



Universidad Autónoma de Querétaro
Facultad de Ciencias Naturales
Licenciatura en Biología

**Asignación taxonómica y análisis de variación en
équidos pleistocénicos de Villa de Tezontepec, Hidalgo**

Tesis Individual

Que como parte de los requisitos para obtener el grado de

Licenciado en Biología

Presenta

Valentina Zavaleta Villarreal



Querétaro, México, Fecha
Universidad Autónoma de Querétaro
Facultad de Ciencias Naturales
Licenciatura en Biología

ASIGNACIÓN TAXONÓMICA Y ANÁLISIS DE VARIACIÓN EN ÉQUIDOS PLEISTOCÉNICOS DE VILLA DE TEZONTEPEC, HIDALGO

Tesis Individual

Que como parte de los requisitos para obtener el grado de

Licenciado en Biología

Presenta:

Valentina Zavaleta Villarreal

Dirigido por:

M. en C. Jesús Martín Castillo Cerón

Codirigido por:

Dr. Carlos Alberto López González

SINODALES

Dr. Juan Manuel Malda Barrera

Firma

Dr. Robert Wallace Jones

Firma

Dr. Carlos Alberto López González

Firma

M. en C. Jesús Martín Castillo Cerón

Firma

Centro Universitario
Querétaro, Qro.
Noviembre 2011
México

RESUMEN

Restos de caballos, pertenecientes al género *Equus*, fueron encontrados en un banco de arena conocido como "El Carmen", en el municipio de Villa de Tezontepec, al sur del estado de Hidalgo. Con base en los caracteres dentales, los restos encontrados se asignaron a la especie *Equus conversidens*, y por lo mismo la localidad se considera como perteneciente al Pleistoceno. Debido a que los restos fósiles fueron encontrados en la misma área y nivel estratigráfico, podemos referirnos a éstos como una población, siendo así de los pocos sitios del centro de México que poseen estas características. Para estudiar la variación dentro de esta población, se tomaron medidas de 40 caracteres de las mandíbulas. Para estudiar el rango de variación, se usaron estadísticos descriptivos (el rango de variación, la media aritmética, la desviación estándar y el coeficiente de variación). También se realizó una prueba de Shapiro-Wilk y se calculó el coeficiente de bimodalidad para buscar dimorfismo sexual. Y finalmente, se realizaron dos pruebas de estadística multivariada: un análisis de Cluster y un Análisis de Componentes Principales, para observar si en la población se segregan diferentes grupos de edades. Resultó que las medidas que suelen considerarse como dependientes de la edad mostraron una gran variación, al igual que las variables que miden alguna característica diagnóstica. Al comparar los datos obtenidos con los aquellos publicados por otros autores no encontramos una diferencia entre las tres especies consideradas para el Pleistoceno de México. En cuanto al dimorfismo, las pruebas realizadas en este estudio no permitieron ver ninguna diferencia significativa. En los análisis de estadística multivariada, se distinguieron tres grupos dentro de la muestra. Y se pudo observar que las variables que tienen algún valor taxonómico, tienden a tener poca influencia en explicar la variación en estos grupos, mientras que las variables que están relacionadas con la edad tienen más peso. Por lo que los grupos que se ven son grupos de edad distribuidos dentro de una misma población. Conocer la variación intraespecífica de estos caracteres resulta fundamental para dar validez a las descripciones taxonómicas de équidos pleistocénicos, que están basadas casi exclusivamente en caracteres dentales y que en su mayoría no contemplan esta variación.

SUMMARY

Horses remains, belonging to the gender *Equus*, were found in a sandbank know as “El Carmen”, in the town of Villa de Tezontepec, to south of the state of Hidalgo. Based on the dental characters, the remains were assigned to the species *Equus conversidens*, and that is why this locality is considered Pleistocenic. Since the remains were found in the same area and on the same stratigraphic level, we may refer to this as a population, being this site as one of the few in central Mexico with these characteristics. To study the variation within this population, we measure 40 variables of the jaws. To study the variation range, we used descriptive statistics (the range of variation, the arithmetic media, the standard deviation and the coefficient of variability). We also performed a Shapiro-Wilk’s test and we calculated a coefficient of bimodality in the quest of finding sexual dimorphism. We finally perform two multivariate statistic tests: a Cluster analysis and a Principal Component Analysis, to observe if the population segregates itself in different age groups. We observed that the measurements that are considered as age dependent showed a great variation, the same as the variables that measured a taxonomic character. When we compare the obtain data with those published by other authors we did not find a difference between the tree species considerer for the Pleistocene in Mexico. For the dimorphism, the tests carried out in this study did not allowed to see any significant difference. In the multivariate statistic analysis, we distinguish tree group within the sample. And we observed that the variables that had a taxonomic value tend to have little influence on explaining the variation between these groups, whereas the variables that are related with age had more weight. So the groups that we observed are age groups distributed within a single population. To get to know the intraspecific variation of these characters is fundamental to validate the taxonomic description of Pleistocene horses, which is based almost exclusively in dental characters.

INDICE

	Página
RESUMEN	i
SUMMARY	ii
ÍNDICE	iii
ÍNDICE DE CUADROS	v
ÍNDICE DE FIGURAS	vi
I. INTRODUCCION	1
II. REVISION DE LITERATURA	2
<u>Pleistoceno en Norte América</u>	2
<u>Pleistoceno en México</u>	3
<u>Paleontología de vertebrados en el estado de Hidalgo</u>	5
<u>Équidos pleistocénicos en México</u>	6
<u>Dinámica de poblaciones de équidos fósiles</u>	8
III. JUSTIFICACIÓN	10
IV. OBJETIVOS	11
V. METODOLOGIA	12
<u>Área de estudio</u>	12
Ubicación	12
Marco geológico	12
<u>Campo</u>	14
Recolecta y transporte	14
<u>Laboratorio</u>	15
Limpieza y restauración	15
Identificación y determinación	15
Selección del material	18
Toma de medidas	19
<u>Análisis estadístico</u>	22
Rango de variación	22
Dimorfismo sexual	22
Distribución de edades	23
VI. RESULTADOS Y DISCUSIONES	24
<u>Paleontología Sistemática</u>	25
<u>Análisis de variación</u>	30

	Rango de variación	30
	Dimorfismo sexual	34
	Distribución de edades	39
VII.	CONCLUSIONES	49
	LITERATURA CITADA	51
	ANEXOS	59

INDICE DE TABLAS

Tabla		Página
1.	Características diagnósticas de los elementos dentales de <i>Equus mexicanus</i> , <i>E. conversidens</i> y <i>E. excelsus</i> (los números corresponden al autor citado).	16
2.	Variables medidas en las mandíbulas, ramas mandibulares, hemimandíbulas y fragmentos mandibulares de los équidos de la localidad HGO-71.	20
3.	Comparación de las medidas de la dentición inferior de los équidos de Villa de Tezontepec con las de otros autores (todas las medidas están en mm.) (Ap= diámetro anteroposterior y Tr= diámetro transversal).	22
4.	Variación de las medidas de la dentición inferior de <i>Equus conversidens</i> de la localidad de Villa de Tezontepec, Hidalgo (todas las medidas están en mm. excepto el coeficiente de variación (C.V.) que está expresado en porcentaje).	31
5.	Componentes principales del análisis de componentes principales comparando tres especies del género <i>Equus</i> del Pleistoceno de Norte América.	32
6.	Prueba de Normalidad de Shapiro-Wilk de las medidas de la dentición inferior de <i>Equus conversidens</i> .	36
7.	Coeficientes de bimodalidad (b) de las medidas de la dentición inferior de <i>Equus conversidens</i> (las variables resaltadas son aquellas con $b > 0.55$).	37
8.	Edades relativas asignadas <i>a priori</i> basadas en caracteres morfológicos dentales.	40
9.	Componentes principales del análisis de componentes principales comparando los ejemplares de <i>Equus conversidens</i> de Villa de Tezontepec.	45
10.	Pesos de las variables en los componentes 1 y 2 del análisis de componentes principales realizado en los ejemplares de <i>Equus conversidens</i> de Villa de Tezontepec.	47

INDICE DE FIGURAS

Figura		Página
1.	Área de estudio: a) Ubicación en la República Mexicana, b) Ruta de acceso y Ortoimagenes de la zona, c) Mapa geológico y topográfico de la zona.	13
2.	Nomenclatura dental de molariformes superiores e inferiores (Tomado de Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros, 1994).	19
3.	Análisis de componentes principales comparando nueve localidades donde se han encontrado especies del género <i>Equus</i> del Pleistoceno de América del Norte.	33
4.	Análisis de componentes principales comparando tres especies del género <i>Equus</i> del Pleistoceno de América del Norte.	33
5.	Histogramas de las variables con una $P > 0.01$ en la Prueba de Shapiro-Wilk.	37
6.	Histogramas de las variables con un Coeficientes de bimodalidad (b) superior a 0.55.	38
7.	Perfil de distribución de edades relativas asignadas a priori para los individuos fósiles de <i>Equus conversidens</i> de Villa de Tezontepec.	41
8.	Análisis de Cluster. Se marcaron con colores las edades asignadas a priori.	42
9.	Análisis de componentes principales comparando los ejemplares de <i>Equus conversidens</i> de Villa de Tezontepec. a) Los números representan el número del ejemplar en el catálogo del MPUAH. b) Los códigos de colores representan edades relativas asignadas a priori.	46
10.	Pesos de las variables en los componentes 1 (a) y 2 (b) del análisis de componentes principales realizado en los ejemplares de <i>Equus conversidens</i> de Villa de Tezontepec en función de las variables.	48

I. INTRODUCCIÓN

Actualmente los exponentes salvajes de la familia Equidae, mejor conocidos como caballos, habitan África, el Medio Oriente y partes del oeste y sur de Asia. Sin embargo, esta familia llegó a contar con cerca a 70 especies, pertenecientes a 18 géneros, ocupó diversos hábitats y se distribuyó desde América hasta Europa, Asia y África (Maguirre y Stigall, 2008). Para el final del Pleistoceno, todos los géneros, a excepción del género *Equus*, se extinguieron (Maguirre y Stigall, 2008), desapareciendo del continente americano. El género *Equus* se diversificó a finales del Plioceno y alcanzó su mayor diversidad específica durante el Pleistoceno (MacFadden, 1992). De hecho, los caballos son de las especies más comunes en el registro de mamíferos fósiles del Pleistoceno. Aun con un registro relativamente rico, la taxonomía de équidos pleistocénicos ha sido, y es, un tema en torno al cual no parece haber un consenso. Las descripciones taxonómicas de estas especies suelen ser poco precisas y no toman en cuenta el rango de variación que se da dentro de las poblaciones. Debido a esto han proliferado las especies nombradas en el país. Son pocas las localidades fosilíferas que conserven varios individuos de una sola especie como para que se puedan observar los rangos de variación acordes a la edad o sexo de los individuos. El estudio de este tipo de localidades nos permitirá esclarecer que tanto afecta la variación en una población de équidos. Y así poder aclarar

II. REVISIÓN DE LA LITERATURA

Pleistoceno en Norte América

El Pleistoceno es una división del periodo Cuaternario dentro de la Era Cenozoica, que procede al Plioceno. La frontera Plioceno-Pleistoceno se define en una edad de 1.8 millones de años (Ma). Esta edad se adoptó en 1984, y se reconoció por la base del Pleistoceno en Vrica, Italia, reconociéndose con éste criterio para América del Norte. Aunque los datos paleontológicos relevantes para el establecimiento de la frontera del estratotipo se derivaron de organismos marinos, las mastofaunas terrestres contribuyeron significativamente a las correlaciones, y las faunas europeas de mamíferos terrestres fueron exitosamente correlacionadas con secuencias marinas italianas clásicas. Además, las mastofaunas terrestres de América del Norte e Italia pueden correlacionarse con mastofaunas de Europa y Asia (Bell *et al.*, 2004).

Hasta el momento, no existe un acuerdo sobre el estratotipo para la frontera Pleistoceno-Holoceno, y por cuestiones prácticas, los investigadores usan la edad un tanto “arbitraria” de 10 mil años (Ka) o la extinción de los grandes mamíferos para marcar esta frontera. Este último evento está ampliamente reconocido y su datación oscila entre los 23 y los 9.5 Ka. La medida arbitraria de 10 Ka, por otro lado, se adopta provisionalmente constatando que se trata de una frontera cronométrica sin ninguna base estratigráfica; planteándose también que es el tiempo promedio en el cual la materia orgánica es sustituida “prácticamente” en su totalidad por materia inorgánica (Castillo-Cerón *et al.*, 1996).

Por lo general, los estudios de formaciones geológicas atribuidas al Pleistoceno, en especial aquellas de origen continental, son más detallados que aquellos de otros estratos más antiguos. Esto se debe a que los estratos de esa época se encuentran en grandes extensiones y en la parte superior de la secuencia estratigráfica de los continentes, pudiéndose decir de manera general que la mayor parte de los sedimentos pertenecen al Pleistoceno (Bell *et al.*, 2004).

El Pleistoceno se divide en tres edades de mamíferos para América del Norte: Blancano, Irvingtoniano y Rancholabreano (Bell *et al.*, 2004):

- El Blancano, que en su mayoría se encuentra en el Plioceno, forma la parte basal del Pleistoceno (entre los 1.8 y los 1.35 Ma). El final de esta edad está marcado por la aparición del género *Mammuthus*; siendo los primeros ejemplares conocidos de este género de 1.35 Ma, por lo que el límite se sitúa en esta edad.
- El Irvingtoniano, está definido por la primera aparición de *Mammuthus* (1.35 Ma) y la ausencia del género *Bison*, que varía en los registros desde 210 hasta 160 Ka.
- El Rancholabreano, llamado así por la localidad de Rancho La Brea en California, está caracterizado por la presencia del inmigrante eurasiático *Bison*, aunque la fecha exacta de llegada de este género aún no se conoce y los registros oscilan entre los 210 y los 160 Ka. El final de esta edad está marcada por la extinción de varias especies de la megafauna en la región, al final del Pleistoceno (10 Ka).

El Pleistoceno fue un periodo de complejos cambios climáticos, debido a las numerosas glaciaciones, que involucran periodos de calentamiento y enfriamiento (Arroyo-Cabrales, 1999). El Pleistoceno, vía su registro fósil, nos permite estudiar las respuestas de las plantas y animales a estos cambios climáticos y así entender, de manera general, como las biotas terrestres responden a calentamientos y/o enfriamientos (Arroyo-Cabrales, 1999). Las localidades fosilíferas representan oportunidades únicas para examinar en detalle los procesos de cambio en la distribución de los taxones hallados en ellas, en la estructura de las comunidades bióticas, la manera en que responden a los cambios climáticos y las migraciones como resultado de las fluctuaciones ambientales (Arroyo-Cabrales, 1999), lo cual es de importancia fundamental para entender cómo se presentan estos procesos en el presente.

Pleistoceno en México

En el mundo existen más de 170 países, pero sólo 12 de ellos son considerados como megadiversos y albergan en conjunto entre 60 y 70% de la biodiversidad total del planeta. México es uno de ellos (Neyra-González y Durand-

Smith, 1998). En la actualidad observamos un mosaico de condiciones ambientales y microambientales que promueven una gran variedad de hábitats y formas de vida (Neyra-González y Durand-Smith, *op. cit.*). Esto se explica debido a la complicada topografía, la gran variedad de climas y una compleja historia tanto geológica como biológica (Neyra-González y Durand-Smith, *op. cit.*). México es, desde el punto de vista biológico, un centro de origen, evolución, diversificación, migración y extinción de muchos grupos a través del tiempo (Carreño y Montellano-Ballesteros, 2005), lo que explica la gran riqueza en flora y fauna, tanto actual como fósil.

México cuenta con una gran cantidad de localidades fosilíferas que abarcan 560 Ma., desde el Precámbrico hasta el Holoceno. Debido a la historia geológica del país y a la naturaleza del registro fósil, existen periodos que están mejor representados, ambientes que aparecen con mayor frecuencia que otros y grupos biológicos con un registro más completo que otros (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2008). En México, los sedimentos pleistocénicos están ampliamente distribuidos (Arroyo-Cabrales, 1999), de hecho el Pleistoceno es la época a la que corresponden la mayor cantidad de localidades paleontológicas reportadas. Estas localidades se presentan como grandes cuencas sedimentarias rellenas de sedimentos fluvio-lacustres poco consolidados, semejantes a sedimentos aluviales de depósito reciente (Carranza-Castañeda y Roldán Quintana, 2007). Es común que al revisar las cartas geológicas del país los sedimentos Cuaternarios, se limiten a la mención de “aluvión cuaternario” o como la sección superior de formaciones del Plioceno (Palma-Ramírez, 2009). Aun con esta limitación, la cantidad de información disponible para esta época excede con mucho a aquella existente para cualquier otro periodo geológico (Arroyo-Cabrales, 1999). Para el Pleistoceno hay reportadas 776 localidades fosilíferas, en las cuales se han identificado 13 órdenes, 44 familias, 146 géneros y 286 especies de mamíferos pleistocénicos (Arroyo-Cabrales y Johnson, 2002), principalmente los correspondientes al rubro de la megafauna (Tovar *et al.*, 2007). Sin embargo, la mayoría de los hallazgos paleontológicos son aislados, sin control estratigráfico ni radiométrico y en algunas ocasiones no se conoce la localidad de procedencia

exacta de los ejemplares recolectados (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2002; Tovar-Liceaga, 2005; Palma-Ramírez, 2009). De estas localidades, destacan las faunas del Cedazo en Aguascalientes (Montellano-Ballesteros, 1992), El Cedral en San Luis Potosí (Pérez-Crespo *et al.*, 2009) la cueva de San Josecito en Nuevo León (Arroyo-Cabrales y Johnson, 2002) y Tequixquiac en el Estado de México (Hibbard, 1955) ya que se conocen con cierto detalle.

Paleontología de vertebrados en el Pleistoceno del estado de Hidalgo

El Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAHMP) fue creado en 1995. Desde entonces, ha realizado diversos trabajos de investigación sobre los fósiles, así como sobre las unidades geológicas que los portan, del estado de Hidalgo y de algunas zonas aledañas como son los estados de Puebla y Tlaxcala (Bravo-Cuevas y Cuevas-Ruiz, 2007). Los descubrimientos fósiles en el estado de Hidalgo están dentro de los trabajos formales más antiguos que se conocen en México. Estos hallazgos fueron producto del desarrollo de la industria ferrocarrilera y minera de finales del siglo XVIII (Castillo-Cerón *et al.*, 1996; Cuevas-Cardona, 2009) y de la industria petrolífera (Cuevas-Cardona, 2009). Actualmente, el UAHMP tiene registro de más de 100 localidades fosilíferas con edades que van desde el Cretácico tardío al Pleistoceno tardío (Castillo-Cerón *et al.*, 2007). La colección paleontológica depositada en el UAHMP tiene una importancia científica a nivel regional, nacional e internacional, ya que establece una base de comparación y de información sobre la cual pueden basarse futuros proyectos de investigación (Castillo-Cerón *et al.*, 2007). Dentro del material fósil resguardado en la colección, los restos óseos pertenecientes a mamíferos terrestres de gran talla representan una parte importante de la misma. En cuanto a las localidades registradas, cabe destacar que la mayoría constituyen secuencias pleistocénicas (Bravo-Cuevas y Cuevas-Ruiz, 2007; Bravo-Cuevas *et al.*, 2009). Los fósiles rescatados de estos depósitos sirven para documentar parte de la biota terrestre que habitó el territorio hidalguense los últimos 2 Ma, así mismo, aportan información relevante acerca de la taxonomía, ecología y evolución, así como patrones de distribución de diversos grupos de vertebrados (Bravo-Cuevas *et al.*, 2009).

Registro de los équidos en el Pleistoceno de México

Los équidos, o caballos, son mamíferos que forman parte del orden Perissodactyla. Los cuales son ungulados de dígitos impares, es decir que tienen uno o tres dedos en cada pata, cada uno de los cuales está provisto de una pezuña queratinizada o cornificada (Hickman *et al.*, 2002). Todos son herbívoros, con series molares continuas, complejas e hipsodontas (Hillson, 2005). Actualmente el orden cuenta con tres familias: Tapiridae, Rhinocerotidae y Equidae. Esta última familia, caracterizada por tener un solo dedo funcional, la constituyen los caballos, asnos y cebras (Hickman *et al.*, 2002). En términos dentales, los équidos tienen las coronas más altas de los perisodáctilos. Cada diente sale gradualmente conforme se va desgastando. Tienen un diastema que separa los incisivos de los premolares y molares. En el diastema pueden presentarse caninos con forma cónica, casi siempre reducidos o ausentes en las hembras, en este caso se presenta un diastema doble separado por un canino. Los premolares y molares son selenodontes (Hillson, 2005). Actualmente, los únicos exponentes de esta familia que quedan en estado salvaje habitan en África, el Medio Oriente y partes del oeste y sur de Asia.

La historia de la familia Equidae empezó en el Eoceno temprano, donde solo se conoce una especie, *Parahippus leonensis*. Al final del Mioceno el grupo se diversificó en 70 especies pertenecientes a 18 géneros, ocupando diversos hábitats y distribuyéndose desde América hasta Europa, Asia y África (Maguirre y Stigall, 2008). Es por esto que los caballos se consideran un clásico ejemplo de evolución y de radiación adaptativa en el registro fósil (Maguirre y Stigall, 2008). Sin embargo, al final del Pleistoceno, todos los géneros, a excepción del género *Equus*, se extinguieron (Maguirre y Stigall, 2008).

El género *Equus* es un ejemplo de los problemas a los que se enfrentan los paleontólogos al momento de clasificar grupos con representantes actuales y fósiles usando diferentes caracteres (Kaushik, 2009). Este género cuenta con 230 especies, de las cuales 58 se localizan en América del Norte (Kaushik, 2009). Para México, se han citado un total de 26 especies correspondientes a la familia Equidae para el Pleistoceno (Alberdi *et al.*, 2003). Casi todas fueron descritas con

base en las estructuras de la superficie oclusal de los dientes (Alberdi *et al.*, 2003). Sin embargo, los elementos dentales varían drásticamente con la edad y con el desgaste que sufren (Alberdi *et al.*, 2003). Por lo que muchas de estas especies fueron descritas sin tomar en cuenta el rango de variación de las características diagnósticas y no se han establecido criterios morfológicos inmutables que hagan factible reconocer y caracterizar cada especie.

En México se conocen varias localidades pleistocénicas de las cuales se han recuperado restos de caballos. Hibbard (1955) reporta para Tequixquiac, al noroeste del Estado de México, a *E. conversidens* y describe a *E. mexicanus*. Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros (1994) con base en las diferencias en el tamaño y en los caracteres dentales redujeron el número de especies de équidos de la fauna Cedazo, Ags., de 11 a una: *E. conversidens*. Estos resultados han sido discutidos por varios autores. Guzmán-Gutierrez *et al.*, en 1997, asignaron la misma muestra a dos especies, *E. cf. excelsus* y *E. cf. conversidens* (Barrón-Ortiz *et al.*, 2008). Malgarejo-Damián (2007, en Barrón-Ortiz, 2008), las separó también en dos especies, *E. mexicanus* y *E. conversidens*. Barrón-Ortiz *et al.* (*op. cit.*) apoyan éste trabajo, realizando un análisis morfométrico de los molares, concluyendo que la muestra está formada de dos morfotipos. Este último trabajo se limita a diferenciar los morfotipos mas no intenta una asignación taxonómica de los ejemplares. Arroyo-Cabrales y Johnson (2002) asignan los de équidos de la localidad de la Cueva de San Josecito, Nuevo León, a una subespecie de *E. conversidens*, *E. conversidens leoni*. Estos autores discuten la validez de *E. conversidens leoni*, que parece ser similar a *E. conversidens* pero con suficiente variación para señalarlo como una forma distinta en el grado de subespecie (Arroyo-Cabrales y Johnson, *op. cit.*). En el 2003, Alberdi *et al.* identificaron tres especies para la localidad pleistocénica de El Cedral, San Luis Potosí, basándose en las diferencias de tamaño, ya que la morfología dental y postcraneal resultó similar para toda la muestra. Asignando a *E. mexicanus* a los caballos de talla grande, a *E. conversidens* los de talla mediana y a *E. sp.* los de talla pequeña. En otros trabajos *E. tau* ha sido considerada como la especie “pequeña” del Pleistoceno mexicano (Gidley, 1901, Azzaroli, 1995 y Pichardo,

2007). Otros autores la han considerado como sinónimo de *E. conversidens* (Hibbard, 1955; Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros, 1994) o de *E. francisci* (Azzaroli, 1995). Las descripciones de *E. tau*, incluida la de Owen (1869) donde se designa a la especie, son ambiguas. Carranza-Castañeda y Roldán-Quintana (2007) encontraron e identificaron dos especies de caballos para el Pleistoceno de la Cuenca de Moctezuma, Sonora, *E. excelsus* y *E. conversidens*. Por su parte, Azzaroli (1995) reconoce para México cuatro especies, *E. conversidens*, *E. pacificus* (Syn: *E. mexicanus*), *E. francisci* (Syn. *E. tau*) y *E. excelsus*. Mientras que, Pichardo (2008) reconoce a las mismas cuatro especies, además de *E. conversidens leoni*.

Es así que, para este trabajo, contaremos para México tres especies de équidos pleistocénicos: *E. mexicanus*, *E. conversidens* y *E. excelsus*. *E. tau* es demasiado ambigua y no se cuenta con una verdadera descripción, fuera de su tamaño, para comparar con la muestra. Tampoco tomaremos en cuenta a *E. conversidens leoni*, ya que no es nuestro objetivo llegar a la asignación al nivel de subespecie, además que su estatus y su distribución están aún bajo discusión (Arroyo-Cabrales y Johnson, 2002).

Dinámica poblacional de équidos fósiles

Si se cuentan con los datos de edad y del sexo de los individuos de una población, entonces las proporciones de dichas variables se vuelven importantes indicadores de la biología de esa especie (asumiendo que la tasa de desgaste dental en una población es relativamente constante, el desgaste va en función de la edad). Es por esto que para determinar la edad de los caballos, tanto actuales como fósiles, se usa la altura de la corona y el grado de desgaste de los dientes, tanto de los incisivos como de los molares, así como el estado en la secuencia de erupción dental (MacFadden, 1992; Fernandez *et al.*, 2006; Barrón-Ortiz *et al.*, 2008).

Las estructuras de edad en poblaciones fósiles se asocian generalmente con dos modelos principales. El modelo de “desgaste” (en inglés: *attritional model*) que tiene la forma de un perfil en forma de “U” ya que los juveniles y los individuos viejos están mejor representados que los adultos maduros. Esto es el resultado de

la combinación de varios factores (mortalidad neonatal, enfermedades, depredación, competencia intra- e interespecífica) que afectan a los grupos de edades más vulnerables (MacFadden, 1992; Fernandez *et al.*, 2006). Sin embargo, por razones tafonómicas, los restos de ejemplares jóvenes están casi siempre infrarrepresentados en el registro fósil, por lo que el uso de factores de corrección basados en poblaciones modernas han sido necesarios (Hulbert, 1982, 1984; MacFadden, 1992; Fernandez *et al.*, 2006). Al contrario, el modelo “catastrófico” difiere en que la mortalidad es no-selectiva y es un reflejo de la población completa. En un perfil catastrófico, el número de individuos en cada grupo de edad consecutivo disminuye, formando una curva en forma de “L”. Una mortalidad catastrófica se genera por una catástrofe natural como una inundación, un incendio o una erupción volcánica y difiere de la mortalidad de desgaste por un depósito muy rápido de restos (MacFadden, 1992; Fernandez *et al.*, 2006).

A parte de estos modelos, que usan principalmente los perfiles de mortalidad para estudios de dinámica de poblaciones, se pueden inferir tablas de vida, curvas de sobrevivencia (Hulbert, 1982, 1984), e histogramas de frecuencia (Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros, 1994), entre otros, que permiten hacer inferencias sobre la paleoecología de las poblaciones fósiles. Además, cabe destacar que, al trabajar con équidos, se cuenta con la ventaja de que es un grupo que posee un análogo actual.

Los caballos y cebras (*Equus*) son especies prácticamente monomórficas (MacFadden, 1992; Mihlbachler, 2007). Muestran dimorfismo únicamente en el tamaño o presencia del canino, un rasgo relativamente inconspicuo si se compara con las armas craneales de algunos artiodáctilos o de los rinocerontes (MacFadden, 1992; Mihlbachler, 2007). En términos sociales, las poblaciones de caballos salvajes o ferales forman “bandas”, asociaciones estables de yeguas, sus crías y uno o más sementales que defienden al grupo de yeguas (MacFadden, 1992; Mihlbachler, 2007).

III. JUSTIFICACIÓN

Se han citado un total de 26 especies de este género para México (Alberdi *et al.*, 2003), que lejos de hablar de la diversidad de éste género, nos habla de lo sobreestimada que está la variabilidad de éstas especies fósiles. Muchas de estas especies fueron descritas a partir de un solo ejemplar, sin tomar en cuenta el rango de variación de las características diagnósticas y en algunos casos el estado de desgaste, que se traduciría en la edad del individuo. No se han establecido criterios morfológicos inmutables que hagan factible reconocer y caracterizar cada especie. Los elementos dentales varían drásticamente de acuerdo a la edad, al desgaste que van sufriendo, a su posición en la serie dental o simplemente por la diversidad genética que existe entre individuos de una misma población (Howe, 1970). Y puesto que estos elementos dentales dan las bases para la clasificación de los équidos pleistocénicos, esta variación es particularmente relevante. Existen pocas localidades fosilíferas que poseen suficientes especímenes para permitir una descripción estadística del rango de variación de una especie. Además de la importancia taxonómica, los análisis de dinámicas de población son significativos en otros temas de paleobiología, como ser la evolución, comportamiento, hábitos alimenticios, entre otros.

IV. OBJETIVOS

Generales

Asignar taxonómicamente y realizar un análisis de variación en la población de équidos pleistocénicos de Villa de Tezontepec, Hidalgo.

Específicos

- Establecer y argumentar la identidad taxonómica de los restos fósiles.
- Determinar el rango de variación de las medidas de la dentición inferior.
- Determinar la existencia de dimorfismo sexual.
- Determinar la distribución de edades.

V. METODOLOGÍA

Área de estudio

Ubicación

La localidad se encontró de manera fortuita en las excavaciones de un banco de arena conocido como “El Carmen”, El descubrimiento de la localidad viene ligada a la explotación de una mina de tepetate. Es en las excavaciones que se abrió una brecha que dejó al descubierto los restos fósiles, como a unos 20 m. por debajo del nivel del suelo. Este suceso fue reportado a las autoridades y éstas dieron aviso para que personal del INAH-Hidalgo y del Museo de Paleontología de la UAEH hicieran la prospección del sitio, el cual está ubicado en los 19° 55' N y 98° 48' O, a 5 Km. al norte de la cabecera municipal de Villa de Tezontepec, Hidalgo, en el lado sud-poniente del cerro conocido como Cerro Xoconoxtle o Cerro del Muerto (Figura 1).

Esta es una localidad nueva para el Estado de Hidalgo, fue catalogada con las siglas HGO y el número 71, y quedó asentada en el libro de localidades fosilíferas, que se encuentra en el Museo de Paleontología de la UAEH.

Marco Geológico

En general, la geología de las formaciones pleistocénicas no está bien documentada y no se tiene una clara descripción de los sedimentos que las componen. Esto, sumado a complicaciones tectónicas, diacrónicas e históricas, no ha permitido establecer una columna estratigráfica formal para la cuenca. De hecho, varios trabajos que hacen referencia a materiales pleistocénicos no hacen mención de la ubicación estratigráfica de los fósiles. Actualmente, se utilizan más de treinta unidades, muchas de uso indiscriminado (Enciso-De la Vega, 1992).

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

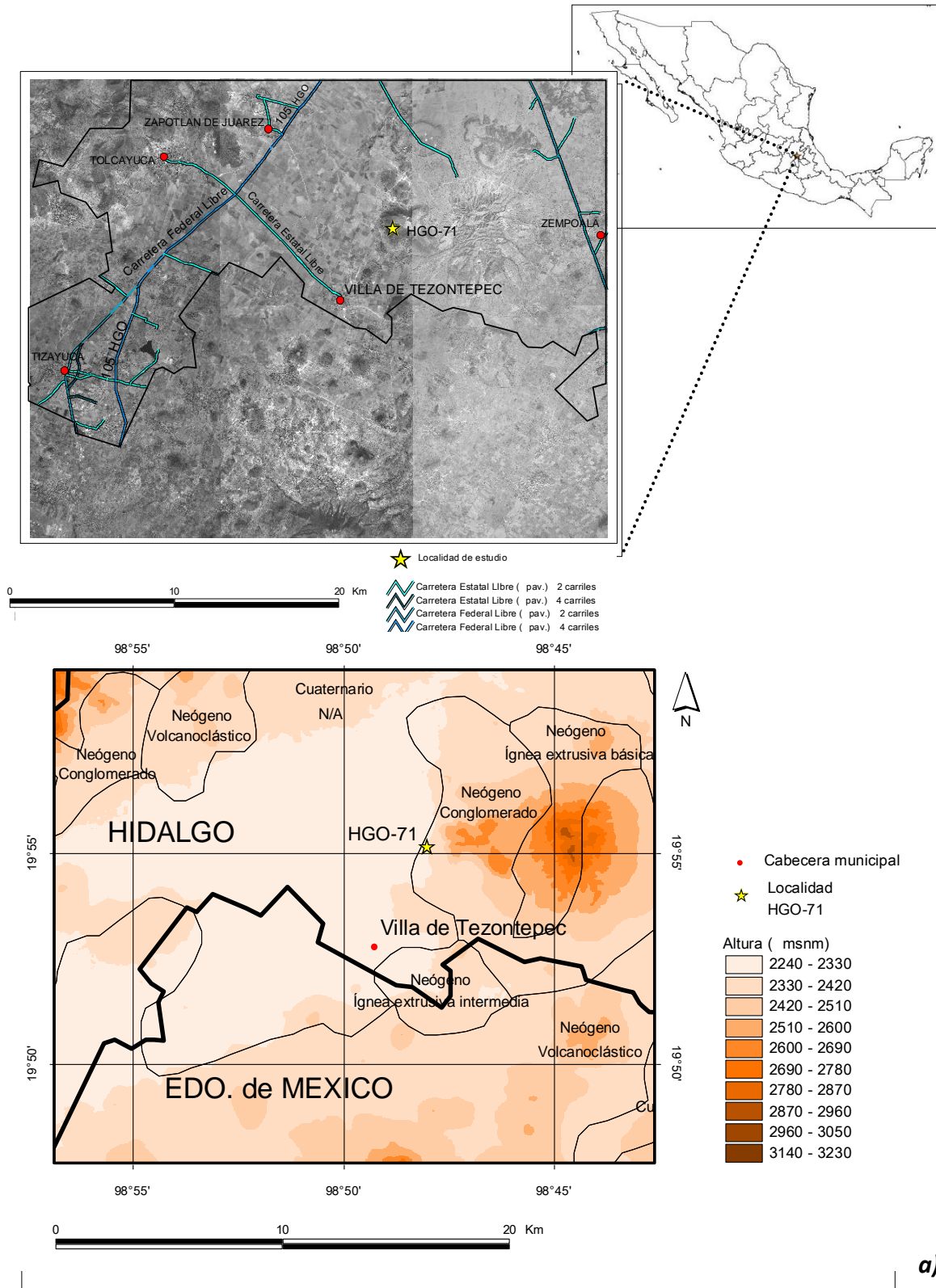


Figura 1. Área de estudio: a) Ubicación en la República Mexicana, b) Ruta de acceso y Ortoimágenes de la zona, c) Mapa geológico y topográfico de la zona.

En la carta geológica de Segerstrom (1961), se designa a la zona de Villa de Tezontepec como “aluvión cuaternario”. El aluvión se acumula en los canales de las corrientes, en las planicies de inundación, en los deltas, en lagos o estuarios (Roux, 2006).

Chávez-Aguirre (2008) atribuye la acumulación de grandes espesores de aluvión cuaternario de la cuenca de México a un bloqueo del desagüe causado por el emplazamiento de derrames lávicos y/o por el fallamiento normal del Cuaternario. Este aluvión que rellena los valles de México, Toluca y Puebla, está conformado por gravas, arenas, arcillas y cenizas, con un espesor de 30 a 300 m (Servicio Geológico Mexicano, 2002). Para los depósitos que cubren el piso de la Cuenca de México entre la Ciudad de México y Pachuca (donde se encuentra la zona de estudio), alcanzan espesores máximos de 100 metros (Segerstrom, 1961).

En la localidad de Villa de Tezontepec encontramos depósitos detríticos no consolidados, constituidos por arenas y arcillas, en un estrato homogéneo y único. No hay facies distinguibles en la secuencia y, sin fósiles índice o datación absoluta, es difícil correlacionarla a alguna formación existente.

Campo

Recolecta y Transporte

Los ejemplares se colectaron en varias salidas realizadas en los meses de junio y julio del 2009. En total se registró un área de 8 m² aproximadamente, que se dividieron en cuadrantes de 1 m². Para los ejemplares grandes o frágiles, se emplearon férulas de yeso o *jaquets* para envolver el fósil y parte del sedimento en el que se encuentra; de esta manera se facilitó el transporte del ejemplar al laboratorio (Castillo-Cerón *et al.*, 1996). El material recolectado se transportó al Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo para su limpieza, consolidación y restauración.

Laboratorio

Limpieza y restauración

Para la limpieza del material, se eliminó el sedimento adherido a los ejemplares con la ayuda de agujas de disección, exploradores odontológicos, percutores neumáticos, cepillos de dientes y pinceles. Se usó peróxido de hidrógeno para remover el sedimento fuertemente consolidado. Se utilizó “Mowithal B60H” como adhesivo y consolidante cuando fue necesario. La restauración se realizó con una mezcla de “Primal” y restos pulverizados de huesos de la misma localidad para resanar. Una vez que los ejemplares estuvieron limpios y restaurados se les asignó un número progresivo de la colección del Museo de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAHMP) así como el código de la localidad (HGO-71).

Identificación y determinación

Se tomaron las medidas máximas y las medidas de las series dentales se tomaron a la base de la corona. Las dimensiones de los ejemplares se midieron con un calibrador Mitutoyo Digital hasta centésimas de milímetro. Estas medidas se compararon con las que proporcionan distintos autores para las diferentes especies de caballos pleistocénicos; posteriormente se identificaron taxonómicamente los ejemplares cotejando con la publicada por Azzarolli (1995), Bravo-Cuevas *et al.* (2011), Carranza-Castañeda y Roldán Quintana (2007), Cisneros (2005), Gidley (1901), Hibbard (1955), Priego-Vargas (2009), Pichardo (2008) y Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros (1994) (Tabla 1).

Tabla 1. Características diagnósticas de los elementos dentales de *Equus mexicanus*, *E. conversidens* y *E. excelsus* (los números corresponden al autor citado).

	<i>E. mexicanus</i>	<i>E. conversidens</i>	<i>E. excelsus</i>
Talla*	Grande ⁹	Mediana ⁹	Mediana (más grande que <i>E. conversidens</i>) ⁵
Caninos	Bien desarrollados ⁶	-**	-
Parastilo	-	Pronunciados con la punta aplanada en premolares ^{2, 4 y 9} Punta redondeada en molares ^{2 y 4}	-
Mesostilo	-	Pronunciados con la punta aplanada en premolares, poco pronunciados con la punta redondeada en molares ^{2 y 9}	-
Metastilo	-	Terminados en punta ^{4 y 9}	Redondeado ⁷
Valle meso-metastilo	Profundos ⁶	Profundo en premolares, aplanado en molares ^{4 y 9}	-
Pli-protolofo	-	Presente en premolares ⁹	-
Pli-protocónulo	-	Presente ⁹	-
Pli-paracónulo	-	Presente ⁹	-
Surco preprotoconal	Profundo ⁶	Profundo y persistente cerca de la base del diente ²	-
Surco hipoconal	Bien desarrollado y angosto ⁶ Profundo y abierto cerca de la base del diente ⁷	-	Profundo ⁷
Pli-caballín	Evidente ⁶ Simple y bien desarrollado ^{2 y 7}	Simple ² Presente en premolares y ausente en molares ^{2 y 3}	Ausente ⁵

Protocono	Borde lingual recto ² Largo y aplanado ⁶ Se extiende por el lado lingual del diente ⁶	Elongado con borde lingual cóncavo ² En premolares, con ambas puntas redondeadas ^{4 y 9} ¼ ubicado anteriormente al istmo ⁴	Alargados y lateralmente comprimidos ¹ Cortos, con bordes redondeados, redondeados a ovalados, entrada lingual cóncava ⁷
Metacónido	Redondeado en el borde externo ⁶	Terminado en punta ⁹	-
Metastílido	-	Terminado en punta ^{2, 4 y 9}	Redondeado ²
Linguaflexico	-	En "V" ^{2 y 4}	E "U" ^{2 y 7}
Entoflexido	-	Más agudo en su borde inferior ³	-
Istmo	-	Completo (estrecho) en premolares, intermedio (amplio) en molares ^{2 y 4}	-
Protostílido	-	Ausente ^{2, 4 y 9}	-
Ectoflexido	Poco profundo ¹ Penetra en el istmo ⁸	Moderadamente profundo en premolares y profundo en molares ² No penetra en el istmo ³	Poco profundo ² Cortos, que no penetran al istmo, más reducidos en los molares ³
Pli-caballínido	Presente ⁶	Moderadamente desarrollado en premolares y ligeramente desarrollado o ausente en molares ² Reducido ³	Simple, bien desarrollado en premolares y levemente desarrollado en molares ⁷

* Si bien la talla no es una característica dental, ha sido utilizada por varios autores como diagnóstica para los caballos del Pleistoceno de México.

** - : no hay descripción de ese-esa característica en la bibliografía consultada.

Fuente: ¹ Azzaroli, 1995, ² Bravo-Cuevas *et al.*, 2011, ³ Carranza-Castañeda y Roldán Quintana, 2007, ⁴ Cisneros, 2005, ⁵ Gidley, 1901, ⁶ Hibbard, 1955, ⁷ Priego-Vargas, 2009, ⁸ Pichardo, 2008, ⁹ Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros. 1994.

Selección del material

Debido a su gran representatividad en el registro fósil de la localidad, las mandíbulas, ramas mandibulares, hemi-mandíbulas y fragmentos de mandíbulas, en las que se conservaron la mayor cantidad de estructuras, para realizar un análisis comparativo a modo de ver la variabilidad entre individuos. Se seleccionaron no solo las mandíbulas completas, sino también los fragmentos de mandíbulas que contaban con dientes y aquellas mandíbulas que aún tuvieran dientes deciduos. Fueron en total siete fragmentos de mandíbulas (UAHMP-3266-3268, UAHMP-3294, UAHMP-3306, UAHMP-3324 y UAHMP-3326), seis ramas mandibulares (UAHMP-3210, UAHMP-3256, UAHMP-3269, UAHMP-3295, UAHMP-3322 y UAHMP-3358), tres hemi-mandíbulas (UAHMP-3203, UAHMP-3285 y UAHMP-3308) y 4 mandíbulas completas (UAHMP-3206, UAHMP-3301, UAHMP-3328 y UAHMP-3357).

Las descripciones de los ejemplares se realizaron usando la nomenclatura dental (Figura 2) empleada en el trabajo de Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros (1994).

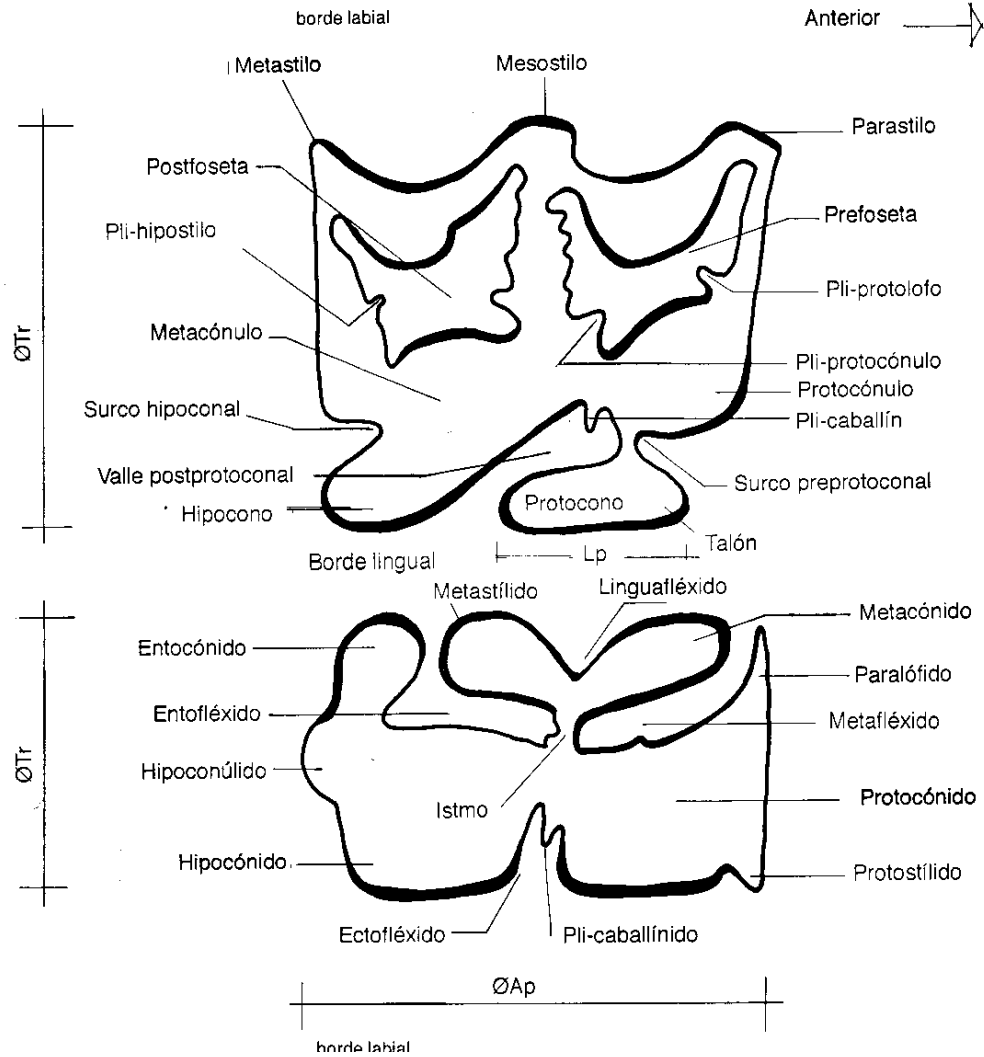


Figura 2. Nomenclatura dental de molariformes superiores e inferiores (Tomado de Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros, 1994).

Medidas

Se tomaron varias medidas con un calibrador Mitutoyo Digital hasta centésimas de milímetro a fin de establecer la variación intraespecífica de los équidos encontrados (Tabla 2). Se tomaron las medidas de todos los ejemplares. Cabe destacar que en este estudio algunos de los promedios pudieron verse sesgados ya que se usaron elementos de lados opuestos del mismo individuo. Esto se hizo con el fin de tener un mejor tamaño de muestra. Esta localidad parece ser muy prometedora y se sugiere realizar más visitas a la zona para extraer más material, y de esta manera limitar dicho sesgo y ampliar este estudio a otros elementos osteológicos.

Tabla 2. Variables medidas en las mandíbulas, ramas mandibulares, hemimandíbulas y fragmentos mandibulares de los équidos de la localidad HGO-71.

	Abreviatura	Variable	N
1	I1A	Desde el punto de los alveolos de los I1 a la parte trasera del proceso articular	6
2	I1B	Desde el punto de los alveolos de los I1 al borde posterior de la rama ascendente	6
3	P2M3	Longitud antero-posterior de la serie dental (P2-M3) ¹	20
4	P2P4	Longitud antero-posterior de los premolares (P2-P4)	22
5	M1M3	Longitud antero-posterior de los molares (M1-M3)	21
6	P2I3	Línea conectando el borde anterior del P2 y el borde posterior del I3 (Diastema)	13
7	I3C	Línea conectando el borde posterior del I3 al borde anterior del canino	9
8	P2C	Línea conectando el borde anterior del P2 y el borde posterior del canino	9
9	ApP2	Longitud antero-posterior del P2 ²	22
10	TrP2	Longitud transversal del P2	22
11	ApM3	Longitud antero-posterior del M3	21
12	TrM3	Longitud transversal del M3	22
13	TrC	Longitud transversal del canino	12
14	mandP2	Altura de la mandíbula a la altura del protocónido del P2	16
15	pP2	Altura de la corona del P2 a la altura del protocónido	20
16	eP2	Altura de la corona del P2 a la altura del entocónido	23
17	hP2	Altura de la corona del P2 a la altura del hipocónido	20
18	pM3	Altura de la corona del M3 a la altura del protocónido	20
19	eM3	Altura de la corona del M3 a la altura del entocónido	20
20	hM3	Altura de la corona del M3 a la altura del hipocónido	20
21	pM1	Altura de la corona del M1 a la altura del protocónido	22
22	eM1	Altura de la corona del M1 a la altura del entocónido	21
23	pM2	Altura de la corona del M2 a la altura del protocónido	22
24	eM2	Altura de la corona del M2 a la altura del entocónido	21
25	ApP3	Longitud antero-posterior del P3	24
			20

26	ApP4	Longitud antero-posterior del P4	24
27	ApM1	Longitud antero-posterior del M1	23
28	ApM2	Longitud antero-posterior del M2	23
29	mmP3	Longitud antero-posterior del metastílido-metacónido del P3	20
30	mmP4	Longitud antero-posterior del metastílido-metacónido del P4	25
31	mmM1	Longitud antero-posterior del metastílido-metacónido del M1	23
32	mmM2	Longitud antero-posterior del metastílido-metacónido del M2	23
33	IP3	Profundidad del linguaflexido del P3	21
34	IP4	Profundidad del linguaflexido del P4	24
35	IM1	Profundidad del linguaflexido del M1	21
36	IM2	Profundidad del linguaflexido del M2	23
37	ecP3	Profundidad del ectoflexido del P3	23
38	ecP4	Profundidad del ectoflexido del P4	23
39	ecM1	Profundidad del ectoflexido del M1	23
40	ecM2	Profundidad del ectoflexido del M2	23

¹Todas las medidas se tomaron a la altura de la base de la corona y del lado lingual.

²Las medidas transversales se tomaron a la altura de la línea que pasa por el hypocónido y el punto medio del entoflexido para el P2 y por la línea que pasa por el protocónido al punto medio del metaflexido para el M3.

Análisis estadístico

Rango de variación

Para indicar el rango de variación en el grupo se usaron estadísticos descriptivos que incluyen: el rango de variación observado, la media aritmética, la desviación estándar y el coeficiente de variación. El número de especímenes (N) también se incluyó. Algunas de estas variables se compararon con las de otros autores (Hibbard, 1955; Dalquest *et al.*, 1965; Carranza-Castañeda y Roldán-Quintana, 2007; Bravo-Cuevas *et al.*, 2011) para caballos del pleistoceno en México. Para ello, se realizó un análisis de componentes principales a modo de observar la distribución de los datos con respecto a los de los otros autores y sustentar estadísticamente la asignación taxonómica.

El análisis de componentes principales proyecta las variables estudiadas en variables hipotéticas (componentes) de tal manera que estas expresen la mayor cantidad de variación posible, facilitando así la visualización de los datos (Hammer y Harper, 2006). Estos componentes son ejes ortogonales, combinaciones lineales de las variables originales (Hammer y Harper, 2006). De esta manera proyectamos los puntos de un espacio multidimensional a uno bidimensional, en el que se ponderan las variables originales para ver cual tiene más significancia en la variación (Hammer y Harper, 2006).

Dimorfismo sexual

Debido a que casi todos los restos se encontraron desarticulados y que la característica dimórfica principal en los équidos actuales, el canino, no siempre se encontró asociado a su rama mandibular, el sexo no se pudo determinar *a priori* para la mayoría de los individuos. Puesto que los caracteres dimórficos poseen una distribución bimodal, se tomaron en cuenta los histogramas que tuvieran una distribución que se viera bimodal. Para corroborarlo estadísticamente, se usó la prueba de Shapiro-Wilk para probar la normalidad y así localizar los datos desviados de la curva de distribución normal ($P < 0.01$) (Mihlbachler, 2007) y también se calculó el coeficiente de bimodalidad como:

$$b = \frac{m_3^2 + 1}{m_4 + 3}$$

Donde m_3 es la “skewness” y m_4 es la kurtosis. Valores de $b > 0.55$ pueden indicar una distribución bimodal o polimodal (Mihlbachler, 2007).

Distribución de edades

Se asignó *a priori* cada ejemplar a un grupo de edad basándose en características morfológicas. Se tomó en cuenta el número de dientes deciduos o en proceso de brotar, el desgaste de los dientes, la definición de las estructuras de la superficie oclusal y la presencia de cúspides.

Para determinar la distribución de edades se realizaron dos pruebas de estadística multivariada. El uso de técnicas de estadística multivariada nos permite, a diferencia del histograma o de la asignar *a priori*, una forma más acertada de ordenar los datos, ya que usa más de un carácter y elimina la subjetividad del observador. Para estas pruebas se tuvieron que quitar variables puesto que, para que el análisis fuera viable, el número de variables no podía superar el tamaño de la muestra. Se quitaron aquellas variables que aportarían la menor información en cuanto a la variación de la muestra. Para ello se usaron dos criterios: aquellas que tuvieran más de 10 valores perdidos y aquellas que tuvieran un coeficiente de variación menor al 10%. Primero se llevó a cabo un Análisis de Clusters (con una de medida de similaridad Euclidiana) a modo de visualizar intervalos de grupos de edad. Luego se procedió a realizar un Análisis de Componentes Principales para reducir el número de variables y visualizar si hay alguna tendencia de agrupamiento que podría interpretarse como grupos de edad. Se usó la matriz de varianza-covarianza para el análisis ya que todos los datos se encuentran en las mismas unidades (mm.) (Past Manual).

Se compararon los resultados de las pruebas de estadística multivariada (Análisis de cluster y Análisis de Componentes Principales) con aquellos obtenidos de la asignación *a priori*.

VI. RESULTADOS Y DISCUSIONES

Fueron recuperados alrededor de 170 fósiles correspondientes a restos de caballos. A excepción de algunas vértebras, los restos fósiles recuperados se encontraron desarticulados. Estos équidos son los vertebrados dominantes en la localidad de Villa de Tezontepec. Debido a implicaciones ecológicas, se ha establecido que es poco probable encontrar en simpatria dos especies de équidos de tamaño y morfología similares conviviendo en una misma zona (Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros, 1994), por lo que se asume que la muestra pertenece a una sola especie. Todo el material salió del mismo lugar y del mismo nivel, así que se asume que se trata de una sola población. Si se toman en cuenta sólo las mandíbulas derechas (que son las de mayor número), se puede estimar un mínimo de 14 individuos de una especie perteneciente al género *Equus*. Se cuenta con 63 elementos dentales, 13 craneales y 95 postcraneales.

Paleontología sistemática

Clase MAMMALIA Linnaeus, 1758
Orden PERISSODACTYLA Owen, 1848
Familia EQUIDAE Gray, 1821

Género *Equus* Linnaeus, 1758
Equus conversidens Owen, 1869

Localidad.- Banco el Carmen, Villa de Tezontepec, Hidalgo (HGO-71)

Material referido.- cinco fragmentos de cráneo UAHMP-3214, 3315, 3216, 3260 y 3321; un fragmento de paladar UAHMP-3202; siete fragmentos de mandíbulas UAHMP-3266, 3367, 3268, 3294, 3306, 3324 y 3326; seis ramas mandibulares UAHMP-3210, 3256, 3269, 3295, 3322 y 3358; tres hemimandíbulas UAHMP-3203, 3285 y 3308; cuatro mandíbulas completas UAHMP-3206, 3301, 3328 y 3357; 44 incisivos aislados UAHMP-3221 al 3248, 3270, 3371, 3272, 3304, 3305, 3315, 3316, 3317, 3339, 3340, 3341, 3344, 3348, 3351, 3352 y 3353; un canino UAHMP-3318; 21 molariformes (aislados y asociados) UAHMP-3249, 3273, 3310, 3319, 3342, 3346, 3347, 3349, 3350, 3354 y 3355; así como otros 67 elementos postcraneales.

Alcance geocronológico y distribución geográfica.- Esta especie estuvo ampliamente distribuida a lo largo de América del Norte durante el Pleistoceno temprano al Rancholabreano (1.8-0.010 Ma) (Bravo-Cuevas *et al.*, 2011). Su distribución abarca desde Canadá, hasta el Pleistoceno de El Salvador en Centro América (Cisneros, 2005).

Descripción.- Los fósiles referidos presentan series molares continuas e hipsodontas, poseen un solo dedo funcional y, contienen elementos tanto de individuos jóvenes como de adultos. Si se los compara a las otras especies de caballos pleistocénicos que se encuentran en México, los ejemplares de Villa de Tezontepec podrían considerarse caballos de talla mediana a grande (Tabla 3). Las medidas de los molares y premolares inferiores son mayores a aquellas publicadas para otros caballos pleistocénicos mexicanos con excepción a aquellas de *E. mexicanus* (Tabla 3). En términos dentales, tienen un diastema que separa los incisivos de los premolares y molares de 9.9 cm. (± 1.7 cm. equivalente a dos

desviaciones estándar (2σ) (Tabla 4). En el diastema pueden presentarse caninos con forma cónica, de 0.48 cm. de ancho (± 0.77 cm.) (Tabla 4). Presentan una serie dental maxilar y una serie dental mandibular de 18 cm. (± 1 cm.) (Tabla 4).

En cuanto a las estructuras de la superficie oclusal, los molariformes superiores presentan parastilos prominentes con las puntas aplanadas en premolares, también en estos los mesostilos son pronunciados con la punta aplanada en premolares, mientras que redondeada en molares con metastilos terminados en punta. El pli-protolofa está presente en por lo menos el P² y el P³ y el pli-protocónulo está presente en todos los premolares y molares. El surco preprotoconal está presente en todos los molares y premolares menos en el P2. El surco hipoconal se encuentra bien desarrollado. Posee un pli-caballín simple y presente en todos los molariformes. El borde lingual del protocono es ligeramente cóncavo, las puntas del mismo están redondeadas y tiene al menos una cuarta parte ubicada anteriormente al istmo del protocono. En la dentadura inferior presentan metacónidos redondeados y metastílidos que terminan en punta. El linguaflexido tiene la forma de una gran "V". El protostílido está ausente. En algunos ejemplares el pli-caballínido está presente sobre todo en los premolares. Es más raro verlo en los molares, más aun conforme la edad del individuo aumenta. El ectoflexido roza el istmo en la mayoría de los casos y es menos profundo en premolares que en molares, en los cuales puede llegar a penetrarlo.

Tabla 3. Comparación de las medidas de la dentición inferior de los équidos de Villa de Tezontepec con las de otros autores (todas las medidas están en mm.) (Ap= diámetro anteroposterior y Tr= diámetro transversal).

Especie	Localidad	P2		P3	P4	M1	M2	M3		Fuente
		Ap	Tr	Ap	Ap	Ap	Ap	Ap	Tr	
<i>Equus conversidens</i>	Cedazo, Aguascalientes	30.74	15.31	26.08	25.83	24.04	24.24	26.99	12.09	Mooser,y Dalquest, 1975
<i>E. excelsus</i>	Aguascalientes				27.20		25.25			Carranza-Castañeda y Roldán-Quintana, 2007
<i>E. excelsus</i>	Sonora				31.00		29.00			
<i>E. mexicanus</i>	Valle de Tequixquiac	37.50	17.50	33.20	33.50	30.00	27.70	38.00	17.00	Hibbard, 1955
<i>E. conversidens</i>	Hidalgo	28.02	14.42	25.71	25.83	25.47	23.74	25.06	9.64	Bravo-Cuevas <i>et al.</i> , 2011
<i>E. conversidens</i>	Villa de Tezontepec, Hidalgo	36.54	17.21	29.40	27.87	27.36	26.56	28.63	13.66	
<i>E. conversidens</i>	Dry Cave, New Mexico	28.80	17.53	26.40	25.97	23.00	23.30	26.05	11.75	Harris y Porter, 1980
<i>E. conversidens</i>	Canyon, Texas	27.40	16.00	27.50	23.20	22.20	22.40	29.80	13.90	
<i>E. conversidens</i>	Slaton Quarry, Texas	28.90	15.10	25.65	25.25	23.15	22.70	25.40	11.90	Dalquest <i>et al.</i> , 1965

Asignación taxonómica.- Los fósiles referidos presentan la punta del metastilo aguda, terminando en punta, lo que concuerda con lo que reportan Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros (1994) y Cisneros (2005) para *Equus conversidens*. Otra característica que coincide con esta especie son los parastilos prominentes con puntas aplanadas en premolares (Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros, 1994; Cisneros, 2005; Bravo-Cuevas *et al.*, 2011) y redondeados en molares (Cisneros, 2005; Bravo-Cuevas *et al.*, 2011). En cuanto a la dentadura inferior, se observa claramente una predominancia de linguaflexidos en forma de una gran “V” que de acuerdo a Cisneros (2005) y Bravo-Cuevas *et al.* (2011) es también una característica de *E. conversidens*, contra el linguaflexido en forma de “U” característico de *E. excelsus* (Bravo-Cuevas *et al.*, 2011). El protocono no es largo y aplanado como en *E. mexicanus* (Hibbard, 1955), aunque hay que aclarar que esta descripción de *E. mexicanus* está basada en un individuo viejo y nuestros especímenes son más bien jóvenes y adultos. Tampoco se encuentra lateralmente comprimido como en *E. excelsus* (Azzaroli, 1995). El borde lingual del protocono es ligeramente cóncavo (Bravo-Cuevas *et al.*, 2011), las puntas del mismo se encuentran redondeadas (Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros, 1994; Cisneros, 2005) y tiene al menos una cuarta parte ubicada anteriormente al istmo del protocono (Cisneros, 2005); estas son todas características que nuestros ejemplares comparten con *Equus conversidens*. En cuanto al tamaño, si comparamos las medidas con aquellas publicadas por Carranza-Castañeda y Roldán-Quintana (2007), los restos coinciden más con las dimensiones de *E. excelsus* (Tabla 3). Sin embargo, morfológicamente nuestra especie difiere de *E. excelsus.*, y *E. mexicanus* como ya se mencionó. Por lo que los restos referidos se asignan a la especie *Equus conversidens*.

Discusión.- Varios autores han discutido el número de especies de équidos validas para el Pleistoceno en México. Pero a pesar de ser una de las registros más ricos en el país, este grupo presenta muchos problemas en la asignación al nivel de especies. Este problema parte de las incompletas descripciones originales, que se remontan tan atrás como hasta el siglo XIX como es el caso de *E. conversidens* y de *E. tau* (Owens, 1869). Desde entonces se ha

admitido la denominación de nuevas especies basadas en material insuficiente y pobremente descrito. Por lo que se ha llegado a ver una proliferación de especies en un espacio y tiempo (Pleistoceno mexicano) que muy seguramente no pudo albergar más de tres especies por problemas ecológicos (Reynoso-Rosales y Montellano-Ballesteros, 1994). A esto, hay que sumar el hecho de que muchas de estas especies se basan únicamente en caracteres de la superficie oclusal de los molariformes. Los dientes tienden a conservarse relativamente bien en el registro fósil, ya que son más resistentes que otros elementos óseos, pero muestran un alto grado de variación dependiendo del desgaste. El tamaño, que es el otro carácter que ha tomado importancia en los algunos estudios, fuera de dar una característica cualitativa no resuelve realmente el problema. De hecho, en términos de tamaño no tenemos definido a que se le llama una especie “grande”, “mediana” o “chica”.

El tener muchas especies, mal descritas, nos dificulta la asignación de cualquier ejemplar de caballo fósil. Los ejemplares de este trabajo se asignaron a la especie con la cual la mayoría de los ejemplares compartieran la mayor cantidad de caracteres. Se trata de la mejor aproximación, antes que una verdadera asignación, puesto que no hay concretamente ninguna característica dentro de la diagnosis que separe a las tres especies que se consideraron en este estudio.

Análisis de Variación

Rango de variación

Debido a que muchas de las mandíbulas tienen fracturas o vienen fragmentadas, no se pudieron en todas tomar todas las medidas. Por lo mismo, aquellas con una N menor tienden a tener una desviación estándar (σ) mayor.

Las medidas que tienen mayor variación (C.V.>50%) son aquellas relacionadas con los caninos (I3C, P2C y TrC) (Tabla 4). El tamaño o presencia del canino es, en équidos actuales, donde se ve reflejado el dimorfismo sexual (MacFadden, 1992; Muhlbachler, 2007). Efectivamente el dimorfismo podría explicar la variación en estas medidas. Esto será discutido en la siguiente sección.

Como era de esperarse, se observó una gran variación en las medidas que suelen considerarse como dependientes de la edad. Estas consisten en la altura de la corona tomada en diferentes puntos de los molares (pP2, eP2, hP2, pM3, eM3, hM3, pM1, eM1, pM2 y eM2). Todas están por encima del 12% de C.V. hasta poco más del 40% (Tabla 4). Este es el siguiente valor más alto después de las medidas de los caninos. Lo que confirma que la edad es un factor que afecta las dimensiones de los dientes. Lo que tiene sentido, ya que estos se usan en caballos actuales para determinar su edad.

Las variables que tienen algún valor taxonómico (mmP3, mmP4, mmM1, mmM2, IP3, IP4, IM1, IM2, ecP3, ecP4, ecM1 y ecM2), es decir aquellas que miden alguna característica diagnóstica (el metacónico-metafléxico, el linguafléxico y el ectofléxico), deberían tener bajos C.V. ya que tendrían que ser constantes independientes de la edad o del sexo de un individuo. Sin embargo, a excepción de tres de ellas (mmP3, mmM1 y mmM2), que miden la longitud antero-posterior del metastílido-metacónido en diferentes dientes, todas tienden a tener C.V. relativamente altos (>11%) (Tabla 4). Muchas especies de équidos pleistocénicos están descritas en base únicamente a caracteres dentales. Por lo que habría que poner en duda la validez de los caracteres dentales como determinantes en la asignación taxonómica de este grupo.

Tabla 4. Variación de las medidas de la dentición inferior de *Equus conversidens* de la localidad de Villa de Tezontepec, Hidalgo (todas las medidas están en mm. excepto el coeficiente de variación (C.V.) que está expresado en porcentaje).

Variable	N	Mínimo	Máximo	Media	Desv. típ.(σ)	C.V.
I1A	6	422.00	462.00	442.00	14.10	3.19
I1B	6	413.00	451.00	424.00	13.75	3.24
P2M3	20	168.25	183.57	177.09	4.97	2.81
P2P4	22	89.48	102.05	95.01	3.10	3.26
M1M3	21	79.18	97.45	83.77	3.92	4.68
P2I3	13	79.21	107.70	99.31	8.66	8.72
I3C	9	0.00	11.85	5.69	4.33	76.01
P2C	9	0.00	96.56	69.37	39.58	57.05
TrC	12	0.00	11.17	4.78	3.88	81.19
ApP2	22	33.39	40.00	36.54	1.76	4.83
TrP2	22	15.67	18.26	17.21	0.64	3.70
ApM3	21	15.76	33.95	28.63	5.00	17.48
TrM3	22	6.86	16.03	13.66	2.30	16.81
mandP2	16	67.75	76.01	72.30	2.79	3.86
pP2	20	8.78	19.62	13.60	2.70	19.82
eP2	23	3.30	19.58	15.72	3.79	24.13
hP2	20	9.42	20.84	14.68	2.71	18.45
pM3	20	1.50	15.12	9.99	3.13	31.35
eM3	20	0.00	12.66	7.71	3.16	40.98
hM3	20	0.00	11.44	8.83	3.12	35.35
pM1	22	9.75	18.40	13.00	2.27	17.49
eM1	21	10.09	15.78	12.34	1.53	12.38
pM2	22	9.97	15.30	12.01	1.63	13.59
eM2	21	8.50	14.84	11.62	1.61	13.87
ApP3	24	27.14	31.15	29.40	1.22	4.13
ApP4	24	25.39	30.07	27.87	1.18	4.23
ApM1	23	23.89	30.04	27.36	1.66	6.06
ApM2	23	22.85	29.43	26.56	1.66	6.26
mmP3	20	15.79	19.47	17.45	1.05	6.00
mmP4	25	10.39	18.86	15.60	2.31	14.80
mmM1	23	15.02	17.13	16.08	0.54	3.37
mmM2	23	13.55	16.50	14.42	0.69	4.77
IP3	21	1.91	4.81	3.38	0.73	21.63
IP4	24	2.11	5.00	3.41	0.73	21.38

IM1	21	3.54	5.76	4.50	0.55	12.26
IM2	23	2.86	4.92	4.00	0.55	13.85
ecP3	23	4.29	7.18	5.35	0.63	11.79
ecP4	23	3.52	6.91	5.40	0.94	17.43
ecM1	23	4.36	6.85	5.75	0.76	13.24
ecM2	23	3.70	6.46	4.84	0.67	13.91

De las 40 variables que se midieron, ocho (ApP2, TrP2, ApM3, TrM3, ApP3, ApP4, ApM1 y ApM2) se compararon con las de otros autores (Hibbard, 1955; Dalquest *et al.*, 1965; Mooser, y Dalquest, 1975; Harris y Porter, 1980; Carranza-Castañeda y Roldán-Quintana, 2007 y Bravo-Cuevas *et al.* 2010) (Tabla 3). Solo se usaron estas ocho variables ya que son las que coinciden con las publicadas por los autores antes mencionados. Con estas se realizó un Análisis de Componentes Principales. Se graficaron únicamente los dos primeros componentes, porque estos explican el 80.3% de la variación (Tabla 5).

Tabla 5. Componentes principales del análisis de componentes principales comparando tres especies del género *Equus* del Pleistoceno de Norte América.

Componente	Eigenvalue	% varianza
1	43.1	57.1
2	17.5	23.2
3	4.7	6.3
4	2.7	3.5
5	1.8	2.4
6	1.7	2.3
7	1.1	1.4
8	1.0	1.3
9	0.8	1.0
10	0.6	0.8
11	0.4	0.5
12	0.1	0.2

Al graficar estos componentes vemos como se forma una nube donde no se ve una segregación clara entre localidades (Figura 3) o especies (Figura 4). Los équidos de Villa de Tezontepec se encuentran al centro de la nube de datos y se sobrelapan con los datos de *E. excelsus* y de *E. conversidens*. El único dato con el que contamos de *E. mexicanus* tiende a separarse de la nube de datos central. Sin

embargo, esta distancia no es mayor a la de algunos datos de *E. excelsus* o de *E. conversidens*. En términos del tamaño, que ha sido utilizado como una de las variables determinantes al momento de la asignación taxonómica, no encontramos una diferencia entre estas tres especies. Cabe destacar que este análisis debería repetirse con más datos y quizás con otras variables. Sin embargo sirve para destacar lo poco discretas que se ven estas poblaciones. Su distribución da más una impresión de continuidad entre localidades y entre especies.

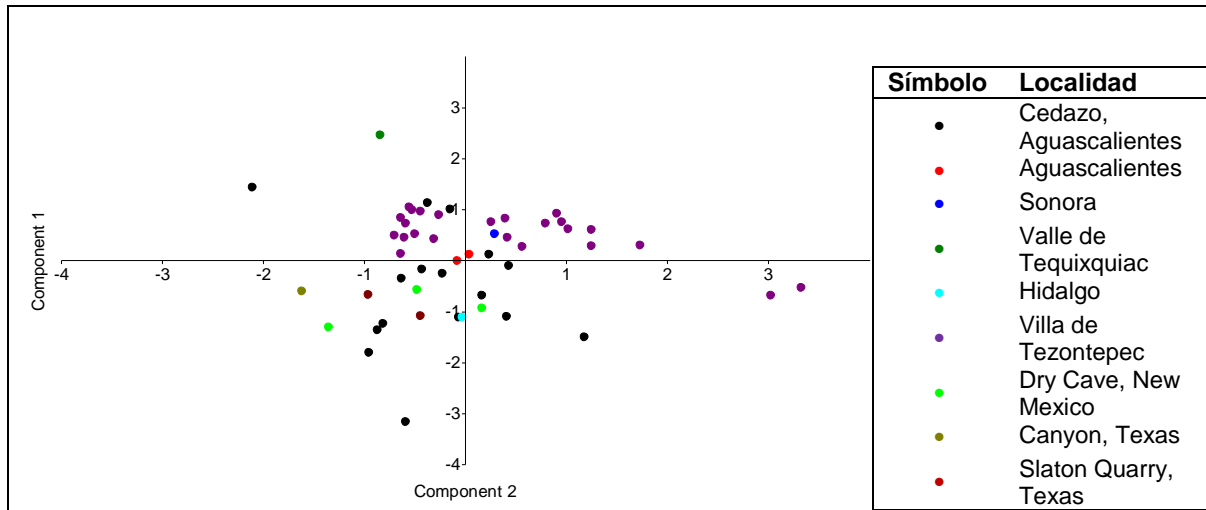


Figura 3. Análisis de componentes principales comparando nueve localidades donde se han encontrado especies del género *Equus* del Pleistoceno de América del Norte.

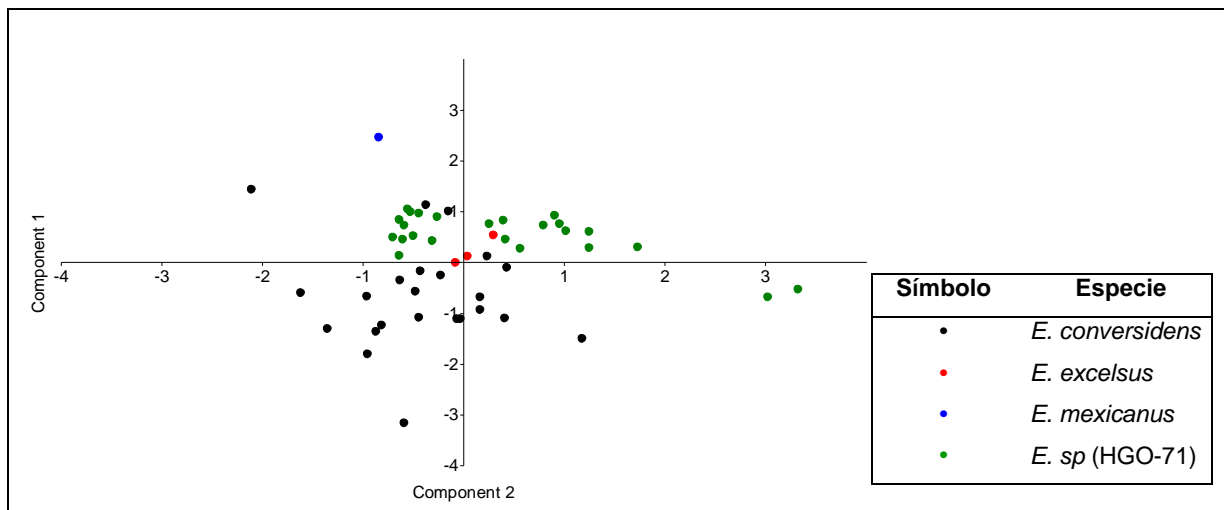


Figura 4. Análisis de componentes principales comparando tres especies del género *Equus* del Pleistoceno de América del Norte.

Dimorfismo sexual

Al observar la variación de las medidas dentales que se relacionan con el dimorfismo sexual en équidos resalta su alto coeficiente de variación en la muestra (Tabla 4). Por lo que se realizaron otras pruebas para identificar el dimorfismo.

La prueba de Shapiro-Wilk sirve para saber si la muestra fue tomada de una población con una distribución normal (Hammer y Harper, 2006). En la mayoría de los casos la normalidad quedó descartada ya que casi todas las variables tienen una $P < 0.01$ (Tabla 6). Únicamente en tres casos se podría sospechar de una distribución normal (I1A, I1B y I3C) (Tabla 6). Sin embargo, estas tres variables tienen una N muy pequeña, por lo que la normalidad no llega a verse reflejada en sus histogramas (Figura 5).

Puesto que la prueba de Shapiro-Wilk no permitió distinguir variables que reflejen dimorfismo, se calculó el coeficiente de bimodalidad (**b**). Los valores de $b > 0.55$ pueden indicar una distribución bimodal o polimodal (Mihlbachler, 2007). De las 40 variables, 18 tienen un $b > 0.55$ (Tabla 7). Si se observan los histogramas de estas 18 variables, se puede apreciar, en algunos, una distribución que podría semejar una distribución bimodal y así, estas variables podrían estar reflejando dimorfismo en la población (Figura 6). La medida con el **b** más grande ($b = 0.95$) corresponde a la distancia entre el borde anterior del P2 y el borde posterior del C (P2C) (Tabla 7). En general todas las variables que involucran a los caninos deben ser tratadas con reserva ya que en la mayoría de los ejemplares no se cuenta con estos ya que el diastema, donde se ubican estos dientes, pocas veces se encuentra preservado en la muestra que se trabajó, por lo que la N de estas variables tiende a ser pequeña (Tabla 7). La razón por la que estas medidas tienden a demostrar una distribución bimodal en nuestro análisis es porque contamos con una mandíbula completa, de un individuo adulto, donde los caninos están ausentes. Si bien este individuo podría considerarse una hembra y la ausencia de los caninos la prueba del dimorfismo en caballos, se trata de un caso aislado y no se consideró suficiente para demostrar dimorfismo.

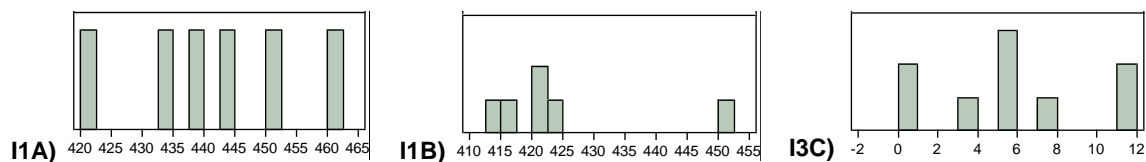
Las siguientes dos variables con el **b** más grande son eP2 y hM3, con un **b**=0.78 y **b**=0.85 respectivamente (Tabla 7). Estas variables por lo general hablan de la edad de un individuo, ya que mientras más viejo sea, más desgaste hay en los dientes y esto se refleja en la altura de la corona. Por lo que esta distribución podría atribuirse a grupos de edades más que a un dimorfismo sexual. Otra de las formas en las que se tiende a presentar el dimorfismo es en cuanto al tamaño. La variable I3B (que mide la distancia desde los alveolos de los I1 al borde posterior de la rama ascendente) al parecer indica dos grupos en cuanto al tamaño (Figura 6). Sin embargo, la N para esta variables es de las más bajas (N=6) (Tabla 7).

Ya que las variables consideradas no reflejan dimorfismos, y aquellas que lo hacen no tienen una N significativa, no se pudo determinar el sexo de los individuos. Por lo mismo no pudimos sacar las proporciones de hembras y de machos en la población.

Tabla 6. Prueba de Normalidad de Shapiro-Wilk de las medidas de la dentición inferior de *Equus conversidens*.

Variable	N	Shapiro-Wilk W	P (normal)				
I1A	6	0.9978	0.999	hM3	20	0.6042	<0.01
I1B	6	0.7524	0.021	pM1	22	0.563	<0.01
P2M3	20	0.4678	<0.01	eM1	21	0.6084	<0.01
P2P4	22	0.6227	<0.01	pM2	22	0.4764	<0.01
M1M3	21	0.6847	<0.01	eM2	21	0.6254	<0.01
P2I3	13	0.7026	<0.01	ApP3	24	0.4359	<0.01
I3C	9	0.8548	0.084	ApP4	24	0.5532	<0.01
P2C	9	0.6367	<0.01	ApM1	23	0.5116	<0.01
TrC	11	0.7458	<0.01	ApM2	23	0.5665	<0.01
ApP2	22	0.5886	<0.01	mmP3	20	0.5709	<0.01
TrP2	22	0.5736	<0.01	mmP4	25	0.4964	<0.01
ApM3	21	0.5963	<0.01	mmM1	23	0.6112	<0.01
TrM3	22	0.6179	<0.01	mmM2	23	0.6443	<0.01
mandP2	16	0.5667	<0.01	IP3	21	0.6593	<0.01
pP2	20	0.6938	<0.01	IP4	24	0.6065	<0.01
eP2	23	0.6816	<0.01	IM1	21	0.6709	<0.01
hP2	20	0.7503	<0.01	IM2	23	0.5266	<0.01
pM3	20	0.7638	<0.01	ecP3	23	0.6817	<0.01
eM3	20	0.7216	<0.01	ecP4	23	0.5332	<0.01
				ecM1	23	0.4561	<0.01
				ecM2	23	0.5909	<0.01

Figura 5. Histogramas de las variables con una $P > 0.01$ en la Prueba de Shapiro-Wilk.

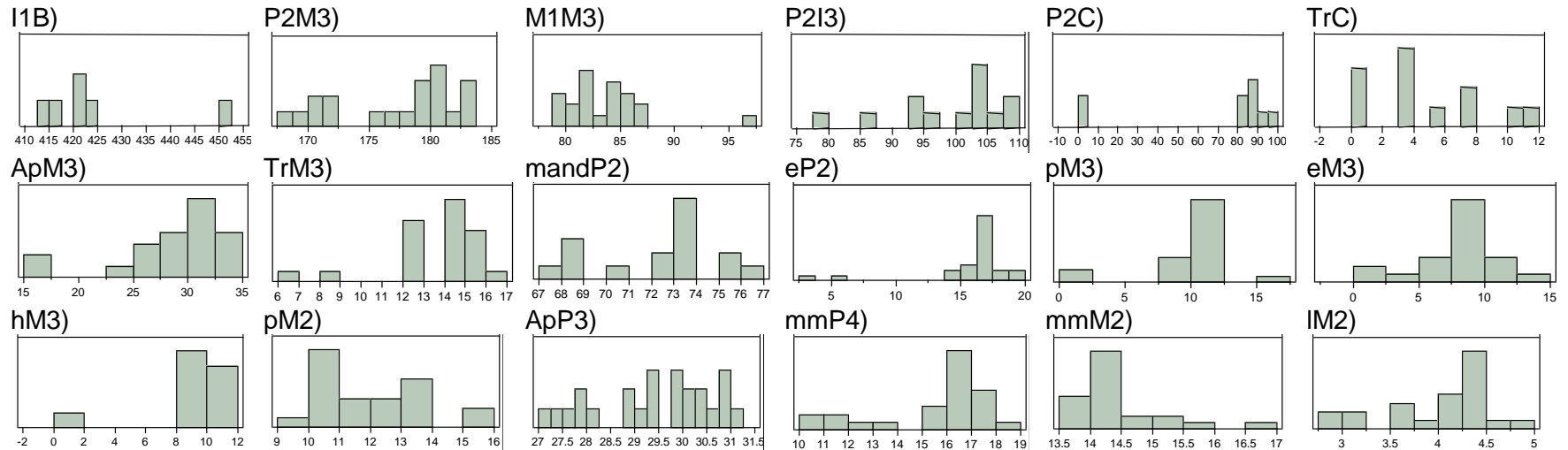


I1A: distancia desde el punto de los alveolos de los I1 al la parte trasera del proceso articular; **I1B:** distancia desde el punto de los alveolos de los I1 al borde posterior de la rama ascendente y **I1C:** longitud de la línea conectando el borde posterior del I3 al borde anterior del canino.

Tabla 7. Coeficientes de bimodalidad (**b**) de las medidas de la dentición inferior de *Equus conversidens* (las variables resaltadas son aquellas con $b > 0.55$).

Variable	N	Coeficiente de bimodalidad (b)
I1A	6	0.37
I1B	6	0.69
P2M3	20	0.68
P2P4	22	0.32
M1M3	21	0.56
P2I3	13	0.66
I3C	9	0.46
P2C	9	0.95
TrC	11	0.56
ApP2	22	0.39
TrP2	22	0.37
ApM3	21	0.68
TrM3	22	0.67
mandP2	16	0.64
pP2	20	0.37
eP2	23	0.78
hP2	20	0.26
pM3	20	0.63
eM3	20	0.55
hM3	20	0.85
pM1	22	0.42
eM1	21	0.43
pM2	22	0.59
eM2	21	0.39
ApP3	24	0.59
ApP4	24	0.39
ApM1	23	0.42
ApM2	23	0.38
mmP3	20	0.45
mmP4	25	0.67
mmM1	23	0.36
mmM2	23	0.55
IP3	21	0.35
IP4	24	0.34
IM1	21	0.41
IM2	23	0.6
ecP3	23	0.38
ecP4	23	0.53
ecM1	23	0.53
ecM2	23	0.33

Figura 6. Histogramas de las variables con un Coeficientes de bimodalidad (b) superior a 0.55.



I1B: distancia desde el punto de los alveolos de los I1 al borde posterior de la rama ascendente; **P2M3:** longitud antero-posterior de la serie dental (P2-M3); **M1M3:** longitud antero-posterior de los molares (M1-M3); **P2I3:** línea conectando el borde anterior del P2 y el borde posterior del I3 (Diastema); **P2C:** línea conectando el borde anterior del P2 y el borde posterior del canino; **TrC:** longitud transversal del canino; **ApM3:** longitud antero-posterior del M3; **TrM3:** longitud transversal del M3; **mandP2:** altura de la mandíbula a la altura del protocónido del P2; **eP2:** altura de la corona del P2 a la altura del entocónido; **pM3:** altura de la corona del M3 a la altura del protocónido; **eM3:** altura de la corona del M3 a la altura del entocónido; **hM3:** altura de la corona del M3 a la altura del hipocónido; **pM2:** altura de la corona del M2 a la altura del protocónido; **ApP3:** longitud antero-posterior del P3; **mmP4:** longitud antero-posterior del metastílido-metacónido del P4; **mmM2:** longitud antero-posterior del metastílido-metacónido del M2 y **IM2:** profundidad del linguaflexido del M2.

Distribución de edades

Basándose en el número de dientes deciduos o en plena erupción, la definición de las estructuras de la superficie oclusal, la presencia y el grado de desgaste de las cúspides se pudo asignar los ejemplares a seis grupos de edades relativas (Tabla 8). Podemos constatar que hay varios individuos jóvenes y adultos, mas no hubo ninguno que mostrara signos de edad avanzada (dientes desgastados, altura de la corona baja o estructuras mal definidas o lisas). Por lo tanto, se dividieron los individuos jóvenes en tres categorías (joven I, joven II y subadulto), y los adultos en otras tres (adulto-joven, adulto y adulto-viejo) (Tabla 8).

Tabla. 8 Edades relativas asignadas *a priori* basadas en caracteres morfológicos dentales.

Edad relativa	Número del ejemplar	Características morfológicas usadas en la asignación de la edad relativa del individuo
I Joven I	3294	P3 deciduo
	3357	P2 brotando, P3 y P4 podrían ser deciduos, M3 empezando a brotar
II Joven II	3267	Cúspides del P4 poco desgastadas
	3295	M3 y P4 brotando, estructuras del P2 y P3 bien definidas
III Subadulto	3256	M3 nuevo, estructuras del P2 y P4 bien definidas
	3308	Caninos brotando
	3206	Cúspides poco desgastadas, sobre todo las del M3
IV Adulto joven	3268	Todos los dientes ya están en uso, pero las cúspides aun se llegan a apreciar
	3285	Caninos brotando, estructuras de los molares y premolares bien definidas
	3358	Estructuras bien definidas
V Adulto	3203	Todos los dientes en uso y las estructuras se aprecian bien aunque sin tantos pliegues
	3210	Todos los dientes en uso y las estructuras se aprecian bien aunque sin tantos pliegues
	3266	Todos los dientes en uso y las estructuras se aprecian bien aunque sin tantos pliegues
	3301	Todos los dientes en uso y las estructuras se aprecian bien aunque sin tantos pliegues y caninos brotando
	3306	Todos los dientes en uso y las estructuras se aprecian bien aunque sin tantos pliegues
	3322	Todos los dientes en uso y las estructuras se aprecian bien aunque sin tantos pliegues
	3324	Todos los dientes en uso y las estructuras se aprecian bien aunque sin tantos pliegues
	3326	Todos los dientes en uso y las estructuras se aprecian bien aunque sin tantos pliegues
	3328	Todos los dientes en uso y las estructuras se aprecian bien aunque sin tantos pliegues y alveolos de los caninos pequeños
	VI Adulto viejo	3269

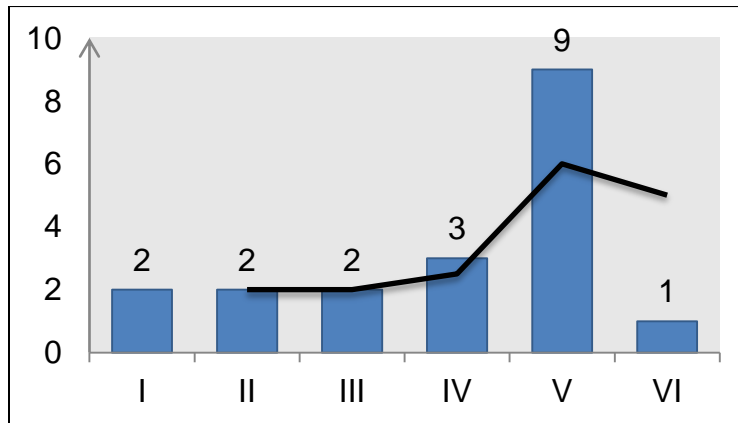


Figura. 7 Perfil de distribución de edades relativas asignadas a priori para los individuos fósiles de *Equus conversidens* de Villa de Tezontepec.

Con esta asignación *a priori*, se prosiguió con las pruebas de estadística multivariada. Primero se llevó a cabo el análisis de cluster (Figura 8). Se marcaron con colores las edades asignadas *a priori* con fines comparativos. Se llegaron a distinguir tres grupos. Uno formado por el ejemplar 3357 (los números 1 y 2 señalan los lados izquierdo y derecho, por lo que era de esperarse que el análisis los colocara juntos), asignado al grupo de “Joven 1” ya que aún posee dientes deciduos (P3 y P4) y que el P2 y el M3 apenas están brotando (Tabla 8). Este es el individuo más joven con el que contamos. El otro grupo está al extremo derecho de la gráfica y está formado por individuos que pertenecen a los siguientes dos grupos de edades “joven II” y “subadulto”. Al centro queda un grupo con la mayoría de los individuos. Aquí se encuentran todos los individuos clasificados en los grupos “adulto-joven”, “adulto” y “adulto-viejo”, es decir a todos los adultos (Figura 8 y Tabla 8). Quedan, además, en este grupo un individuo que fue originalmente asignado al grupo de “joven I” y uno que fue originalmente asignado al grupo de “subadultos” (Tabla 8). La ubicación de este último puede explicarse debido a que se encuentra cerca, morfológicamente a un adulto, por lo que la asignación *a priori* puede haberse equivocado. También podría tratarse de un error en la toma de medidas, en la asignación realizada previa al análisis o en los parámetros bajo los cuales se realizó el análisis.

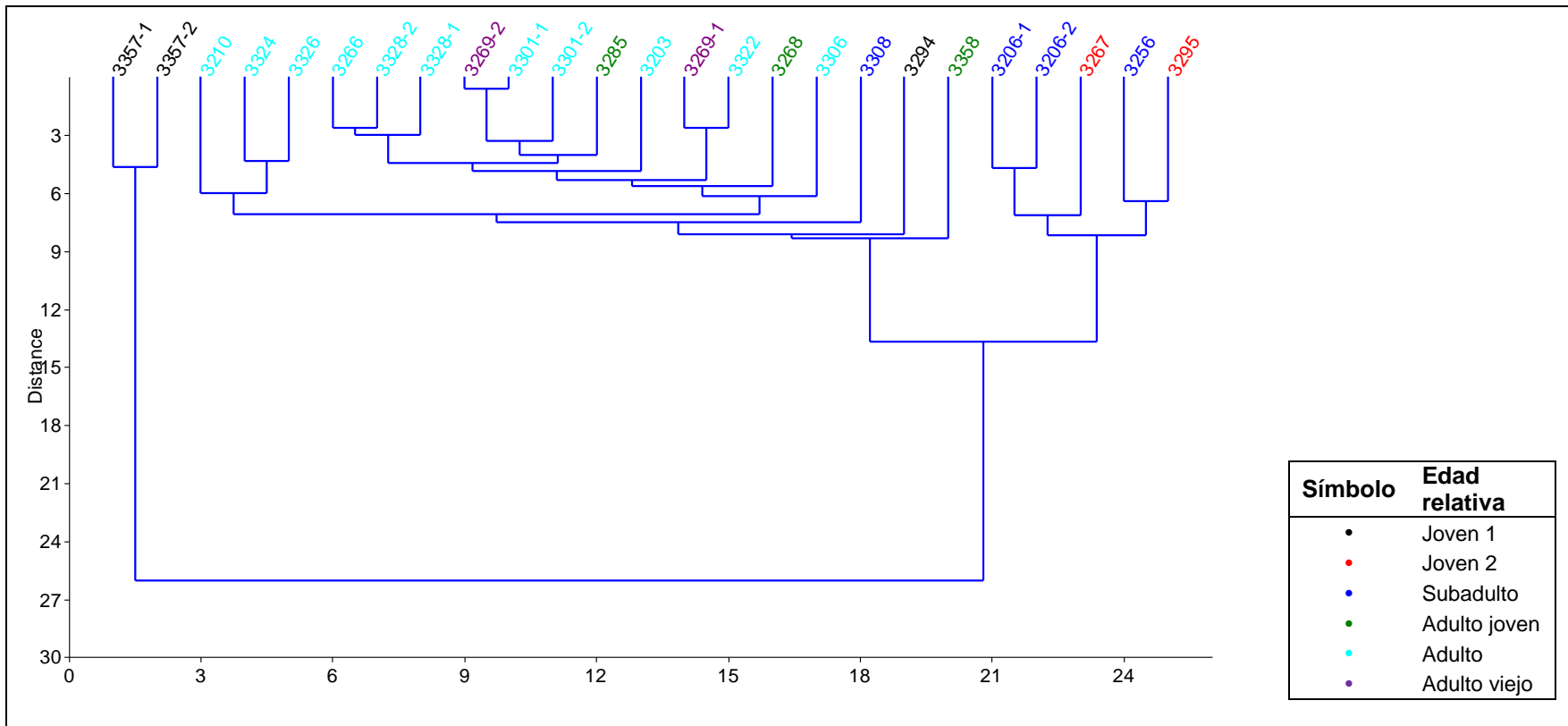


Figura 8. Análisis de Cluster. Se marcaron con colores las edades asignadas *a priori*.

En el Análisis de Componentes Principales se usaron los dos primeros componentes ya que estos explican el 81% de la variación (Tabla 9). Al graficarlos se ve cómo se separan los mismos tres grupos que se formaron al realizar el Análisis de Cluster (Figura 9). El primero formado por el ejemplar 3357 (Figura 9a), asignado al grupo de “Joven 1” (Figura 9b) y se encuentra en el cuadrante inferior izquierdo de la gráfica. El segundo grupo está en la mitad derecha de la gráfica y está formado por individuos que pertenecen a los siguientes dos grupos de edades “Joven II” y “subadulto”. En la mitad superior, tendiendo hacia el lado izquierdo se encuentra el grupo con la mayoría de los individuos. Aquí, al igual que en el anterior análisis, se encuentran todos los adultos, individuos clasificados en los grupos “adulto-joven”, “adulto” y “adulto-viejo” (Figura 9b). Tenemos además los mismos dos individuos mal asignados del anterior análisis (3295 y 3308). Como ya se mencionó, esto podría tratarse de un error en la toma de medidas, en la asignación realizada previa al análisis o en los parámetros bajo los cuales se realizó el análisis.

Además el Análisis de Componentes Principales nos permite ver la influencia de las diferentes variables en la asignación de los grupos, ya que cada componente está definido por estas mismas. Observamos que, a excepción de mmP4, el resto de variables de valor taxonómico tienden a tener poca influencia en los primeros dos componentes (Tabla 10 y Figura 10). En el primer componente son más importantes las variables que están relacionadas con la edad (las alturas de la corona o el tamaño del M3) (Tabla 10 y Figura 10). En el segundo componente, las variables relacionadas con la edad siguen siendo importantes (Tabla 10 y Figura 10), aunque también se ponderan algunas variables de valor taxonómico, en particular mmP4 resalta como la variable de más peso en este componente. El resto de las variables de valor taxonómico siguen teniendo poco peso si se las compara con las variables dependientes de la edad (Tabla 10 y Figura 10). Esto muestra que la variación y el acomodo de los grupos pueden correlacionarse con la edad; efectivamente tenemos grupos de edades distribuidos dentro de una misma población. Por lo que la variación que se ve es la variación intraespecífica dentro de la población. Esto refuerza la premisa

con la cual se realizó la asignación taxonómica de que se trata de una única especie en el sitio. Esta población, con al menos 14 individuos, tiene individuos de varias edades: juveniles, en varios estados de desarrollo y adultos. Hay que resaltar una vez más, que solo se sacaron restos de una superficie de 8 m², por lo que seguramente hay más restos y en ellos podrían encontrarse individuos más viejos y más jóvenes, y algunos en los cuales podría llegarse a observar dimorfismo.

Los restos desarticulados muestran que hubo transporte, por lo que no se puede asegurar que se hayan encontrado en el sitio donde murieron originalmente los animales. Por el tipo de sedimento donde se encontraron se puede decir que el agua fue el vehículo que transportó el material y lo acumuló en alguna depresión. De hecho, al ver el mapa topográfico (Figura 1a) constatamos que nos encontramos en la parte más baja de la cuenca. No se puede asegurar la causa de muerte de los organismos ni porqué se tienen tantos individuos juntos.

Tabla 9. Componentes principales del análisis de componentes principales comparando los ejemplares de *Equus conversidens* de Villa de Tezontepec.

Componente	Eigenvalue	% varianza	Varianza acumulada
1	55.4	59.2	59.2
2	20.4	21.8	81.0
3	5.2	5.6	86.6
4	3.1	3.3	90.0
5	2.3	2.4	92.4
6	2.0	2.2	94.6
7	1.1	1.2	95.7
8	0.88	0.94	96.7
9	0.69	0.74	97.4
10	0.62	0.66	98.08
11	0.44	0.47	98.55
12	0.39	0.41	98.96
13	0.33	0.35	99.31
14	0.21	0.23	99.54
15	0.16	0.17	99.71
16	0.11	0.12	99.83
17	0.062	0.067	99.896
18	0.055	0.059	99.955
19	0.027	0.028	99.984
20	0.012	0.013	99.997
21	0.003	0.003	100.000

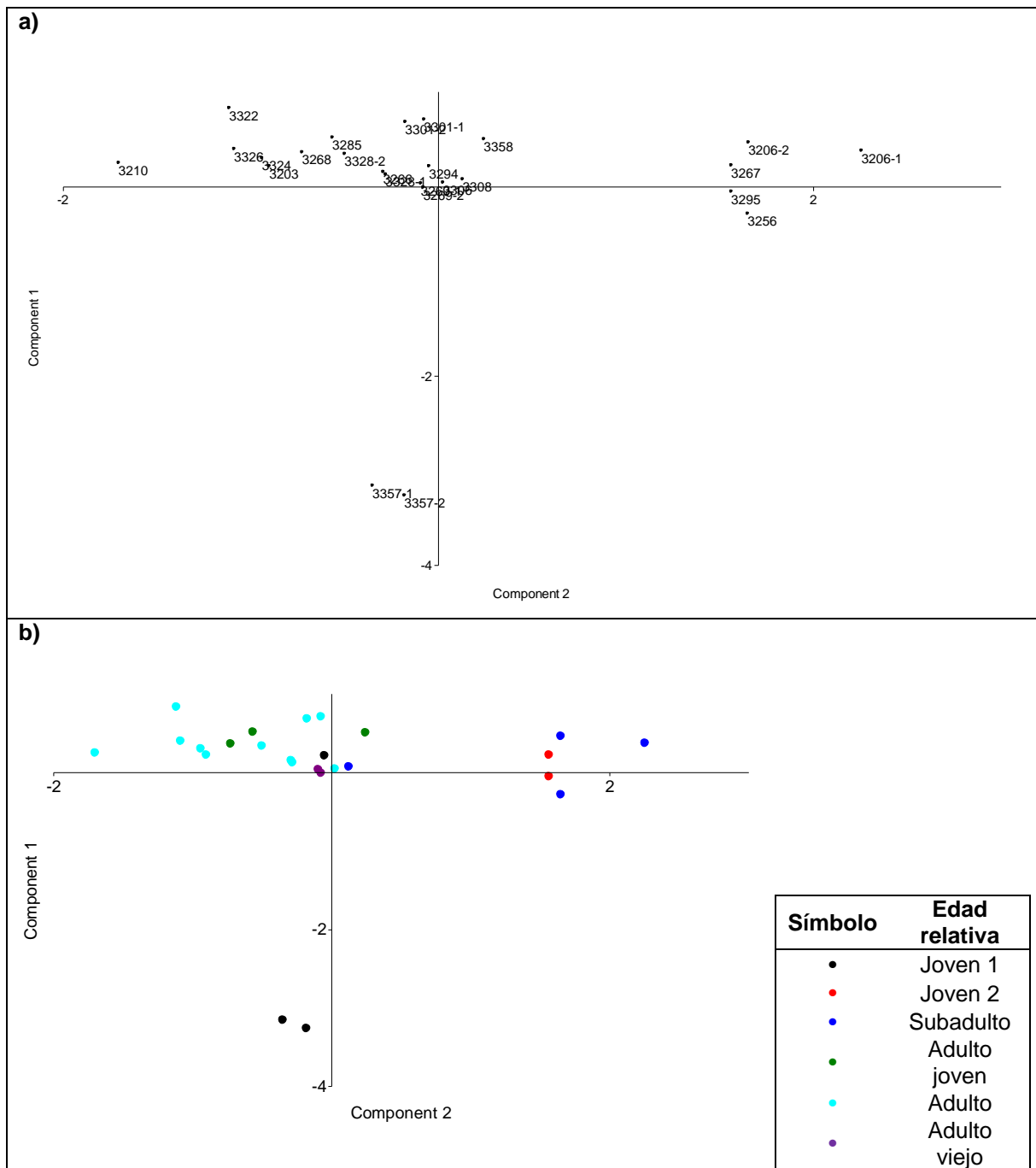


Figura 9. Análisis de componentes principales comparando los ejemplares de *Equus conversidens* de Villa de Tezontepec. a) Los números representan el número del ejemplar en el catálogo del MPUAH. b) Los códigos de colores representan edades relativas asignadas *a priori*.

Tabla 10. Pesos de las variables en los componentes 1 y 2 del análisis de componentes principales realizado en los ejemplares de *Equus conversidens* de Villa de Tezontepec.

Variables	Componente 1	Componente 2
ApM3	0.55	-0.37
TrM3	0.25	-0.15
pP2	-0.04	0.40
eP2	0.44	0.22
hP2	0.18	0.33
pM3	0.34	0.10
eM3	0.35	-0.10
hM3	0.36	0.03
pM1	0.04	0.39
eM1	0.04	0.20
pM2	0.06	0.25
eM2	0.11	0.16
mmP4	-0.07	-0.41
IP3	0.06	0.06
IP4	0.05	-0.05
IM1	0.02	0.02
IM2	0.03	0.01
ecP3	-0.04	0.01
esP4	-0.04	-0.16
ecM1	0.00	-0.11
ecM2	0.03	-0.09

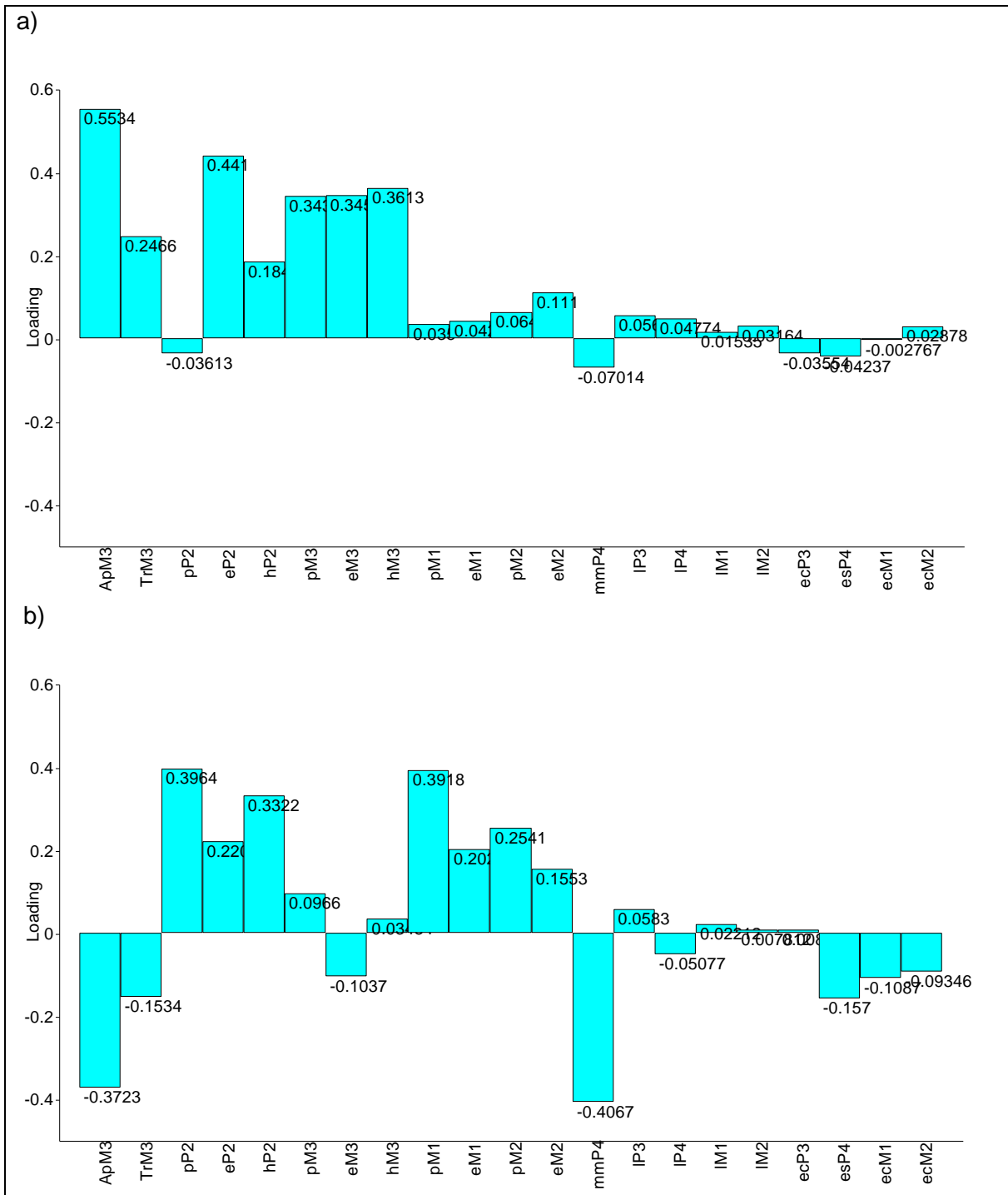


Figura 10. Pesos de las variables en los componentes 1 (a) y 2 (b) del análisis de componentes principales realizado en los ejemplares de *Equus conversidens* de Villa de Tezontepec en función de las variables.

VII. CONCLUSIONES

Concluimos que, en Villa de Tezontepec, tenemos una población de *E. conversidens* que contaba con al menos 14 individuos de varias edades, entre juveniles y adultos. En base a los caracteres de la superficie oclusal de los molariformes, los restos referidos se asignaron a la especie *Equus conversidens*. La taxonomía del género *Equus* del Pleistoceno en México presenta varios problemas. La denominación indiscriminada de nuevas especies basadas en material insuficiente, muchas veces pobremente descritas y basadas únicamente en caracteres de la superficie oclusal de los dientes, que tiende a mostrar una gran variación, dificulta la asignación de cualquier ejemplar de este género. El tamaño, que es el otro carácter que ha tomado importancia en los algunos estudios, fuera de dar una característica cualitativa no resuelve realmente el problema. De hecho, las variables dentales que se analizaron y que tienen algún valor taxonómico, es decir aquellas que miden alguna característica diagnóstica, tienden a tener rangos de variación relativamente altos. Esto pondría en duda la validez de los caracteres dentales como determinantes en la asignación taxonómica en este grupo. Al comparar estos datos con aquellos publicados por otros autores no encontramos una diferencia entre las tres especies consideradas (*E. excelsus*, *E. mexicanus* y *E. conversidens*) en cuanto a las dimensiones de los dientes ni en cuanto a su distribución geográfica.

Puesto que la variación intraespecífica ha sido subestimada, se sacó para todas las medidas su rango de variación, sus promedios y sus desviaciones estándar. Las variables que muestran un mayor rango de variación son aquellas relacionadas con los caninos. El tamaño o presencia del canino es, en équidos actuales, donde se ve reflejado el dimorfismo sexual. Sin embargo, las pruebas realizadas en este estudio no permitieron distinguir variables que reflejen dimorfismo en nuestra muestra, y aquellas que lo hicieron no tienen una N significativa. Por lo que no se pudo determinar el sexo de los individuos. En las medidas que suelen considerarse como dependientes de la edad se observó una gran variación. Esto confirma que la edad es un factor que afecta las dimensiones de los dientes.

Los análisis multivariados nos sirvieron para analizar más de cerca esta variación relacionada a la edad. Se vio cómo se separaron tres grupos; el primero formado por el ejemplar 3357, asignado al grupo de “Joven 1” (Figura 9b), el segundo grupo que está en la mitad derecha de la gráfica y está formado por individuos que pertenecen a los siguientes dos grupos de edades *a priori* “Joven II” y “subadulto”, y el tercer grupo, con la mayoría de los individuos, donde se encuentran todos los aquellos clasificados en los grupos “adulto-joven”, “adulto” y “adulto-viejo”. En general, las variables de valor taxonómico, tienden a tener poca influencia en explicar la variación en el grupo, mientras que las variables que están relacionadas con la edad tienden a tener más peso. La variación y el acomodo de los grupos pueden explicarse por la edad; es decir que, efectivamente tenemos grupos de edad distribuidos dentro de una misma población. Por lo que la variación que se observa, es la variación intraespecífica de la población.

Todos los análisis que se llevaron a cabo en este estudio deberían repetirse con más datos, aumentando el tamaño de la muestra y quizás con otras variables.

LITERATURA CITADA

- Arroyo Cabrales, J. 1999. La mastofauna del cuaternario tardío de México. Informe final del Proyecto G012, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Laboratorio de Paleozoología.
- Arroyo-Cabrales, J. y E. Johnson. 2002. Catálogo de los ejemplares tipo procedentes de la Cueva de San Josecito, Nuevo León, México. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista 20(1): 79-93.
- Arroyo-Cabrales, J., A.L. Carreño, S. Lozano-García y M. Montellano-Ballesteros. 2008. La diversidad en el pasado. En: CONABIO. Capital Natural de México, vol 1: Conocimiento actual de la biodiversidad. México.
- Alberdi, M. T., J. Arroyo-Cabrales y O. Polaco. 2003. ¿Cuántas especies de caballo hubo en una sola localidad del Pleistoceno Mexicano? Revista Española de Paleontología. 18(2): 205-212.
- Azzarolli, A. 1995. A Synopsis of the Quaternary species of Equus in North America. Bollettini della Società Paleontologica Italiana. 34(2): 205-221.
- Barrón-Ortiz, C.R., G. de la Riva-Hernández y R. Barrón-Corvera. 2008. Morphometric analysis on cheek teeth using a digital image processor: a case study of the Pleistocene Cedazo local fauna equids, Mexico. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas. 25(2): 334-345.
- Bell, C.J., E.L. Lundelius Jr., A.D. Barnosky, R.W. Graham, E.H. Lindsay, D.R. Ruez Jr., H.A. Semken Jr., S.D. Webb y R.J. Zakrzewski. 2004. The Blancan, Irvingtonian, and Rancholabrean Mammal Ages. En: Woodburne, M.O. (Ed.) Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America: Biostratigraphy and Geochronology. Columbia University Press. New York.
- Bravo-Cuevas, V.M. y G.E. Cuevas-Ruiz. 2007. Colección de Macromamíferos. En: Castillo-Cerón, J.M. y J. Márquez- Luna. Colecciones del Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Bravo-Cuevas, V.M., M.A. Cabral-Perdomo, E. Ortiz-Caballero y J. Priego-Vargas. 2009. La megafauna del Pleistoceno, en: González-Rodríguez, K.A., C.

- Cuevas-Cardona y J.M. Castillo-Cerón. 2009. Los fósiles del estado de Hidalgo. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Bravo-Cuevas¹, V.M., E. Jiménez-Hidalgo y J. Priego-Vargas. 2011. Taxonomía y hábito alimentario de *Equus conversidens* (Perissodactyla, Equidae) del Pleistoceno Tardío (Rancholabreano) de Hidalgo, centro de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, v. 28, núm. 1, 2011, p. 65-82.
- Carranza-Castañeda, O. y J. Roldán Quintana. 2007. Mastofaunula de la cuenca de Moctezuma, Cenozoico tardío de Sonora, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 24(1): 81-88.
- Carreño, A.L. y M. Montellano-Ballesteros. 2005. La Paleontología mexicana; pasado, presente y futuro. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. Volumen conmemorativo del Centenario. Aspectos históricos de la geología en México. LVII(2): 137-147.
- Castillo-Cerón, J.M., M.A. Cabral-Perdomo y O. Carranza-Castañeda. 1996. Vertebrados Fósiles del Estado de Hidalgo. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. México. pp. 20-23.
- Castillo-Cerón, J.M., K.A. González-Rodríguez, V.M. Bravo-Cuevas y C. Esquivel Macías. 2007. Colección Paleontológicas. En: Castillo-Cerón, J.M. y J. Márquez- Luna. Colecciones del Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Chávez-Aguirre, J.M. 2008. Atlas Multidisciplinario y de Riesgo Geotécnico de la Zona Conurbada al Norponiente del Valle de México. Especialidad: ingeniería geológica.
- Cisneros, J.C. 2005. New Pleistocene vertebrate fauna from El Salvador. *Revista Brasileira de paleontología*. 8(3): 239-255.
- Cuevas-Cardona, C. 2009. Historia de los estudios paleontológicos (1845-1975), en: González-Rodríguez, K.A., C. Cuevas-Cardona y J.M. Castillo-Cerón. 2009. Los fósiles del estado de Hidalgo. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Enciso-De la Vega, S. 1992. Propuesta—_de nomenclatura estratigráfica para la cuenca de México. UNAM, Instituto de Geología, *Revista*. 10(1): 26-36.

- Fernandez, P., J-L. Guadelli y P. Fosse. 2006. Applying dynamics and comparing life tables for Pleistocene Equidae in anthropic (Bau de l'Aubesier, Combe-Grenal) and carnivore (Fouvent) contexts with modern feral horse populations (Akagera, Pryor Mountain). *Journal of Archaeological Science*. 33: 176-184.
- Gidley, J.W. 1901. Tooth characters and revision of the North American species of the genus *Equus*. *Bulletin American Museum of Natural History*. XIV.
- Hammer, Ø. y D.A.T. Harper. 2006. *Paleontological data analysis*. Blackwell Publishing.
- Hibbard, C.W. 1955. Pleistocene vertebrates from the upper Becerra (Becerra Superior) Formation, valley of Tequixquiac, Mexico, with notes on other Pleistocene forms. *Contributions from the Museum of Paleontology*. University of Michigan. XII (5): 47-96.
- Hickman, C.P., L.S. Roberts y A. Larson. 2002. *Principios Integrales de Zoología*. Undécima Edición. McGraw-Hill Interamericana. España.
- Hillson, S. 2005. *Teeth*. Segunda Edición. Institute of Archeology. University College London. Cambridge University Press.
- Howe, J.A. 1970. The Range of Variation in *Equus (Plesippus) simplicidens* Cope from the Broadwater Quarries of Nebraska. *Journal of Paleontology*. 44(5): 958-968.
- Hulbert, R.C.Jr. 1982. Population Dynamics of the Three-Toed Horse *Neohipparion* from the Late Miocene of Florida. *Paleobiology*. 8(2): 159-167.
- Hulbert, R.C.Jr. 1984. Paleoecology and Population Dynamics of the Early Miocene (Hemingfordian) Horse *Parahippus Leonensis* from the Thomas Farm Site, Florida. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 4(4): 547-558.
- Kaushik, N. 2009. A Quantitative analysis of European Horses from Pleistocene to Holocene. Tesis de Maestría en QUATERNARIO E PRÉ-HISTÓRIA. Instituto Politécnico de Tomar–Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro (Departamento de Geologia da UTAD–Departamento de Território, Arqueologia e Património do IPT).

- MacFadden, B.J. 1992. Fossil Horses: Systematics, Paleobiology, and Evolution of the Family Equidae. Cambridge University Press. Cambridge, U.S.A.
- Maguirre, K.C. y A.L. Stigall. 2008. Paleobiogeography of Miocene Equinae of North America: A phylogenetic biogeographic analysis of the relative roles of climate, vicariance, and dispersal. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 267: 175–18.
- Mihlbachler, M.C. 2007. Sexual Dimorphism and Mortality Bias in a Small Miocene North American Rhino, *Menoceras arikarensis*: Insights into the Coevolution of Sexual Dimorphism and Sociality in Rhinos. *Journal of Mammal Evolution*. 14:217–238.
- Montellano-Ballesteros, M. 1992. Una edad del Irvingtoniano al Rancholabreano para la fauna Cedazo del estado de Aguascalientes. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Revista* 9(2): 195-203.
- Neyra-González, N. y L. Durand-Smith. 1998. Biodiversidad. En: CONABIO. La diversidad biológica de México: Estudio de País, 1998. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- 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. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 159: 559-573.
- Palma-Ramírez, A. 2009. Sucesión faunística (Pleistoceno-Holoceno) de roedores del área de Actopan, Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Pichardo, M. 2008. Identification guide for horses from North American Paleoindian Time. USA.
- Priego-Vargas, V.M. 2009. Taxonomía y análisis e mesodesgaste para inferir el hábito alimentario de *Equus conversidens* (Mammalia, Perissodactyla) del Pleistoceno tardío del Estado de Hidalgo. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

- Reynoso-Rosales, V.H. y M. Montellano-Ballesteros. 1994. Revisión de los équidos de la Fauna Cedazo del Pleistoceno de Aguascalientes, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 11(1):87-105.
- Roux, J.C. 2006. *Aquifères et eaux souterraines en France*. Edition BRGM, collection Scientifique et Technique. pp: 944.
- Segerstrom, K. 1961. Geología del suroeste del estado de Hidalgo y del noreste del Estado de México. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*: 147-168.
- Servicio Geológico Mexicano. 2002. Carta Geológico-Minera Ciudad de México E14-2, Edo. de México, Tlaxcala, Puebla, Hidalgo, Morelos, Esc. 1:250,000.
- Tovar-Liceaga, R.E. 2005. Fauna Pleistocénica de Santa Cruz Nuevo, Puebla. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Tovar, R.E., M. Montellano-Ballesteros y E. Corona-M. 2007. Fauna pleistocénica de Santa Cruz Nuevo, Puebla, México. En: Díaz-Martínez, E. e I. Rábano (Eds.) 4th European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America. Cuadernos del Museo Geominero, nº 8. Instituto Geológico y Minero de España. Madrid.

ANEXOS

Anexo 1. Medidas de la dentición inferior de los ejemplares de *Equus conversidens* de Villa de Tezontepec usadas en este trabajo.

Variable	3203	3206-1	3206-2	3210	3256	3266	3267	3268	3269-1	3269-2	3285	3294	3295
I1A		433									444		
I1B		413	420								420		
P2M3	178.75	178.78	180.09	171.09	175.09			176.59			182.86		178.36
P2P4	91.03	98.49	96	89.48	95.97		102.05	94.25	93.84		94.45		95.79
M1M3	81.96	83.8	83.02	82.36	81.72	87.08		85.11			85.84		79.64
P2I3	105	93.19	94.84							102.32	79.21		
I3C		0	0							5.43	5.64	5.2	
P2C		0	0							88.01	82.21		
TrC		0	0							11.17	10.28	7.82	
ApP2	35.92	38.85	36.53	34.58	36.1		40	35.63	36.7		35.36		38.64
TrP2	17.12	18.05	17.5	18.26	16.68		15.67	17.74	17.94		17.8		17.1
ApM3	31.77	27.14	26.41	31.88	25.2	30.28		33.27			32.89		23.45
TrM3	16.03	12.8	12.73	15.79	12.02	14.36		14.99			15.3	12.88	12.81
mandP2	73.63	68.23	68.47	73.72							72.85		
pP2	11.34	19.62		8.78	18.33		16.49	15.85	13.31		12.14		
eP2	15.58	18.32	18.42	14.9	17.27		16.8	15.56	16.74		15.18	19.28	19.58
hP2	13.9	20.84		9.59	17.89		16.25	14.06	14		15.32		
pM3	9.72		15.12	10.59	9.59			11.1			10.77	11.22	12.02
eM3	7.33	8.01	8.97	8.47	5.6			7.56			7.49		4.94
hM3	8.71	10.4	9.93	10.47	8.27			8.93			11.44		10.58
pM1	12.35	14.94	18.4	10.04	15.18		16.48	10.23			13.48	12.52	14.72
eM1	11.7	14.98	13.17	10.78	12.29		15.78	11.76			11.81	14.25	12.91
pM2	11.6	15.16	15.3	10.97	13.42		13.63	10.78			12.95	10.82	13
eM2	9.74	14.84	14.14	11.14	10.42		14.09	10.69			10.3		11.71
ApP3	29.99	30.43	30.87	27.62	28.83	29.8	30.01	31.15	30.78		29.92	27.14	28.84
ApP4	27.77	26.5	26.69	25.39	28.41	27.66	28.31	28.15	27.04		27.31	26.89	26.81

ApM1	25.58	28.55	30.04	26.88	27.75	26.68	27.35	27.48			25.58	29.71	28.92
ApM2	24.48	25.71	28.78	24.87	28.53	25.94	26.95	25.67			27.08	29.43	27.32
mmP3		16.77	16.21	17.96	15.89	18.51		18.14			17.47		15.79
mmP4	16.64	11.94	11.89	16.03	12.86	16.87	10.83	16.16	16.17	16.45	16.77	18.86	10.39
mmM1	16.28	15.85	15.52	17.08	15.65	15.7	16.31	15.44			16.18	16.39	16.27
mmM2	15.49	13.55	13.66	14.34	14.21	16.5	14.23	13.61			14.69	14.03	14.26
IP3		4.32	4.24	2.8	3.14	3.43		3.54	2.64		3.89		3.71
IP4	3.32	3.59	3.38	3.14	2.79	5	2.18	3.35	3.15		4.58	3.7	2.26
IM1			4.78	3.54	4.04	4.64	4.19	4.61			5.38	5.44	4.79
IM2	4.41	4.31	4.52	3.05	2.86	4.29	3.22	4.23			4.37	4.05	4.92
ecP3	4.7	5.33	5.73	5.85	5.74	4.9	4.29	5.29	5.15		4.57		6.25
esP4	5.5	3.84	3.6	6.26	4.52		4.04	5.96	5.67		5.55	5.01	3.52
ecM1	6.78	5.21	5.26	6.55	4.54	5.5	4.87	6.72			5.55	5.51	5.17
ecM2	5.05	4.29	3.96	6.46	3.98	5.1	4.63	5.44			5.2	3.91	5.01

Variable	3301-1	3301-2	3306	3308	3322	3324	3326	3328-1	3328-2	3357-1	3357-2	3358
I1A		422		462				452		439		
I1B				451				424		416		
P2M3	178.85	180.24	182.71	180.19	182.12	181.15	171.44	168.25	171.93	171.02	168.8	183.57
P2P4	94.25	96.86	97.33	98.17	96.18	96.36	91.42	89.65	91.35	95.05	94.09	98.16
M1M3	84.91	84.08	97.45	82.47	86.59	86.02	82.13	79.44	81	79.18	80.76	84.6
P2I3	104.07	103.55	86.94	97.03				107.6	104.74	107.7	104.84	
I3C	11.85	11.85		3.53				7.75				
P2C	88.96	88.96		94.93				96.56		84.72		
TrC	5.87	3.63		3.68				3.15	0	3.88		
ApP2	36.95	36.95	39.15	37.97	37	37.76	34.92	33.53	34.63	35.99	33.39	37.29
TrP2	17.12	16.87	17.89	16.67	16.96	17.87	17.54	16.74	17.2	16.6	16.53	16.71
ApM3	32.84	31.59	28.49	27.55	33.95	29.5	31.27	29.67	31.12	16.34	15.76	30.77
TrM3	15.03	15.63	14.52	14.86	14.33	14.19	15.39	14.86	14.65	6.86	8.46	12.03

mandP2	73.46	73.5		76.01	73.24	75.81	75.35	67.75	68.02	72.44	73.37	70.9
pP2	14.24	13.5	14.33	15.42	12.59	10.19	10.47	13.28	13.16	13.01	14.9	11.07
eP2	16.85	17.34	13.94	16.67	16.94	16.79	16.44	16.52	16.97	5.67	3.3	16.41
hP2	16.16	14.32	15.74	16.11	14.3	14.07	13.37	15.91	15.63	9.42	10.23	16.47
pM3	10.72	12.18	10.2	10.26	11.53	11.39	10.13	9.28	9.56	1.5	1.74	11.14
eM3	10	10.38	8.57	7.82	12.66	9.65	9.56	7.61	8.55	0	0	10.95
hM3	10.75	10.19	10.18	9.23	10.28	9.53	9.84	8.56	9.74	0	0	9.61
pM1	14.83	14.28	14.24	11.59	10.14	10.5	9.75	12.39	11.94	12	11.85	14.04
eM1	12.6	12.56	13.37	10.38	12.45	11.85	10.09	11.58	10.77	10.25		13.75
pM2	12.21	13.99	12.69	9.97	10.17	10.19	11.15	11.57	10.7	10.19	10.59	13.15
eM2	12.85	11.07	11.28	11.77	12.39	12.63	12.62	11.02	10.31	9.72	8.5	12.78
ApP3	29.12	30.32	29.27	29.46	30.76	30.06	27.96	27.82	29.35	27.34	28.02	30.73
ApP4	30.07	28.44	27.66	29.54	27.6	28.85	26.41	29.04	28.09	29.42	29.7	27.2
ApM1	25.69	26.33	28.84	27.64	26.4	27.21	25.97	23.89	25.55	29.99	29.72	27.45
ApM2	26.2	25.74	28.48	27.05	26.49	26.21	24.59	22.85	24.86	28.99	28.08	26.69
mmP3	15.96	16.7	18.18	17.08	19.47	18.95	17.93	17.64	17.49	18.17	18.07	16.53
mmP4	16.59	16.99	17.21	15.08	17.34	17.71	15.53	16.18	15.96	17.99	17.72	13.8
mmM1	15.02	15.25	15.72	16.2	17.13	16.75	16.06	16.07	16.04	16.73	16.37	15.77
mmM2	14.36	13.83	14.47	14.1	15.5	15.14	14.37	14.19	13.83	14.44	14.62	14.29
IP3	3.07	3.43	3.58	4.81	3.27	2.49	3.34	3.48	3.59	2.06	1.91	4.27
IP4	4	4.41	3.16	3.79	3.64	3.53	3.46	3.91	3.94	2.11	2.69	2.73
IM1	4.4	4.63	4.7	5.76	4.44	4.28	3.8	3.88	4.25	4	4.24	4.7
IM2	3.65	4.43	4.24	4.29	4.32	4.08	3.52	4.39	4.27	3.58	2.96	3.95
ecP3	5.61	5.53	5.7	4.68	5.07	4.74	5.94	5.34	5.11	7.18	5.25	5.04
esP4	6.48	5.59	6.5	5.02	5.69	5.64	5.81	5.84	5.55	6.41	6.91	5.39
ecM1	4.36	4.66	6.27	5.79	6.71	6.39	6.47	6.85	6.08	5.54	6.1	5.41
ecM2	4.82	5.08	4.8	4.66	5.43	5.53	5.69	5.15	4.8	4.7	3.7	3.88

Anexo 2. Medidas de los molares inferiores de *Equus excelsus*, *E. mexicanus* y *E. conversidens* del Pleistoceno de América del Norte (todas las medidas están en mm.).

Especie	Localidad	Número	p2		p3		p4		m1		m2		m3		Fuente
			Ap	Tr	Ap	Tr	Ap	Tr	Ap	Tr	Ap	Tr	Ap	Tr	
<i>Equus excelsus</i>	Aguascalientes						28.4	17.1			25.5	15.5			Carranza-Castañeda y Roldán-Quintana, 2007
							26	14.8			25	18.6			
<i>E. excelsus</i>	Sonora						31	20			29	19			Carranza-Castañeda y Roldán-Quintana, 2007
<i>E. mexicanus</i>	Valle de Tequixquiatic		37.5	17.5	33.2	19.8	33.5	22.5	30	19.7	27.7	17.7	38	17	Hibbard, 1955
<i>E. conversidens</i>	Hidalgo		28.02	14.42	25.71	15.03	25.83	14.51	25.47	15.32	23.74	13.33	25.06	9.64	Priego-Vargas, 2009
<i>E. conversidens</i>	Dry Cave, New Mexico		29.5	10.2	27.3	14	27	13.9							
			30.8	12.1	26.6	16.3	26.4	16.3	23.6	13.8	24.1	13.4	24	11.5	
			26.1	10.4	25.3	14.3	24.5	15.4	22.4	14.8	22.5	13	28.1	12	Harris y Porter, 1980
				25.3		25.6		25		22.5		23.9			
				23.8		25.4		25.3		22.2		21.2			
				23.4		25.5		25.5		23.4		22.1			
		3203	35.92	17.12	29.99		27.77		25.58		24.48		31.77	16.03	
		3206-1	38.85	18.05	30.43		26.5		28.55		25.71		27.14	12.8	
		3206-2	36.53	17.5	30.87		26.69		30.04		28.78		26.41	12.73	
		3210	34.58	18.26	27.62		25.39		26.88		24.87		31.88	15.79	
		3256	36.1	16.68	28.83		28.41		27.75		28.53		25.2	12.02	
		3266			29.8		27.66		26.68		25.94		30.28	14.36	
		3267	40	15.67	30.01		28.31		27.35		26.95				
		3268	35.63	17.74	31.15		28.15		27.48		25.67		33.27	14.99	
		3269-1	36.7	17.94	30.78		27.04								
		3285-1	35.36	17.8	29.92		27.31		25.58		27.08		32.89	15.3	
		3294			27.14		26.89		29.71		29.43			12.88	
		3295	38.64	17.1	28.84		26.81		28.92		27.32		23.45	12.81	
		3301-1	36.95	17.12	29.12		30.07		25.69		26.2		32.84	15.03	
		3301-2	36.95	16.87	30.32		28.44		26.33		25.74		31.59	15.63	
		3306	39.15	17.89	29.27		27.66		28.84		28.48		28.49	14.52	
		3308	37.97	16.67	29.46		29.54		27.64		27.05		27.55	14.86	
		3322	37	16.96	30.76		27.6		26.4		26.49		33.95	14.33	
		3324	37.76	17.87	30.06		28.85		27.21		26.21		29.5	14.19	

		3326	34.92	17.54	27.96		26.41		25.97		24.59		31.27	15.39	
		3328-1	33.53	16.74	27.82		29.04		23.89		22.85		29.67	14.86	
		3328-2	34.63	17.2	29.35		28.09		25.55		24.86		31.12	14.65	
		3357-1	35.99	16.6	27.34		29.42		29.99		28.99		16.34	6.86	
		3357-2	33.39	16.53	28.02		29.7		29.72		28.08		15.76	8.46	
		3358	37.29	16.71	30.73		27.2		27.45		26.69		30.77	12.03	
<i>E. conversidens</i>	Canyon, Texas		27.4	16	27.5	18.3	23.2	17.8	22.2	15.8	22.4	15.1	29.8	13.9	Dalquest <i>et al.</i> 1965
<i>E. conversidens</i>	Slaton Quarry, Texas		29.5	14.2	26	14.4	25.7	15.5	23	14.4	21.4	13.5	25.4	11.9	Dalquest <i>et al.</i> 1965
			28.3	16	25.3	16.8	24.8	17.3	23.3	16	24	15.5			
		682	31.7	14.1	27	15.4	24.5	13.7	23.9	13.6	22.6	11.8	19.5	8.4	
		683	29.5	14.5	27.1	15.8	26.4	13.3	25.5	13.8	23.5	11.3	23.9	9.3	
		685	28.6	14.5	25	15.9	24.1	13.6	22.4	12.9	22.6	11.8	27.5	10.2	
		710	32.5	16.3	29.2	16.5	28.4	17.1	26.4	16.2	25.5	15.5	26.3	14.4	
		711	29.7	18.4	26.4	16.5	26	14.8	23.5	14.8	25	18.6	27.9	13.2	
		675r	31.8	14.6	22	17.5	22.1	15.6	23.3	15	24.3	16	24.3	11.9	
		675l	32.3	14.5	23.5	16.3	27.3	16.5	25.2	15.7	24	13.8	25.7	10.9	
<i>E. conversiden.</i>	Aguascalientes, Cedazo	676r	27.6	18	24.5	13.9	23.2	13.9	21.5	13.8	22.1	12.5	26.5	10.8	Mooser y Dalquest, 1975
		676l	27.3	12.3	20.5	14.3	23.5	14.3	21.7	13.3	22.1	12.8	26	10.5	
		716			29.9	15.9	28	16.4	25.8	14	24.8	12.9	26.5	11.2	
		672	24.7	11.4	20.2	12.6	19.8	12.6	19.4	11.2	17.2	11	19.3	9.8	
		686r	35.5	16.1	29.9	18.3	29.9	18.3	26.7	15.2	28.2	15.9	32	16.8	
		686l	35.3	16.1	30	18.3	29.4	16.8	26.8	15.7	29	15.3	31.1	16.2	
		679	31.3	17	31	17.5	30.3	17.5	25	16.6	28.8	17	39.8	15.1	
		107	32.5	16.5	25	17	25	17							
		677					25.4	17.1	23.5	14.4	23.9	14.3	28.6	12.7	