



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

**Taxonomía y análisis de mesodesgaste para inferir
el hábito alimentario de *Equus conversidens*
(Mammalia, Perissodactyla) del Pleistoceno tardío del
Estado de Hidalgo.**

**TESIS QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA PRESENTA:**

JAIME PRIEGO VARGAS

Director de tesis: Dr. VICTOR MANUEL BRAVO CUEVAS



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA
COORDINACIÓN DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGIA

M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE CONTROL 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 Jaime Priego Vargas quien presenta el trabajo recepcional de tesis titulado “Taxonomía y análisis de mesodesgaste para inferir el hábito alimentario de *Equus conversidens* (Mammalia, Perissodactyla) del Pleistoceno tardío del Estado de Hidalgo”, 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. Jesús Martín Castillo Cerón

PRIMER
VOCAL:

Dra. Katia Adriana González Rodríguez

SEGUNDO
VOCAL:

Dr. Victor Manuel Bravo Cuevas

TERCER
VOCAL:

Dr. Carlos Esquivel Macías

SECRETARIO: M. en C. Miguel Angel Cabral Perdomo

PRIMER
SUPLENTE:

Dr. Alberto Enrique Rojas Martínez

SEGUNDO
SUPLENTE:

Dr. Gerardo Sánchez Rojas

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

A T E N T A M E N T E
“AMOR, ORDEN Y PROGRESO”
Mineral de la Reforma, Hidalgo a 03 de noviembre de 2009

Biol. Ulises Iturbe Acosta
Coordinador Adjunto de la Licenciatura en Biología



A mis padres **Carlos** y **Josefina** por haberme apoyado en todo momento tanto en lo económico como en lo personal. **Gracias** por todo y una sincera disculpa por aquellos malos momentos que les hice pasar.

A mi hermano **Carlos** por apoyarme, orientarme e impulsarme a seguir adelante, gracias por todos esos sabios consejos. A mi cuñada **Lupita** por su apoyo y en especial a **Julietita** por darnos tantos momentos de felicidad.

Agradecimientos.

Quiero agradecer a todas aquellas personas que fueron parte de mi desarrollo académico y parte de este trabajo de investigación.

Al Dr. Victor Manuel Bravo Cuevas por haberme aceptado como su estudiante de tesis, por guiarme a lo largo de este proceso y por haber compartido sus conocimientos y su tiempo con migo. En particular, quiero agradecerle por confiar en mi y darme la oportunidad de presentar parte de este trabajo en un congreso internacional, así como por hacerme partícipe en la preparación y publicación de un artículo científico; pero quisiera agradecerle aun más el haberme brindado su amistad y ser, más que un excelente tutor, un excelente amigo.

A los miembros del comité de evaluación de este trabajo Dra. Katia Adriana González Rodríguez, M. en C. Jesús Martín Castillo Cerón, M. en C. Miguel Angel Cabral Perdomo, Dr. Carlos Esquivel Macías, Dr. Gerardo Sánchez Rojas y Dr. Alberto Enrique Rojas Martínez, por tomarse el tiempo de revisar esta tesis, por sus atinados comentarios y observaciones que permitieron mejorar este trabajo.

De manera especial quiero agradecer a la Dra. Katia Adriana González Rodríguez por permitirme realizar mi servicio social bajo su tutela.

Al Ph. Florent Rivals del Instituto Catalán de Paleoecología Humana de la Universidad Pública de Terragona, España por los comentarios y sugerencias hechos para el artículo publicado por el Dr. Bravo-Cuevas y un servidor en el 2009, ya que esto ayudo de manera significativa a mejorar las interpretaciones paleobiológicas de este trabajo.

Al Museo de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México y en particular a la Dra. María del Carmen Perrillat coordinadora de la Colección Nacional de Paleontología por permitirme revisar parte del material fósil de *Equus conversidens* de Cedazo, Aguascalientes.

A mis padres por haber costado los gastos para que pudiera asistir al 67th Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology en la ciudad de Austin, Texas.

A mis compañeros de laboratorio Dianita, Nayeli, Claudio por ser muy buenos amigos, y en especial a Ely por soportarme en su casa y ser el apoyo de mi compadre.

Por último, pero no menos significativo, quiero agradecer a mis “compadres” Jorge, Guicho, Iván y Mike por brindarme su amistad y por todos aquellos buenos momentos que compartimos, los cuales de algún modo sirvieron en mi desarrollo personal e hicieron menos difícil mi estancia fuera de casa. Gracias.

Tabla de contenido

I. Resumen.	1
II. Introducción.	2
Panorámica y estudios previos sobre la taxonomía de équidos en Norteamérica.	3
El registro de los équidos del Pleistoceno de México.	4
Interpretación de paleodietas por medio del desgaste dental.	7
III. Justificación del estudio.	11
IV. Objetivos.	12
V. Material y Método.	13
Análisis Taxonómico.	13
Descripción y asignación taxonómica del material craneal.	14
Descripción y asignación taxonómica de los elementos dentales.	18
Molariformes superiores.	19
Molariformes inferiores.	23
Análisis de mesodesgaste.	26
VI. Áreas de estudio.	30
VII. Resultados.	32
Paleontología Sistemática.	32
Material referido.	32
Alcance geocronológico.	34
Distribución geográfica.	34
Descripción.	35
Cráneo.	35
Mandíbula.	36
Molariformes superiores.	37
Molariformes inferiores.	39
Asignación taxonómica del material revisado.	41

Interpretación de paleodieta.	53
Hábito alimentario de <i>Equus conversidens</i> del Pleistoceno tardío del Estado de Hidalgo, centro de México.	62
VIII. Conclusiones.	66
IX. Literatura citada.	67
X. Anexo 1. Tablas de contingencia de <i>ji-cuadrada</i>.	80

Índice de figuras

Figura 1. Registro de équidos pleistocénicos en México.	4
Figura 2. Rasgos configuracionales evaluados en el cráneo (caracteres 1–5).	14
Figura 3. Rasgos configuracionales evaluados en el cráneo (caracteres 7-9).	15
Figura 4. Rasgos configuracionales evaluados en el cráneo (caracter 11).	16
Figura 5. Parámetros métricos evaluados en el cráneo.	17
Figura 6. Nomenclatura de las estructuras de los molariformes superiores.	20
Figura 7. Parámetros configuracionales de los molariformes superiores.	21
Figura 8. Parámetros métricos evaluados en los molariformes superiores.	23
Figura 9. Nomenclatura de las estructuras de los molariformes inferiores.	24
Figura 10. Parámetros métricos evaluados en los molariformes inferiores.	25
Figura 11. Variables típicas que se consideran en el análisis de mesodesgaste.	27
Figura 12. Área de estudio.	30
Figura 13. Comparación a nivel craneal de la muestra de équidos hidalguense y <i>Equus mexicanus</i> del Valle de México.	42
Figura 14. Rasgos configuracionales de la dentadura superior que caracterizan a la muestra de équidos pleistocénicos de Hidalgo.	44
Figura 15. Rasgos configuracionales de la dentadura inferior que caracterizan a la muestra de équidos pleistocénicos de Hidalgo.	49
Figura 16. Comparación de los molariformes inferiores de la muestra de équidos pleistocénicos de Hidalgo y <i>Equus excelsus</i> .	51
Figura 17. Variables de mesodesgaste observadas en los molariformes superiores de <i>Equus conversidens</i> del Pleistoceno de Hidalgo.	54
Figura 18. Diagrama de cluster.	57
Figura 19. Histogramas de comparación.	59
Figura 20. Gráfica de los valores de mesodesgaste y los índices de hipsodoncia.	61

Índice de Tablas.

Tabla 1. Valores de mesodesgaste calculados.	29
Tabla 2. Promedios de los parámetros métricos de los molariformes superiores de la muestra de équidos del Pleistoceno tardío de Hidalgo, el holotipo de <i>Equus conversidens</i> (Owen, 1869), <i>E. conversidens</i> del Valle de México, Texas y Aguascalientes.	45
Tabla 3. Promedios de los parámetros métricos evaluados en los molariformes superiores de la muestra de équidos del Pleistoceno tardío de Hidalgo, <i>Equus mexicanus</i> del Valle de Tequisquiac y <i>Equus excelsus</i> de Aguascalientes.	46
Tabla 4. Promedios de los parámetros métricos evaluados en los molariformes inferiores de la muestra de équidos del Pleistoceno tardío de Hidalgo y <i>Equus conversidens</i> del Pleistoceno del Valle de Tequisquiac, Texas y Aguascalientes.	48
Tabla 5. Promedios de los parámetros métricos evaluados en los molariformes inferiores de la muestra de équidos del Pleistoceno tardío del Estado de Hidalgo y <i>Equus excelsus</i> del Pleistoceno de Aguascalientes y Sonora.	50
Tabla 6. Promedios de los parámetros métricos evaluados en la dentadura inferior de la muestra de équidos del Pleistoceno tardío de Hidalgo y <i>Equus mexicanus</i> del Valle de Tequisquiac.	51
Tabla 7. Molariformes de <i>Equus conversidens</i> del Estado de Hidalgo utilizados en el análisis de mesodesgaste.	53
Tabla 8. Datos de las especies recientes y fósiles utilizadas en el análisis de mesodesgaste.	55
Tabla 9. Distribución de las variables de mesodesgaste y pruebas de ji^2 en especies seleccionadas.	58

RESUMEN

Los équidos fueron un componente importante de las faunas del Pleistoceno de Norteamérica. En México se conocen localidades fosilíferas ubicadas principalmente en la región central del país, de las cuales se ha recuperado una gran cantidad de material perteneciente a este grupo de perisodáctilos. El estudio taxonómico de una parte del registro pleistocénico indica que en el territorio nacional ocurrieron cuatro especies de caballos: *Equus mexicanus*, *E. conversidens*, *E. excelsus* y *E. sp.* La sección de Macromamíferos del Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, alberga numerosos restos fósiles pertenecientes a équidos, recuperados de sedimentos pleistocénicos de origen fluviolacustre que afloran en la parte centro-meridional del territorio hidalguense. La muestra disponible incluye cráneos, mandíbulas, fragmentos mandibulares, series dentales, numerosos dientes aislados, así como algunos elementos postcraneales. El estudio taxonómico detallado de este material permitió reconocer que la configuración craneal y dental de los ejemplares considerados son comparables a las de *Equus conversidens* y, por lo tanto, es que se asignan a esta especie.

De manera independiente se realizó un análisis de paleodieta mediante el método de mesodesgaste extendido, en el cual para fines de comparación se incluyeron 15 especies recientes con hábitos alimentarios conocidos, así como las especies *Equus capensis* y *E. mosbaquensis* del Pleistoceno de Sudáfrica y Francia respectivamente. Los resultados obtenidos indican que la población hidalguense de *E. conversidens* tuvo una dieta hiperabrasiva semejante a la del bisonte de las planicies *Bison bison*. Asimismo, esta información conduce a considerar que durante el Pleistoceno existieron zonas de vegetación abierta cubiertas por pastos en parte de lo que hoy es territorio hidalguense.

INTRODUCCIÓN

Los équidos son perisodáctilos (ungulados de extremidades con dígitos impares) que integran formalmente a la Familia Equidae. En la actualidad están representados por los caballos, asnos y cebras; sin embargo, durante el pasado geológico fueron sumamente diversos y abundantes en comparación a otros grupos de mamíferos del Cenozoico de Norteamérica (MacFadden, 1992). La gran representatividad del registro fósil perteneciente a équidos ha permitido delinear diversos aspectos relacionados con su evolución (Simpson, 1944, 1951; Stirton, 1947; Romer, 1949), biogeografía (Colbert, 1953; Bernor *et al.*, 1980; Woodburne *et al.*, 1981), paleoecología (Shotwell, 1961; Janis, 1984), bioestratigrafía y biocronología (McGrew y Meade, 1938; Stirton, 1939, 1951).

La evolución de los équidos se remonta a los últimos 52 Millones de años (Ma) de la historia del planeta. Durante el Eoceno (54.8 – 33.7 Ma) aparecen las primeras formas de este grupo de perisodáctilos que se incluyen en los géneros *Hyracotherium*, *Orohippus* y *Epihippus*, las cuales se distinguieron por ser de talla pequeña, dientes con corona baja (*i.e.*, braquidontes), fórmula dental típica de los euterios primitivos (I 3/3 C 1/1 P 4/4 M 3/3 = 44 dientes), así como cuatro dígitos en sus extremidades anteriores y tres en las posteriores. En el Oligoceno (33.7 – 23.8 Ma) se conoce a *Meshippus* y *Miohippus*, cuyos representantes exhibieron un incremento en el tamaño corporal y de la corona, así como se observa un desarrollo importante del tercer dígito con una concomitante reducción del primer y último dígitos (MacFadden, 1976, 1992).

Durante el Mioceno (23.8 – 5.3 Ma) los équidos tuvieron una radiación importante que condujo a la diferenciación de los dos principales grupos con corona dental alta (*i.e.*, hipsodontes): los hipariones (formas tridactilares) y los equines (formas

monodactilares); estos últimos conducen a la línea evolutiva de los representantes actuales incluidos en el género *Equus*. Al menos hasta el Plioceno (5.3 - 1.8 Ma) el grupo se mantuvo diverso, dado que para este periodo geológico se conocen por lo menos siete géneros en el subcontinente norteamericano (Hulbert, 1989). A finales del Plioceno y durante el Pleistoceno (1.8 – 0.01 Ma) disminuyó drásticamente su riqueza genérica y sólo se registra al género *Equus*; sin embargo, las formas incluidas en este taxón fueron un componente importante de las faunas pleistocénicas norteamericanas con un registro que incluye alrededor de 20 especies conocidas en numerosas localidades de Canadá, Estados Unidos y México (Winans, 1989; Dalquest y Shultz, 1992; Bell *et al.*, 2004).

Panorámica y estudios previos sobre la taxonomía de équidos en Norteamérica.

Desde mediados del siglo pasado diversos investigadores comenzaron a establecer la taxonomía del registro de équidos del Pleistoceno de Norteamérica (Skinner, 1942; Hibbard, 1955; Mooser, 1959; Dalquest y Hughes, 1965; Harris y Porter, 1980; Kurtén y Anderson, 1980). Cabe señalar aquí, que al menos hasta principios de la década de los noventa la caracterización e identidad específica de las especies reconocidas, se estableció con base en apreciaciones morfológicas pseudo-diagnósticas según criterio del investigador y, por lo tanto, en la mayoría de los casos se eludió tácitamente la variación intraespecífica relacionada con la edad, sexo y/o estado ontogenético. Hace un poco más de un par de décadas, la evaluación sistemática de numerosos rasgos craneales, dentales y/o postcraneales, junto con el establecimiento del rango de variación en algunos complejos de caracteres, reveló que una buena parte de las especies previamente descritas no son válidas (Bennett, 1980; Eisenmann, 1980; Winans, 1985, 1989; Azzaroli, 1998). A

la fecha se continúa con la discusión acerca de la posición e identidad taxonómica del registro de équidos pleistocénicos de Norteamérica, tal es el caso de los trabajos de Arroyo-Cabrales y Johnson (2002), Alberdi *et al.* (2003), así como Carranza-Castañeda y Roldán-Quintana (2007); esto pone de manifiesto que su taxonomía es aún polémica.

El registro de équidos pleistocénicos en México

En México se conocen numerosas localidades pleistocénicas de las cuales se han recuperado restos fósiles pertenecientes a équidos. Las secuencias portadoras consisten fundamentalmente en sedimentos volcanoclásticos y/o fluviolacustres que afloran en una buena parte del territorio nacional (Figura 1).

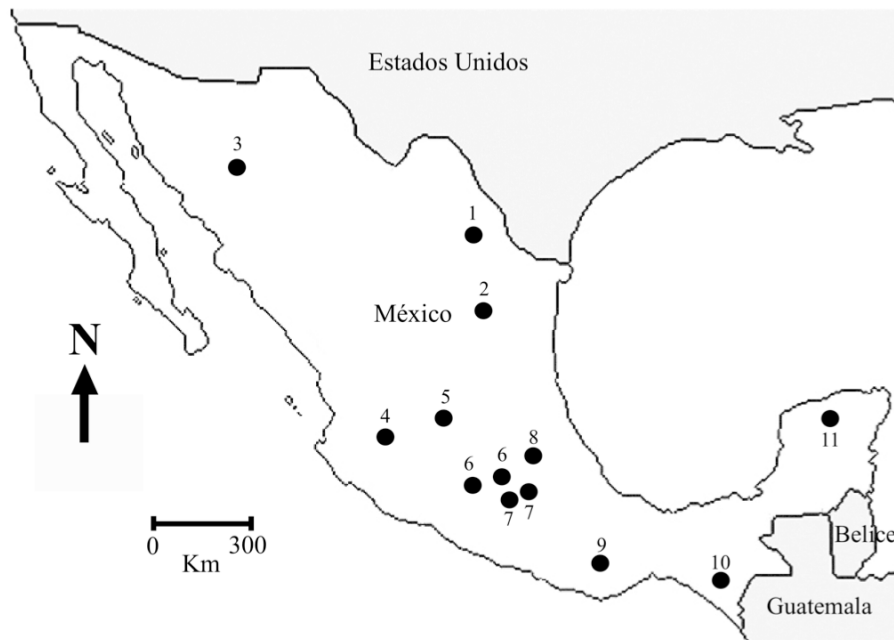


Figura 1. Sitios de los cuales se ha recuperado material fósil de équidos pleistocénicos en México. 1) Cueva de San Josecito, Nuevo León (Arroyo-Cabrales y Johnson, 2003); 2) El Cedral, San Luis Potosí (Alberdi, *et al.*, 2003); 3) Fauna Local “El Golfo” y Cuenca Moctezuma, Sonora (Carranza-Castañeda y Roldan-Quintana, 2007); 4) Fauna Local de Cedazo, Aguascalientes (Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros, 1994); 5) Conjunto faunístico de Chapala, Jalisco; 6) Conjunto faunístico de los valles de Puebla y Tlaxcala; 7) Conjunto faunístico de la Cuenca Hidrográfica de los Valles del Estado de México, Distrito Federal (Ferrusquia-Villafranca, 1978) 8) Hidalgo (Castillo-Cerón *et al.*, 1996), así como de faunas innominadas en los estados de Oaxaca (9), Chiapas (10) y Yucatán (11) (Barrios-Rivera, 1985).

El material óseo fosilizado se comenzó a estudiar a partir de la segunda mitad del siglo XIX. Con relación a esto, destaca el reporte de Owen (1869) en el que se describe por primera vez a la especie *Equus conversidens* con base en fotografías de restos recuperados de sedimentos ubicados en la Cuenca de México. A partir de este momento, diversos investigadores comenzaron a reportar el material de équidos pleistocénicos recuperado de localidades distribuidas en una buena parte de la República Mexicana y hasta finales de la segunda mitad del siglo pasado se consideraba la existencia de 26 especies (Mooser, 1958; Mooser y Dalquest, 1975; Barrios-Rivera, 1985; Álvarez y Ocaña, 1987). En la mayoría de los trabajos realizados, las especies consideradas se incluyen en listados faunísticos que sintetizan la información referente al registro de mamíferos del Pleistoceno de México (*cf.* Ferrusquía-Villafranca, 1978; Barrios-Rivera, 1985; Álvarez y Ocaña, 1987; Carranza-Castañeda y Miller, 1987; Castillo-Cerón *et al.*, 1996; Arroyo-Cabrales y Johnson, 2003; Tovar *et al.*, 2007); sin embargo, carecen de información relevante referente a la localización precisa de los sitios fosilíferos de donde procede el material, la muestra de ejemplares disponible y descripción taxonómica de los mismos, así como argumentación en la que se sustenta la asignación específica propuesta.

Los reportes en los cuales se discute la situación taxonómica de los équidos pleistocénicos de México son escasos. Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros (1994) realizaron un análisis estadístico uni- y bivariado del material fósil de caballos procedente de la localidad Arroyo Cedazo del Pleistoceno de Aguascalientes, en la cual se había considerado la presencia de un complejo de especies integrado por 11 taxones distintos (*cf.* Mooser, 1958). A partir de los resultados obtenidos reconocieron que la muestra disponible podría considerarse como parte de una sola población con un amplio rango de

variación a nivel dental, concluyendo así que el registro debería asignarse a una sola especie, *Equus conversidens*.

Recientemente, Alberdi *et al.* (2003) revisaron material dental y postcraneal recuperado de la localidad Rancho La Amapola del Pleistoceno de San Luis Potosí, mediante análisis de componentes principales y análisis discriminante. Los resultados derivados de este estudio indicaron la existencia de tres especies que se distinguieron fundamentalmente con base en su tamaño, la de mayor talla se asignó a *Equus mexicanus*, la de tamaño mediano a *Equus conversidens* y la más pequeña se distinguió como *Equus* sp. Por otra parte, Carranza-Castañeda y Roldán-Quintana (2007) reportaron la presencia de *Equus conversidens* y *Equus excelsus* en el Pleistoceno de Sonora, a partir de la revisión de material procedente de la cuenca de Moctezuma y de la comparación con ejemplares albergados en las colecciones del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IGM), el Museo del Condado de San Bernardino (San Bernardino County Museum) y el Museo del Condado de los Angeles (Los Angeles County Museum); estos dos últimos museos están ubicados en el estado de California, Estados Unidos. De lo anterior, se concluye que en México durante el Pleistoceno existieron al menos cuatro especies de caballos: *Equus mexicanus*, *E. conversidens*, *E. excelsus* y *E. sp.*

Desde 1990, un grupo de investigadores del Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, lleva al cabo trabajo paleontológico de prospección y rescate en diversas localidades fosilíferas ubicadas en las regiones centro-meridional y suroriental del territorio hidalguense. El resultado de diversas temporadas de campo en estos sitios promisorios, ha permitido recuperar una muestra importante de

restos óseos fosilizados pertenecientes a caballos encontrados en sedimentos pleistocénicos. El material está albergado y forma parte de la sección de Macromamíferos del Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. En un principio, parte de la muestra disponible se asignó acríticamente a la especie *Equus conversidens* (Castillo-Cerón *et al.*, 1996), aunado a esto, antes del presente estudio, el resto de los ejemplares alojados en la colección correspondiente no se habían revisado.

Los hechos antes expuestos ponen de manifiesto la necesidad de realizar un estudio taxonómico del material de équidos pleistocénicos del estado de Hidalgo. Asimismo, una vez establecida la posición taxonómica de los ejemplares considerados, es posible reconocer diversos aspectos paleobiológicos de las poblaciones implicadas; en este caso en particular se considera la interpretación de hábitos alimentarios.

Interpretación de paleodietas por medio del desgaste dental.

En las últimas décadas, una parte de los trabajos paleontológicos que se realizan, están encaminados a establecer condiciones de interacción entre las formas fósiles y su entorno para conocer la estructura y funcionamiento de los ecosistemas antiguos (Webb, 1977; Janis, 1993; Koch, 1998; Cerling y Harris, 1999; MacFadden, 2000; Strömberg, 2005; Hope *et al.*, 2006). Para ello, se han considerado diversos aspectos que permitan entender este tipo de relaciones, tal es el caso de la interpretación de dietas antiguas o paleodietas, que proporcionan información relevante acerca de los recursos alimenticios explotados por los organismos, así como de la disponibilidad y repartición de los mismos durante el pasado geológico. Asimismo, proporciona información valiosa referente al tipo de vegetación y clima que prevaleció en un sitio y tiempo determinado (MacFadden y Cerling, 1994, 1996; Cerling *et al.*, 1997; Connin *et al.*, 1998; Cerling y Harris, 1999;

Fortelius *et al.*, 2002; Strömberg, 2002, 2004; Janis *et al.*, 2004; Kaiser y Schulz, 2006; Retallack, 2007).

De manera tradicional, la interpretación de paleodietas ha involucrado la comparación directa (por principio del actualismo) de hábitos alimentarios entre organismos extintos y actuales, mediante la aplicación de los principios funcionales y mecánicos básicos del aparato masticador, tales como la oclusión y desgaste dental, entre otros (Rensberger, 1973; Rensberger *et al.*, 1984; Fortelius, 1985); lo anterior atiende principalmente a cuestiones tafonómicas, ya que, dada su composición mineralógica los elementos dentales tienen un alto grado de preservación, asimismo constituyen uno de los elementos más abundantes dentro del registro fósil (MacFadden, 1992), y por tal motivo la realización de este tipo de estudios se ha visto favorecida (Fortelius, 1985; Janis, 1990; Fortelius y Solounias, 2000).

Al paso del tiempo, se comenzaron a proponer diversas estrategias metodológicas que permitiesen una caracterización más precisa de los hábitos alimentarios de diversos grupos de organismos fósiles. Entre estos métodos se encuentran los estudios isotópicos de carbono y oxígeno en esmalte dental, que se han convertido en una estrategia ampliamente utilizada en la interpretación de dietas en ungulados fósiles (MacFadden y Cerling, 1996; Feranec, 2003; Hoppe *et al.*, 2004, 2006; Higgins y MacFadden, 2004, Hoppe, 2006). Este tipo de estudios, han permitido realizar caracterizaciones muy detalladas de los recursos vegetales consumidos por los organismos extintos; sin embargo, la aplicación de este método requiere de una infraestructura y equipo específicos que suelen ser costosos y en ocasiones difíciles de utilizar (*cf.* Fortelius y Solounias, 2000).

Por otra parte, los análisis de desgaste dental han sido una de las estrategias metodológicas más utilizadas para la inferencia de dietas antiguas en las últimas dos décadas (Teaford, 1994; Hunter y Fortelius, 1994; Kaiser, 2001; Solounias y Semprebon, 2002), debido a que es posible contabilizar de manera directa el efecto de desgaste que sufren los elementos dentales al interactuar con el alimento (Rivals *et al.*, 2007). Ente estos métodos se encuentran la evaluación del desgaste dental a nivel microscópico denominado formalmente análisis de microdesgaste, el cual consiste en la evaluación del daño producido por efecto de la alimentación en el esmalte dental y que origina rasgaduras y pequeñas fosetas sobre este último, las cuales para poder contabilizarse es necesario revisar bajo el microscopio. Este tipo de análisis proporcionan información de la dieta de un individuo en un estado ontogenético específico (Teaford y Oyen, 1989; Van Valkenburgh *et al.*, 1990; Hayek *et al.*, 1992; Solounias y Semprebon, 2002; Semprebon *et al.*, 2004; Schubert *et al.*, 2006), por tal motivo, esta técnica ha sido aplicada en un gran número de especies de ungulados para conocer si al interior de un linaje existe variación en la dieta asociada a un estado ontogenético en particular (Daegling y Grine, 1994; Maas, 1994; Mainland, 2003; Rivals y Deniaux, 2003); aunado a esto, esta técnica se ha convertido en una de las estrategias metodológicas más utilizadas para establecer preferencias dietarias en homínidos (Puech *et al.*, 1983; Grine, 1986; Lalueza Fox y Pérez-Peréz, 1993).

Recientemente, Fortelius y Solounias (2000) propusieron un método para el análisis de dietas antiguas denominado mesodesgaste. Esta estrategia se basa en la evaluación macroscópica de la morfología que adquieren las cúspides de los molariformes, resultado del desgaste que ocurre al contacto diente con diente (“*attrition*”)

y diente con el alimento (“*abrasion*”). La información derivada del análisis indica la dieta promedio de una población específica en un segmento temporal en particular (Fortelius y Solounias, 2000; Kaiser y Solounias, 2003; Kaiser y Croitor, 2004; Franz-Odendaal y Kaiser, 2003).

El método de mesodesgaste ha sido utilizado en diversos grupos de ungulados tanto recientes como fósiles (*cf.* Fortelius y Solounias, 2000; Croitor y Kaiser, 2002; Franz-Odendaal y Kaiser, 2003; Kaiser y Fortelius, 2003; Kaiser y Franz-Odendaal, 2004). La implementación de esta nueva técnica, ha permitido resolver todas aquellas dificultades que pudiesen presentarse con otros métodos para la inferencia dietaria, no requiere de una infraestructura y equipo especializado para llevarse al cabo, por lo cual resulta muy económico, es relativamente fácil de realizar, y puede aplicarse en muestras pequeñas (más de 10 elementos dentales) (Fortelius y Solounias 2000; Kaiser, 2002). Con relación a esto, existen numerosos trabajos al respecto para especies de équidos del Cenozoico tardío de Eurasia y África (*cf.* Kaiser *et al.*, 2000, 2003; Franz-Odendaal *et al.*, 2003; Kaiser y Solounias, 2003; Bernor *et al.*, 2003, 2004); sin embargo, en México esta línea de investigación se comenzó a explorar muy recientemente en muestras de ejemplares pertenecientes a équidos recuperados de sedimentos volcanosedimentarios del Mioceno Medio del Sureste de México (Bravo-Cuevas y Priego-Vargas, 2009).

JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO.

La posición e identidad taxonómica de los équidos del Pleistoceno de Norteamérica es aún polémica, aunado a esto, la base factual disponible con relación al registro conocido en el territorio nacional es limitada. Debido a esto y al considerar la disponibilidad de una muestra importante de material fósil de caballos recuperado de localidades pleistocénicas ubicadas en la parte centro-meridional del estado de Hidalgo, es que el presente estudio se enmarca en dicha línea de investigación. Por otra parte, dada la relevancia paleobiológica que tiene la interpretación de paleodietas, es que se llevó al cabo un análisis por medio del desgaste dental siguiendo la estrategia metodológica conocida como mesodesgate, el cual a su vez proporciona evidencia objetiva acerca de los recursos explotados por las poblaciones implicadas, así como de la disponibilidad y presencia de los mismos en zonas que ahora forman parte de la región centro-meridional del territorio hidalguense. Aunado a esto, el presente trabajo servirá como base de datos inicial acerca de la interpretación de hábitos alimentarios de una parte del registro de ungulados del Pleistoceno de Hidalgo y del centro de México en conjunto; asimismo, constituirá evidencia objetiva de comparación para estudios posteriores de comunidades y por lo tanto, en la reconstrucción de ambientes terrestres antiguos.

OBJETIVOS.

- ❖ Realizar una revisión y una descripción detallada del material craneal y dental de los équidos del Pleistoceno tardío del Estado de Hidalgo; asimismo establecer y argumentar la identidad taxonómica de la muestra fósil disponible.

- ❖ Conocer los hábitos alimentarios de la población de équidos pleistocénicos que habitaron en lo que ahora es parte de la región centro-meridional del Estado de Hidalgo, Centro de México.

MATERIAL Y MÉTODO.

El desarrollo de la presente investigación involucró dos aspectos principales: el análisis taxonómico y análisis de mesodesgaste.

Análisis taxonómico.

En este estudio se incluye el material craneal y dental perteneciente a équidos pleistocénicos, recuperado de cinco localidades ubicadas en lo que se reconoce formalmente como las áreas San Agustín Tlaxiaca (dos localidades) y Pachuca-Tulancingo (tres localidades) en la porción centro-meridional del territorio hidalguense. El material se recuperó en diversas temporadas de campo realizadas a partir de 1991 por los Maestros en Ciencias Miguel Ángel Cabral Perdomo y Jesús Martín Castillo Cerón, así como recientemente por el Dr. Victor Manuel Bravo Cuevas durante el periodo 2000-2002, profesores investigadores del Museo de Paleontología, Área Académica de Biología, y por el profesor de Inglés Tomas Ángeles Hernández, todos ellos adscritos a la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAEH).

El registro está albergado en la sección de Macromamíferos del Museo de Paleontología de la UAEH. Cada uno de los ejemplares se encuentra catalogado mediante la codificación oficial del museo, que incluye las siglas UAHMP (Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Museo de Paleontología) – Número de catálogo, así como el acrónimo del estado de procedencia (HGO = Hidalgo) – y Número de localidad.

Dicho material consistió en dos cráneos con series dentales completas, un basicráneo, un fragmento de maxilar con palatino y series dentales completas, 12 fragmentos mandibulares y 70 molariformes aislados.

El análisis taxonómico incluyó la descripción sistemática y asignación

taxonómica de los ejemplares considerados. La descripción involucró la evaluación de un conjunto de rasgos (configuracionales y métricos) utilizados en la taxonomía y sistemática actual para la determinación de géneros y especies de équidos (Benett, 1980; MacFadden, 1984; Hulbert, 1989; Hulbert y MacFadden, 1991; Kelly, 1995, 1998).

Descripción y asignación taxonómica del material craneal

Para la descripción del material craneal se siguió la nomenclatura, caracteres y condiciones particulares de Benett (1980). Los rasgos configuracionales incluyeron: 1) presencia y desarrollo de la fosa dorsal preorbital (FDPO); 2) posición de los caninos, 3) configuración del frontal, 4) orientación de la barra postorbital, 5) forma de la cresta lamboidea (Figura 2); 6) desarrollo de la prominencia supraorbital, 7) anchura de la cresta temporal, 8) orientación del meato auditivo externo, 9) presencia de la muesca postglenoidea (Figura 3); 10) complejo basicraneal, 11) posición del complejo mastoideo - paramastoideo (incluye la parte mastoidea del hueso temporal) (Figura 4).

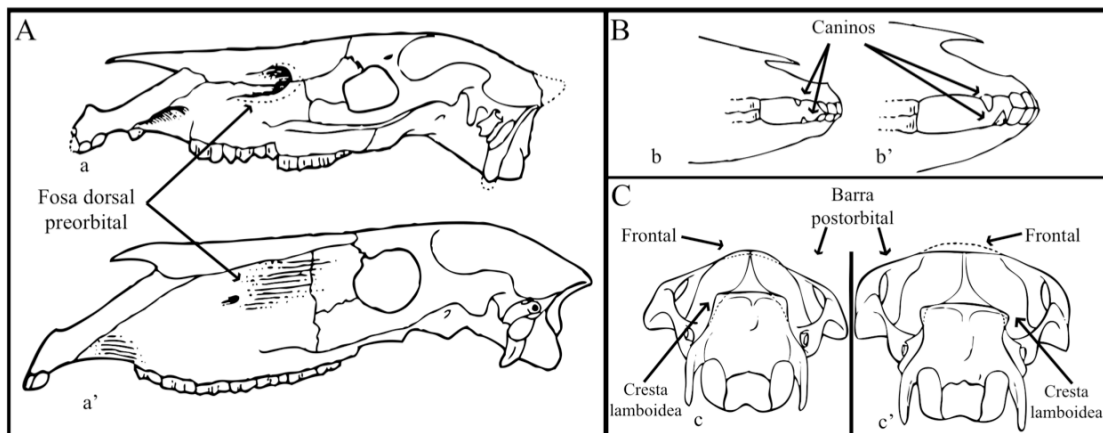


Figura 2. Rasgos configuracionales evaluados en el cráneo (caracteres 1–5). A) Presencia y desarrollo de la Fosa dorsal preorbital (FDPO). a) dibujo en vista lateral de un cráneo de *Dinohippus* con FDPO bien desarrollada; a') dibujo en vista lateral de un cráneo de *Equus* sin FDPO; B) Posición de los caninos con respecto al espacio que existe entre incisivos y premolares. b) Caninos ubicados hacia la parte posterior; b') Caninos ubicados hacia la parte anterior. C) Orientación de la barra postorbital, forma del frontal y configuración de la cresta lamboidea. c) Barra postorbital inclinada, frontal en forma de domo y cresta lamboidea cuadrangular; c') Barra pos-orbital ligeramente inclinada, frontal aplanado y cresta lamboidea trapezoidal.

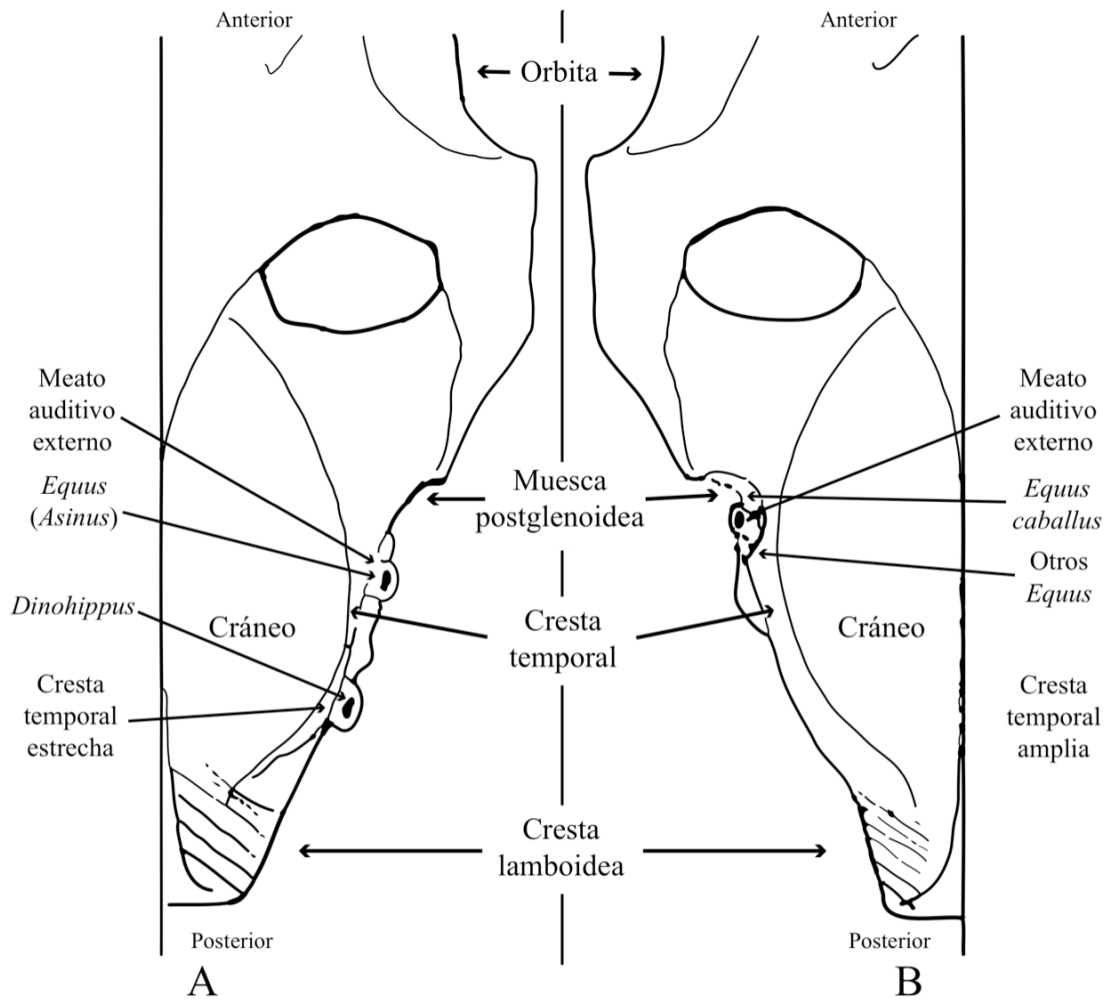


Figura 3. Rasgos configuracionales evaluados en el cráneo (caracteres 7-9). A) Cresta temporal estrecha, sin muesca postglenoidea como en *Equus (Asinus)* y meato auditivo externo orientado hacia la parte posterior del cráneo; B) Cresta temporal amplia, presencia de muesca postglenoidea como en *Equus caballus* y meato auditivo externo orientado hacia la parte anterior del cráneo.

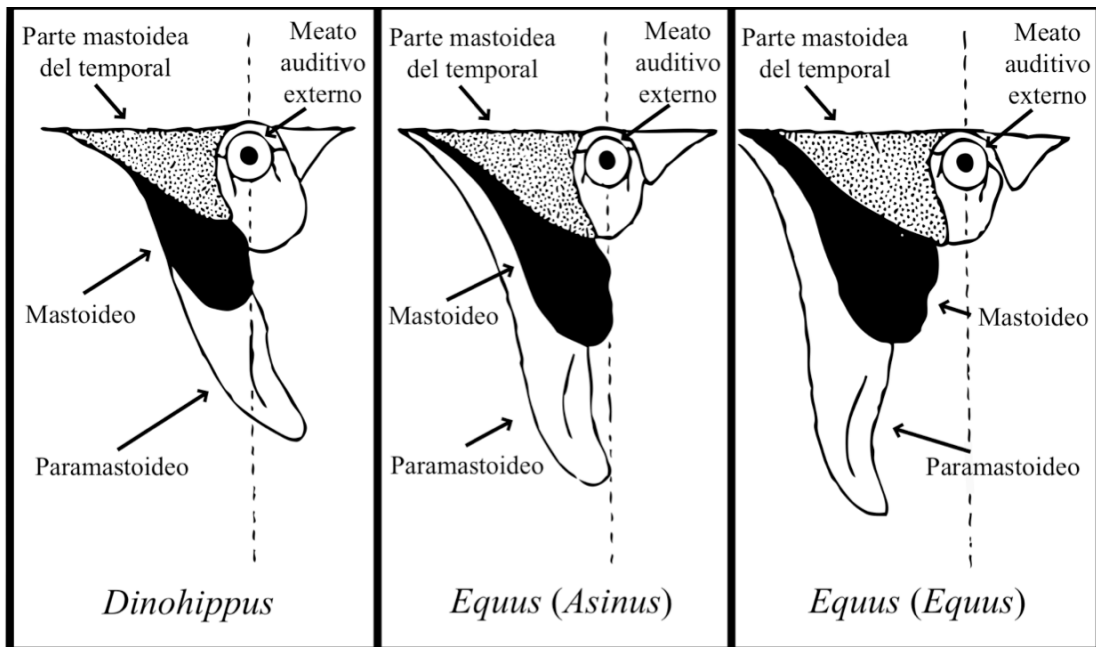


Figura 4. Rasgos configuracionales evaluados en el cráneo (caracter 11). Ubicación del complejo mastoideo – paramastoideo y parte mastoidea del hueso temporal con respecto al meato auditivo externo (MAE). Dinohippus: paramastoideo ubicado posterior al MAE; Equus (Asinus): paramastoideo paralelo al MAE; Equus (Equus): paramastoideo anterior al MAE.

En el caso de los parámetros métricos se determinaron las siguientes medidas (Figura 5):

- Longitud máxima del cráneo (Lmc): medida tomada de la región anterior del premaxilar a la cresta lambdaidea.
- Anchura máxima del cráneo (Amc): medida perpendicular a la longitud máxima, tomada a nivel de las apófisis zigomáticas del hueso frontal.
- Dolicocefalia opistótica (Dco): Proporción entre la longitud máxima del cráneo y la anchura máxima del cráneo.
- Longitud del hocico (Lh): medida tomada desde la parte anterior del premaxilar hasta el borde anterior del P2.
- Longitud nasomaxilar (Lnm): medida tomada desde la parte anterior a la posterior de los nasales.

- Grado de flexión craneal (Gfc): ángulo que forma el basisfenoides con respecto al plano horizontal del cráneo.

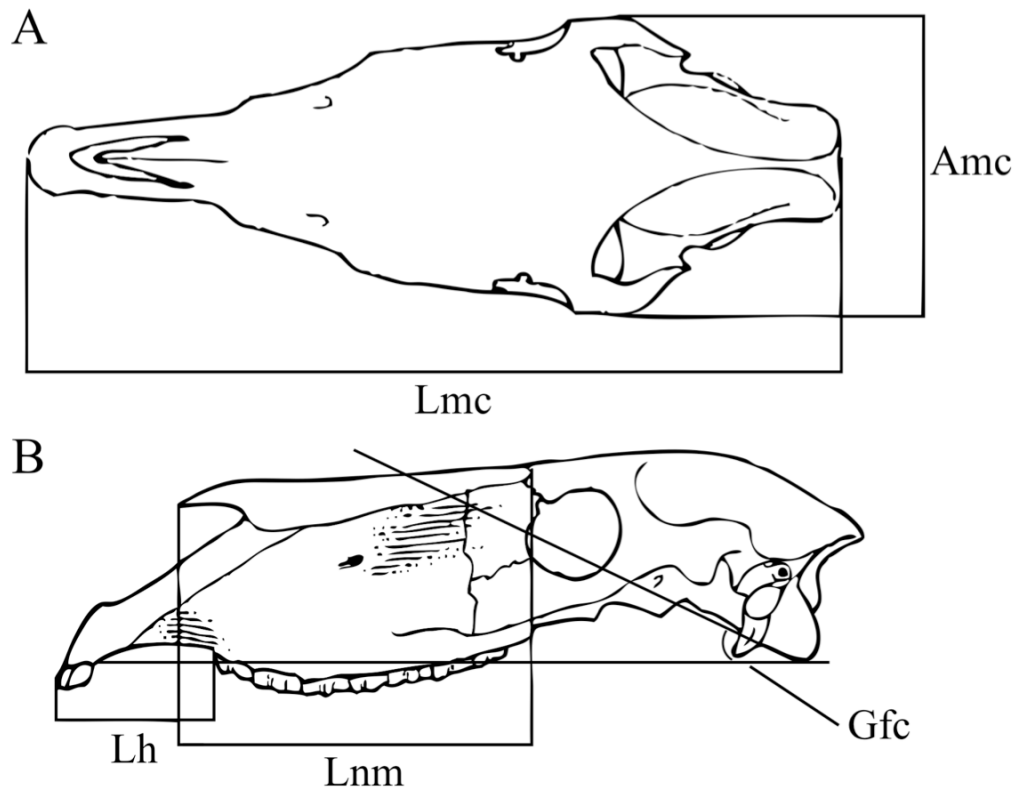


Figura 5. Parámetros métricos evaluados en el cráneo. Dibujo de un cráneo de *Equus* A) Vista dorsal; B) Vista lateral. Lmc = Longitud máxima del cráneo; Amc = Anchura máxima del cráneo; Lh = Longitud del hocico; Lnm = Longitud naso-maxilar; Gfc = Grado de flexión craneal (Modificada de Bennett, 1980; Fig. 5, p. 279).

Las medidas de los parámetros se tomaron con una cinta métrica flexible de 1 m de longitud graduada en centímetros, así como con un calibrador digital electrónico marca General MG con rango de medición 0-150 mm y 0.01 mm de resolución, según el caso.

La asignación taxonómica del material craneal se basó en la comparación de la muestra disponible con cráneos recientes de un asno de la especie *Equus asinus* (OCMP-

532) y una cebra de la especie *Equus zebra* (OCMP-047), así como un duplicado en resina del cráneo del caballo pleistocénico de la especie *Equus mexicanus* (IGM-4009); dichos ejemplares están alojados en la Osteoteca de Comparación del Museo de Paleontología (OCMP) de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Asimismo, se utilizaron descripciones originales e ilustraciones de ejemplares representativos publicadas en Benett (1980).

Descripción y asignación taxonómica de elementos dentales.

Para la descripción de los elementos dentales se consideró la nomenclatura de MacFadden (1984) para premolares (P2/p2, P3/p3, P4/p4) y molares (M1/m1, M2/m2, M3/m3) superiores e inferiores, así como los rasgos y condiciones particulares de Hulbert (1989) y Kelly (1991, 1995). Los parámetros métricos se midieron con un calibrador digital electrónico marca General MG con rango de medición 0-150 mm y 0.01 mm de resolución.

Para la determinación taxonómica de la muestra dental disponible se comparó con el material de *Equus conversidens* de la Fauna El Cedazo, Pleistoceno de Aguascalientes, alojado en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Asimismo, con descripciones originales de especies de équidos, ilustraciones de ejemplares tipo y de elementos dentales representativos de faunas del Pleistoceno de México previamente publicadas en Hibbard (1955); Mooser (1958); Dalquest y Hughes (1965); Reynoso-Rosales (1990); Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros (1994), Cisneros (2005) y Carranza-Castañeda y Roldán-Quintana (2007).

La comparación del material dental se realizó con ejemplares de la misma

posición y desgaste dental, dado que, existe variabilidad morfológica intraespecífica asociada a un estado ontogenético particular (Lance, 1950). Para esto, se estableció el estado de desgaste en cada uno de los ejemplares con base en Kelly (1998: 1-2) como sigue:

- Sin desgastar: el desgaste es insignificante y los ejemplares presentan más del 90% de la altura de la corona original.
- Ligeramente desgastado: el elemento dental comienza a desgastarse y el patrón oclusal es poco distinguible. En este nivel de desgaste el diente presenta alrededor del 90% de la altura de la corona original.
- Sub-moderadamente desgastado: es el periodo en el que ha ocurrido el desgaste suficiente para que el patrón oclusal sea completamente distinguible, en este nivel el diente presenta hasta el 75% de la altura de la corona original.
- Moderadamente desgastado: periodo en el que el diente presenta hasta el 50% de la altura de la corona original.
- Fuertemente desgastado: periodo en el cual el diente conserva hasta el 30% de la altura de la corona original.
- Totalmente desgastado: periodo en el cual el diente presenta menos del 30% de la altura de la corona original.

Molariformes superiores.- La muestra considerada incluyó un total de 39 molariformes aislados, una serie dental molariforme completa y dos series dentales completas. La nomenclatura dental utilizada para molariformes superiores se muestra en la Figura 6.

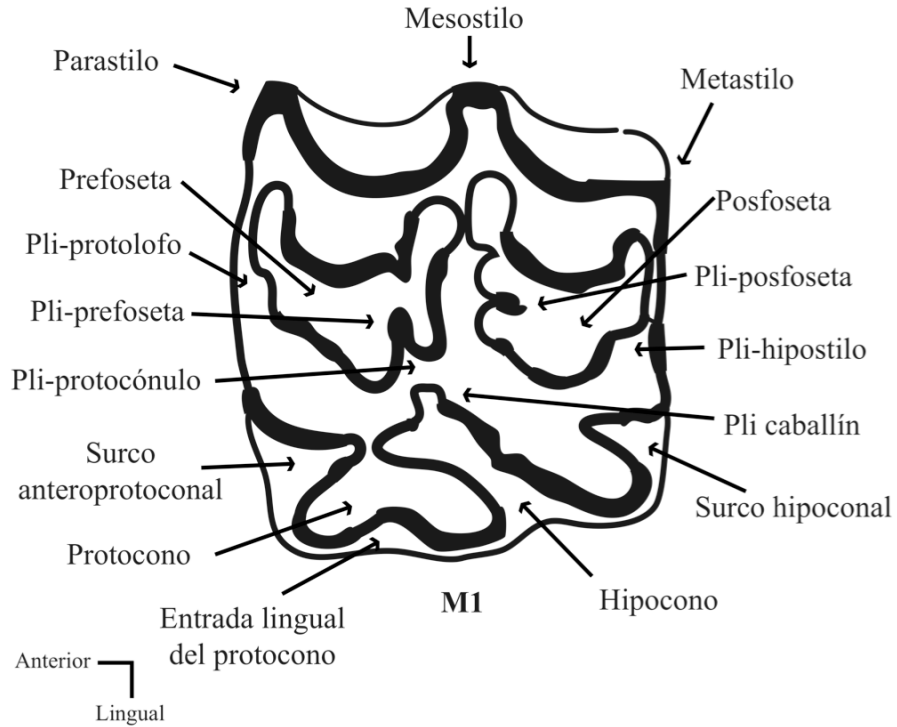


Figura 6. Vista oclusal de un MII en donde se ilustra la nomenclatura dental utilizada para molariformes superiores (MacFadden, 1984; imagen modificada de Evander, 2004).

Los rasgos configuracionales evaluados fueron el grado de curvatura, grado de plicación de las fosetas, forma del protocono y forma del plicaballín (Figura 7); asimismo, se reconoció la profundidad del surco anteroprotoconal y la profundidad del surco hipoconal, así como configuración de los estilos.

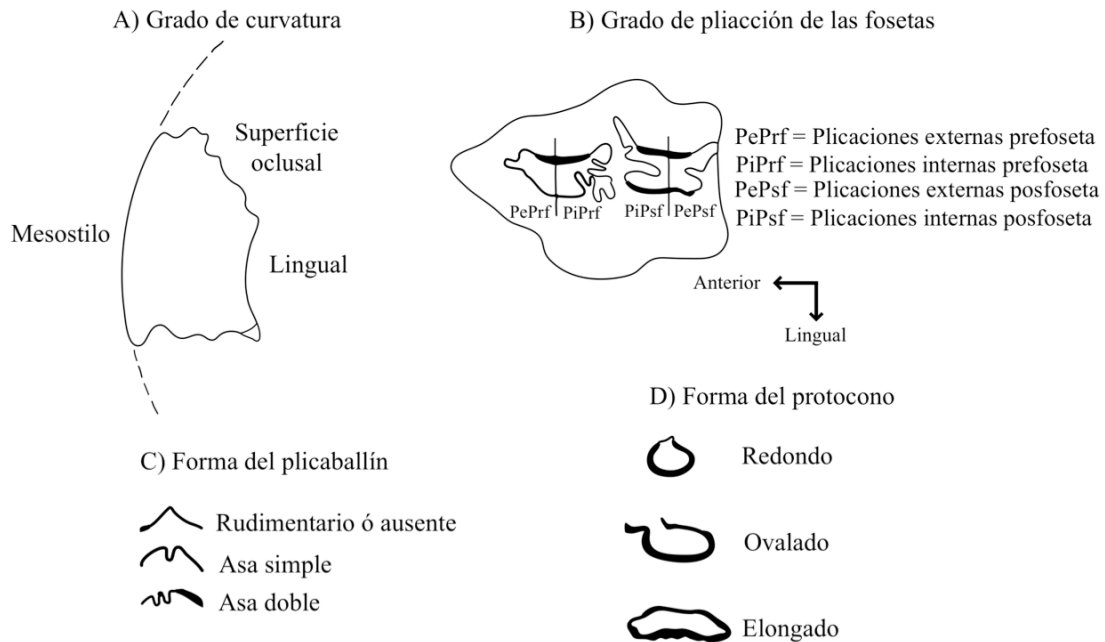


Figura 7. Parámetros configuracionales de los molariformes superiores. A) Grado de Curvatura; B) Grado de complicación de las fosetas; C) Forma del Plicaballín; D) forma del protocono (modificado de Bravo-Cuevas, 2000).

El grado de curvatura se estableció mediante una modificación del método de Downs (1961). En este caso se trazaron sobre papel Bond una serie de círculos concéntricos de diámetro conocido y separados uno de otro cada 10 mm. El radio de curvatura (RC) se determinó al reconocer en cual de los círculos se correspondía el margen posterior (metastilo) de cada uno de los ejemplares dentales. Los grados de curvatura designados son de Kelly (1995, 1998) e incluyen: fuertemente curvo (RC de 1-4 cm), moderadamente curvo (RC de 5-7 cm) y ligeramente curvo (RC > 8 cm) (Figura 7 A).

El grado de complicación de las fosetas se estableció sumando el número total de pliegues sobre los bordes internos y externos de las mismas (Figura 7 B). Por otra parte, la forma del plicaballín se determinó siguiendo la nomenclatura de MacFadden (1984) en rudimentario ó ausente, asa simple, asa doble y ramificado (Figura 7 C).

La forma del protocono se definió como la proporción entre la longitud antero-posterior y la anchura transversa de dicha estructura (LAPr/ATPr), se distinguieron las siguientes categorías con base en Kelly (1995, 1998) (Figura 7 D):

Redondeado (LAPr/ATPr < 1.2).

Ovalado (LAPr/ATPr = 1.2-2.0)

Elongado (LAPr/ATPr = 2.0-3.0)

Los parámetros métricos incluyeron las siguientes medidas (Figura 8):

- Longitud de la serie dental molariforme completa (LSD): medida tomada desde el borde anterior del P2 hasta el borde posterior del M3, excluyendo el cemento.

- Altura de la corona (AC): medida tomada a lo largo del mesostilo desde el ápice hasta la base, sin tomar en cuenta la raíz.

- Longitud antero-posterior (LAP): medida desde el borde anterior del anterostilo (en P2) o parastilo (en el resto de los molariformes), al borde posterior del esmalte del elemento dental.

- Anchura transversa (AT): medida tomada perpendicular a la LAP, desde el mesostilo hasta el borde lingual del protocono.

- Longitud antero-posterior del protocono (LAPr): medida tomada desde el borde anterior del protocono hasta el borde posterior.

- Anchura transversa del protocono (ATPr): medida tomada perpendicular a la LAPr desde el borde labial del protocono hasta el borde lingual.

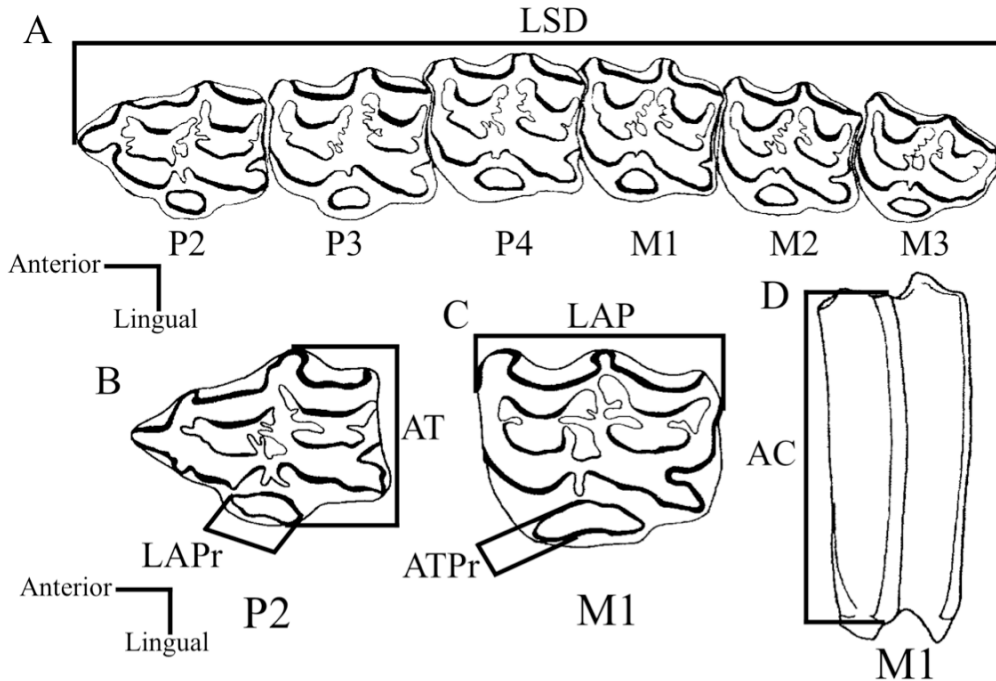


Figura 8. Parámetros métricos evaluados en los molariformes superiores. A) Vista oclusal de una serie molariforme derecha con P2-M3; B) Vista oclusal de un P2D; C) Vista oclusal de un MID y D) Vista labial de un M1. LSD = Longitud de la serie dental completa; LPr = Longitud antero-posterior del protocono; AT = Anchura transversa; LAP = Longitud antero-posterior; ATPr = Anchura transversa del protocono; AC = Altura de la corona (modificada de Bravo-Cuevas, 2000).

Cabe señalar que la hipsodoncia es un rasgo de importancia taxonómica en la caracterización de los équidos, la cual varió significativamente entre los diferentes linajes de caballos del Cenozoico tardío (MacFadden, 1989, 1992). En el presente estudio se determinó el índice de hipsodoncia (IH) como la proporción de la altura de la corona máxima y longitud antero-posterior del M1, es decir, $IH = ACM1/LAPM1$ (*sensu* MacFadden, 1992).

Molariformes inferiores.- La muestra considerada incluyó un total de 26 molariformes aislados, cuatro series dentales molariformes incompletas y seis series dentales molariformes completas. Los rasgos del patrón del esmalte evaluados en la

dentaduras inferior incluyeron: forma del linguaflexido, profundidad del ectoflexido, forma del plicaballínido, complejo metacónido-metastílido, entocónido, desarrollo del protostílido e hipoconúlido (Figura 9).

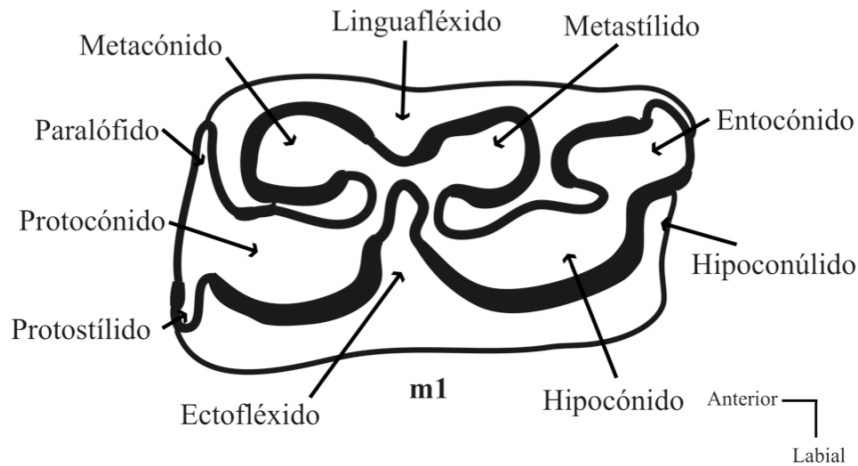


Figura 9. Vista oclusal de un m1D donde se ilustra la nomenclatura dental utilizada para molariformes inferiores (MacFadden, 1984; imagen modificada de Evander, 2004)

En particular, la profundidad del ectoflexido se definió como ligeramente profunda (ectoflexido no rebasa el istmo), moderadamente profunda (el ectoflexido penetra parcialmente el istmo) y profunda (el ectoflexido penetra por completo el istmo). La forma del plicaballínido se determinó con la misma categorización empleada en la dentadura superior.

Por su parte, los parámetros métricos utilizados fueron los siguientes (Figura 10):

- Longitud de la serie dental molariforme completa (lsd): medida desde el borde anterior del paracónido en el p2 hasta el borde posterior del hipoconúlido en el m3.
- Altura de la corona (ac) medida tomada a lo largo del metacónido desde la superficie oclusal hasta la base del diente, sin tomar en cuenta la raíz.

- Longitud antero-posterior (lap): medida desde el paralófidio al hipoconúlido.
- Anchura transversa (at): medida tomada desde el borde labial del metacónido al borde lingual del protocónido, excluyendo el cemento.
- Longitud del complejo metacónido – metastílido (lmm): medida tomada desde el borde anterior del metacónido al borde posterior del metastílido.
- Amplitud del linguaflexido (apl): medida tomada desde el borde posterior del metacónido al borde anterior del metastílido.

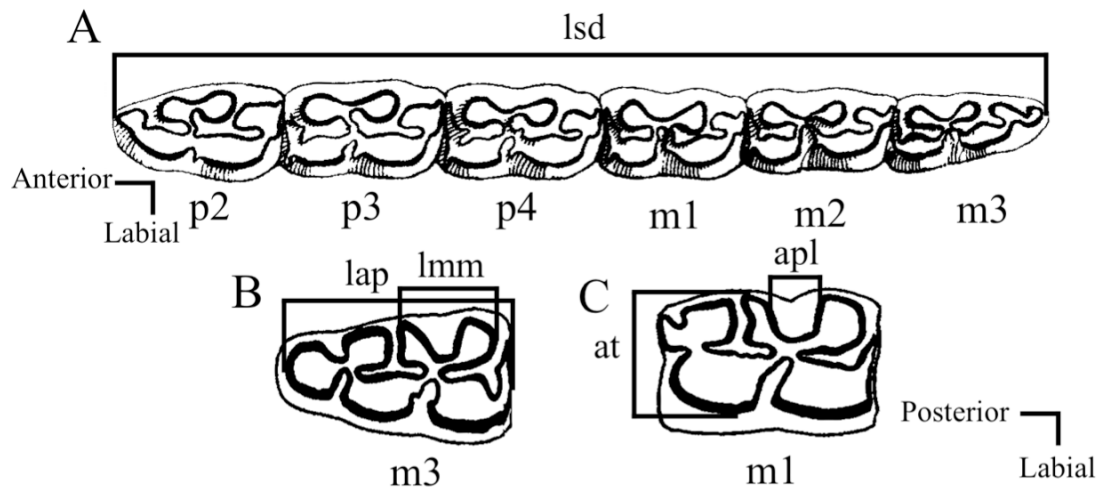


Figura 10. Parámetros métricos evaluados en los molariformes inferiores. A) Vista oclusal de una serie dental molariforme completa con p2 – m3; B) Vista oclusal de un m3D; C) Vista oclusal de un m1D. lsd = Longitud de la serie dental completa; lap = longitud antero-posterior; lmm = longitud metacónido - metastílido; at = anchura transversa; apl = amplitud del linguaflexido (modificado de Bravo-Cuevas, 2000).

ANÁLISIS DE MESODESGASTE.

Fortelius y Solounias (2000) propusieron el análisis de mesodesgaste para la interpretación de paleodietas, que consiste en la evaluación a simple vista del desgaste dental observado en el segundo molar superior (M2), resultado del contacto diente con diente y diente con alimento. Recientemente, Kaiser y Solounias (2003) aplicaron la misma estrategia al resto de las posiciones de molariformes superiores (P4, M1, M2 y M3) y distinguieron como mesodesgaste extendido a esta modificación metodológica. En el presente estudio se implementó este último método para caracterizar los hábitos alimentarios de la muestra fósil disponible, dado que es adecuado para el análisis de muestras pequeñas como la del presente trabajo de investigación.

Para cada uno de los ejemplares considerados en el análisis se evaluaron las variables convencionales de mesodesgaste (*sensu* Fortelius y Solounias, 2000) que incluyen: relieve oclusal (RO) y forma de las cúspides (FC). El relieve oclusal se refiere a la diferencia de altura existente entre las cúspides (paracono y metacono) y los valles que forman al ectolofio en vista lateral; puede ser alto (al) o bajo (bj). La forma de las cúspides (anterior y posterior) se refiere a la configuración del paracono y metacono, que puede considerarse aguzada (a), redondeada (r) o roma (ro) (Figura 11).

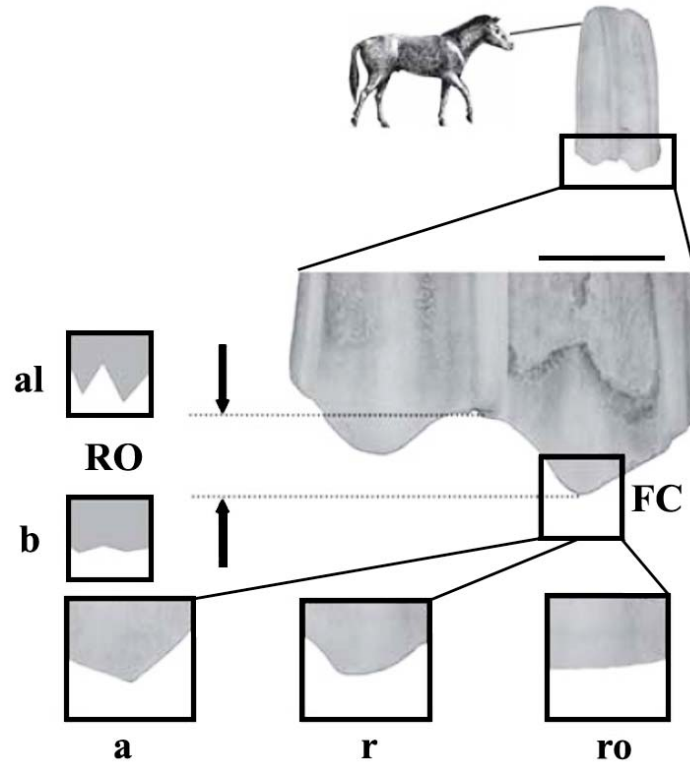


Figura 11. Variables típicas que se consideran en el análisis de mesodesgaste. RO = relieve oclusal; al = alto; b = bajo; FC = forma de la cúspide; a = aguzada; r = redondeada; ro = roma. Escala gráfica = 1cm (modificada de Kaiser y Shultz, 2006).

El método de mesodesgaste permite caracterizar la dieta promedio de una población de herbívoros en particular y por lo tanto, es sensible al desgaste dental. Con base en esto, se excluyeron del análisis dientes sin desgastar, elementos ligeramente desgastados y aquellos en estado de desgaste avanzado (Fortelius y Solounias, 2000; Kaiser *et al.* 2003; Rivals *et al.*, 2007). En consecuencia, para el análisis solamente se seleccionaron elementos dentales en un estado de desgaste moderado (Kelly, 1998: 1-2) y sin intemperizar, que incluyeron 22 molariformes superiores.

Para fines de comparación se consideraron 15 especies de ungulados recientes con hábitos alimentarios conocidos [5 ramoneadores (R), 5 de hábitos mixtos (M) y 5 pacedores (P)] cuyos datos fueron tomados de Fortelius y Solounias (2000: tabla 1, p. 4-

5) y que incluyeron al alce (*Alces alces*), rinoceronte negro (*Diceros bicornis*), venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), rinoceronte de sumatra (*Dicerorhinus sumatrensis*), jirafa (*Giraffa camelopardalis*), gacela de Grant (*Gazella granti*), gacela de Thomson (*Gazella thompsoni*), sirao de sumatra (*Capricornis sumatraensis*), ciervo común o wapití (*Cervus canadensis*), impala (*Aepyceros melampus*), rinoceronte blanco (*Ceratotherium simum*), topi (*Damaliscus lunatus*), cebra de Grevy (*Equus grevyi*), cebra común o de Burchell (*Equus burchellii*) y bisonte americano o de las planicies (*Bison bison*). Asimismo, se incluyeron a las especies fósiles *Equus capensis* y *Equus mosbaquensis* del Pleistoceno de Sudáfrica y Francia respectivamente tomados de Kaiser y Franz-Odendaal (2003).

Se realizó un análisis de cluster de agrupamiento completo (*farthest neighbors*), utilizando el método de amalgamiento de Hartigan (1975), para establecer el grado de similitud en la señal de mesodesgaste entre la población de équidos considerada en este estudio y las especies de comparación. Por otra parte, se aplicó la prueba de *ji*-cuadrada para reconocer la correlación que existe en las frecuencias absolutas del relieve oclusal y la forma de las cúspides entre la muestra considerada y especies seleccionadas (fósiles y recientes). Para ello, se generaron tablas de contingencia (ver anexo) y posteriormente se contrastaron los datos de la muestra de équidos hidalguense y 6 especies seleccionadas (cinco recientes y una fósil). Aunado a esto, se generaron histogramas de frecuencias de las variables relieve oclusal alto y bajo (%a, %b) y forma de la cúspide aguzada, redondeada y roma (%a, %r, %ro), para detectar diferencias en la señal de mesodesgaste. En todos los casos los datos se procesaron en el programa estadístico *Statistica*'98 ® .

Con base en la codificación de Rivals y Semprebon (2006) y Rivals *et al.* (2007), se

determinó el coeficiente o valor de mesodesgaste (VM) para cada una de las especies (recientes y fósiles) incluidas en el análisis. Para tal efecto se calcularon los siguientes coeficientes utilizando los valores de las variables de mesodesgaste (%al, %bj, %a, %r, %ro): 0, combinación de relieve alto y cúspides aguzadas (100% alto y 100% aguzadas); 1, combinación de relieve alto y cúspides redondeadas (100% alto y 100% redondeadas); 2, combinación de relieve bajo y cúspides redondeadas (100% bajo y 100% redondeadas); 3, combinación de relieve bajo y cúspides romas (100% bajo y 100% romas) (Tabla 1).

Tabla 1. Valores de mesodesgaste calculados.

Taxón	% al	% bj	% a	% r	% ro	VM
<i>Alces alces</i>	100	0	100	0	0	0
<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>	100	0	80	20	0	0.2
<i>Giraffa camelopardalis</i>	94	6	73.7	26.2	0	0.286
<i>Alcelaphus buselaphus</i>	43	57	3.2	66.6	28	1.51
<i>Aepyceros melampus</i>	100	0	32.2	64.7	0	0.64
<i>Carpicornis sumatrensis</i>	100	0	45.4	50	4.5	0.545
<i>Cervus canadensis</i>	100	0	47.3	52.6	0	0.52
<i>Bison bison</i>	0	100	0	26.6	73.3	2.73
<i>Ceratotherium simum</i>	0	100	0	72	28	2.28
<i>Equus burchellii</i>	0	100	27	39.3	33.6	2.33
<i>Equus grevyi</i>	0	100	34.4	41.3	24.1	2.24
<i>Odocoileus virginianus</i>	100	0	88.8	11.1	0	0.11
<i>Gazella granti</i>	88	22	50	50	0	0.72
<i>Gazella thompsoni</i>	88	22	55.4	43.1	1.3	0.664
<i>Damaliscus lunatus</i>	20	80	20	60	20	2.2
Équidos pleistocénicos de Hidalgo	0	100	2.2	27.27	70.45	2.7
<i>Equus capensis</i>	71	29	40	50	10	1.39
<i>Equus mosbachensis</i>	21	79	19	54	26	2.06

Los resultados obtenidos se compararon con aquellos previamente publicados en Rivals y Semprebon (2006) mediante una gráfica del coeficiente de mesodesgaste *versus* índice de hipsodoncia, con la finalidad de categorizar el hábito alimentario de las poblaciones implicadas en el presente estudio.

ÁREA DE ESTUDIO

El material objeto de este estudio procede de cinco localidades fosilíferas ubicadas en lo que se distinguen formalmente como las áreas San Agustín Tlaxiaca y Pachuca-Tulancingo (Castillo-Cerón *et al.*, 1996; Bravo-Cuevas, 2002) (figura 12), ubicadas en la porción centro-meridional del estado de Hidalgo.



Figura 12. Mapa en el que se destaca la ubicación del Estado de Hidalgo y se muestran las áreas de las cuales procede el material fósil objeto de este estudio.

En las localidades consideradas afloran rocas volcánicas y volcanosedimentarias del Terciario y Cuaternario (INEGI, 1992). En particular, se reconocen depósitos sedimentarios del Cuaternario formando abanicos aluviales y rellenos de valle, que consisten en arcillas y limos pobremente consolidados con intercalaciones irregulares de gravas volcánicas compuestas por fenoclastos que varían en tamaño de guijarros a bloques y composición intermedia a máfica (Bravo-Cuevas, 2002), de los cuales se ha recuperado material óseo fosilizado perteneciente a reptiles, roedores, osos, lobos, gliptodontes, perezosos terrestres, caballos, camélidos, berrendos, cérvidos, bisontes,

mamuts y mastodontes (Castillo-Cerón *et al.*, 1996; Bravo-Cuevas, 2001, 2002; Cabral-Perdomo, 2001). La presencia de ejemplares pertenecientes al género *Bison*, fósil estratigráfico de la última parte del Pleistoceno, indican que la edad de los estratos portadores es equivalente al Rancholabreano (0.36 – 0.01 Ma) en la Mastocronología Provincial Norteamericana (Bell *et al.* 2004).

Las localidades de las cuales se recupero el material fósil objeto de este estudio incluyen: Las Cajas (HGO-46) sobre el cauce del Río Las Cajas, así como El Barrio (HGO-47) a unos 4 km al norte de la anterior y aledaña a la población homónima, las cuales se encuentran en el área San Agustín Tlaxiaca, la cual se circunscribe a la región centro-meridional del Estado de Hidalgo, entre los 20°04′-20°14′ de latitud Norte y los 98°49′-99°00′ de longitud Oeste.

La localidad Epazoyucan I (HGO-23) se ubica a unos 12 Km al sureste de la ciudad de Pachuca, Epazoyucan II Barranca del Berrendo (HGO-28) a unos 800 metros de la anterior y aproximadamente a 200 metros de la entrada al poblado de Epazoyucan, así como Epazoyucan III Barranca de San Agustín (HGO-29) a 3 km al suroeste de la población antes mencionada; estas localidades se encuentran en el área Pachuca-Tulancingo que forma parte de la Cuenca de México, en el centro-sureste del Estado de Hidalgo y se ubica entre los 20° 00′ y los 20° 15′ de latitud Norte y los 98° 19′ y 98° 50′ de longitud Oeste.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Familia EQUIDAE Gray, 1821

Subfamilia EQUINAE Gray, 1821

Tribu EQUINI Gidley, 1907

Género *Equus* Linnaeus, 1758

Equus conversidens Owen, 1869

4 Figuras y 5 Tablas.

Material referido.-

Localidad HGO 46.- UAHMP-926, basicráneo; Fragmento de maxilar con palatino y serie dental molariforme completa; UAHMP-949, fragmento de mandíbula con las series dentales molariformes completas; UAHMP-935, P2I; UAHMP-2113, M1D; UAHMP-2111, M2I; UAHMP-2110, M2I; UAHMP-2712, fragmento de molariforme superior izquierdo; UAHMP-2113, P2I; UAHMP-902, M1D; UAHMP-507, p4I; UAHMP-903, m2D; UAHMP-937, m2D.

Localidad HGO-47.- UAHMP-1116, cráneo con series dentales completas; UAHMP-957, fragmento de mandíbula con las series dentales p2-m3 izquierda y derecha, parte del i3I y parte del c1I; UAHMP-597, fragmento de mandíbula con las series dentales p2-m3 izquierda y derecha; UAHMP-2114, fragmento de mandíbula izquierda con p4 - m3; UAHMP-1109, fragmento de mandíbula derecha con la serie dental p2-m3, i1, i2, parte del i3D y el c1I; UAHMP-2706, M3D; UAHMP-900, P4I; UAHMP-1125, P3D; UAHMP-2709, P4I; UAHMP-1123a, P4D; UAHMP-1123b, M1D; UAHMP-2711, P4I; UAHMP-2109, M2D; UAHMP-2705, M2I; UAHMP-1124, M3I; UAHMP-2704, m1 - m2I; UAHMP-2708, m3D; UAHMP-2710, p3I.

Localidad HGO 23.- UAHMP-181, p4i; UAHMP-180, fragmento de molariforme inferior izquierdo; UAHMP-179, P3D; UAHMP-409, M3D.

Localidad HGO 28.- UAHMP-509, cráneo completo con series dentales completas; UAHMP-403, fragmento de mandíbula derecha con p3 - m3; UAHMP-508, fragmento de mandíbula derecha con p2-m2; UAHMP-950, fragmento de mandíbula derecha con la serie dental molariforme completa y parte del c1; UAHMP-943, M3D; UAHMP-941, P2D; UAHMP-942, P4I; UAHMP-314, P4D; UAHMP-317, M3D; UAHMP-939, M2D; UAHMP-905, P3D; UAHMP-901, M1I; UAHMP-909, M1D; UAHMP-319, M1I; UAHMP-320, M3I; UAHMP-945, m2D UAHMP-390, m3D; UAHMP-215, p3I; UAHMP-353, p4I; UAHMP-944, m3I; UAHMP-326, m3D; UAHMP-322, fragmento de molariforme inferior; UAHMP-940, fragmento de un molariforme superior derecho; UAHMP-318, fragmento de un molariforme inferior izquierdo; UAHMP-325, fragmento de molariforme inferior derecho; UAHMP-323, fragmento de molariforme inferior derecho; UAHMP- 316: fragmento de molariforme superior.

Localidad HGO 29.- UAHMP-504, fragmento de mandíbula derecha con la serie dental p2-m3; UAHMP-417, P4I; UAHMP-491, M1I; UAHMP-415, M1I; UAHMP-510, M3D; UAHMP-574, fragmento de molariforme superior; UAHMP-513, fragmento de molariforme superior; UAHMP-497, fragmento de molariforme superior; UAHMP-418, p4I; UAHMP-495, p4D; UAHMP-932, p3I; UAHMP-414, fragmento mandibular izquierdo con m2 - m3I; UAHMP-416, m3I; UAHMP-493, fragmento de molariforme inferior; UAHMP-511, fragmento de molariforme inferior recién eructado; UAHMP-512, p2.

Alcance geocronológico.- Irvingtoniano – Rancholabreano (1.35 Ma – 10 ka) (Bell *et al.*, 2004).

Distribución geográfica.- La información disponible indica la presencia de *Equus conversidens* en sedimentos pleistocénicos de la parte suroccidental de Canadá y la parte medio-oeste de Estados Unidos. En nuestro país se distribuyó a lo largo del territorio, se cuenta con registros que indican su presencia en sedimentos rancholabreanos de la parte norte del país, también en sedimentos pleistocénicos del centro de México, así como, en sedimentos irvingtonianos al sur del país. Aunado a esto, existen menciones de la presencia de esta especie en secuencias pleistocénicas de Centroamérica (Kurtén y Anderson, 1980; Azzarolli, 1998; Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros, 1994; Alberdi et al., 2003; Cisneros, 2006; Carranza-Castañeda y Roldan-Qintana, 2007).

Descripción

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

El cráneo tiene una longitud de aproximadamente 570 mm, está alargado antero-posteriormente y comprimido dorso-ventralmente. La anchura total es en promedio de 230 mm y representa más del 40 % de la longitud antero-posterior, carece de dolicocefalia opistótica. El diastema es largo con una longitud de 59 mm. Los caninos están más cercanos al I3 y más alejados del P2 en el espacio existente entre estos elementos dentales. La serie de los incisivos es recta.

El hocico es corto y ocupa menos del 25% de la longitud antero-posterior del cráneo. Los huesos nasales tienen una configuración semejante a un triángulo isósceles, son alargados y ocupan aproximadamente el 15% de la longitud total del cráneo; en UAHMP-509 la porción anterior de estos elementos está rota. La longitud nasomaxilar representa menos del 25% de la longitud antero-posterior del cráneo y, por lo tanto, el rostro es poco profundo. Los ejemplares evaluados carecen de fosa dorsal preorbital. La cresta facial es robusta y en UAHMP-1116 está rota en su porción anterior. La prominencia supraorbital está bien desarrollada en UAHMP-509, mientras que UAHMP-1116 carece de esta estructura; el frontal es plano. La apófisis zigomática del hueso temporal es redondeada y robusta. La barra postorbital está inclinada unos 25° con respecto al plano horizontal del cráneo.

El complejo mastoideo - paramastoideo y parte mastoidea del hueso temporal están en posición anterior al meato auditivo externo, mientras que el tubo del meato

auditivo externo esta posterior a los glenoides y dirigido hacia la parte posterior del cráneo. La muesca postglenoidea se localiza anterior al meato auditivo externo, mientras que la cresta temporal es estrecha. La flexión craneal es fuerte, dado que, el ángulo que forma el basisfenoides con respecto al plano horizontal de la serie dental molariforme es mayor a 15°. La cresta lamboidea es trapezoidal. El complejo basicraneal es grande, considerando que la cresta lamboidea, occipucio y cóndilos occipitales ocupan más del 60% del basicráneo.

En el ejemplar UAHMP-509 los caninos son pequeños, esbeltos y rectos, mientras que en UAHMP-1116 son grandes, robustos y ligeramente curvados hacia la parte posterior del cráneo. Con base en la configuración y desarrollo de los caninos, se propone que UAHMP-509 pertenece a un individuo hembra y UAHMP-1116 a un individuo macho, dado que, en équidos se ha observado que los macho se distinguen por tener caninos mucho más desarrollados que las hembras; en algunos casos, estas últimas llegan a carecer de caninos (Berger, 1986; MacFadden, 1992)

Mandíbula.- La mandíbula es robusta y alargada antero-posteriormente. La serie de los incisivos es recta y los caninos están en posición anterior al espacio existente entre los incisivos y el p2. El diastema es largo con una longitud que va de 59.66 a 65.60 mm. La longitud de la serie dental p2 – m3 va de 142.13 mm a 164.19 mm. La altura de la mandíbula al nivel de la pared posterior del p4 y pared anterior del m1, va de los 81.20 mm a los 94.74 mm.

Molariformes superiores. Los molariformes superiores son fuertemente hipsodontes (IH=2.9), ligeramente curvos (RC= 8), con una amplia cobertura de cemento (grosor promedio de 2.21 mm). La longitud de la serie dental P2-M3 es de 150 mm, la altura de la corona del cuarto premolar superior sin desgastar es de 71 mm. El parastilo y el mesostilo están bien desarrollados, son cuadrangulares en los premolares y redondeados en los molares; el metastilo es menos evidente y de configuración cuadrangular. El P2 es el elemento dental más grande y el M3 el más pequeño de los molariformes. Los premolares P3 y P4 son rectangulares, mientras que los molares M1 y M2 son subcuadrangulares. El protocono está unido al protocono a todo lo largo de la altura de la corona, es de configuración elongada (promedio de la proporción $LAPPr/ATPr = 2.65$), tiene una entrada lingual, que es más evidente en los premolares que en los molares; únicamente en el ejemplar UAHMP-415 se observa el protocono aislado en un estado de desgaste moderado. Las fosetas están elongadas antero-posteriormente y ligeramente plegadas con una a dos plicaciones sobre los bordes internos y externos.

En el P2 el anterostilo es pequeño con una longitud que ocupa menos del 10% de la longitud antero-posterior del diente. El pli protocono es profundo y estrecho, en UAHMP-2706 y UAHMP-1116 es ligeramente profundo y estrecho, mientras que en UAHMP-941 no se observa esta estructura. El pli hipostilo es profundo y estrecho, en UAHMP-941 y UAHMP-1116 es ligeramente profundo y estrecho; el pliprotonulo está moderadamente desarrollado. La pli prefoseta es moderadamente profunda y estrecha, mientras que en UAHM-1116 y UAHMP-2706 es ligeramente profunda. La pli postfoseta es moderadamente profunda, salvo en UAHMP-SN D y UAHMP-509 que es profunda. El surco hipoconal es profundo durante las primeras fases de desgaste y disminuye en

profundidad en un estado de desgaste moderado; sólo en UAHMP-2706 y en UAHMP-941 se observa la formación de una foseta hipoconal al momento del cierre del surco hipoconal. El surco anteroprotoconal se observa únicamente en UAHMP-1116 y UAHMP-509 y es ligeramente profundo y amplio; sin embargo, el resto de los P2 que integran la muestra estudiada carecen de esta estructura. El plicaballín es simple, moderadamente desarrollado en las primeras fases de desgaste y disminuye en tamaño en un estado de desgaste moderado; sólo en los ejemplares UAHMP-594 y UAHMP-1116 no se observa esta estructura.

En P3 y P4 el pli protolofa es moderadamente profundo y únicamente en los ejemplares UAHMP-179 y UAHMP-594 no se reconoce esta estructura. El pli hipostilo es moderadamente profundo y disminuye en profundidad a medida que el diente se desgasta, en los ejemplares UAHMP-2711 y UAHMP-417 no se observa esta estructura. El pli protoconulo está moderadamente desarrollado y disminuye en tamaño conforme se desgasta el diente, únicamente UAHMP-905 no presenta el pli protoconulo. La pli prefoseta y pli postfoseta son ligeramente profundas y estrechas. El surco hipoconal se vuelve más profundo conforme se desgasta el diente, mientras que el surco antero protoconal es profundo y amplio. El plicaballín es simple y está ligeramente desarrollado, únicamente en el ejemplar UAHMP-314 es doble, mientras que en los ejemplares UAHMP-509 y UAHMP-1125 está bien desarrollado; en UAHMP-594 no se observa esta estructura.

El patrón oclusal de M1 y M2 es semejante al de los premolares en cuanto a la profundidad de la pli prefoseta y pli posfoseta, profundidad del surco hipoconal y surco antero protoconal, así como en tener un plicaballín simple y ligeramente desarrollado. Sin

embargo, difieren principalmente en la profundidad del pli protofofo y pli hipostilo; en este caso ambas estructuras son ligeramente profundas y pueden no estar presentes como en los ejemplares UAHMP-939, UAHMP-595, UAHMP-1116, UAHMP-319 y UAHMP-909. El pli protoconulo esta ligeramente desarrollado y los ejemplares UAHMP-Sn B, UAHMP-2705, UAHMP-901, UAHMP-909 y UAHMP-594 carecen de esta estructura.

Por otro lado, en el M3 se observa un patrón oclusal semejante al del resto de los molariformes; sin embargo, el pli protofofo y el pli protoconulo no se observan en la mayor parte de la muestra, mientras que el surco hipoconal se vuelve menos profundo a medida que el diente se desgasta.

Molariformes inferiores.- Los molariformes inferiores tienen una amplia cobertura de cemento (grosor promedio de 2.13mm). La longitud de la serie dental p2-m3 es en promedio de 147.71mm, la altura de la corona del m1 sin desgastar es de 60.15 mm; sin embargo, existe un m2 con altura de la corona de 73.78, lo cual sugiere que los molariformes pudieron haber presentado esta altura en las primeras fases de desgaste. El complejo metacónido - metastílido esta expandido, tiene una longitud de más del 50% de la longitud antero-posterior del diente. El p2 es el elemento dental más grande y el m3 el más pequeño de los molariformes. Los premolares p3 y p4 son rectangulares, mientras que los molares m1 y m2 son subcuadrangulares. El linguaflexido es amplio y en la mayoría de los ejemplares tiene forma de “V” y solo en algunos casos tiene forma de “U” como en UAHMP-945, UAHMP-937, UAHMP-390 y UAHMP-597. El metacónido y el metastílido son subiguales en tamaño, el metacónido es lobular y el metastílido es aguzado; el borde posterior del metastílido y el borde anterior del entocónido son rectos y

paralelos entre si, el entocónido es lobular y únicamente en el ejemplar UAHMP-597 esta estructura es subcuadrangular. El protocónido e hipocónido son amplios, subcuadrangulares y los bordes labiales de estas estructuras son rectos. En los premolares el ectofléxido es moderadamente profundo, mientras que en los molares el ectofléxido es profundo.

En el p2 el paracónido es pequeño, con una longitud que ocupa menos del 10% de la longitud antero-posterior del diente, los bordes linguales del metacónido y metastílido son aguzados, el istmo es estrecho, el plicaballínido es simple y esta bien desarrollado, carecen de protostílido, el hipoconúlido es ligeramente profundo y amplio.

En p3 y p4 el borde lingual del metacónido es lobular y únicamente en los ejemplares UAHMP-597 y UAHMP-508 este borde es aguzado; el borde lingual del metastílido es aguzado. El istmo es moderadamente amplio, el plicaballínido es simple y ligeramente desarrollado, el protostílido está ligeramente desarrollado, el hipoconúlido es moderadamente profundo.

El patrón oclusal de m1 y m2 es semejante al de los premolares y únicamente difieren en que los bordes linguales del protocónido e hipocónido son ligeramente convexos, así como carecen de protostílido.

El m3 se distingue del resto de los molariformes por presentar un hipoconúlido profundo.

Asignación taxonómica del material revisado.

La configuración craneal de los ejemplares considerados en el presente estudio es comparable a la del género *Equus* en la configuración y desarrollo de la fosa dorsal preorbital, tamaño del cráneo y posición de los caninos (Bennett, 1980; MacFadden y Carranza-Castañeda, 2002).

Por otra parte, la combinación de caracteres craneales que distinguen a la muestra hidalguense se corresponde a la propuesta para *E. conversidens*, dado que, en ambos casos el cráneo es relativamente ancho, carece de dolicocefalia opistótica, hocico corto y rostro poco profundo, frontal aplanado y fuertemente flexionado, barra postorbital ligeramente inclinada, complejo mastoideo - paramastoideo y parte mastoidea del temporal paralelos al meato auditivo externo, meato auditivo externo orientado hacia la parte posterior del cráneo, cresta temporal estrecha, así como cresta lambdoidea de configuración trapezoidal (Bennett, 1980).

Bennett (1980) considera que el cráneo de *Equus conversidens* se distingue por carecer de prominencia supraorbital. Con relación a esto, el ejemplar UAHMP-509 (cráneo de un individuo hembra) presenta una prominencia supraorbital bien desarrollada, mientras que en el ejemplar UAHMP-1116 (cráneo de un individuo macho) no se observa esta estructura, en consecuencia, es probable que esta diferencia este asociada a variación intraespecífica relacionada con el sexo, lo cual conduciría a considerara que los individuos machos carecieron de prominencia supraorbital. La disponibilidad y revisión de material craneal adicional permitirá eventualmente soportar o reconsiderar esta interpretación.

La especie *Equus mexicanus* se distingue de la muestra hidalguense por presentar

un cráneo de mayor tamaño (aproximadamente un 20% más grande), rostro profundo (la longitud naso-maxilar ocupa más del 25% de la totalidad del cráneo) y cresta lamboidea de configuración cuadrangular (Figura 13).

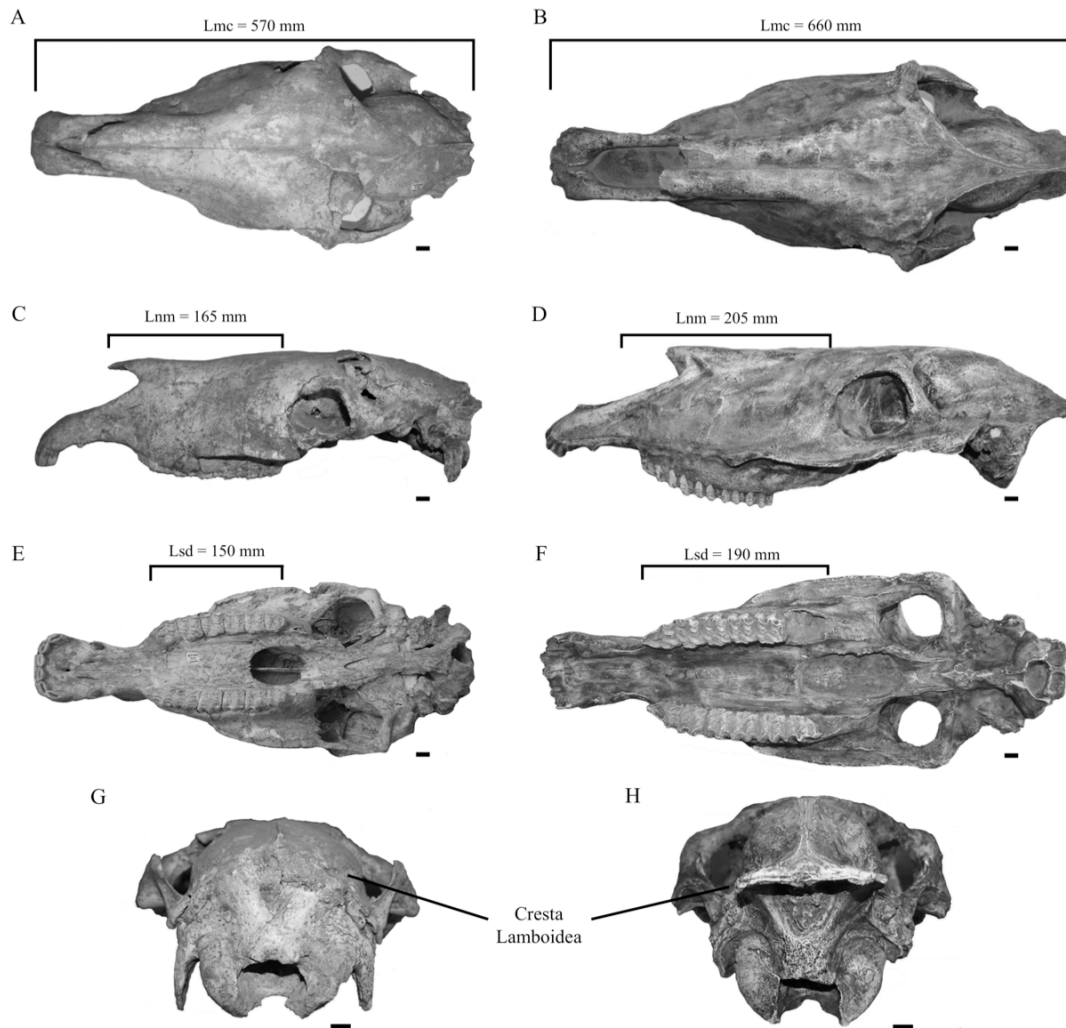


Figura 13. Comparación a nivel craneal de la muestra de équidos hidalguese y un duplicado en resina de *Equus mexicanus* del Valle de México (IGM-4009). A, C, E, G: Vista dorsal, vista lateral, vista ventral y vista posterior respectivamente de UAHMP-509; B, D, F, H: A, C, E, G: Vista dorsal, vista lateral, vista ventral y vista posterior respectivamente del duplicado del cráneo de *Equus mexicanus*. Lmc = Longitud máxima del cráneo; Lnm = Longitud naso-maxilar; Lsd = Longitud de la serie dental molariforme. Escala gráfica = 1cm.

Las especies *Equus excelsus* y *Equus sp.* del pleistoceno de Sonora y San Luís Potosí respectivamente, se han caracterizado exclusivamente con base en material dental

y elementos postcraneales (AlberdÍ et al, 2003, Carranza-Castañeda y Roldan-Quintana, 2007). Por lo tanto, la comparación a nivel craneal de estos taxones con la muestra hidalguense se imposibilita.

En resumen, la configuración craneal de los ejemplares hidalguenses es estrechamente cercana a la que distingue a *Equus conversidens*, mientras que difiere de aquella de *Equus mexicanus* en tamaño del cráneo, profundidad del rostro, dolicocefalia opistótica y configuración de la cresta lamboidea.

El patrón oclusal de los molariformes superiores que caracteriza a la muestra de équidos pleistocénicos de Hidalgo es semejante a la que se reconoce en el género *Equus* en los siguientes rasgos: dientes extremadamente hipsodontes ($IH > 2.5$), con una amplia cobertura de cemento (grosor de más de 1.5 mm), rectos ($RC = 8$), protoconos unidos al protolofa a todo lo largo de la altura de la corona de configuración que varía de redondeada a elongada y sin espolón anteroprotoconal, así como surcos hipoconales profundos que permanecen abiertos hasta la base del diente (Kurtén y Anderson, 1980; Azzaroli, 1998; Kelly, 1998; MacFadden y Carranza-Castañeda, 2002) (Figura 14).

El patrón oclusal de la muestra dental hidalguense es semejante al que distingue a *Equus conversidens* en los siguientes rasgos: estilos anterostilo y mesostilo más desarrollados que el metastilo y de configuración subcuadrangulares en los premolares y subredondeados en los molares, protocono elongado en P3-M3 y ovoidal en P2, entrada lingual del protocono fuertemente cóncava en los premolares y ligeramente cóncava en los molares, surco anteroprotoconal profundo en P3-M3, que se mantiene hasta la base del diente, mientras que en P2 es poco profundo, surco hipoconal más profundo en los premolares que en los molares, en P2 es poco profundo y al cerrarse puede

ocasionalmente formar una foseta hipoconal. Aunado a esto, el tamaño promedio de los elementos dentales considerados en el presente estudio es comparable al de ejemplares de *Equus conversidens* del Pleistoceno de Texas, la Cuenca de México y Aguascalientes (Figura 14) (Tabla 2).

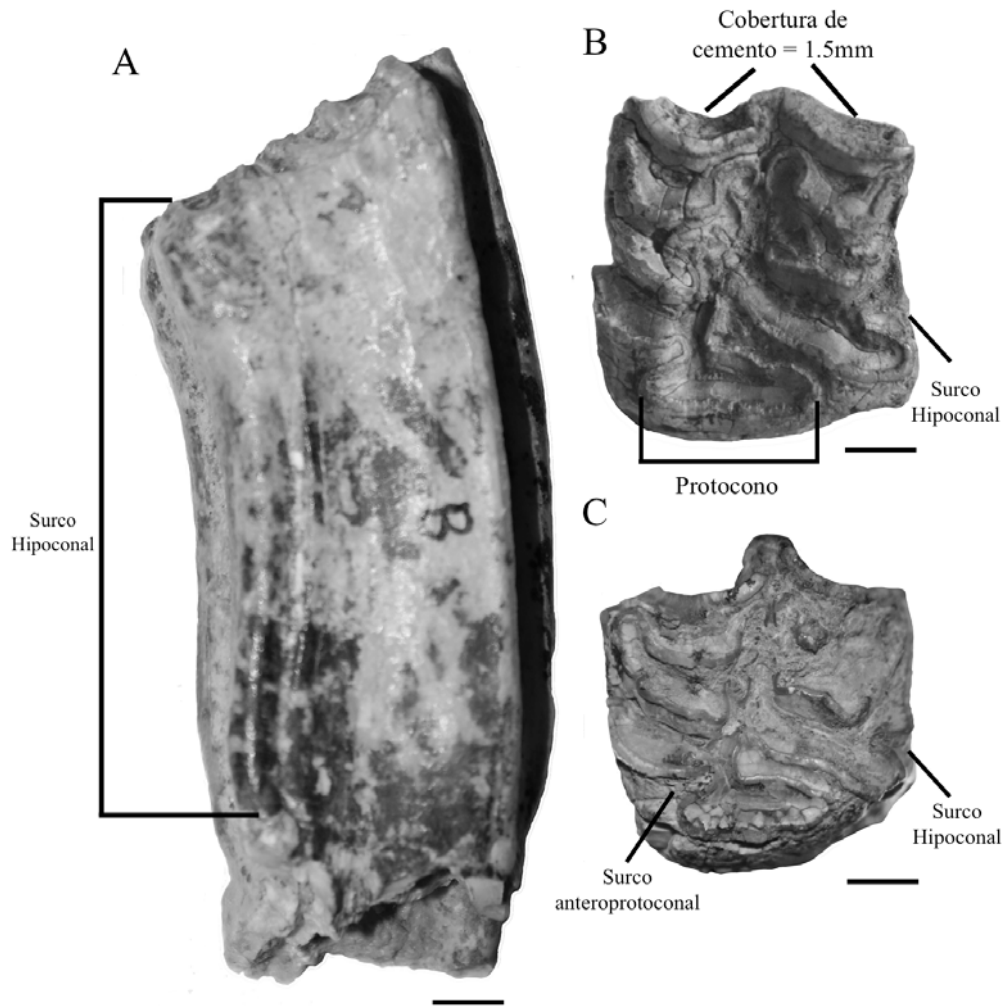


Figura 14. Molariformes superiores de la muestra de équidos hidalguense, en donde se observan algunos de los rasgos característicos que comparte con el género *Equus* (dientes rectos, con amplia cobertura de cemento, protocono elongado y sin espolón anteroprotoconal, surco hipoconal que se mantiene hasta la base del diente) y con la especie *Equus conversidens* (Configuración de los estilos, entrada lingual del protocono, profundidad del surco anteroprotoconal e hipoconal). A) Vista latero-posterior de UAHMP-Sn B (M2 I en estado de desgaste moderado); B) Vista oclusal de UAHMP-491 (M1 I en estado de desgaste moderado); C) Vista oclusal de UAHMP-2711 (P4 I en estado de desgaste moderado). Escala gráfica = 1 cm.

Tabla 2. Promedios de los parámetros métricos de los molariformes superiores de la muestra de équidos del Pleistoceno tardío de Hidalgo, el holotipo de *Equus conversidens* (Owen, 1869), así como *E. conversidens* del Pleistoceno del Valle de México, Texas y Aguascalientes.

Especie	Parámetro	P2	P3	P4	M1	M2	M3
Muestra de équidos del Pleistoceno tardío de Hidalgo	LAP	27.12	24.78	24.11	20.89	21.38	21.65
	AT	22.52	21.25	22.42	22.65	21.89	17.94
	AC	43.37	62.26	55.85	40.24	50.44	42.49
Holotipo de <i>Equus conversidens</i> (Owen, 1869)	LAP	33.3	24.3	25.2	22	21.9	20.6
	AT	20.7	23.8	22.3	21.7	19.8	17.2
<i>Equus conversidens</i> , Valle de Tequisquiac (Hibbard, 1955)	LAP	32.66	25.15	24.25	22.22	22.75	23.42
	AT	21.96	24.42	23.55	22.45	21.3	18.77
<i>Equus conversidens</i> , Canyon Texas (Dalquest y Hughes, 1965)	LAP	31.7	25.8	23.3	22.2	23	27.2
	AT	21.6	25.9	25.8	23.9	22.9	22
<i>Equus conversidens</i> Cedazo Aguascalientes (Mooser y Dalquest, 1975)	LAP	32.0	25.46	24.93	24.9	22.56	23.83
	AT	23.6	25	24.93	23.86	22.56	18.26
<i>Equus conversidens</i> Cedazo Aguascalientes (IGM)	LAP	33.32		24.27	22.4	22.63	23.56
	AT	26.3		22.59	23.61	23.38	20.38
	AC	42.53		70.51	45.8	57.71	49.15

En *Equus conversidens*, los premolares se distinguen por presentar un plicaballín simple de ligera a moderadamente desarrollado, mientras que en los molares raramente se desarrolla esta estructura (Reynoso-Rosales, 1990; Azarolli, 1998). En los molariformes que integran la muestra hidalguense se observa algo semejante; sin embargo, en UAHMP-314 (P4D) se reconoce un plicaballín doble, lo cual sugiere que esta condición puede presentarse ocasionalmente aún cuando no corresponde a la configuración promedio que los caracteriza en los premolares. Las fosetas son amplias y ligeramente plegadas, dichos pliegues son más fuertes y persistentes en los premolares que en los

molares, pli prefofeta y pli postfofeta más profundos en premolares que en los molares.

El tamaño promedio de los molariformes superiores asignados a *Equus mexicanus* del Pleistoceno de la Cuenca de México es aproximadamente un 20% más grande en comparación a aquellos que integran a la muestra hidalguense (Tabla 3).

Tabla 3. Promedios de los parámetros métricos evaluados en los molariformes superiores de la muestra de équidos del Pleistoceno tardío de Hidalgo, *Equus mexicanus* del Pleistoceno del Valle de Tequisquiatic y *Equus excelsus* de Aguascalientes.

Especie	Parámetro	P2	P3	P4	M1	M2	M3
Muestra de équidos del Pleistoceno tardío de Hidalgo	LAP	27.12	24.78	24.11	20.89	21.38	21.65
	AT	22.52	21.25	22.42	22.65	21.89	17.94
<i>Equus mexicanus</i> Valle de Tequisquiatic (Hibbard, 1955)	LAP	42.5	31.9	30	26.9	28.8	32.8
	AT	28.1	34	42	29.5	30.5	26.2
<i>Equus excelsus</i> Cedazo, Aguascalientes (Mooser y Dalquest, 1975)	LAP	34.5	28.35	28.15	25.35	24.9	24.9
	AT	26.2	26.65	26.65	24.6	22.45	20.7

Aunado a lo anterior, el patrón oclusal de dicha especie difiere de la muestra hidalguense en la presencia de plicaballín simple y bien desarrollado en los premolares y molares, protoconos elongados con entrada lingual ligeramente cóncava en premolares y molares (Hibbard, 1955, figura 4C, p. 63), surco hipoconal profundo en premolares y molares y que se mantiene abierto cerca de la base del diente (Mooser y Dalquest, 1975), fosetas ligeramente plegadas y con plicaciones persistentes aun en estados de desgaste avanzados, pli prefofeta y pli posfofeta profundos en premolares y molares (Hibbard, 1955).

Por otra parte, el tamaño promedio de los molariformes superiores asignados a la especie *Equus excelsus* del Pleistoceno de Cedazo Aguascalientes son ligeramente mayores (ca. 15%) en comparación a los que integran a la muestra hidalguense (Tabla 3). Aunado a esto, el patrón oclusal de esta especie se diferencia por presentar protoconos cortos de configuración que varía de redondeada a ovalada, con una entrada lingual ligeramente cóncava, surco hipoconal profundo en los premolares y molares (Mooser y Dalquest, 1975), plicaballín simple, pobremente desarrollado y que ocurre escasamente en los molariformes (Leidy, 1869).

La especie *Equus* sp. del Pleistoceno de San Luis Potosí es la especie más pequeña del resto de las especies de équidos pleistocénicos que se reconocen hasta ahora en el territorio mexicano, es decir, *E. mexicanus*, *E. conversidens* y *E. excelsus*, Cabe señalar que su caracterización formal se realizó con base en elementos postcraneales (Alberdi *et al.*, 2003) y por lo tanto, su comparación a nivel dental con la muestra hidalguense no es posible.

En resumen, la configuración de los molariformes superiores de la muestra de équidos del Pleistoceno tardío de Hidalgo es estrechamente cercana a la que distingue a *Equus conversidens* en: la configuración y desarrollo de los etilos; forma del protocono; profundidad y tiempo de cierre del surco hipoconal; así como configuración y grado de desarrollo del plicaballín. Aunado a esto, difiere de *Equus mexicanus* en la entrada lingual del protocono, desarrollo del plicaballín, profundidad del surco hipoconal en los molares y persistencia de los pliegues internos de las fosetas. Por su parte, la especie *Equus excelsus*; se diferencia de la muestra hidalguense en la forma del protocono, desarrollo de la entrada lingual del protocono, profundidad del surco hipoconal y

desarrollo del plicaballín.

En lo que respecta a los molariformes inferiores, se observa que el tamaño promedio de los elementos dentales hidalguenses es comparable al que se reconoce en aquellos asignados a *Equus conversidens* del Pleistoceno de Texas, la Cuenca de México y Aguascalientes (Tabla 4) (Hibbard, 1955; Dalquest y Hughes, 1965; Mooser y Dalquest, 1975).

Tabla 4. Promedios de los parámetros métricos evaluados en los molariformes inferiores de la muestra de équidos del Pleistoceno tardío de Hidalgo y *Equus conversidens* del Pleistoceno del Valle de Tequisquiac, Texas y Aguascalientes.

Especie	Parámetro	p2	p3	p4	m1	m2	m3
Muestra de équidos del Pleistoceno tardío de Hidalgo	lap	28.02	25.71	25.83	25.47	23.74	25.06
	at	14.42	15.03	14.51	15.32	13.33	9.64
<i>Equus conversidens</i> , Valle de Tequisquiac (Hibbard, 1955)	lap	28.4	27.48	24.56	22.83	22.6	27.6
	at	15.4	15.87	16.86	15.4	14.7	12.9
<i>Equus conversidens</i> , Canyon y Slaton Texas (Dalquest y Hughes, 1965)	lap	28.45	22.93	24.56	22.83	22.6	27.6
	at	15.4	16.5	16.86	15.4	14.7	12.9
<i>Equus conversidens</i> Cedazo Aguascalientes (Mooser y Dalquest, 1975)	lap	25.23	26.46	25	23.93	22.9	23.63
	at	14.36	15.7	13.53	13.43	11.63	9.3
<i>Equus conversidens</i> Cedazo Aguascalientes (IGM)	lap	28	22.06	25.08	26.48	22.625	
	at	10.54	12.93	14.13	15.73	16.28	

Asimismo, cabe señalar que el patrón oclusal es estrechamente cercano en morfología a dicha especie en los siguientes rasgos: complejo metacónido – metastílido elongado, metacónido y metastílido en la misma posición y subiguales en tamaño, borde lingual del metacónido redondeado y borde lingual del metastílido aguzado, istmo estrecho en los premolares y amplio en los molares linguaflexido generalmente en forma de “V”, entocónido de configuración lobular y con su borde anterior recto y paralelo al borde posterior del metastílido, ectofléxido moderadamente profundo en los premolares y profundo en los molares, plicaballínido moderadamente desarrollado en los premolares y ligeramente desarrollado o ausente en los molares, ausencia de protostílido e hipoconúlido moderadamente desarrollado (Figura 15).

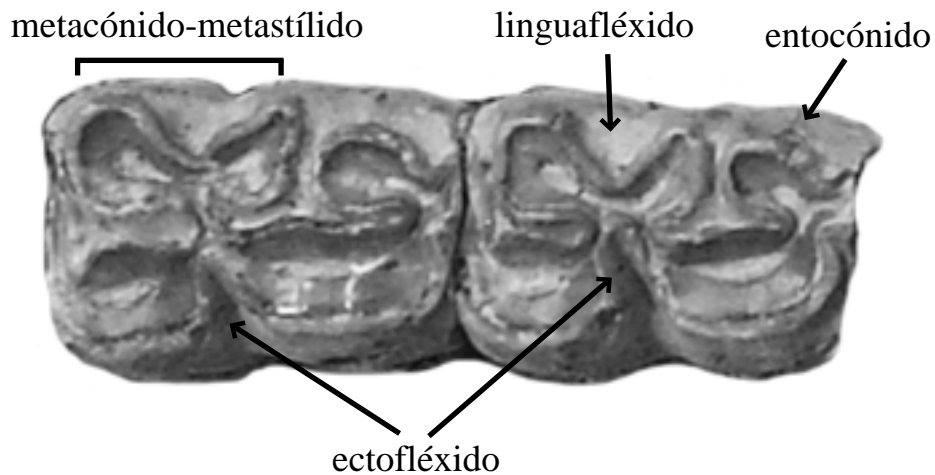


Figura 15. Vista oclusal de UAHMP-504 (p4 - m1 I en estado de desgaste moderado), en los que se destacan algunos de los rasgos del patrón oclusal de los molariformes inferiores que caracterizan a la muestra de équidos hidalguense y que se observan también en la especie pleistocénica *Equus conversidens*. Escala gráfica = 1 cm.

En particular, el promedio de los parámetros métricos de los molariformes superiores que distingue a la especie *Equus excelsus* son en promedio un 10% más

grandes que los elementos dentales inferiores de la muestra hidalguense (Tabla 5).

Tabla 5. Promedios de los parámetros métricos evaluados en los molariformes inferiores de la muestra de équidos del Pleistoceno tardío del Estado de Hidalgo y *Equus excelsus* del Pleistoceno de Aguascalientes y Sonora.

Espece	Parámetro	p2	p3	p4	m1	m2	m3
Muestra de équidos del Pleistoceno tardío de Hidalgo	lap	28.02	25.39	26.04	25.47	23.74	25.06
	at	14.42	14.98	14.43	15.32	13.33	9.64
<i>Equus excelsus</i> Cedazo, Aguascalientes (Mooser y Dalquest, 1975)	lap	31.1	27.8	27.2	24.95	25.25	27.1
	at	17.35	16.5	15.95	15.5	17.05	7.8
<i>Equus excelsus</i> Cuenca Moctezuma, Sonora (Carranza-Castañeda y Roldan-Quntana, 2007)	lap			31		29	
	at			20		19	

Aunado a esto, el patrón oclusal de dicha especie se distingue por tener linguaflexido en forma de “U” (Mooser y Dalquest, 1975), metastilido redondeado en suborden lingual, así como plicaballínido simple y bien desarrollado en los premolares y ligeramente desarrollado en los molares (Carranza-Castañeda y Roldan Quintana, 2007) (Figura 16).

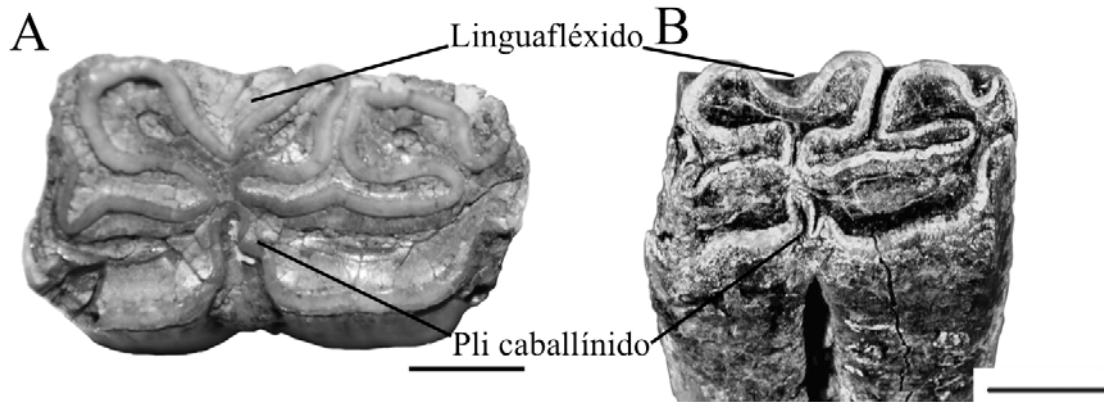


Figura 16. Comparación de los molariformes inferiores de la muestra de équidos del Pleistoceno tardío de Hidalgo y *Equus excelsus* del Pleistoceno tardío de Sonora. A) Vista oclusal de UAHMP-418 (p4 I en estado de desgaste moderado). B) Vista oclusal de IGM-6575 (p4 I en estado de desgaste moderado) (Modificada de Carranza-Castañeda y Roldan Quintana, 2007, Figura 5, p. 85). Escala gráfica = 1cm.

Cabe señalar aquí, que la odontografía a nivel de la dentadura inferior es semejante entre la muestra hidalguesa y aquella asignada a la especie *Equus mexicanus*; sin embargo, los elementos dentales de esta última son más grandes en comparación (aproximadamente en un 25%) a los observados en el presente estudio (Tabla 6).

Tabla 6. Promedios de los parámetros métricos evaluados en la dentadura inferior de la muestra de équidos del Pleistoceno tardío de Hidalgo y *Equus mexicanus* del Valle de Tequisquiac .

Especie	Parámetro	p2	p3	p4	m1	m2	m3
Muestra de équidos del Pleistoceno tardío de Hidalgo	lap	28.02	25.39	26.04	25.47	23.74	25.06
	at	14.42	14.98	14.43	15.32	13.33	9.64
<i>Equus mexicanus</i> Valle de Tequisquiac (Hibbard, 1955)	lap	37.5	33.2	33.5	30.0	27.7	38
	at	17.5	19.8	22.5	19.7	17.7	17

En resumen, la configuración de los molariformes inferiores de la muestra hidalguense es semejante a la de *Equus conversidens* en: expansión del complejo metacónido - metastílido, configuración del metacónido - metastílido, forma del linguaflexido, configuración del entocónido, profundidad del ectoflexido y desarrollo del plicaballínido. Por su parte, los molariformes inferiores de *Equus excelsus* se diferencian en la forma del linguaflexido, forma del borde lingual del metastílido y desarrollo del plicaballínido .

Finalmente, la configuración craneal y de los molariformes superiores e inferiores de la muestra fósil de équidos del Pleistoceno tardío del Estado de Hidalgo es, estrechamente semejante a la de la especie pleistocénica *Equus conversidens*. Por otra parte, no existe evidencia morfológica suficiente para sugerir que en dicha muestra se encuentre representada más de una sola especie de caballo; aunado a esto, la configuración cráneo-dental de las especies de équidos pleistocénicos validas para México (*Equus mexicanus*, *Equus excelsus* y *Equus* sp.), difieren considerablemente de la muestra revisada en el presente estudio. Por tal motivo es que esta muestra es asignada a la especie *Equus conversidens*.

Interpretación de paleodieta.

En la muestra dental utilizada para el análisis de mesodesgaste, el 100% de los ejemplares tienen el relieve oclusal bajo. Por otra parte, el 2.2% de los elementos tienen la forma de la cúspide aguzada, el 27.27% redondeada y el 70.45% roma (Tabla 7, Figura 17).

Tabla 7. Elementos de la dentadura superior atribuidos a *Equus conversidens* del Pleistoceno tardío del Estado de Hidalgo, utilizados para el análisis de mesodesgaste. RO: relieve oclusal (bj = bajo; al = alto); FC: forma de la cúspide (a = aguzada, r = redondeada, ro = roma); an: anterior, ps: posterior.

Ejemplar	Elementos	RO	FC(an)	FC(ps)
UAHMP-491	M1 I	bj	r	r
UAHMP-942	P4 I	bj	r	ro
UAHMP-314	M1D	bj	ro	ro
UAHMP-901	M1D	bj	ro	ro
UAHMP-909	M1 D	bj	ro	ro
UAHMP-943	M3 D	bj	r	ro
UAHMP-510	M3 D	bj	ro	ro
UAHMP-317	M3 D	bj	ro	ro
UAHMP-319	M1 I	bj	r	r
UAHMP-320	M3 I	bj	r	r
UAHMP-417	P4 I	bj	ro	ro
UAHMP-1125	M2 D	bj	ro	ro
UAHMP-2705	M2 I	bj	ro	ro
UAHMP-2709	P4 I	bj	ro	ro
UAHMP-2706	M3 D	bj	ro	ro
UAHMP-1123	P4 D	bj	ro	ro
UAHMP-1123	M1 D	bj	ro	r
UAHMP-1124	M3 I	bj	r	ro
UAHMP-SN A	M2 D	bj	r	a
UAHMP-SN B	M2 I	bj	ro	r
UAHMP-SN C	M2D	bj	ro	ro
UAHMP-SN E	M1 D	bj	ro	ro

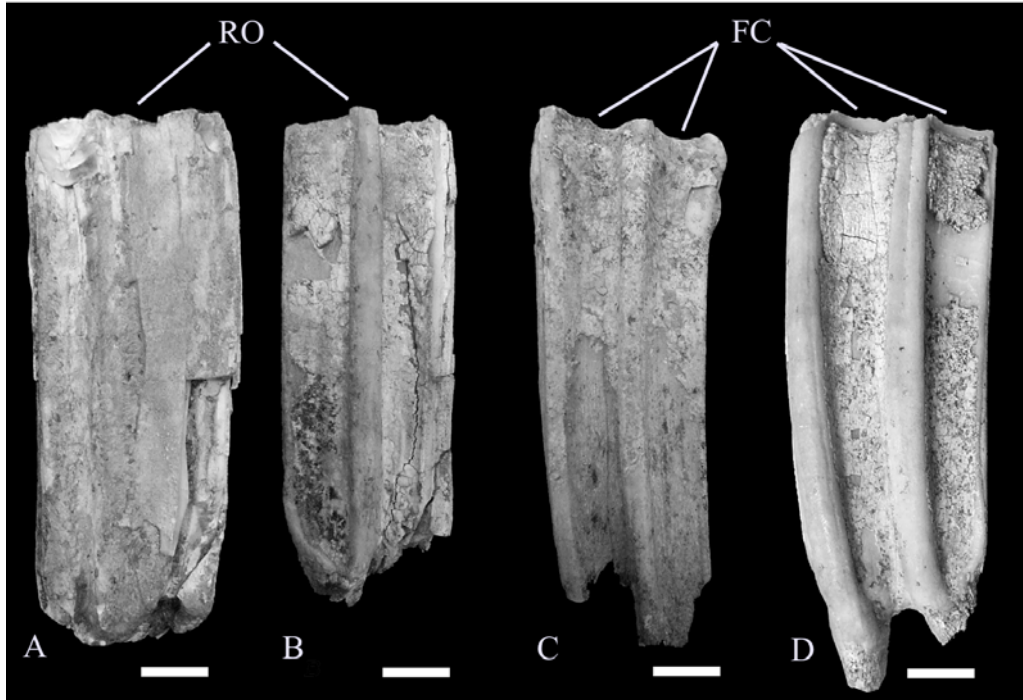


Figura 17. Variables de mesodesgaste observadas en los molariformes superiores de *Equus conversidens* del Pleistoceno de Hidalgo. Imágenes en vista lateral de : A) UAHMP-901; B) UAHMP-491; C) UAHMP-942; D) UAHMP-2705. RO = Relieve Oclusal; FC = Forma de la cúspide. Escala gráfica = 1 cm.

El diagrama de cluster generado a partir de la señal de mesodesgaste (%al, %b, %a, %r, %ro) de 15 especies recientes con hábitos alimentarios conocidos (*sensu* Fortelius y Solounias, 2000, tabla 1, p. 4-5), las especies *Equus capensis* y *Equus mosbachensis* del Pleistoceno de Sudáfrica y Francia respectivamente (Kaiser y Franz-Odental, 2003, tabla 2, p. 318), así como la muestra asignada a *Equus conversidens* del Pleistoceno tardío del Estado de Hidalgo (Tabla 8, Figura 18), muestra tres grupos principales.

Tabla 8. Especies recientes y fósiles seleccionadas para el análisis de mesodesgaste. Datos tomados de Fortelius y Solounias (2000; tabla 1, p. 4-5) y Kaiser y Franz-Oddendal (2003; tabla 2, p. 318). Ha = Hábito alimentario; Ra = ramoneador, Hm = hábitos mixtos, Pa = pacedor; n = tamaño de muestra; %bj = % bajo, %al = % alto, %a = % aguzado, %r = % redondeado, %ro = % romo.

Especie	Nombre común	Ha	n	%bj	%al	%a	%r	%ro
<i>Alces alces</i>	Alce	Ra	30	0	100	100	0	0
<i>Diceros bicornis</i>	Rinoceronte negro	Ra	34	0	100	94.1	5.8	0
<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>	Rinoceronte de Sumatra	Ra	5	0	100	80	20	0
<i>Giraffa camelopardalis</i>	Jirafa	Ra	61	6	94	73.7	26.2	0
<i>Odocoileus virginianus</i>	Venado cola blanca	Ra	18	0	100	88.8	11.1	0
<i>Gazella granti</i>	Gacela de Grant	Hm	18	12	88	50	50	0
<i>Gazella thompsoni</i>	Gacela de Thompson	Hm	146	12	88	55.4	43.1	1.3
<i>Aepyceros melampus</i>	Impala	Hm	17	0	100	32.2	64.7	0
<i>Carpicornis sumatrensis</i>	Sirao de Sumatra	Hm	22	0	100	45.4	50	4.5
<i>Cervus canadensis</i>	Ciervo	Hm	19	0	100	47.3	52.6	0
<i>Bison bison</i>	Bisonte de las planicies	Pa	15	100	0	0	26.6	73.3
<i>Ceratotherium simum</i>	Rinoceronte blanco	Pa	26	100	0	0	72	28
<i>Damaliscus lunatus</i>	Topi	Pa	5	80	20	20	60	20
<i>Equus burchellii</i>	Cebra de Burchell	Pa	122	100	0	27	39.3	33.6
<i>Equus grevyi</i>	Cebra de Grevyi	Pa	29	100	0	34.4	41.3	24.1
<i>Equus capensis</i>	Caballo de Capen	Hm	14	29	71	40	50	10
<i>Equus mosbachensis</i>	Caballo de Mosbach	Pa	118	79	21	19	54	26
<i>Equus conversidens</i>	Caballo mexicano	Pa	22	100	0	2.2	27.27	70.4

En un grupo (ED [*Distancia euclideana*] = 17) se integran las especies con dieta ramoneadora *Alces alces* (alce), *Diceros bicornis* (rinoceronte negro), *Odocoileus virginianus* (venado cola blanca), *Dicerorhinus sumatrensis* (rinoceronte de sumatra), *Giraffa camelopardalis* (jirafa). Un segundo grupo (Ed = 20) contiene a las especies *Gazella granti* (gacela de Grant), *Gazella thompsoni* (gacela de Thomson), *Capricornis*

sumatraensis (sirao de sumatra), *Cervus canadensis* (ciervo común o wapití), *Aeoyceros melampus* (impala) y a la especie fósil *Equus capensis* del Pleistoceno de Sudáfrica (Kaiser y Franz-Oddendal, 2003), por último en un tercer grupo (DE = 32) se encuentran las especies pacedoras *Ceratotherium simum* (rinoceronte blanco), *Damaliscus lunatus* (topi), *Equus grevyi* (cebra de Grevy), *Equus burchellii* (cebra común o de Burchell), *Bison bison* (bisonte americano), así como la especie fósil *Equus mosbachensis* del Pleistoceno de Francia (Kaiser y Franz-Oddendal, 2003) y la población de *Equus conversidens* del pleistoceno tardío del Estado de Hidalgo, en particular esta última se unifica con el bisonte de las planicies *Bison bison* (Figura 18).

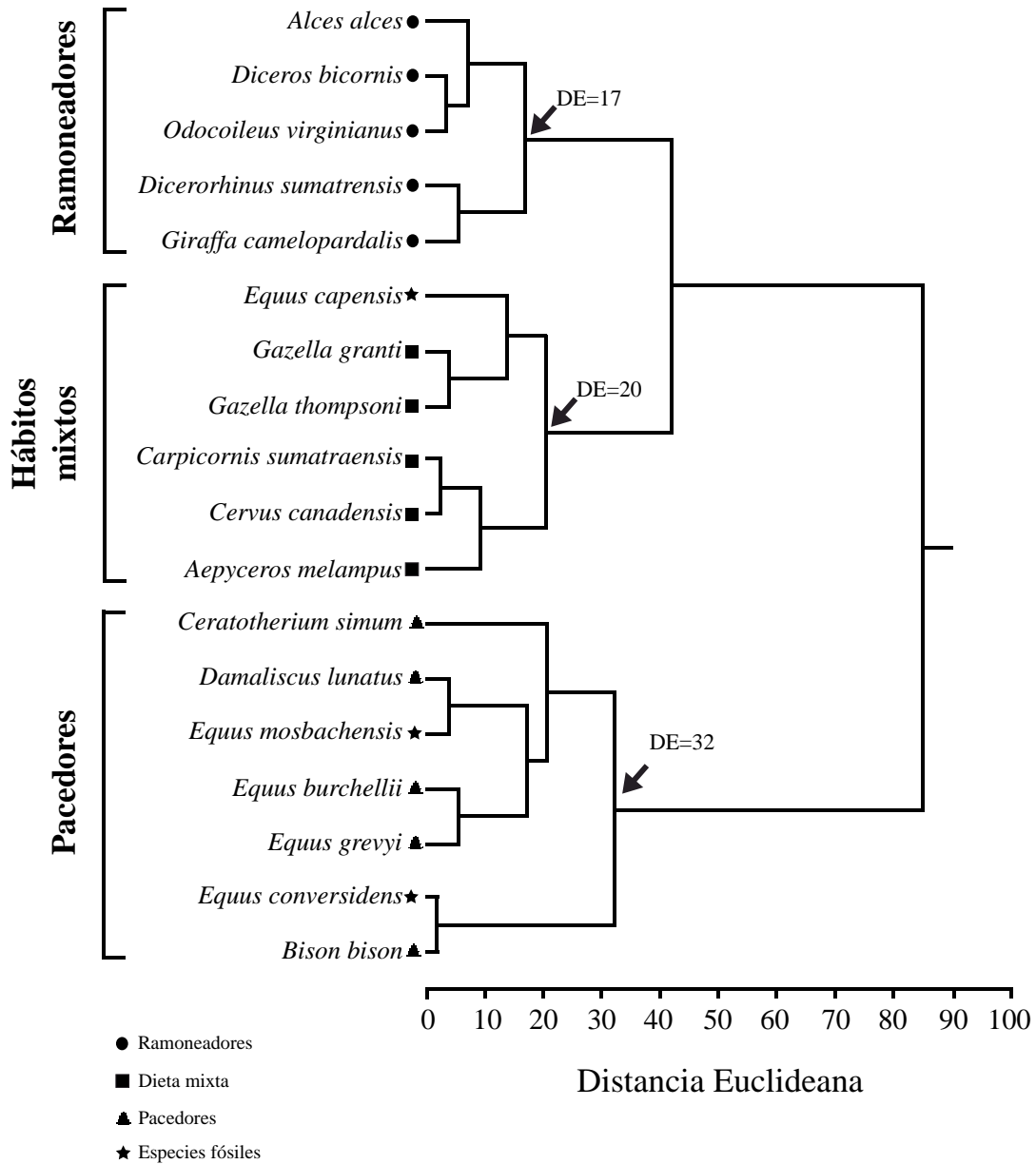


Figura 18. Diagrama jerárquico de cluster basado en las posiciones dentales de referencia P2, M1, M2 y M3 de acuerdo al método de mesodesgaste extendido (Kaiser y Solounias, 2003). Las variables de mesodesgaste son porcentaje del relieve oclusal y porcentaje de la forma de las cúspides dentales (paracono y metacono). Los números indican la distancia euclideana de los grupos principales.

El patrón de mesodesgaste de la población de *Equus conversidens* del Pleistoceno tardío de Hidalgo se distingue por tener una combinación de relieve oclusal bajo y cúspides romas, el cual es comparable al que se reconoce para *Bison bison* (bisonte de las

planicies). Sin embargo, el resto de las especies pacedoras consideradas en la comparación, presentan una combinación de relieve oclusal bajo y mayor frecuencia de cúspides redondeadas; una condición semejante a la que se observa en *Equus mosbachensis* del Pleistoceno de Francia (Figura 18). Aunado a esto, los resultados de las pruebas de ji^2 , indican que existe correlación en las variables d mesodesgaste (alto, aguzada y roma) de *Equus conversidens* del Pleistoceno de Hidalgo y *Bison bison*; sin embargo, se detectaron diferencias significativas al comparar la población hidalguense con el resto de las especies pacedoras consideradas en el análisis, así como con *Equus mosbachensis* del Pleistoceno de Francia (Tabla 9).

Tabla 9. Distribución de las variables de mesodesgaste observadas en especies pacedoras seleccionadas (Fortelius y Solounias, 2000: tabla 1, p. 4-5), *Equus mosbachensis* del Pleistoceno de Francia (Kaiser y Franz-Oddendal, 2003: tabla 2, p. 318) así como la población de *Equus conversidens* del Pleistoceno tardío de Hidalgo. A) *Equus conversidens*; B) *Bison bison*; C) *Ceratotherium simum*, D) *Damaliscus lunatus*; E) *Equus grevyi*; F) *Equus burchellii*; G) *Equus mosbachensis*. N = Tamaño de muestra; bj = bajo; al = alto; a = aguzado; r = redonda; ro = roma; %al = % alto; %a = % aguzado; %r = % redonda.

Especie	N	bj	al	a	r	ro	%al	%a	%r
A	22	22	0	1	6	15	0	2.2	27.27
B	15	15	0	4	0	11	0	26.6	0
C	26	26	0	0	19	7	0	0	28
D	26	26	0	19	0	7	0	72	0
E	5	4	1	1	3	1	20	60	20
F	29	29	0	10	12	7	0	34.4	41.3
G	122	122	0	33	48	41	0	27	39.3
H	118	25	93	22	64	30	21	19	54

A vs B (al, a, ro) $ji^2 = 2.3$; $gl = 2$; $P = 0.3166$

A vs C (al, a, ro) $ji^2 = 6.1$; $gl = 2$; $P = 0.474$

A vs D (al, a, ro) $ji^2 = 11.7$; $gl = 2$; $P = 0.0029$

A vs E (al, a, ro) $ji^2 = 13.73$; $gl = 2$; $P = 0.001$

A vs F (al, a, ro) $ji^2 = 10.78$; $gl = 2$; $P = 0.0045$

A vs G (al, a, ro) $ji^2 = 13.65$; $gl = 2$; $P = 0.0011$

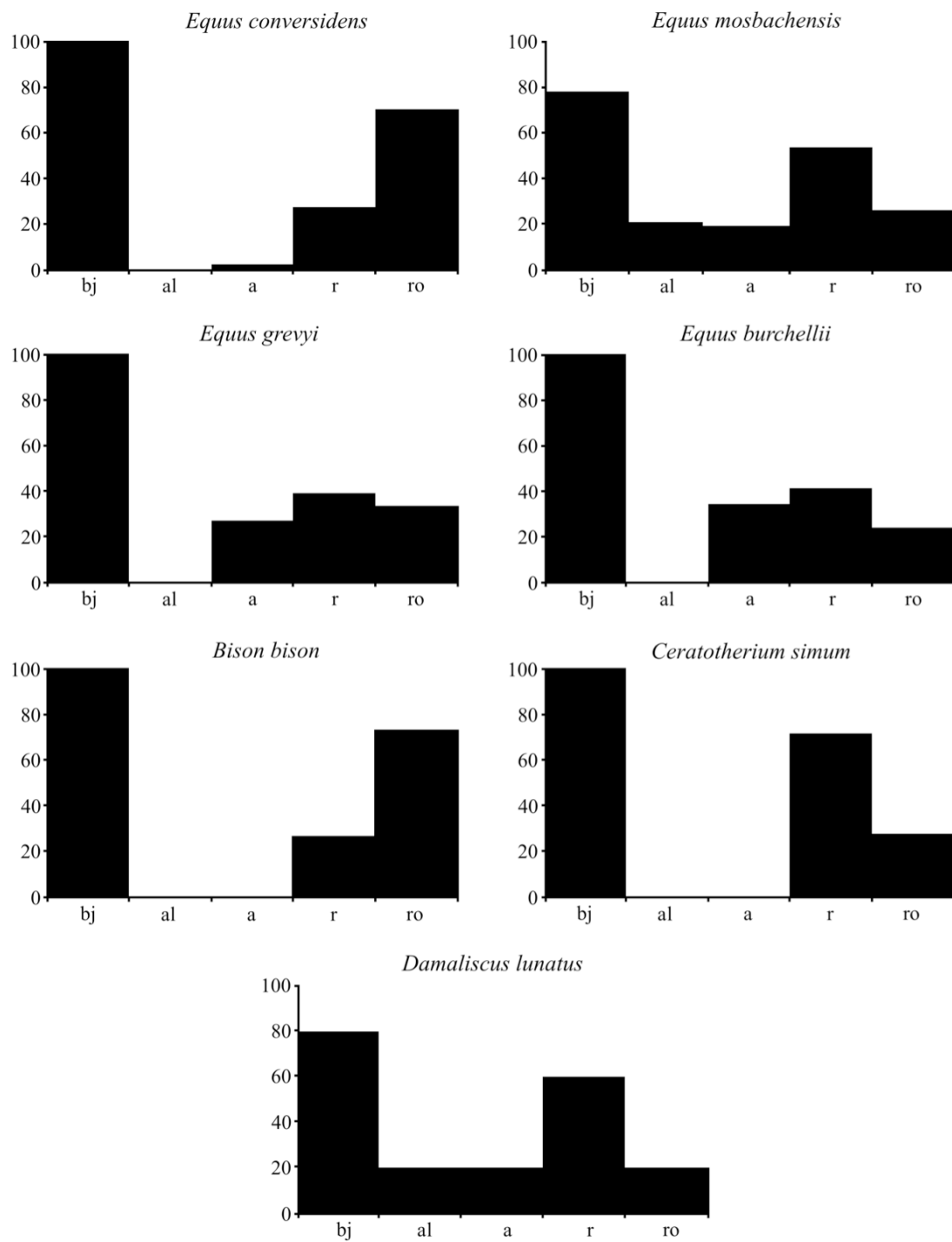


Figura 19. Histogramas de comparación de las variables de mesodesgaste %bj, %al, %a, %r, %ro. Nótese la similitud que existe entre las variables de mesodesgaste de *Equus conversidens* y *Bison bison*.

Cabe señalar aquí, que en el caso de la comparación de las variables de mesodesgaste (alto, aguzado, romo) entre *Equus conversidens* del Pleistoceno tardío del Estado de Hidalgo y *Ceratotherium simum*, al aplicar la prueba de χ^2 se observó una correlación entre las variables de estas especies; sin embargo, los valores de la variable redondeado difieren entre ambas especies (Figura 19) habiendo una mayor frecuencia de esta variable en *Ceratotherium simum* que en *Equus conversidens*, por tal motivo, se determinó que no existe correlación entre las variables de mesodesgaste en estas especies.

La figura 20 muestra una gráfica del índice de hipsodoncia *versus* el valor de mesodesgaste (*cf.* Rivals y Semprebon, 2006) de las especies recientes seleccionadas con hábitos alimentarios conocidos (*cf.* Fortelius y Solounias, 2000), *Equus capensis* y *Equus mosbachensis* del Pleistoceno de Sudáfrica y Francia, respectivamente (*cf.* Kaiser y Franz-Oddendal, 2003), así como la población de *Equus conversidens* del Pleistoceno de Hidalgo considerada en el presente estudio. El valor de mesodesgaste estimado para la población de *E. conversidens* de Hidalgo (2.7) cae en el rango observado en ungulados pacedores recientes (2.0 – 3.0), mientras que el índice de hipsodoncia calculado (2.9) coloca a esta especie con los organismos pacedores cuyo patrón de mesodesgaste está dominado por el contacto diente con diente (*attrition*) [e.g. *Ceratotherium simum* (rinoceronte blanco)].

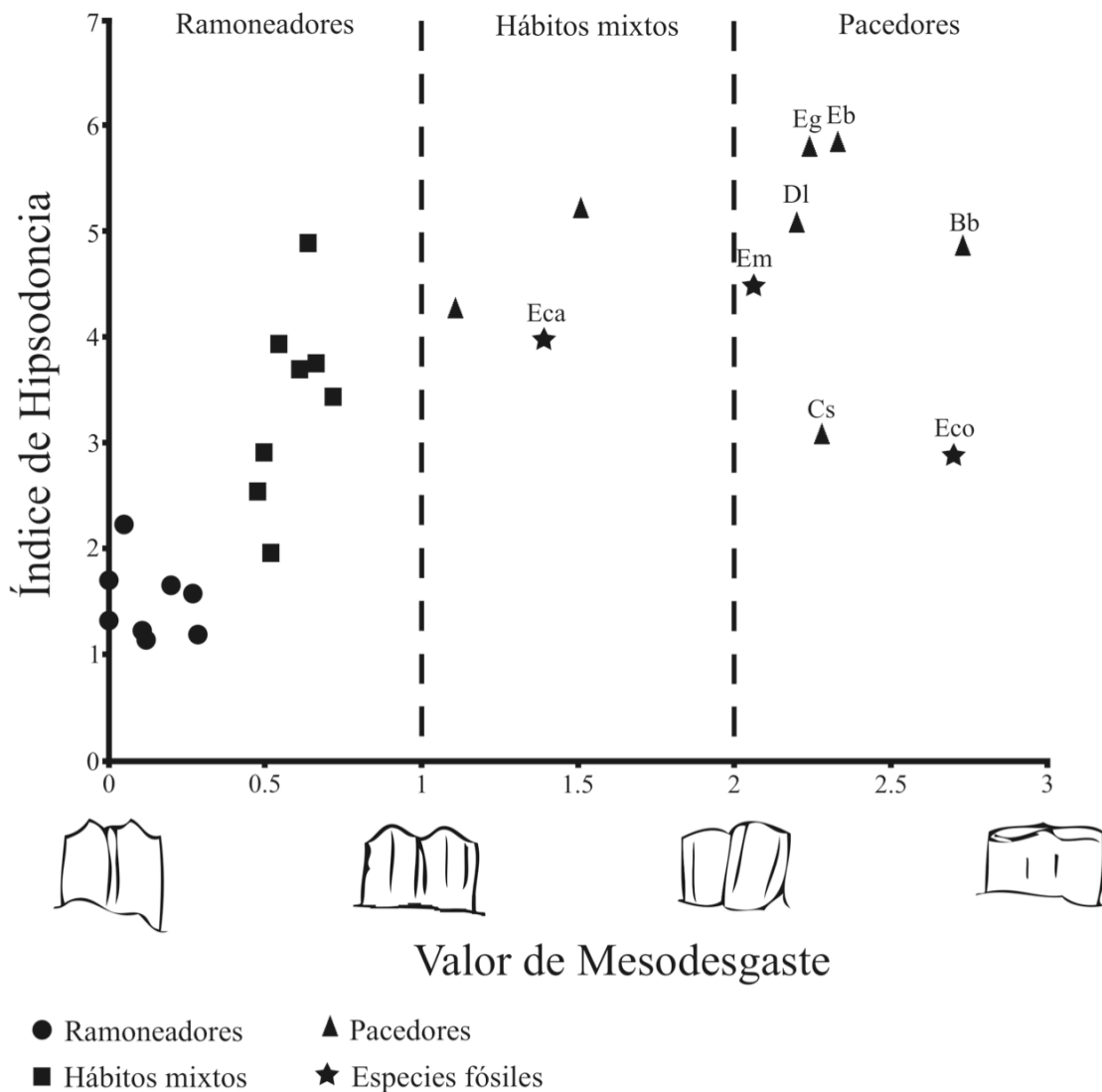


Figura 20. Gráfica de los valores de mesodesgaste e índice de hipsodondia, comparando la población hidalguesa de *Equus conversidens*, con las especies *Equus capensis* y *Equus mosbachensis* del Pleistoceno de Sudáfrica y Francia, respectivamente (Kaiser y Franz-Oddendal, 2003), así como las especies de ungulados recientes con preferencias alimentarias conocidas (Fortelius y Solounias, 2000). 0 - 1=Ramoneadores; 1 - 2=Hábitos mixtos; 2 - 3= Pacedores. Eca: *Equus capensis*; Em: *Equus mosbachensis*; Eg: *Equus grevyi*; Eb: *Equus burchellii*; Dl: *Damaliscus lunatus*; Cs: *Ceratotherium simum*; Bb: *Bison bison*; Eco: *Equus conversidens*.

Hábito alimentario de *Equus conversidens* del Plesitoceno tardío del Estado de Hidalgo, centro de México.

Los resultados del análisis de cluster unifican a la población hidalguense de *Equus conversidens* con el bisonte de las planicies *Bison bison*, ambos taxones muestran un patrón de mesodesgaste semejante, definido por predominancia de relieve oclusal bajo y cúspides romas, sin mostrar diferencias significativas (χ^2 , $P < 0.05$). Cabe señalar aquí, que el bisonte de las planicies (*Bison bison*), las cebras *Equus burchellii* y *Equus grevyi*, el rinoceronte blanco (*Ceratotherium simum*) y el topi (*Damaliscus lunatus*) son organismos con una dieta que incluye grandes cantidades de materia vegetal abrasiva (Nowak *et al.* 1983; Estes, 1993)

De lo anterior, se sigue que la población de *Equus conversidens* considerada en el presente estudio tuvo la capacidad de incorporar en su dieta recursos alimentarios con grandes cantidades de sílice o fitolitos, particularmente pastos, así como polvo y/o arena adheridos a la materia vegetal; estos componentes son la fuente principal de abrasivos consumidos por los herbívoros actuales (MacNaughton *et al.*, 1985). La interpretación es consistente con rasgos dentales asociados tradicionalmente al hábito alimentario propuesto, algunos de los cuales están presentes en los molariformes superiores de la muestra hidalguense, tales como dientes extremadamente hipsodontos (AC = 70 mm, IH = 2.9) y con una amplia cobertura de cemento (grosor promedio de 2.5 mm) (Janis y Fortelius, 1988, Bennett, 1992, MacFadden, 1992)

El patrón de mesodesgaste de la población de *Equus conversidens* del Pleistoceno tardío del Estado de Hidalgo está definido por una combinación de relieve oclusal bajo y cúspides romas, con un coeficiente de mesodesgaste que está en el límite superior

observado en los ungulados pacedores recientes (> 2.5) y semejante al de formas consideradas por algunos autores como pacedores estrictos, es decir, con una dieta que se compone fundamentalmente de pastos con un alto contenido de sílice ($> 90\%$) (cf. Gagnon y Chew, 2000).

Con relación a las especies pacedoras consideradas para fines de comparación, cabe señalar aquí que el valor de mesodesgaste estimado para la población de équidos pleistocénicos considerada en este estudio, esta por arriba del que se ha calculado para las cebras, el topi, así como el rinoceronte blanco (ca. 2.0); sin embargo, es estrechamente cercano al que se reconoce en el bisonte de las planicies (ca. 2.7) (Figura 20; cf. Rivals *et al.*, 2007). Las cebras *Equus burchellii* y *Equus grevyi*; consumen aproximadamente 50 especies diferentes de pastos, así como pueden ingerir eventualmente materia vegetal más succulenta como algunos arbustos, hierbas u hojas, mientras que los miembros de las especie *Damaliscus lunatus* (topi) y *Ceratotherium simum* (rinoceronte blanco) consumen pastos succulentos (con bajas concentraciones de sílice o fitolitos), que contienen grandes cantidades de agua (Nowak *et al.*, 1983, 1991; Skinner y Smithers, 1990; Estes, 1991; Gagnon y Chew, 2000).

Por su parte, se sabe que el bisonte de las planicies (*Bison bison*) tiene una dieta compuesta primordialmente por pastos duros (*i.e.* con altos contenidos de sílice o fitolitos), aunque ocasionalmente puede ingerir algunos arbustos y hierbas cuando los recursos escasean (Meagher, 1986).

De lo anterior, se sigue entonces que la población hidalguense de *Equus conversidens* tuvo un hábito alimentario que incluyó una mayor proporción de materia vegetal abrasiva en comparación a la de los organismos pacedores recientes, tales como

las cebras, el topi y el rinoceronte blanco; empero, semejante a la del bisonte de las planicies, consistente fundamentalmente de pastos con un alto contenido de sílice. Con base en esto, se sugiere que los integrantes de la población estudiada fueron pacedores estrictos con una dieta “hiperabrasiva”. Aunado a esto, el hábito alimentario propuesto evidencia de manera indirecta que en lo que ahora es parte de la región centro-meridional del territorio hidalguense en el centro de México, ocurrieron sitios de vegetación abierta cubiertos por pastos durante el Pleistoceno tardío.

Por otra parte, los resultados obtenidos mediante al análisis de mesodesgaste en la muestra fósil de *Equus conversidens* del Estado de Hidalgo, son consistentes con lo propuesto por Pérez-Crespo *et al.*, (2009) por medio de análisis de isótopos de carbono y oxígeno en el esmalte dental para la misma especie del Pleistoceno de la localidad del Cedral, San Luis Potosí, en el cual se sugiere una dieta compuesta casi exclusivamente de plantas C4 para *Equus conversidens*; para la especie pleistocénica *Equus sp.* se sugiere una dieta en su mayoría de plantas C4 (aunque en menor proporción que *Equus conversidens*); mientras que para *Equus mexicanus* se propone una dieta mixta entre plantas C3/C4. Aunado a esto, existe también similitud en la dieta propuesta para *Equus conversidens* del Estado de Hidalgo y muestras fósiles de équidos pleistocénicos de Florida, Nuevo México y Texas en los Estados Unidos (Koch *et al.*, 2008) en las cuales se observa una alimentación casi exclusiva de plantas de tipo C4.

La información expresada anteriormente sugiere que existe un alto grado de confiabilidad al aplicar el método de mesodesgaste para inferir los hábitos dietarios de organismos fósiles, ya que los resultados que se obtienen son muy similares a los obtenidos al realizar estudios isotópicos de carbono y oxígeno en el esmalte dental.

Por otra parte, los estudios de paleodietas en équidos de la última parte del Cenozoico sugieren una gran variabilidad de hábitos alimentarios en este grupo de perisodáctilos (Kaiser y Franz-Odenndal, 2004; Koch, *et al.*, 2004; MacFadden, 2008; Pérez-Crespo, *et al.*, 2009); sin embargo, se observa una tendencia muy marcada hacia el consumo de alimentos abrasivos. La información disponible hasta ahora, indica que el caballo pleistocénico *Equus conversidens* fue una de las especies que más cantidad de alimentos abrasivos incorporó en su alimentación; esta información sugiere un alto grado de especialización en la dieta de este organismo, alimentándose casi exclusivamente de pastos abrasivos con un alto contenido de sílice. Feranec *et al.*, (2008), sugieren que la especialización en la dieta para estos caballos pudo haber significado una disminución en la competencia por los recursos alimentarios con relación a otras especies de ungulados del Pleistoceno tardío; sin embargo, también sugieren que, eventualmente dicha especialización pudo haber sido un factor determinante en la extinción de los équidos en Norteamérica.

Conclusiones.

A partir de los resultados derivados del presente trabajo e interpretación de los mismos, se desprenden los siguientes hechos:

1.- La configuración cráneo-dental que caracteriza a los ejemplares de équidos hidalguenses es estrechamente cercana a la que distingue a la especie pleistocénica *Equus conversidens* y, por lo tanto, es que dichos ejemplares se asignan a esta especie.

2.- La interpretación de paleodieta por medio del análisis de mesodesgaste extendido, condujo a reconocer que las poblaciones de *Equus conversidens* del Pleistoceno tardío de Hidalgo incorporaron en su dieta materia vegetal abrasiva con un alto contenido de sílice. Aunado a esto la señal y coeficiente de mesodesgaste que distinguen a la muestra considerada, indican que las poblaciones consideradas tuvieron un hábito alimentario semejante al bisonte de las planicies (*Bison bison*), considerado un pacedor estricto con dieta “hiperabrasiva”.

3.- El hábito alimentario sugerido para *Equus conversidens* del Pleistoceno de Hidalgo evidencia de manera indirecta la presencia de zonas de vegetación abierta cubiertas por pastos en lo que ahora es parte de la región centro-meridional del territorio hidalguense durante la segunda mitad del Pleistoceno.

Literatura citada.

- Alberdi, M. T., Arrollo C. J., Polaco J. O., 2003, ¿Cuántas especies de caballo hubo en una sola localidad del Pleistoceno Mexicano?: *Revista española de Paleontología*, 18 (2), 205-212.
- Álvarez, T., y Ocaña, A., 1987, Nomenclatura específica de los équidos del Pleistoceno de México, México DF, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas: *Anales* 31, 125-132.
- Arroyo-Cabrales, J., y Johnson, E., 2002, La mastofauna del Cuaternario tardío en México, *en* Montellano-Ballesteros M., y Arroyo-Cabrales J., (eds.), *Avances en los estudios paleomastozoológicos en México*: Ciudad de México, Instituto Nacional de Antropología e Historia, 103–123.
- Arroyo-Cabrales, J., y Johnson, E., 2003, Catálogo de los ejemplares tipo procedentes de la Cueva de San Josecito, Nuevo León, México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 20 (1), 79-93.
- Azzaroli, A., 1998, The Genus *Equus* in North American. The Pleistocene species: *Palaeontographica Italica*, 85, 1-60.
- Barrios-Rivera, I., 1985, Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México: Ciudad de México, México, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis profesional de Licenciatura, 224 p.
- Bell, Ch. J., Lundelius, Jr. E. L., Barnosky, A. D., Graham, R. W., Lindsay, E. H., Ruez Jr., D. R., Semken Jr., H. A., Webb, H. A. y Zakrewski, R. J., 2004, The Blancan, Irvingtonian, and Rancholabrean Mammal Ages, *en* Woodburne M. O., (ed.), *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America*: E.U.A., Columbia University Press, 232–314.
- Bennett, D. K., 1980, Stripes do not a zebra make, Part I: A cladistic analysis of *Equus*: *Systematic Zoology*, 239 (2), 271-294.
- Bennett, D. K., 1992, The evolution of Horse. A historical review, *en* Evans J. W., (ed.), *Horse Breeding and Management*: Amsterdam, Elsevier Science Publishers, 1-37.

- Bernor R. L., Woodburne, M. O., and Van Couvering J. A., 1980, A contribution to the chronology of some Old World Miocene faunas based on hipparionine horses: *Geobios* 13 (5), 705–739.
- Bernor, R. L., Armour-Chelu, M., Kaiser, T. M., Scott, R. S., 2003, An evaluation of the late MN 9 (Late Miocene, Vallesian Age), *Hipparion* assemblage from Rudabánya (Hungary): systematic background, functional anatomy and paleoecology: *Coloquios de Paleontología*, volumen extraordinario 1, 35–45.
- Bernor, R. L., Kaiser, T. M., Nelson, S. V., 2004, The oldest Ethiopian *Hipparion* (Equinae, Perissodactyla) from Chorora: systematics, paleodiet and paleoclimate: *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 246, 213–226.
- Bravo-Cuevas, V. M., 2000, Los équidos mesomiocénicos del Estado de Oaxaca: taxonomía e implicaciones paleobiológicas, Ciudad de México, México, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Tesis profesional de Maestría en Ciencias, 163 p.
- Bravo-Cuevas, V. M., 2001, Pleistocene faunal assemblage from South-central region of the State of Hidalgo, Central Mexico (resumen), *en* Abstracts of papers 61st Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology, Denver Colorado, E. U. A., 21(3), 35.
- Bravo-Cuevas, V. M. 2002, Diferenciación geológica y bioestratigráfica de la Formación Tarango para el Estado de Hidalgo, Centro de México, Pachuca Hidalgo, México, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Museo de Paleontología, Reporte Técnico, 59 p.
- Bravo-Cuevas, V. M., y Priego-Vargas, J., 2009, Dietary evaluation of a Hipparionin horses population from the Middle Miocene of Oaxaca, Southeastern Mexico: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26 (2), 356-366.
- Cabral-Perdomo, M. A., 2001, Vertebrados Pleistocénicos de la región Pachuca-Tulancingo, Estado de Hidalgo. Ciudad de México, México, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Tesis Profesional de Maestría en Ciencias, 85 p.

- Carranza-Castañeda, O. y Miller, W. E., 1987, Rediscovered type specimens and other important published Pleistocene Mammalian fossils from Central Mexico: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7, 1-21.
- Carranza-Castañeda, O., y Roldán-Quintana, J., 2007, Mastofaunula de la Cuenca de Moctezuma, Cenozoico tardío de Sonora, México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 24 (1), 81-88.
- Castillo-Cerón, J. M., Cabral-Perdomo, M. A., y Carranza-Castañeda, O., 1996, Vertebrados Fósiles del Estado de Hidalgo. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca Hidalgo, México, 95 p.
- Cerling, T. E., Harris, J. M., 1999, Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleontological studies: *Oecologia*, 120, 247–363.
- Cerling, T. E., Harris, J. M., MacFadden, B. J., Leakey, M. G., Quade, J., Eisenmann, V., Ehlinger, J. R., 1997, Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary: *Nature*, 389, 153–158.
- Cisneros, J. C., 2005, New Pleistocene Vertebrate Fauna from El Salvador: *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8 (3), 239-255.
- Colbert, E. H., 1953, The Record of Climates changes as reveled by vertebrate paleoecology, *en* Harlow Shapley, (ed.), climatic Changes evidence causes, and Effects, E. U. A., Harvard University Press, 149-271.
- Connin, S. L., Betancourt, J., y Quade, J., 1998, Late Pleistocene C4 plant dominance and summer rainfall in the southwestern United States from isotopic study of herbivore teeth: *Quaternary Research*, 50, 179–193,
- Croitor, R., Kaiser, T. M., 2002, Functional morphology and diet preferences of fossil deer and paleolandscape reconstruction on early Pleistocene of Ceysaguet: *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie*, 32, 465.
- Dalquest, W. W., 1978, Phylogeny of American Horses of Blancan and Pleistocene age: *Annales Zoologici Fennici*, 15, 191-199.
- Dalquest, W. W., y Hughes, J. T., 1965, The Pleistocene Horse, *Equus conversidens*: *American Midland Naturalist*, 74 (2), 408-417.

- Dalquest, W. W., y Shultz, R. L., 1992, "Ice Age Mammals of Northwestern of Texas": E. U. A., Midwestern University Press, Wichita Falls, Texas, 309 p.
- Daegling, D. J., y Grine, F. E., 1994, Bamboo feeding, dental microwear, and diet of the Pleistocene ape *Gigantopithecus blacki*: *South African Journal of Science*, 90, 527–532.
- Damuth, J., y MacFadden, B. J., 1990, *Body size in Mammalian paleobiology: estimation and biological implications*: Cambridge, E. U. A., Cambridge University Press, 391 p.
- Downs, T., 1961, A study of variaron and Evolution in Miocene *Merychippus*: Los Angeles County Museum, Contributions in Science, 45, 1-75.
- Eisenmann, V., 1980, Lex Chevaux (*Equus sensu lato*) fossiles et actuels: cranes et dents jugales supérieures: *Cahiers de Paléontologie, Cent. Natl. Recherche Sci.* 1-186
- Estes, R. D., 1993. *The Safari Companion*: Post Mills, Vermont, Sudáfrica, Chelsea Green Publishing Co., 458 p.
- Evander, R. L., 2004, A revised dental nomenclature for Fossil Horses: *Bulletin American Museum of Natural History*, 285, 209-218.
- Feranec, R. S., 2003, Stable isotopes, hypsodonty, and the paleodiet of *Hemiauchenia* (Mammalia: Camelidae): A morphological specialization creating ecological generalization: *Paleobiology*, 29, 230–242.
- Feranec, R. S., Hadly, A. E., Paytan, A., 2008, Stable isotopes reveal seasonal competition for resources between late Pleistocene bison (*Bison*) and horse (*Equus*) from Rancho La Brea, southern California: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, doi:[10.1016/j.palaeo.2008.10.005](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.10.005)
- Ferrusquia, V. I., 1978, Distribution of Cenozoic vertebrate faunas in middle America and problems of migration between North and South America. (ed.), *Conexiones terrestres entre Norte y Sudamérica*: Ciudad de México, México, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, 329 p.
- Fortelius, M., 1985, Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations: *Acta Zoologica Fennica*, 180, 1–76.

- Fortelius, M., y Solounias, N., 2000, Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets: *American Museum Novitates*, 3301, 1-36.
- Fortelius, M., Eronen, J., Jernvall, J., Liu, L., Pushkina, D., Rinne, J., Tesakov, A., Vislobocova, I., Zhang, Z., and Zhou, Z., 2002, Fossil mammals resolve regional patterns of Eurasian climate change over 20 million years: *Evolutionary Ecology Research*, 4, 1005–1016.
- Franz-Odenaal, T. A., Kaiser, T. M., 2003, Differential mesowear in the maxillary and mandibular cheek dentition of some ruminants (Artiodactyla): *Annales Zoologici Fennici*, 40, 395-410.
- Franz-Odenaal, T. A., Kaiser, T. M., Bernor, R. L., 2003, Systematics and dietary evaluation of a fossil equid from South Africa. *South African Journal of Science*, 99, 453–459.
- Gagnon, M., Chew, A. E., 2000, Dietary preferences in extant African Bovidae: *Journal of Mammalogy*, 81, 490-511.
- Gidley J. W., 1907, Revision of the Miocene and Pliocene Equidae of North America: *American Museum of Natural History Bulletin*, 23, 865-934.
- Gray, J. E., 1821, On the natural arrangement of vertebrate animals: *London Medical Repository*, 15, 296-310.
- Grine, F. E., 1986, Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and *Paranthropus*: *Journal of Human Evolution*, 15, 783-822.
- Harris, H. A., y Porter, W. L., 1980, Late Pleistocene Horses of Dry Cave, Eddy County, New Mexico: *Journal of Mammalogy*, 60 (1), 46-65.
- Hartigan, J. A., 1975. *Clustering Algorithms*, John Wiley & Sons, Inc: New York, E.U.A.
- Hayek, L. A. C., Bernor, R. L., Solounias, N., Steigerwald, P., 1992, Preliminary studies of hipparionine horse diet as measured by tooth microwear, *en* Forsten, A., Fortelius, M., (eds.), Bjorn Kurten – A Memorial Volume: *Annales Zoologici Fennici*, 187-200.
- Hibbard, C. W., 1955, Pleistocene Vertebrates from the Upper Becerra Formation, Valley of Tequixquiac, Mexico, with notes on other Pleistocene Forms: *Contributions from the Museum of Palentology, University of Michigan*, 21, 47-96.

- Higgins, P., MacFadden, B. J., 2004, "Amount Effect" recorded in oxygen isotopes of Late Glacial horse (*Equus*) and bison (*Bison*) teeth from the Sonoran and Chihuahuan deserts, southwestern United States: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 206, 337–353.
- Hoppe, K. A., 2004, Isotopic variability, herd structure, and migration patterns of Late Pleistocene mammoths from multiple death assemblages: *Paleobiology*, 30, 129-145.
- Hoppe, K. A., 2006, Correlation between the oxygen isotope ratio of North American bison teeth and local waters: Implication for paleoclimatic reconstructions: *Earth and Planetary Science Letters*, 244, 408–417.
- Hoppe, K. A., Paytan, A., Chamberlain, P., 2006, Reconstructing grassland vegetation and paleotemperatures using carbon isotope ratios of bison tooth enamel: *Geological Society of America*, 34 (8), 649–652.
- Hulbert, R. C., 1989, Phylogenetic interrelationships and evolution of North American Late Neogene Equinae, *en* Protero D. R., y Schoch, R. M., (eds.), *The evolution of perissodactyls*: New York, E. U. A., Oxford University Press, 176-193.
- Hulbert, C. R., 1993, Taxonomic evolution in North American Neogene horses (subfamily Equinae): the rise and fall of an adaptative radiation: *Paleobiology*, 19(2), 216-234.
- Hulbert, R. C., y MacFadden, B. J., 1991, Morphological transformation and cladogenesis at the base of the adaptive radiation of Miocene hypsodont horses: *American Museum Novitates*, 3000, 1-61.
- Hunter, J. P., y Fortelius, M., 1994, Comparative dental occlusal morphology, facet development, and microwear in two sympatric species of Listriodon (Mammalia: Suidae) from the Middle Miocene of western Anatolia (Turkey): *Journal of Vertebrate Paleontology* 14, 105-126.
- Janis, C. M., 1984, The significance of fossil ungulate as indicator of vegetation structure and climate, *en* Brenchley P. J., (ed.), *Fossil and climate*: New York, E. U. A., John Wiley, 85-104.

- Janis, C. M., 1990, The correlation between diet and dental wear in herbivorous mammals, and its relationship to the determination of diets of extinct species, *en* Boucot, A. J., (ed.), *Evolutionary paleobiology of behavior and coevolution*: Amsterdam, Elsevier, 241-260.
- Janis, C. M., 1993, Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events: *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 467-500.
- Janis, C. M., Damuth, J., Theodor, J. M., 2004, The species richness of Miocene browsers and implications from habitat type and primary productivity in the North American grassland biome: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207, 371–398.
- Kaiser, T. M., 2001, Ecological significance of wear gradients in the enamel ridge morphology of the cheek dentition of the Miocene horse *Cormohipparion occidentale* (Equidae, Perissodactyla): *Mammalian Biology*, 66, 18.
- Kaiser, T. M., 2002, Functional significance of ontogenetic gradients in the enamel ridge pattern of the upper cheek dentition of the Miocene hipparionine horse *Cormohipparion occidentale* (Equidae, Perissodactyla): *Senckenbergiana Lethaea*, 82, 167-180.
- Kaiser, T. M., Fortelius, M., 2003, Differential mesowear in occluding upper and lower molars – Opening mesowear analysis fro lower molars and premolars in hypsodont equids: *Journal of Morphology*, 258(1), 67-83.
- Kaiser, T. M., y Franz-Oddendal, T. A., 2004, A mixed feeding *Equus* species from the middle Pleistocene of South Africa: *Quaternary Research*, 62, 316-323.
- Kaiser, T. M., y Solounias, N., 2003, Extending the tooth mesowear method to extinct and extant equids: *Geodiversitas*, 25 (2), 321-345.
- Kaiser, T. M., y Croitor, R., 2004, Ecological interpretations of early Pleistocene deer (Mammalia, Cervidae) From Ceysaguet (Haute-Loire, France): *Geodiversitas*, 26(4), 661-674.
- Kaiser, T. M., y Shultz, E., 2006, Tooth wear gradients in zebras as an environmental proxy - A pilot study: *Mittleilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum and Institut*, 103, 187-210.

- Kaiser, T. M., Solounias, N., Fortelius, M., Bernor, R. L., Schrenk, F., 2000, Tooth mesowear analysis on *Hippotherium primigenium* from the Vallesian Dinotheriensande (Germany) - A blind test study: *Carolinea*, 58, 103-114.
- Kelly, T. S., 1995, New Miocene Horses from the Caliente Formation, Cuyama Valley badlands, California: Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science, 473, 1-33.
- Kelly, T. S., 1998, New Middle Miocene Equid Crania From California and their implications for the Phylogeny of the Equini: Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science, 455, 1-46.
- Koch, P. L., 1998, Isotopic reconstruction of past continental environments: Annual Review of Earth and Planetary Science, 26, 573–613.
- Koch, P.L., Diffenbaugh, N.S., Hoppe, K.A., 2004, The effects of late Quaternary climate and PCO_2 change on C_4 plant abundance in the south-central United States: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207, 331-357.
- Kurten, B., y Anderson, E., 1980, Pleistocene Mammals of North America: New York, E. U. A., Columbia University Press, 442 p.
- Lalueza Fox, C., y Pérez-Peréz, A., 1993, The diet of the Neandertal child Gibraltar 2 (Devil's Tower) through the study of the vestibular striation pattern: *Journal of Human Evolution*, 24, 29-41.
- Lance, J.F., 1950, Paleontología y estratigrafía del Plioceno de Yepómera Estado de Chihuahua. Y Equidos, excepto *Neohipparion*: Universidad Nacional Autónoma de México, *Instituto de Geología Boletín*, 54, 1-81.
- Linnaeus, C., 1758, *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*: Holmiae. (Salvius). Tomus I. Editio decima, reformata, 824 p.
- MacFadden, B. J., 1976, Cladistic analysis of primitive equids with notes on other Perissodactyls: *Systematic Zoology*, 25(1), 1-14.
- MacFadden B. J., 1984, Systematics and phylogeny of *Hipparion*, *Neohipparion*, *Nannippus*, and *Cormohipparion* (Mammalia, Equidae) from the Miocene and Pliocene of the New World: *Bulletin of American Museum of Natural History*, 179, 1–196.

- MacFadden, B. J., 1984, *Astrohippus* and *Dinohippus* from the Yepómera Local Fauna (Hemphillian, México) and implications for the phylogeny of one-toed horses: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4, 273-283.
- MacFadden, B. J., 1989, Dental character variation in paleopopulations and morphospecies of fossil horses and extant analoges, *en* Prothero D. R., y Schoch, R. M., (eds.), *The Evolution of Perisodactyls*: New York, E. U. A., Oxford University Press, 128-141.
- MacFadden, B. J., 1992, Fossil Horses: Systematics, Paleobiology, and Evolution of the Family Equidae: Cambridge, E. U. A., Cambridge University Press, 384 p.
- MacFadden, B. J., 2000, Cenozoic Mammalian herbivores from the Americas: Reconstructing ancient diets and communities: *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 33-59.
- MacFadden, B. J., 2008, Geographic variation in diets of ancient populations of 5-million-year-old (earlie Pliocene) horses from southern Nort America: *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 266, 83-94.
- MacFadden, B. J., y Cerling, T. E., 1994, Fossil horses, carbon isotopes and global change: *Trends in Ecology and Evolution*, 9, 481-485.
- MacFadden, B. J., y Cerling, T. E., 1996, Mammalian herbivore communities, ancient feeding ecology, and carbon isotopes: a 10 million years sequence from the Neogene of Florida: *Journal of Vertebral Paleontology*, 1616 (1), 103-115.
- MacFadden, B. J., Solounias, N., Cerling, T. E., 1999, Ancient diets, ecology, and extinction of 5-million-year-old horses from Florida: *Science*, 283, 824-827.
- MacFadden, B. J., y Carranza-Castañeda, O., 2002, Cranium of *Dinohippus mexicanus* (Mammalia. Equidae) from the early Pliocene (Latest Hemphillian) of Central Mexico, and the origin of *Equus*: *Bulletin of the Florida Museum of natural History*, 43 (5), 163-185.
- MacNaughton, S. J., Tarrant, J. L., MacNaughton, M. M., Davis, R. H., 1985, Silica as a defense against herbivory and a growth promotor in African grasses: *Ecology*, 66, 528-535.
- Maas, M. C., 1994, A scanning electron-microscopic study of in vitro abrasion of mammalian tooth enamel under compressive loads: *Archives of Oral Biology*, 39, 1-11.

- Mainland, I. L., 2003, Dental microwear in grazing and browsing Gotland sheep (*Ovis aries*) and its implications for dietary reconstruction: *Journal of Archaeological Science*, 30, 1513-1527.
- McGrew, P. O., y Meade, G. E., 1938, The bearing of the Valentine area in Continental Miocene Correlation: *American Journal of Science*, 236 (36), 197-20.
- Meagher, M., 1986, "*Bison bison*." *Mammalian Species: The American Society of Mammalogists*, 266.
- Mooser, O., 1958, La Fauna "Cedazo" del Pleistoceno de Aguascalientes: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, *Anales*, 29, 408-452.
- Mooser, O., y Dalquest, W. W., 1975, Pleistocene Mammals from Aguascalientes, Central Mexico: *Journal of Mammalogy*, 56 (4), 781-820.
- Nowak, R. M., y Paradiso, J. L., 1983, *Walker's Mammals of the World*: Baltimore, E. U. A., Johns Hopkins University Press.
- Owen, R., 1869, On Fossil remains of equines from Central and South America. Referable to *Equus conversidens* Ow., *Equus tau* Ow., and *Equus arcidens* Ow.: Royal Society of London, *Philosophical Transactions*, 159: 559-573.
- Puech, P.-F., Albertini, H., y Serratrice, C., 1983, Tooth microwear and dietary patterns in early hominids from Laetoli, Hadar, and Olduvai: *Journal of Human Evolution* 12, 721-729.
- Pérez-Crespo, V. A., Sánchez Chillón, B., Arroyo-Cabrales, J., Alberdi, M. T., Polaco, J. O., Santos-Moreno, A., Benammi, M., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., 2009, La dieta y el hábitat del mamut y los caballos del Pleistoceno tardío de El Cedral con base en isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$): *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26 (2), 347-355.
- Rensberger, J. M., 1973, An occlusion model for mastication and dental wear in herbivorous mammals: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 47, 515-528.
- Rensberger, J. M., Forsten, A., Fortelius, M., 1984, Functional evolution of the cheek tooth pattern and chewing direction in Tertiary horses: *Paleobiology*, 47, 515-528.
- Retallack, G. J., 2007, Cenozoic paleoclimate on land in North America: *Journal of Geology*, 115, 271-294.

- Reynoso-Rosales, V. H., 1990, Revisión de los Équidos de la Fauna “Cedazo” del Pleistoceno de Aguascalientes, México: Ciudad de México, México, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis profesional, 79 p.
- Reynoso-Rosales, V. H., y Montellano-Ballesteros, M., 1994, Revisión de los Équidos de la Fauna local de Cedazo del Pleistoceno de Aguascalientes México: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 11 (1), 87-105.
- Rivals, F., y Deniaux, B., 2003, Dental microwear analysis for investigating the diet of an argali population (*Ovis ammon antiqua*) of mid-Pleistocene age, Caune de l'Arago cave, eastern Pyrenees, France: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 193, 443-455.
- Rivals, F., y Semprebon, G. M., 2006, A comparison of the dietary habits of a large sample of the pleistocene pronghorn *Stockoceros onusrosagris* from the Papago Springs Cave in Arizona to the modern *Antilocapra Americana*: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(2), 495-500.
- Rivals, F., Mihlbachler, M. C., Solounias, N., 2007, Effect of ontogenetic-age distribution in fossil samples on the interpretation of ungulate paleodiets using the mesowear method: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(3), 763-767.
- Romer, A. S., 1949, Time Series and Trends in Animal Evolution, *en* *Genetics Paleontology and Evolution*: E. U. A., Princeton University Press.
- Schubert, B. W., Ungar, P. S., Sponheimer, M., Reed, K. E., 2006, Microwear evidence for Plio-Pleistocene bovid diets from Makapansgat Limeworks Cave, South Africa: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 241, 301-319.
- Semprebon, G. M., Godfrey, L. R., Solounias, N., Sutherland, M. R., Jungers, W. L., 2004, Can low magnification stereomicroscopy reveal diet?: *Journal of Human Evolution*, 47, 115-144.
- Shotwell, J. A., 1961, Late Tertiary biogeography of horses in the northern Great Basin: *Journal of Paleontology*, 35, 203-217.
- Silva-Barcenas, A., 1969, Localidades de vertebrados fósiles de la República Mexicana: *Paleontología Mexicana*, Instituto de Geología Universidad Nacional Autónoma de México 28, 1-34.

- Simpson, G. G., 1944, *Tempo and Mode in Evolution*: New York, E. U. A., Columbia University Press.
- Simpson, G. G., 1951, *Horses: the story of the horse family in the modern world and through sixty million years of history*: New York, E. U. A., Oxford University Press.
- Skinner, M. F., 1942, The fauna of Papago Springs Cave, Arizona, and a study of *Stockoceros*: *American Museum of Natural History Bulletin*, 80, 143-220.
- Skinner, J.D. y Smithers, R. H. N., 1990, *The Mammals of the Southern African Subregion: South Africa*, University of Pretoria.
- Solounias, N., y Semprebon, G., 2002, Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids: *American Museum Novitates*, 3366, 1-52.
- Stirton, R. A., 1939, Significance of Tertiary mammalian faunas in Holarctic correlation with special reference to the Pliocene in California: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13 (1), 130-137.
- Stirton, R. A., 1947, Observations on evolutionary rates in hypsodonty: *Evolution*, 1, 32-41.
- Stirton, R. A., 1951, *Cenozoic Mammal Remains from the San Francisco Bay Region*: University of California, Berkeley University of California, publications on geological sciences, 409.
- Strömberg, C. A. E., 2002, The origin and spread of grass-dominated ecosystems in the late Tertiary of North America: preliminary results concerning the evolution of hypsodonty: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 177, 59-75.
- Strömberg, C. A. E., 2004, Using phytolith assemblages to reconstruct the origin and spread of grass-dominated habitats in the great plains of North America during the late Eocene to early Miocene: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207, 239-275.
- Strömberg, C. A. E., 2005, Decoupled taxonomic radiation and ecological expansion of open-habitat grasses in the Cenozoic of North America: *PNAS*, 102 (34), 11980-11984.

- Teaford, M. F., 1994; Dental microwear and dental function: *Evolutionary Anthropology*, 3, 17-30.
- Teaford M. F., y Oyen, O. J., 1989, In vivo and in vitro turnover in dental microwear: *American Journal of Physical Anthropology*, 80, 447-460.
- Tovar, R. E., Montellano-Ballesteros, M., y Corona-M, E., 2007, Fauna Pleistocénica de Santa Cruz Nuevo, Puebla; México: Cuadernos del Museo Geominero, Instituto Geológico y Minero, España, 8, 393-397.
- Van Valkenburgh, B., Teaford, M. F., Walker, A., 1990, Molar microwear and diet in the sabertooth cat, *Smilodon fatalis*: *Journal of Zoology*, 222, 319-340.
- Webb, D. S., 1977, A history of savanna vertebrates in the New World, Part I: North America: *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8, 355-380.
- Winans, M. C., 1985, Revision of North American fossil species of the genus *Equus* (Mammalia: perissodactyla: Equidae). Unpublished Ph.D. dissertation, University of Texas, Austin.
- Winans, M. C., 1989, A quantitative study of North American fossil species of the genus *Equus*, en Prothero, D. R., y Soch, R. M., (eds.), *The Evolution of Perissodactyls*: New York, E. U. A., Oxford University Press, 262-297.
- Woodburne, M. O., MacFadden, B. J., y Skinner, M. F., 1981, The North American "*Hipparion*" datum and implications for the Neogene of the Old World: *Géobios*, 14, 493-524.

Anexo 1. Tablas de contingencia para las pruebas de χ^2 .

Equus conversidens vs Equus mosbachensis.

	%al	%a	%r	Total
<i>E. conversidens</i>	0	0	70.45	70.45
<i>E. mosbachensis</i>	21	19	26	70
Total	21	19	96	136

Equus conversidens vs Equus grevyi.

	%al	%a	%r	Total
<i>E. conversidens</i>	0	0	70.45	70.45
<i>E. grevyi</i>	0	34.4	24.1	58
Total		34.4	94.5	128

Equus conversidens vs Equus burchellii.

	%al	%a	%r	Total
<i>E. conversidens</i>	0	0	70.45	70.45
<i>E. burchellii</i>	0	27	33.6	60.6
Total		27	106	131

Equus conversidens vs Bison bison.

	%al	%a	%r	Total
<i>E. conversidens</i>	0	0	70.45	70.45
<i>B. bison</i>	0	0	73.3	73.3
Total	0	0	143.7	143.7

Equus conversidens vs Ceratotherium simum.

	%al	%a	%r	Total
<i>E. conversidens</i>	0	0	70.45	70.45
<i>C. simum</i>	0	0	28	28
Total			98	98

Equus conversidens vs Damaliscus lunatus.

	%al	%a	%r	Total
<i>E. conversidens</i>	0	0	70.45	70.45
<i>D. lunatus</i>	0	72	0	72
Total		72	70.45	142