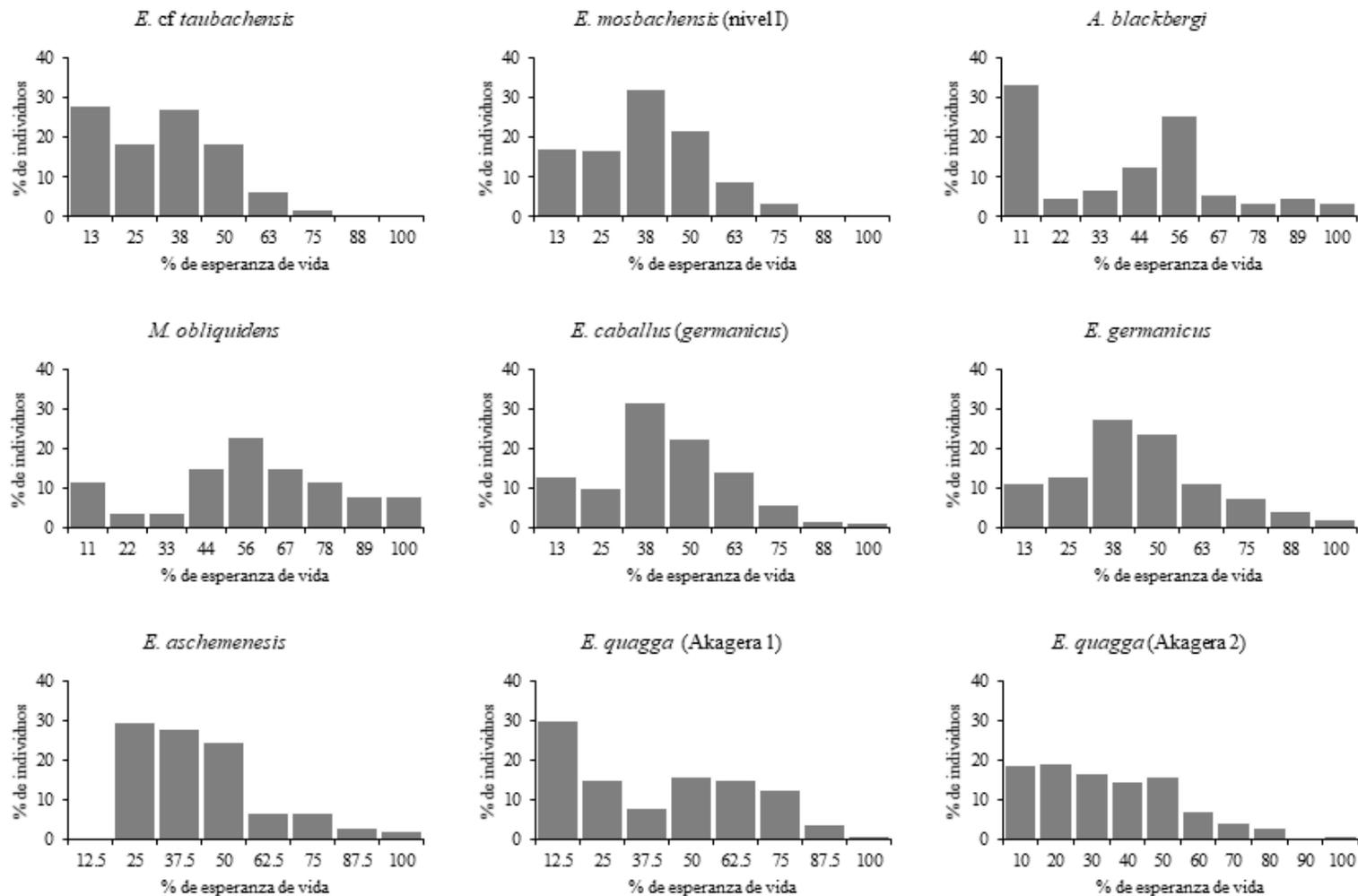


Figura 15. Perfiles de mortalidad de diferentes poblaciones de équidos (continuación).

Tabla de vida de *Miohippus obliquidens*

X	dx	lx	mx	$lxmx$	$xlxmx$	px	sx	kx	ex
0.56	11.50	100.00	0.00	0.00	0.00	88.50	11.50	0.46	5.13
1.12	4.00	88.50	0.00	0.00	0.00	95.48	4.52	0.00	4.67
1.68	4.00	84.50	0.00	0.00	0.00	95.27	4.73	0.57	3.84
2.24	15.00	80.50	0.50	0.40	0.90	81.37	18.63	0.19	2.98
2.80	23.00	65.50	0.50	0.33	0.92	64.89	35.11	0.19	2.44
3.36	15.00	42.50	0.70	0.30	1.00	64.71	35.29	0.12	2.21
3.92	11.50	27.50	0.70	0.19	0.75	58.18	41.82	0.16	1.87
4.48	8.00	16.00	0.70	0.11	0.50	50.00	50.00	0.00	1.50
5.04	8.00	8.00	0.70	0.06	0.28	0.00	100.00		1.00

Tabla de vida *Archaeohippus blackbergi*

X	dx	lx	mx	$lxmx$	$Xlxmx$	sx	qx	kx	ex
0.60	33.30	100.00	0.00	0.00	0.00	66.70	33.30	0.86	3.67
1.20	4.60	66.70	0.00	0.00	0.00	93.10	6.90	0.18	4.01
1.80	6.90	62.10	0.00	0.00	0.00	88.89	11.11	0.26	3.23
2.40	12.60	55.20	0.50	27.60	66.24	77.17	22.83	0.30	2.51
3.00	25.30	42.60	0.50	21.30	63.90	40.61	59.39	0.65	1.96
3.60	5.70	17.30	0.70	12.11	43.60	67.05	32.95	0.22	2.35
4.20	3.40	11.60	0.70	8.12	34.10	70.69	29.31	0.13	2.02
4.80	4.60	8.20	0.70	5.74	27.55	43.90	56.10	0.13	1.44
5.40	3.40	3.60	0.70	2.52	13.61	0.00	94.44	0.00	1.00

Tabla de vida *Parahippus leonensis*

X	dx	lx	mx	$lxmx$	$Xlxmx$	sx	qx	kx	ex
1.13	33.60	100.00	0.00	0.00	0.00	66.40	33.60	0.85	3.69
2.26	4.70	66.40	0.15	9.96	22.51	92.92	7.08	0.25	4.06
3.39	8.40	61.70	0.45	27.77	94.12	86.39	13.61	0.19	3.29
4.52	13.10	53.30	0.45	23.99	108.41	75.42	24.58	0.07	2.65
5.65	11.20	40.20	0.45	18.09	102.21	72.14	27.86	0.07	2.19
6.78	13.10	29.00	0.45	13.05	88.48	54.83	45.17	0.00	1.64
7.91	13.10	15.90	0.45	7.16	56.60	17.61	82.39	0.67	1.18
9.04	2.80	2.80	0.23	0.63	5.70	0.00	100.00	0.00	1.00

Tabla de vida *Merychippus primus*

X	dx	lx	mx	$lxmx$	$Xlxmx$	sx	qx	kx	ex
1.1	8.00	100	0	0	0	92	8	0.46	4.43
2.1	23.00	92	0.46	0.42	0.89	75	25	0.26	3.72
3.1	13.00	69	0.35	0.24	0.74	82	18	0.10	3.61
4.1	16.00	57	0.28	0.16	0.66	72	28	0.30	3.19
5.1	8.00	41	0.20	0.08	0.43	81	19	0.11	3.04
6.1	10.00	33	0.17	0.05	0.33	69	31	0.11	2.52
7.1	8.00	23	0.11	0.03	0.19	66	34	0.05	2.21
8.1	7.00	15	0.07	0.01	0.09	53	47	0.35	1.84
9.1	3.00	8	0.04	0.00	0.03	60	40	0.18	1.60
10.1	5.00	5	0.02	0.00	0.01	0	100	0	1.00
11.1	0.00	0	0.00	0.00	0.00			0	

Tabla de vida *Protohippus* cf. *P. perditus*

X	dx	lx	mx	$lxmx$	$Xlxmx$	sx	qx	kx	ex
0.8	31.00	100.00	0.50	0.50	0.40	69.00	31.00	0.59	3.91
1.8	8.00	69.00	0.62	0.43	0.77	88.41	11.59	0.27	4.22
2.8	15.00	61.00	0.55	0.33	0.94	75.41	24.59	0.00	3.64
3.8	15.00	46.00	0.41	0.19	0.72	67.39	32.61	0.00	3.50
4.8	0.00	31.00	0.28	0.09	0.42	100.00	0.00	0.00	3.71
5.8	8.00	31.00	0.28	0.09	0.50	74.19	25.81	0.00	2.71
6.8	8.00	23.00	0.21	0.05	0.32	65.22	34.78	0.00	2.30
7.8	0.00	15.00	0.14	0.02	0.16	100.00	0.00	0.00	2.00
8.8	15.00	15.00	0.08	0.01	0.10	0.00	100.00	0.00	1.00

Tabla de vida *Pseudhipparion retrusum*

X	dx	lx	mx	lmx	$Xlmx$	px	sx	kx	ex
1	19.00	100.00	0	0	0	81.13	18.87	0.22	5.19
2	11.00	81.00	0.41	0.33	0.66	86.05	13.95	0.12	5.16
3	15.00	70.00	0.35	0.24	0.73	78.38	21.62	0.51	4.84
4	5.00	55.00	0.27	0.15	0.60	91.38	8.62	0.08	4.90
5	6.00	50.00	0.25	0.13	0.63	88.68	11.32	0.07	4.27
6	7.00	44.00	0.22	0.10	0.59	85.11	14.89	0.06	3.68
7	8.00	38.00	0.19	0.07	0.50	80.00	20.00	0.12	3.15
8	6.00	30.00	0.15	0.05	0.36	81.25	18.75	0.30	2.69
9	11.00	25.00	0.12	0.03	0.27	53.85	46.15	0.60	2.08
10	3.00	13.00	0.07	0.01	0.09	78.57	21.43	0.37	2.01
11	7.00	10.00	0.05	0.01	0.06	36.36	63.64	0.34	1.29
12	3.00	3.00	0.02	0.00	0.01	0.00	100.00	0.00	1.00

Tabla de vida *Neohipparion cf. N. leptode*

X	dx	lx	mx	lmx	$Xlmx$	sx	qx	kx	ex
1	55.90	100.00	0.00	0.00	0.00	18.608	81.39	0.81	3.48
2	8.58	44.10	0.23	9.92	19.85	52.288	47.71	0.48	5.63
3	2.86	35.52	0.45	15.98	47.95	100.000	0.00	0.00	5.75
4	2.86	32.66	0.45	14.70	58.79	97.500	2.50	0.03	5.17
5	2.70	29.80	0.45	13.41	67.05	78.791	21.21	0.21	4.58
6	4.40	27.10	0.45	12.20	73.17	87.506	12.49	0.12	3.94
7	3.30	22.70	0.45	10.22	71.51	89.734	10.27	0.10	3.51
8	4.18	19.40	0.45	8.73	69.84	83.519	16.48	0.16	2.94
9	2.86	15.22	0.45	6.85	61.64	76.617	23.38	0.23	2.48
10	4.90	12.36	0.45	5.56	55.62	100.000	0.00	0.00	1.83
11	4.90	7.46	0.45	3.36	36.93	60.647	39.35	0.39	1.38
12	1.98	2.56	0.23	0.58	6.91	34.679	65.32	0.65	1.17
13	0.44	0.58	0.23	0.13	1.70	100.000	0.00	0.00	1.00

Tabla de vida *Equus simplicidens*

X	dx	lx	mx	lmx	$Xlmx$	sx	qx	kx	ex
1	46.40	100.00	0.00	0.00	0.00	53.60	46.40	1.12	2.70
2	3.50	53.60	0.00	0.00	0.00	93.47	6.53	0.91	3.17
3	28.60	50.10	0.34	0.17	0.34	42.91	57.09	0.75	2.32
4	5.07	21.50	0.15	0.03	0.10	76.44	23.56	0.07	3.08
6	4.35	16.43	0.13	0.02	0.08	73.52	26.48	0.05	2.72
8	3.88	12.08	0.11	0.01	0.08	67.90	32.10	0.03	2.34
10	4.12	8.20	0.07	0.01	0.05	49.84	50.16	0.34	1.97
12	1.90	4.09	0.04	0.00	0.01	53.55	46.45	0.23	1.95
14	1.11	2.19	0.02	0.00	0.01	49.40	50.60	0.19	1.78
16	0.71	1.08	0.01	0.00	0.00	34.15	65.85	0.83	1.59
18	0.11	0.37	0.00	0.00	0.00	71.43	28.57	0.40	1.71
20	0.26	0.26	0.00	0.00	0.00	0.00	100.00		1.00

Tabla de vida *Equus capensis*

X	dx	lx	mx	lmx	$Xlmx$	sx	qx	kx	ex
2.4	3.00	100.00	0.00	0.00	0.00	97.00	3.00	1.05	3.27
4.8	34.00	97.00	0.67	0.65	3.10	64.95	35.05	0.03	2.34
7.2	32.00	63.00	0.51	0.32	2.33	49.21	50.79	0.33	2.06
9.6	15.00	31.00	0.29	0.09	0.86	51.61	48.39	0.40	2.16
12	6.00	16.00	0.15	0.02	0.29	62.50	37.50	0.18	2.25
14.4	4.00	10.00	0.09	0.01	0.13	60.00	40.00	0.12	2.00
16.8	3.00	6.00	0.05	0.00	0.05	50.00	50.00	0.18	1.67
19.2	2.00	3.00	0.03	0.00	0.01	33.33	66.67	0.30	1.33
21.6	1.00	1.00	0.01	0.00	0.00	0.00	100.0		1.00
24	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00				

Tabla de vida *Equus altidens*

x	dx	lx	mx	lxmx	xlxmx	sx	qx	kx	ex
2.4	21.00	100.00	0.14	0.14	0.00	79.00	21.00	0.54	3.73
4.8	6.00	79.00	0.22	0.17	0.42	92.41	7.59	0.40	3.46
7.2	15.00	73.00	0.38	0.28	1.33	79.45	20.55	0.12	2.66
9.6	20.00	58.00	0.37	0.21	1.53	65.52	34.48	0.10	2.09
12.0	25.00	38.00	0.22	0.08	0.80	34.21	65.79	0.49	1.66
14.4	8.00	13.00	0.06	0.01	0.10	38.46	61.54	0.90	1.92
16.8	1.00	5.00	0.02	0.00	0.01	80.00	20.00	0.30	2.40
19.2	2.00	4.00	0.01	0.00	0.01	50.00	50.00	0.30	1.75
21.6	1.00	2.00	0.00	0.00	0.00	50.00	50.00		1.50
24.0	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00				1.00

Tabla de vida *Equus hydruntinus*

X	dx	lx	mx	lxmx	Xlxmx	sx	qx	kx	ex
3	20.51	100.00	0.16	0.16	0.00	79.49	20.51	0.60	3.26
4	5.13	79.49	0.24	0.19	0.57	93.55	6.45	0.70	2.84
7	25.64	74.36	0.20	0.15	0.59	65.52	34.48	0.00	1.97
10	25.64	48.72	0.20	0.10	0.68	47.37	52.63	0.05	1.47
22	23.08	23.08	0.19	0.04	0.44	0.00	100.00		1.00

E. lambei

x	dx	lx	mx	lxmx	xlxmx	sx	qx	kx	ex
3	17.31	100.00	0.14	0.14	0.00	82.69	17.31	0.12	3.31
6	23.08	82.69	0.34	0.28	0.84	72.09	27.91	0.12	2.79
9	17.31	59.62	0.38	0.22	1.34	70.97	29.03	0.05	2.48
12	15.38	42.31	0.22	0.09	0.85	63.64	36.36	0.00	2.09
15	15.38	26.92	0.13	0.03	0.42	42.86	57.14	0.60	1.71
18	3.85	11.54	0.03	0.00	0.06	66.67	33.33	0.30	1.67
20	7.69	7.69	0.01	0.00	0.01	0.00	100.00		1.00

Tabla de vida *Equus cf. E. taubachensis*

X	dx	lx	mx	lxmx	Xlxmx	sx	qx	kx	ex
3	27.89	100.00	0.14	0.14	0.00	72.11	27.89	0.18	2.62
6	18.46	72.11	0.41	0.30	0.89	74.40	25.60	0.17	2.24
9	27.15	53.65	0.63	0.34	2.03	49.39	50.61	0.17	1.67
12	18.56	26.50	0.53	0.14	1.26	29.96	70.04	0.47	1.36
15	6.27	7.94	0.48	0.04	0.46	21.03	78.97	0.57	1.21
18	1.67	1.67	0.28	0.00	0.07	0.00	100.00	0.00	1.00

Tabla de vida *Equus mosbachensis*

X	dx	lx	mx	lxmx	Xlxmx	sx	qx	kx	ex
3	16.98	100.00	0.14	0.14	0.00	83.02	16.98	0.01	3.01
6	16.73	83.02	0.41	0.34	1.02	79.85	20.15	0.28	2.42
9	31.91	66.29	0.63	0.42	2.51	51.86	48.14	0.17	1.78
12	21.73	34.38	0.53	0.18	1.64	36.79	63.21	0.39	1.50
15	8.87	12.65	0.48	0.06	0.73	29.88	70.12	0.44	1.35
18	3.25	3.78	0.28	0.01	0.16	14.02	85.98	0.85	1.16
21	0.46	0.53	0.14	0.00	0.01	13.21	86.79	0.82	1.13
24	0.07	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	100.00	0.00	1.00

E. germanicus

X	dx	lx	mx	lxmx	Xlxmx	sx	qx	kx	ex
3	11.39	100.00	0.14	0.14	0.00	88.61	11.39	0.05	3.60
6	12.83	88.61	0.41	0.36	1.09	85.52	14.48	0.33	2.93
9	27.27	75.77	0.63	0.48	2.86	64.01	35.99	0.06	2.26
12	23.62	48.50	0.53	0.26	2.31	51.30	48.70	0.32	1.97
15	11.2	24.88	0.48	0.12	1.43	54.98	45.02	0.60	1.89
18	44.7	13.68	0.28	0.04	0.57	96.73	3.27	1.04	1.61
21	4.10	6.24	0.14	0.01	0.16	34.29	65.71	0.28	1.34
24	2.14	2.14	0.00	0.00	0.00	0.00	100.00	0.00	1.00

Tabla de vida *Equus acheneimensis*

X	dx	lx	mx	$lxmx$	$Xlxmx$	sx	qx	kx	ex
3	29.30	100.00	0.14	0.14	0.00	70.70	29.30	0.02	2.51
6	27.70	70.70	0.41	0.29	0.87	60.82	39.18	0.05	2.14
9	24.50	43.00	0.63	0.27	1.63	43.02	56.98	0.56	1.87
12	6.70	18.50	0.53	0.10	0.88	63.78	36.22	0.00	2.03
15	6.70	11.80	0.48	0.06	0.68	43.22	56.78	0.35	1.61
18	3.00	5.10	0.28	0.01	0.21	41.18	58.82	0.15	1.41
21	2.10	2.10	0.14	0.00	0.05	0.00	100.00	0.00	1.00
24	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	100.00	0.00	0.00	

Tabla de vida *Equus africanus*

x	dx	lx	qx	sx	ex	kx	mx	$lxmx$	$Xlxmx$
4	50.00	100.00	50.00	50.00	2.02	0.42	0.14	0.14	0.00
8	19.00	50.00	38.00	62.00	2.54	0.43	0.40	0.20	0.79
12	7.00	31.00	22.58	77.42	2.79	0.37	0.25	0.08	0.62
16	3.00	24.00	12.50	87.50	2.46	0.22	0.13	0.03	0.36
20	5.00	21.00	23.81	76.19	1.74	0.15	0.07	0.01	0.24
24	7.00	16.00	43.75	56.25	1.13	0.06	0.02	0.00	0.06
28	8.00	9.00	88.89	11.11	0.61	0.90	0.00	0.00	0.00
32	1.00	1.00	100.00	0.00	0.50		0.00	0.00	0.00

Tabla de vida *Equus asinus*

x	dx	lx	qx	sx	ex	kx	mx	$lxmx$	$Xlxmx$
1	20.20	100.00	20.20	79.80	4.06	0.18	0.00	0.00	0.00
2	13.40	79.80	16.79	83.21	3.96	0.31	0.06	0.05	0.05
3	6.60	66.40	9.94	90.06	3.66	0.13	0.06	0.04	0.08
4	8.90	59.80	14.88	85.12	3.01	0.17	0.25	0.15	0.45
6	13.30	50.90	26.13	73.87	2.45	0.17	0.13	0.06	0.26
9	8.90	37.60	23.67	76.33	2.14	0.00	0.19	0.07	0.42
11	8.90	28.70	31.01	68.99	1.65	0.00	0.06	0.02	0.16
12	8.80	19.80	44.44	55.56	1.17	0.00	0.13	0.02	0.27
14	8.80	11.00	80.00	20.00	0.70	0.60	0.13	0.01	0.17
23	2.20	2.20	100.00	0.00	0.50		0.00	0.00	0.00

Tabla de vida *Equus caballus*

X	dx	lx	mx	$lxmx$	$xlxmx$	sx	qx	kx	ex
3.00	9.00	100.00	0.14	0.14	0.00	91.00	9.00	0.26	5.87
6.00	5.00	91.00	0.41	0.37	1.12	94.51	5.49	0.10	5.35
9.00	4.00	86.00	0.63	0.54	3.25	95.35	4.65	0.18	4.60
12.00	6.00	82.00	0.53	0.43	3.91	92.68	7.32	0.07	3.78
15.00	7.00	76.00	0.48	0.36	4.38	90.79	9.21	0.30	3.00
18.00	14.00	69.00	0.28	0.19	2.90	79.71	20.29	0.29	2.20
21.00	27.00	55.00	0.14	0.08	1.39	50.91	49.09	0.02	1.51
25.00	28.00	28.00	0.00	0.00	0.00	0.00	100.00		1.00

Tabla de vida *Equus ferus*

X	dx	lx	mx	$lxmx$	$xlxmx$	sx	qx	kx	ex
3	73.68	100.00	0.14	0.14	0.00	26.33	73.68	1.02	1.84
6	6.98	26.33	0.41	0.11	0.32	73.48	26.52	1.08	3.20
9	0.58	19.34	0.63	0.12	0.73	97.02	2.98	0.83	2.99
12	3.87	18.77	0.53	0.10	0.90	79.38	20.62	0.42	2.05
15	10.12	14.90	0.48	0.07	0.86	32.07	67.93	0.33	1.33
18	4.69	4.78	0.28	0.01	0.20	1.89	98.11	1.72	1.02
21	0.09	0.09	0.14	0.00	0.00	0.00	100.00		1.00
25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00				

Tabla de vida *Equus quagga* (Akagera 1)

X	dx	lx	mx	$lxmx$	$xlxmx$	sx	qx	kx	ex
3	26.69	100.00	0.06	0.06	0.00	73.31	26.69	0.25	3.49
6	14.84	73.31	0.55	0.40	1.21	79.76	20.24	0.28	3.40
9	7.81	58.47	0.52	0.30	1.81	86.64	13.36	0.30	3.01
12	15.63	50.66	0.45	0.23	2.04	69.15	30.85	0.02	2.32
15	14.84	35.03	0.31	0.11	1.30	57.64	42.36	0.07	1.90
18	12.50	20.19	0.18	0.04	0.54	38.09	61.91	0.50	1.57
21	3.91	7.69	0.07	0.01	0.09	49.15	50.85	0.70	1.49
24	0.78	3.78	0.00	0.00	0.00	0.00	20.63		1.00

Tabla de vida *Equus quagga* (Akagera 2)

X	dx	lx	mx	$lxmx$	$xlxmx$	sx	qx	kx	ex
3	38.90	100.00	0.07	0.07	0.00	61.10	38.90	0.29	2.58
6	20.00	61.10	0.46	0.28	0.84	67.27	32.73	0.30	2.59
9	10.00	41.10	0.36	0.15	0.89	75.67	24.33	0.17	2.36
12	14.70	31.10	0.27	0.09	0.77	52.73	47.27	0.19	1.80
15	9.50	16.40	0.14	0.02	0.28	42.07	57.93	0.25	1.52
18	5.30	6.90	0.06	0.00	0.06	23.19	76.81	0.52	1.23
20	1.60	1.60	0.01	0.00	0.00	0.00	100.00		1.00

Tabla de vida *Equus quagga* (Kruger)

x	dx	lx	mx	$lxmx$	$xlxmx$	sx	qx	kx	ex
2	18.50	100.00	0.00	0.00	0.00	81.50	18.50	0.02	3.51
4	19.20	81.50	0.56	0.46	0.91	76.44	23.56	0.07	3.08
6	16.50	62.30	0.49	0.30	1.22	73.52	26.48	0.05	2.72
8	14.70	45.80	0.40	0.19	1.11	67.90	32.10	0.03	2.34
10	15.60	31.10	0.27	0.09	0.68	49.84	50.16	0.34	1.97
12	7.20	15.50	0.14	0.02	0.21	53.55	46.45	0.23	1.94
14	4.20	8.30	0.07	0.01	0.07	49.40	50.60	0.19	1.76
16	2.70	4.10	0.04	0.00	0.02	34.15	65.85	0.65	1.54
18	0.60	1.40	0.01	0.00	0.00	57.14	42.86	0.12	1.57
20	0.80	0.80	0.00	0.00	0.00	0.00	100.00		1.00

Tabla de vida *Equus quagga* (Serengueti)

X	dx	lx	mx	$lxmx$	$xlxmx$	sx	qx	kx	ex
1	14.00	100.00	0.00	0.00	0.00	86.00	14.00	0.06	4.94
3	16.00	86.00	0.59	0.51	0.51	81.40	18.60	0.20	4.58
5	10.00	70.00	0.55	0.38	1.15	85.71	14.29	0.00	4.40
7	10.00	60.00	0.53	0.32	1.59	83.33	16.67	0.10	3.97
9	8.00	50.00	0.44	0.22	1.55	84.00	16.00	0.12	3.56
11	6.00	42.00	0.37	0.16	1.40	85.71	14.29	0.22	3.05
13	10.00	36.00	0.32	0.11	1.26	72.22	27.78	0.00	2.39
15	10.00	26.00	0.23	0.06	0.78	61.54	38.46	0.10	1.92
17	8.00	16.00	0.14	0.02	0.34	50.00	50.00	0.00	1.50
19	8.00	8.00	0.07	0.01	0.10	0.00	100.00		1.00

Tabla de vida *Equus zebra*

x	dx	lx	qx	sx	ex	kx	mx	$lxmx$	$Xlxmx$
0 a 1	27.16	100.00	27.16	72.84	2.68	0.21	0.00	0.00	0.00
1 a 2	16.70	72.84	22.93	77.07	2.50	0.07	0.06	0.00	0.00
2 a 3	19.50	56.14	34.73	65.27	2.09	0.22	0.06	0.05	0.11
3 a 4	11.62	36.64	31.71	68.29	1.94	0.12	0.25	0.32	0.97
5 a 6	8.90	25.02	35.57	64.43	1.61	0.03	0.13	0.19	0.95
7 a 9	9.44	16.12	58.56	41.44	1.22	0.33	0.19	0.27	1.89
9 a 11	4.46	6.68	66.77	33.23	1.25	0.89	0.06	0.11	0.97
11 a 12	0.58	2.22	26.13	73.87	1.74	0.05	0.13	0.00	0.00
13 a 14	0.52	1.64	31.71	68.29	1.18	0.33	0.13	0.03	0.35
15 a 23	1.12	1.12	100.00	0.00	0.50		0.00	0.03	0.41

Tabla de vida *Equus hemionus*

X	dx	lx	mx	$lxmx$	$Xlxmx$	sx	qx	kx	ex
0	5.00	100.00	0.00	0.00	0.00	95.00	5.00	0.00	9.59
1	5.00	95.00	0.00	0.00	0.00	94.74	5.26	0.10	9.04
2	4.00	90.00	0.08	0.07	0.14	95.56	4.44	0.10	8.49
3	5.00	86.00	0.56	0.45	1.35	94.19	5.81	0.20	7.84
4	8.00	81.00	0.24	0.18	0.72	90.12	9.88	0.06	7.26
5	7.00	73.00	0.24	0.16	0.80	90.41	9.59	0.00	6.95
6	7.00	66.00	0.24	0.14	0.84	89.39	10.61	0.07	6.58
7	6.00	59.00	0.10	0.05	0.35	89.83	10.17	0.08	6.24
8	5.00	53.00	0.10	0.05	0.40	90.57	9.43	0.00	5.83
9	5.00	48.00	0.10	0.04	0.36	89.58	10.42	0.10	5.33
10	4.00	43.00	0.40	0.16	1.60	90.70	9.30	0.00	4.84
11	4.00	39.00	0.40	0.14	1.54	89.74	10.26	0.00	4.23
12	4.00	35.00	0.40	0.12	1.44	88.57	11.43	0.12	3.60
13	3.00	31.00	0.50	0.14	1.82	90.32	9.68	0.48	2.94
14	9.00	28.00	0.50	0.10	1.40	67.86	32.14	0.18	2.14
15	6.00	19.00	0.50	0.07	1.05	68.42	31.58	0.34	1.68
16	13.00	13.00	0.00	0.00	0.00	0.00	100.00	0.00	1.00

Tabla de vida *Equus kiang*

x	dx	lx	qx	sx	ex	kx	mx	lxmx	$\sum lxmx$
4	50.00	100.00	50.00	50.00	2.01	0.42	0.26	0.26	0.00
8	19.00	50.00	38.00	62.00	2.52	0.43	0.68	0.34	1.36
12	7.00	31.00	22.58	77.42	2.76	0.37	0.54	0.17	1.34
16	3.00	24.00	12.50	87.50	2.42	0.22	0.32	0.08	0.92
20	5.00	21.00	23.81	76.19	1.69	0.15	0.14	0.03	0.47
24	7.00	16.00	43.75	56.25	1.06	0.11	0.02	0.00	0.06
29	9.00	9.00	100.00	0.00	0.50		0.00	0.00	0.00