

REVISIÓN TAXONÓMICA DE LOS ÉQUIDOS DEL PLEISTOCENO DE MÉXICO CON BASE EN LA MORFOLOGÍA DENTAL

JAIME PRIEGO-VARGAS

Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación, Área Académica de Biología, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Ciudad del Conocimiento, Carretera Pachuca-Tulancingo km 4.5, CP 42184, Pachuca, Hidalgo, México. *jpriego123@yahoo.com.mx*

VICTOR MANUEL BRAVO-CUEVAS

Museo de Paleontología, Área Académica de Biología, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Ciudad del Conocimiento, Carretera Pachuca-Tulancingo km 4.5, CP 42184, Pachuca, Hidalgo, México. *vmbc1@yahoo.com*

EDUARDO JIMÉNEZ-HIDALGO

Laboratorio de Paleobiología, Instituto de Recursos, Campus Puerto Escondido, Universidad del Mar, Carretera Puerto Escondido-Oaxaca km 2.5, CP 71980, Oaxaca, México. *eduardojh@zicatelamar.mx*

ABSTRACT – TAXONOMIC REVIEW OF THE PLEISTOCENE EQUIDS FROM MEXICO BASED ON DENTAL MORPHOLOGY. A quantitative and qualitative evaluation of the dental traits of five horse species from 15 fossiliferous areas from the Pleistocene of Mexico was performed. The purpose of this study was to evaluate whether *Equus mexicanus*, *E. conversidens*, *E. excelsus*, *E. francisci* (= *E. tau*) and *E. cedralensis* show particular dental morphologies (measurements and occlusal morphology of the molariform) that provide information of systematic significance. To this end, premolars and molars of adult individuals were used to evaluate a set of ten quantitative variables that were analyzed by bivariate and multivariate methods; also, 13 qualitative variables were used to estimate the frequency in the configuration and development degree of the enamel pattern on the occlusal surface for each species. Our results indicate that 60% of the quantitative variables and 40% of the qualitative provide information to distinguish dental morphologies. Based on measures and the enamel pattern the following specific characteristics were recognized: *E. mexicanus*: large-size occlusal area and relatively complex enamel pattern, *E. conversidens*: medium-size and moderately complex occlusal enamel and *E. francisci*: small-size and relatively simple enamel pattern on the occlusal surface. Concerning *E. excelsus* and *E. cedralensis*, their dental morphology is closely similar to those of *E. conversidens* and *E. francisci* respectively. The observed dental morphology of the Mexican specimens of *E. excelsus* indicates that part of those should be reconsidered as *E. conversidens* and part as *E. mexicanus*. Nevertheless, *E. francisci* and *E. cedralensis* are different species that can be recognized by limb characters rather than dental traits. Furthermore, the developing of particular dental patterns in these species is a factor that allowed their coexistence in Mexico during the Pleistocene.

Key words: dental morphology, Equidae, *Equus*, taxonomy, Pleistocene, Mexico.

RESUMO – No presente estudo foi realizada uma avaliação quantitativa e qualitativa das características dentárias de cinco espécies de cavalos de 15 áreas fossilíferas do Pleistoceno mexicano. Os objetivos do estudo foram de avaliar se *Equus mexicanus*, *E. conversidens*, *E. excelsus*, *E. francisci* (= *E. tau*) e *E. cedralensis* mostram morfologias dentárias particulares (medidas e morfologia oclusal de molariformes) que forneçam informações de importância sistemática. Para tal, pré-molares e molares de indivíduos adultos foram utilizados para avaliar um conjunto de dez variáveis quantitativas que foram analisadas por métodos bivariantes e multivariantes. Também foram utilizadas 13 variáveis qualitativas para estimar a frequência no grau de configuração e desenvolvimento do padrão de esmalte na superfície oclusal para cada espécie. Os resultados indicaram que 60% das variáveis quantitativas e 40% das qualitativas forneceram informações para distinguir morfologias dentárias. De acordo com as medidas e o padrão do esmalte foram reconhecidas as seguintes características específicas: *E. mexicanus*, área oclusal grande e padrão do esmalte relativamente complexo; *E. conversidens*, tamanho mediano e esmalte oclusal moderadamente complexo e *E. francisci*, tamanho pequeno e padrão de esmalte relativamente simples na superfície oclusal. No que se refere a *E. excelsus* e *E. cedralensis*, a sua morfologia dentária é muito semelhante à de *E. conversidens* e *E. francisci*, respectivamente. A morfologia dentária observada dos espécimes mexicanos de *E. excelsus* indica que parte desses devem ser reconsiderados como *E. conversidens* e parte como *E. mexicanus*. Porém, *E. francisci* e *E. cedralensis* são espécies diferentes que podem ser reconhecidas por caracteres de membros do que por suas características dentárias. Além disso, o desenvolvimento de determinados padrões dentários foi um dos fatores que permitiu a coexistência dessas espécies no México durante o Pleistoceno.

Palavras-chave: morfologia dentária, Equidae, *Equus*, taxonomia, Pleistoceno, México.

INTRODUCCIÓN

La evaluación de caracteres dentales ha sido la principal fuente de información para distinguir a las especies de équidos pleistocénicos en México (Owen, 1869; Cope, 1885; Mooser, 1958; Mooser & Dalquest, 1975; Álvarez & Ocaña, 1987; Reynoso-Rosales & Montellano-Ballesteros, 1994; Carranza-Castañeda & Roldán-Quintana 2007; Melgarejo-Damián & Montellano-Ballesteros 2008). Lo anterior atiende a que los dientes son uno de los elementos más comunes en el registro fósil y frecuentemente disponibles para su estudio (MacFadden, 1992). No obstante, durante casi 120 años de investigación (1869–1990), se eludió el hecho de que la morfología dental es altamente variable a nivel intraespecífico (Gidley, 1901; Downs, 1961; Howe, 1979; MacFadden, 1984); por ello, durante este intervalo temporal la diversidad de équidos estuvo sobreestimada, considerándose la existencia de unas 27 especies en el Pleistoceno de México (Mooser, 1958; Álvarez, 1965; Mooser & Dalquest, 1975; Barrios-Rivera, 1985; Álvarez & Ocaña, 1987).

Desde hace poco más de dos décadas, el estudio detallado de los ejemplares, la evaluación de algunos complejos de caracteres (e.g. craneales, dentales y apendiculares) y la implementación de análisis estadísticos (análisis bivariados y multivariados) han contribuido a reducir considerablemente el número de especies descritas de équidos en el Pleistoceno mexicano (Reynoso-Rosales & Montellano-Ballesteros, 1994; Alberdi *et al.*, 2003, 2014; Barrón-Ortiz *et al.*, 2008; Melgarejo-Damián & Montellano-Ballesteros, 2008), por lo

que a la fecha, únicamente se reconocen como válidas a las especies: *Equus mexicanus*, *E. occidentalis*, *E. niobrarenensis*, *E. conversidens*, *E. excelsus*, *E. tau* y *E. cedralensis* (Hibbard, 1955; Ray, 1957; Azzaroli, 1998; Rufolo, 1998; Alberdi *et al.*, 2003, 2014; Carranza-Castañeda & Roldán-Quintana, 2007; Barrón-Ortiz *et al.*, 2008; Melgarejo-Damián & Montellano-Ballesteros, 2008; Lucas, 2008; Bravo-Cuevas *et al.*, 2011; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2012) (Tabla 1).

Cabe mencionar que algunos autores sugieren que la identidad taxonómica de ciertas especies es aún debatible (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010), lo cual podría ser atribuido a los siguientes factores: (i) falta de una evaluación completa de los caracteres (craneales, dentales y/o poscraneales) y sus rangos de variación, que permitan el reconocimiento de autapomorfías para cada una de las especies (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010), y (ii) los trabajos en los que se ha discutido el estatus taxonómico de ciertas especies se han centrado en la revisión de materiales provenientes de unas pocas localidades, principalmente del centro de México [e.g. El Cedazo, Aguascalientes (Reynoso-Rosales & Montellano-Ballesteros, 1994; Barrón-Ortiz *et al.*, 2008; Melgarejo-Damián & Montellano-Ballesteros, 2008) y El Cedral, San Luis Potosí (Alberdi *et al.*, 2003, 2014; Melgarejo-Damián & Montellano-Ballesteros, 2008)] dejando de lado mucha de la evidencia disponible en otros sectores del país.

Los estudios recientes con un enfoque en la sistemática de *Equus* sugieren que la implementación de análisis estadísticos, a partir de información derivada de las medidas de los dientes,

Tabla 1. Especies de caballos reconocidas en el Pleistoceno de México.

Table 1. Horse record from the Pleistocene of Mexico.

Especie	Autor	Localidad (Edad)	Holotipo	Sinónimos
<i>Equus mexicanus</i>	Hibbard, 1955	Tajo de Tequixquiac, Estado de México (Pleistoceno tardío)	IGM (4009), cráneo completo	<i>E. pacificus</i> Leidy, 1868
<i>Equus conversidens</i>	Owen, 1869	Valle de México (Pleistoceno tardío)	Fragmento de paladar con la dentadura maxilar (IGM 4008)	<i>E. conversidens leoni</i> Stock 1953 <i>E. barcenai</i> Cope, 1885 <i>Onager zoyatalis</i> Mooser, 1958 <i>E. alaskae</i> Winans, 1989
<i>Equus excelsus</i>	Leidy, 1858	Pawnee Loup Branche, Platte River, Nebraska (posiblemente Pleistoceno temprano)	Fragmento de maxilar con P4-M3 (USNM 667)	<i>E. complicatus</i> Leidy, 1858 <i>E. scotti</i> Gidley, 1900 <i>Onager arellanoi</i> Mooser, 1958 <i>O. (Hesperohippus) hibbardi</i> Mooser, 1958 <i>Asinus aguascalientensis</i> Mooser, 1958
<i>Equus francisci</i>	Hay, 1915	Condado de Wharton, Texas (Pleistoceno tardío)	Serie molariforme superior con P3-M3 I	<i>E. tau</i> Owen, 1869 <i>E. littoralis</i> Hay, 1913 <i>E. achates</i> Hay & Cook, 1930 <i>E. quinni</i> Slaughter <i>et al.</i> , 1962
<i>Equus cedralensis</i>	Alberdi <i>et al.</i> , 2014	El Cedral, San Luis Potosí (Pleistoceno tardío)	Fragmento mandibular con p2-m3d (DP-2675 I-2 15) y sínfisis con la dentición anterior (DP-2674 I-2 8)	
<i>Equus niobrarenensis</i>	Hay, 1913	Hay Springs, Nebraska (Pleistoceno temprano)	Cráneo y mandíbula (USNM 4999)	<i>E. hatcheri</i> (Hay, 1915)
<i>Equus occidentalis</i>	Leidy, 1865	Condado de Tolumne, California (Pleistoceno tardío)	MCZ 9129, 9130, molariformes superiores	

permiten una distinción menos subjetiva de las especies en comparación con una examinación visual y la subsecuente categorización de los rasgos morfológicos sobre la superficie oclusal de los molariformes (Prado & Alberdi, 1994; Alberdi *et al.*, 2003, 2014; Melgarejo-Damián & Montellano-Ballesteros, 2008). Sin embargo, considerar de manera conjunta rasgos métricos (*e.g.* longitud y anchura de los molariformes) y configuracionales de la superficie oclusal permite incluir una mayor cantidad de información necesaria para el reconocimiento de morfologías dentales particulares para cada especie (MacFadden, 1984; Winans, 1989; Reynoso-Rosales & Montellano-Ballesteros, 1994; Barrón-Ortiz *et al.*, 2008).

Por tal motivo, el objetivo de este estudio es analizar cuantitativa y cualitativamente a los molariformes de algunas especies de équidos del Pleistoceno de México con la finalidad de identificar morfologías dentales que permitan distinguir a las especies. Los resultados de este estudio permitirán establecer algunas consideraciones acerca de la validez de ciertas especies en las asociaciones faunísticas en el país y revisar la distribución geográfica y algunos aspectos paleoecológicos de estos caballos.

Reseña taxonómica de los caballos del Pleistoceno de México. Durante más de 150 años de estudio, se han descrito numerosas especies de caballos en el Pleistoceno mexicano. Actualmente, sólo siete están representadas por elementos craneales, dentales y/o postcraneales con evidencia morfológica que permite determinar su validez (Tabla 1). A continuación se aporta una reseña taxonómica y comenta sobre el estatus de estas especies.

Equus mexicanus Hibbard, 1955. Se distingue por presentar un cráneo largo y delgado, rostro profundo, cresta lambdaidea subcuadrangular orientada hacia la región ventral del cráneo, dientes con superficie oclusal grande y fosetas fuertemente plegadas (ver diagnóstico completa en: Hibbard, 1955; Azzaroli, 1998; Alberdi *et al.*, 2014).

Lundelius (1972) señala que la morfología dental de *Equus pacificus* Leidy, 1868 y *E. mexicanus* es similar en el grado de plegamiento de los bordes de las fosetas, por lo que considera a *E. mexicanus* como sinónimo junior de *E. pacificus* (Tabla 1). Kurtén & Anderson (1980) sugieren que ambas especies podrían estar relacionadas con *E. giganteus* Gidley, 1901, siendo esta última ligeramente más grande y con el patrón de esmalte más complejo, aunque no aclaran si son sinónimas. Winans (1985) y Azzaroli (1998) indican que *E. pacificus* y *E. mexicanus* deberían ser sinónimos; sin embargo, consideran a *E. pacificus* como *nomen dubium* debido a que el holotipo (MCZ 9565: P3I) es poco informativo para conocer la combinación de caracteres que distinguen a la especie y consideran válida a *E. mexicanus*. El análisis cuantitativo realizado por Winans (1985, 1989) agrupa a *E. mexicanus* con la muestra de “caballos grandes” de Rancho La Brea, California (referidos a *E. occidentalis* Leidy, 1865 *sensu* Merriam, 1913) y los incluye en el grupo-especie de “caballos grandes con extremidades robustas” (*E. laurentius*) (Winans, 1989). No obstante, el nombre *E. laurentius* es inadecuado para nombrar a estos caballos grandes debido a que el holotipo

corresponde a un ejemplar de *E. caballus* Linnaeus, 1758 (Scott *et al.*, 2010). Dalquest & Schultz (1992) sugieren que *E. mexicanus* podría ser sinónimo de *E. scotti* Gidley, 1900. Sin embargo, Azzaroli (1998) considera a *E. scotti* como sinónimo junior de *E. excelsus* Leidy, 1858; asimismo, Winans (1989) distingue al grupo-especie de *E. scotti* por que la proporción de sus metacarpianos es ligeramente menor que la de *E. laurentius*. Por otra parte, Azzaroli (1998) considera que *E. occidentalis* se distingue de *E. mexicanus* por presentar huesos robustos en el cráneo (principalmente el premaxilar y la porción horizontal de la rama mandibular), dientes con coronas altas y superficie oclusal grande, esmalte pobremente plegado en los bordes internos de las fosetas, protocono moderadamente alargado y cóncavo en su borde lingual y extremidades robustas. Sin embargo, de los rasgos señalados por Azzaroli (1998), el grado de plegamiento del esmalte oclusal es la única diferencia tangible entre *E. occidentalis* y *E. mexicanus* debido a que Winans (1985, 1989) demuestra similitud en el tamaño del cráneo, los dientes y la robustez de las extremidades entre ambas especies, condición que no es discutida por Azzaroli (1998). Alberdi *et al.* (2014) consideran a *E. occidentalis* sinónimo de *E. mexicanus* y mantienen válida a esta última con la reserva de que una revisión exhaustiva de las especies de équidos del Pleistoceno norteamericano permitirá esclarecer el nombre adecuado.

La evidencia desprendida de la literatura sugiere que existen rasgos craneales, dentales y poscraneales similares entre *E. mexicanus* y *E. occidentalis* (Winans, 1989), aunque existe también evidencia morfológica que sugiere que ambas son distintas (Bennett, 1980; Azzaroli, 1998). Establecer si estas especies son sinónimos sería poco objetivo en este momento, por tal motivo consideramos a *E. mexicanus* y *E. occidentalis* como especies diferentes, con la reserva de que un análisis detallado de los ejemplares referidos a ambas especies permitirá esclarecer su estatus taxonómico.

Equus conversidens Owen, 1869. Especie descrita con base en una inusual curvatura de las series dentales que convergen rostralmente, así como por el tamaño considerablemente pequeño del M3 (ver diagnóstico completa en: Dalquest & Hughes, 1965; Scott, 1996; Azzaroli, 1998; Alberdi *et al.*, 2014).

Stock (1953) reconoce a la subespecie *E. conversidens leoni* a partir del estudio de los ejemplares de la Cueva de San Josecito, Nuevo León, México. Sin embargo, las diferencias subespecíficas reconocidas podrían corresponder a variación intraespecífica. Hibbard & Taylor (1960) consideran a *E. francisci* sinónimo de *E. conversidens* y sugieren que las diferencias en tamaño y morfología dental se deberían a variación individual y/o sexual. Dalquest (1979) incluye a *E. barcenai* Cope, 1885 y a *Onager zoyatalis* Mooser, 1958 como sinónimos de *E. conversidens* basado en sus semejanzas dentales. Kurtén & Anderson (1980) indican que los molares de *E. conversidens* (principalmente en estados avanzados de desgaste) son semejantes a los de *E. tau* por lo que podrían ser sinónimos. Sin embargo, Azzaroli (1998) considera a *E. tau* Owen, 1869 como sinónimo de *E. francisci* Hay, 1915 y a esta última como una especie distinta de *E. conversidens*.

El estudio comparado de los molariformes de *E. conversidens* y *E. francisci* indica diferencias en tamaño y morfología; asimismo, los metápodos de *E. conversidens* (cortos y robustos) y *E. francisci* (largos y esbeltos) son distintos, por lo que son especies distintas (Lundelius & Stevens, 1970; Baskin & Mosqueda, 2002; Alberdi *et al.*, 2014).

Algunos autores indican que *E. conversidens* es *nomen dubium* debido a que la aparente curvatura de la dentadura en el holotipo podría ser producto de la restauración del ejemplar (Gidley, 1901; Hibbard, 1955; Winans, 1985). Winans (1989) incluye a *E. conversidens leoni* en el grupo-especie de los “caballos de tamaño pequeño con metápodos robustos” (*E. alaskae* Winans, 1989), siendo esta clasificación adoptada en algunos estudios subsecuentes para referir a ejemplares de *E. conversidens* (MacFadden, 1992; Harris, 1993). No obstante, seguir la propuesta de Winans (1989) para nombrar a una gran cantidad de ejemplares en Norte y Centroamérica que históricamente han sido referidos a *E. conversidens* podría generar confusión e inestabilidad taxonómica (Scott, 2004; McHorse *et al.*, 2016). Adicionalmente, la diagnosis de esta especie así como su morfología craneal, dental y posterocraneal ha sido discutida y suplementada ampliamente (Skinner, 1942; Hibbard, 1955; Slaughter, 1966; Mooser & Dalquest, 1975; Dalquest, 1978, 1979; Harris & Porter, 1980; Dalquest & Schultz, 1992; Scott, 1996; Azzaroli, 1998; Bravo-Cuevas *et al.*, 2011). Por lo tanto, en este trabajo consideramos válida a *E. conversidens* debido a que el nombre promueve estabilidad taxonómica de acuerdo con Scott (2004), CINZ, Art. 23.9 (ICZN, 1999) y McHorse *et al.* (2016).

Equus excelsus Leidy, 1858. La descripción de esta especie menciona un plegamiento ligero del esmalte sobre la superficie oclusal de los molariformes, lo cual es bastante ambiguo para su distinción de otras especies (Gidley, 1901; Winans, 1985), debido a que el rasgo varía con el estado de desgaste del diente. Leidy (1869) considera a *E. excelsus* sinónimo de *E. occidentalis* debido a la similitud en el plegamiento del esmalte de sus molariformes y mantiene válida a *E. occidentalis* aún cuando el nombre *E. excelsus* tendría prioridad (Winans, 1985). Cope (1885) reconoce diferencias en la configuración del protocono de ambas especies por lo que considera válida a *E. excelsus*. Gidley (1901) indica esta especie podría distinguirse además por la posición extremadamente anterior del foramen palatino (borde anterior ubicado entre el M1 y M2); asimismo, sugiere que podría ser sinónimo de *E. complicatus* Leidy, 1858. Mooser & Dalquest (1975) incluyen a *Onager arellanoi* Mooser, 1958, *O. (Hesperohippus) hibbardi* Mooser, 1958 y *Asinus aguascalientensis* Mooser, 1958 como sinónimos de *E. excelsus* (Tabla 1). Winans (1985) considera a *E. excelsus* *nomen dubium* con el argumento de que el holotipo no refiere caracteres distintivos para su reconocimiento y la incluye en el grupo-especie de *E. scotti*. Azzaroli (1998) indica que *E. complicatus* Leidy, 1858 y *E. excelsus* son sinónimos; asimismo, considera válida a esta última debido a que *E. complicatus* fue nombrada a partir de un molariforme aislado, por lo que la combinación de caracteres que permitirían su distinción es limitada. Adicionalmente, indica que existe

evidencia craneal y dental para considerar a *E. complicatus* y *E. scotti* una misma especie, por lo tanto *E. scotti* sería sinónimo junior de *E. excelsus* (Azzaroli, 1998). A la fecha, una gran cantidad de ejemplares craneales y dentales procedentes de localidades en Estados Unidos y México han sido referidos a *E. excelsus* (Cope, 1890; Hay, 1913; Schultz & Howard, 1935; Mooser & Dalquest, 1975; Dalquest & Schultz, 1992; Carranza-Castañeda & Roldán-Quintana, 2007). En el presente trabajo consideramos válida a esta especie con la reserva de que el estudio detallado de los materiales referidos a ella contribuirá a robustecer su validez.

Equus tau Owen, 1869. Esta especie se distinguió por el tamaño pequeño de la superficie oclusal de sus molariformes y por que el borde lingual del protocono es plano. No obstante, existe confusión e incertidumbre acerca de su validez debido a lo siguiente: (i) la descripción del holotipo carece de medidas, (ii) sólo se conoce un dibujo del holotipo cuya escala es desconocida y (iii) el holotipo está extraviado, lo cual impide su reexaminación (Mooser & Dalquest, 1975, Azzaroli, 1998).

Cope (1885) indica que los materiales considerados para la descripción de *Equus tau* podrían corresponder a *E. conversidens*, por lo que deberían ser sinónimos. Gidley (1901) aporta medidas de los molariformes de *E. tau* (tomadas del esquema de Owen, 1869, asumiendo una escala 1:1) y considera que su tamaño es menor al de *E. conversidens*, por lo que serían especies distintas. Hay (1915) describe un esqueleto parcial procedente del Condado de Wharton, Texas, Estados Unidos, cuya morfología dental es semejante a la de *E. tau* sugiriendo que podría tratarse de la misma especie. Sin embargo, indica que en el ejemplar texano el P4, M1 y M2 son más anchos que largos y que el patrón de esmalte es ligeramente más simple que el de *E. tau*, por lo que designa a los ejemplares como *E. francisci*, aún cuando las sutiles diferencias observadas podrían estar dentro del rango de variación de una especie (Howe, 1979). Lundelius & Stevens (1970) reexaminan el ejemplar tipo de *E. francisci* y sugieren que *E. quinni* Slaughter *et al.*, 1962 es sinónimo junior de *E. francisci*. Mooser & Dalquest (1975) consideran válida a *E. tau* argumentando que las medidas del holotipo de esta especie (longitud de la serie P2–M3 = 122 mm) podrían haber sido mencionadas por Del Castillo (1869), lo cual contribuiría a esclarecer la incógnita del tamaño del ejemplar tipo y demostraría que es considerablemente menor que ejemplares de *E. conversidens* (longitud de la serie P2–M3 ≈ 150mm). No obstante, el argumento de Mooser & Dalquest (1975) involucra algunos supuestos difíciles de corroborar [e.g. que el ejemplar mencionado por Del Castillo (1869) efectivamente corresponda al holotipo de *E. tau*]. Mooser & Dalquest (1975) refieren a *E. tau* algunos ejemplares de El Cedazo, Aguascalientes, entre los que destaca un metatarsiano cuya configuración (largo y esbelto) es similar a la observada en *E. francisci*, lo cual corrobora las semejanzas de ambas especies.

Dalquest (1979) considera a *Equus francisci*, *E. achates* Hay & Cook, 1930 y *Equus littoralis* Hay, 1913 como sinónimos junior de *E. tau*, por la similitud en el tamaño y patrón oclusal de sus molariformes (Tabla 1). Azzaroli (1998) y Winans (1985, 1989) consideran a *E. tau* como

nomen dubium debido a que su descripción es ambigua y carece de evidencia objetiva para su reconocimiento. Asimismo, ambos autores coinciden en que *E. tau* y *E. francisci* podrían ser la misma especie de caballos zancos (*stilt-legged*) cuyo nombre válido debería ser *E. francisci*. No obstante, Eisenmann *et al.* (2008) consideran que *E. tau* y *E. francisci* difieren en que la primera tiene el hocico más corto, molariformes ligeramente más pequeños, valle postprotoconal más profundo y metacónido más alargado, por lo que deberían ser distintas. Asimismo, proponen un neotipo para *E. tau* (FC 673, cráneo parcial de un individuo viejo de El Cedazo) quizás debido a que el holotipo está extraviado, aunque los autores no aclaran en que basan su decisión (Eisenmann *et al.*, 2008). Sin embargo, la aparente diferencia en la longitud del hocico podría estar relacionada con el grado de preservación del ejemplar de *E. tau* (Eisenmann *et al.*, 2008; fig. 50, p. 200), mientras que las diferencias en tamaño y morfología dental son mínimas y podrían corresponder a variación intraespecífica. Adicionalmente, la selección del ejemplar FC 673 y su designación como neotipo parece inadecuada considerando que el ejemplar está altamente deteriorado y corresponde a un individuo viejo con molariformes fuertemente desgastados (Mooser & Dalquest, 1975; fig. 6, p. 803), por lo que el reconocimiento de los caracteres dentales es prácticamente imposible.

La evidencia disponible indica que *Equus tau* y *E. francisci* son sinónimos; sin embargo, de acuerdo con el CINZ (ICZN, 1999) *E. tau* es *nomen dubium*. La validez de esta especie podría demostrarse a través de la designación de un neotipo que permita el reconocimiento de la combinación de caracteres craneales, dentales y/o postcraneales que distinguen a la especie. No obstante, hasta que esto ocurra consideramos adecuado utilizar el nombre *E. francisci* para referirnos a los materiales previamente considerados como *E. tau*.

Equus cedralensis Alberdi *et al.*, 2014. Esta especie se distingue por su tamaño pequeño y porque sus extremidades son más robustas que en los caballos zancos (Alberdi *et al.*, 2014). *E. cedralensis* difiere de *E. francisci* por que la longitud y anchura de sus molariformes es ligeramente mayor y por que los metápodos (MCIII y MTII) son más cortos y anchos.

Equus niobrarenensis Hay, 1913. Esta especie se caracteriza por presentar dientes con superficie oclusal amplia, con un plegamiento simple del esmalte sobre el borde de las fosetas (Hay, 1913; Azzaroli, 1998). Savage (1951) y Khan (1970) sugieren que *E. niobrarenensis* podría ser sinónimo de *E. scotti*; sin embargo, Dalquest *et al.* (1969), Hibbard (1970) y Lundelius (1972) consideran que *E. niobrarenensis* debe ser válida; asimismo, Harris & Porter (1980) demuestran que el tamaño de los metacarpales de *E. niobrarenensis* es distinto al de *E. scotti* y las consideran especies distintas. Winans (1985, 1989) considera a *E. niobrarenensis* como sinónimo de *E. scotti*; mientras que Azzaroli (1998) indica que *E. scotti* es sinónimo de *E. excelsus* y considera válida a *E. niobrarenensis*.

Equus occidentalis Leidy, 1865. Esta especie se distinguió por un plegamiento sumamente simple del esmalte sobre la superficie oclusal, lo cual es poco informativo para distinguir a una especie debido a que este rasgo dental varía

por efecto del desgaste. A la fecha, *E. occidentalis* ha sido considerado *nomen dubium* debido a que su descripción se basó en caracteres dentales poco informativos para su distinción y a que la localidad de procedencia del ejemplar tipo es desconocida (Miller, 1971; Winans, 1985, 1989; Scott, 1992). Merriam (1913) refiere a *E. occidentalis* una gran cantidad de ejemplares de Rancho La Brea, California y aporta información craneal, dental y postcraneal para su distinción. Recientemente, Brown *et al.* (2015) revisan los ejemplares tipo de *E. occidentalis* descritos por Leidy (1865) y establecen que la naturaleza de los materiales y su morfología es semejante a la de los ejemplares de Rancho La Brea; asimismo, indican que la localidad de procedencia del holotipo sería semejante a los depósitos de asfalto de McKittrick, por lo que *E. occidentalis* es válida.

MATERIAL Y MÉTODOS

Para la realización del presente estudio se contó con molariformes de las especies *Equus mexicanus*, *E. conversidens*, *E. excelsus*, *E. francisci* y *E. cedralensis*, los cuales proceden de 15 sitios del Pleistoceno de México y están albergados en diferentes colecciones y museos (Tabla 2). En la mayoría de los casos se realizó una evaluación directa de los materiales; adicionalmente, la información morfométrica de algunos ejemplares de las localidades El Cedral, El Cedazo, Valle de México y Valsequillo fue consultada en la bibliografía disponible, por lo que también se incluyeron en los análisis (Tabla 2). Cabe señalar que para México se ha reportado la presencia de *E. niobrarenensis* en el Estado de Jalisco (Rufolo, 1998; Lucas, 2008); sin embargo, este ejemplar carece de la dentadura permanente completamente eruptada (Lucas, 2008, fig. 5, p. 45), por lo que debido a que corresponde a un individuo juvenil fue excluido de estudio. Por otra parte, se conocen algunos reportes de *E. occidentalis* en Baja California Sur, Sonora, Estado de México y Yucatán (Ray, 1957; Azzaroli, 1998). Sin embargo, algunos de estos fueron posteriormente reconsiderados como *E. mexicanus* [e.g. ejemplares procedentes de Tequiquiac, Estado de México (Hibbard, 1955)]. Adicionalmente, las fuentes en las que se mencionan los ejemplares de *E. occidentalis* en Baja California Sur, Sonora y Yucatán carecen de información sobre medidas, imágenes y/o algún rasgo diagnóstico de estos ejemplares, por lo que no fue posible incluirlos en el presente estudio.

La muestra estuvo integrada por 398 ejemplares, de los cuales 117 corresponden a series molariformes completas o parciales (36 P2-M3; 32 p2-m3; 11 P2-P4; 9 p2-p4; 14 M1-M3; 15 m1-m3), así como 281 dientes aislados (169 superiores/112 inferiores). La nomenclatura dental utilizada se basó en MacFadden (1984), Eisenmann *et al.* (1988) y Evander (2004). Cabe señalar que únicamente se consideraron molariformes en un estado de desgaste moderado que a su vez se asocian a individuos adultos, los cuales reflejan el patrón oclusal promedio *sensu* Downs (1961).

Análisis cuantitativo. En los molariformes (superiores e inferiores) se evaluaron diez variables cuantitativas las cuales

Tabla 2. Relación de localidades fosilíferas del Pleistoceno en México con restos de équidos incluidos en este estudio.**Table 2.** Pleistocene localities of Mexico with fossil remains referable to horses that have been considered in the study.

Localidad	Ubicación	Edad (Ma)	Especies incluidas	Colección
Cuenca de Moctezuma (Sonora)	(29°42'N/109°38'O) ^a	Pleistoceno tardío ^a (0.3 – 0.01)	<i>Equus excelsus</i> <i>Equus conversidens</i>	IGM
Formación Mayrán (Coahuila)	(25°30'N/101°56'O) ^b	Pleistoceno ^b (1.8 – 0.01)	<i>Equus excelsus</i>	IGM
San Josecito (Nuevo León)	(23°57'N/99°54'O) ^c	Pleistoceno tardío ^c (0.045 – 0.027)	<i>Equus conversidens</i>	LACM
El Cedazo (Aguascalientes)	(21°17'N/102°05'O) ^d	Pleistoceno ^d (2.5 – 0.01)	<i>Equus conversidens</i>	IGM
Laguna de la Media Luna (San Luis Potosí)	(21°55' y 21°55'N/100°00' y 100°05'O) ^e	Pleistoceno tardío ^e (0.3 – 0.01)	<i>Equus cf. E. mexicanus</i>	IGM
Chapala-Zacoalco (Jalisco)	(19°55'N/103°30'O) ^f	Pleistoceno tardío ^f (0.3 – 0.01)	<i>Equus conversidens</i> <i>Equus mexicanus</i>	LACM
Tequiquiac-Zumpango (Estado de México)	(19°30'N/99°05'O) ^g	Pleistoceno tardío ^g (0.3 – 0.01)	<i>Equus conversidens</i> <i>Equus mexicanus</i>	IGM, LACM
Zimapán (Hidalgo)	(20°46'N/99°19'O)	Pleistoceno tardío (0.3 – 0.01)	<i>Equus conversidens</i> <i>Equus mexicanus</i>	LACM
Pachuca-Tulancingo (Hidalgo)	(20°00' y 20°15'N/98°19' y 98°50'O) ^g	Pleistoceno tardío ^h (0.3 – 0.01)	<i>Equus conversidens</i>	UAHMP
Atlihuetzía (Tlaxcala)	(19°22'N/98°10'O) ^j	Pleistoceno tardío ^j (0.3 – 0.01)	<i>Equus conversidens</i> <i>Equus mexicanus</i>	UAHMP
Valsequillo (Puebla)	(18°21' y 19°04'N/98°03' y 98°16'O) ⁱ	Pleistoceno tardío ⁱ (0.3 – 0.01)	<i>Equus cf. E. conversidens</i>	UAHMP
Fauna Local <i>Viko vijin</i> (Oaxaca)	(17°35' y 17°55'N/97°20' y 97°40'O) ^k	Pleistoceno tardío ^k (0.3 – 0.01)	<i>Equus conversidens</i> <i>Equus mexicanus</i>	UMPE
Depresión central de Chiapas (Chiapas)	(16°09' y 16°25'N/93°03' y 93°17'O) ^l	Pleistoceno tardío ^l (0.3 – 0.01)	<i>Equus conversidens</i> <i>Equus mexicanus</i>	IHNFG
El Cedazo (Aguascalientes)	(21°17'N/102°05'O)	Pleistoceno ^{m,n} (2.5 – 0.01)	<i>Equus francisci</i> <i>Equus excelsus</i>	No revisado
Valsequillo (Puebla)	(18°21' y 19°04'N/98°03' y 98°16'O)	Pleistoceno tardío ^o (0.3 – 0.01)	<i>Equus conversidens</i> <i>Equus mexicanus</i>	No revisado
Valle de México		Pleistoceno tardío ^{p,q} (0.3 – 0.01)	<i>Equus conversidens</i> <i>Equus francisci</i>	No revisado
El Cedral (San Luis Potosí)	(23°49'N/100°43'O)	Pleistoceno tardío ^r (0.3 – 0.01)	<i>Equus conversidens</i> <i>Equus mexicanus</i> <i>Equus cedralensis</i>	No revisado

^aCarranza-Castañeda & Roldan-Quintana (2007); ^bEguiluz de Antuñano & Carranza-Castañeda (2013); ^cArroyo-Cabrales *et al.* (1995); ^dMontellano-Ballesteros (1990); ^eHernández-Junquera (1977); ^fLucas (2008); ^gHibbard (1955); ^hBravo-Cuevas *et al.* (2011); ⁱCacho-Alfaro, 2011; ^jArroyo-Cabrales *et al.* (2005); ^kJiménez-Hidalgo *et al.* (2011); ^lGómez-Pérez & Carbot-Chanona (2012); ^mMooser (1958); ⁿMooser & Dalquest (1975); ^oPichardo (2003); ^pOwen (1869); ^qGidley (1901); ^rAlberdi *et al.* (2014).

incluyeron: (i) longitud de la serie de molariformes (LP2–M3/Lp2–m3); (ii) longitud de la serie premolar (LP2–P4/Lp2–p4); (iii) longitud de la serie molar (LM1–M3/Lm1–m3); (iv) longitud del diente (LAP/Lap); (v) anchura del diente (AT/At); (vi) área oclusal del diente (AO/Ao = LAP x AT/Lap x At); (vii) longitud del protocono (LAPr); (viii) anchura del protocono (ATPr); (ix) longitud del complejo metacónido-metastilido (Lmm); y (x) proporción de la longitud del complejo metacónido-metastilido con respecto de la longitud del diente (Lmm x 100/Lap). Todas las medidas se expresan en milímetros (mm) y fueron tomadas con un *vernier digital* con una resolución de 0.01 mm.

Para cada una de las variables cuantitativas se calculó el promedio, desviación estándar, valor mínimo, valor máximo y coeficiente de variación. Se generaron gráficos de caja y bigotes con las mediciones de LP2–M3/Lp2–m3,

LP2–P4/Lp2–p4 y LM1–M3/Lm1–m3 de cada especie con la finalidad de explorar la distribución en estas variables. Posteriormente, se realizaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis y pruebas post hoc de Mann-Whitney con la finalidad de reconocer diferencias en estas variables entre las especies consideradas. Se emplearon análisis no paramétricos debido a que no se pudo cumplir con alguno de los supuestos para la realización del análisis de varianza paramétrico (*e.g.* normalidad de los datos, homocedasticidad). Por otra parte, debido a que el tamaño de muestra para *E. francisci* y *E. cedralensis* fue limitado, en algunos casos no se contó con datos suficientes para construir los diagramas de caja y bigotes o incluirlos en las pruebas de Kruskal-Wallis (*e.g.* LP2–M3/Lp2–m3). Cabe señalar que en muchos grupos de mamíferos LP2–M3/lp2–m3 guarda una relación alométrica con el tamaño corporal del organismo, de tal forma que en

animales de talla grande la longitud de esta variable es mayor, mientras que animales de talla pequeña la longitud es menor (Janis, 1990; Mendoza *et al.*, 2006).

Posteriormente, los elementos dentales fueron analizados en función de la posición que ocupan en la serie dental. Para ello, se realizaron 12 análisis bivariados [seis para las posiciones dentales superiores (P2, P3, P4, M1, M2 y M3) y seis para las inferiores (p2, p3, p4, m1, m2 y m3)] en los que se contrastó la longitud (LAP/Lap) con la anchura (AT/At) de cada diente. Adicionalmente, se realizaron 12 análisis de componentes principales (ACP) en una matriz de correlación que incluyó a las variables LAP, AT, LAPr y ATPr (para cada posición dental superior) y Lap, At y Lmm (para cada posición dental inferior). Asimismo, se realizaron 12 análisis de funciones discriminantes (AFD) asumiendo que las probabilidades de clasificación fueron las mismas para todos los grupos previamente identificados por el ACP. La implementación del ACP contribuyó a reconocer y evaluar la similitud o diferencia en las medidas de los molariformes agrupando a los elementos de las diferentes especies, mientras que el AFD permitió reconocer en qué posiciones dentales las diferencias en las medidas de los molariformes son más importantes entre las especies. Para la realización del ACP y el AFD los datos de cada una de las variables fueron transformados utilizando la función Log 10 con la finalidad de cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad; asimismo, únicamente se consideraron dientes que contaran con información de todas las variables por lo que algunos ejemplares consultados en la bibliografía (*e.g. Equus excelsus* y *E. cedralensis*) fueron excluidos debido a que no cumplen con esta condición.

Todos los análisis estadísticos fueron ejecutados en el programa PAST ver. 3.01 para sistema operativo Macintosh (Hammer *et al.*, 2001).

Análisis cualitativo. En los molariformes (superiores e inferiores) se evaluaron 13 variables cualitativas. En los elementos superiores las variables incluidas fueron: (i) forma del protocono (redondo, ovalado, alargado); (ii) forma del borde lingual del protocono (cóncavo, plano); (iii) grado de plegamiento del esmalte sobre el borde externo de la pre y postfoseta (ligero: 1 pliegue, moderado: 2–3 pliegues, fuerte: > 3 pliegues); (iv) grado de plegamiento del esmalte sobre el borde interno de la pre y postfoseta (ligero: 1 pliegue, moderado: 2–3 pliegues, fuerte: > 3 pliegues); (v) desarrollo del plicaballín (ausente: no se observa la estructura, ligero: estructura apenas visible, moderado: pliegue definido, fuerte: pliegue profundo); (vi) profundidad del surco hipoconal (ausente: no hay pliegue, poco profundo: invaginación ligera del esmalte sobre el hipocono, moderadamente profundo: invaginación del esmalte que ocupa 1/3 del hipocono, profundo: invaginación del esmalte que ocupa > 1/3 del hipocono) y (vii) configuración del borde lingual del mesostilo (redondo, cuadrado).

Las variables cualitativas para los molariformes inferiores incluyeron: (i) forma del linguaflexido (forma de “U”, forma de “V”); (ii) configuración del borde lingual del metacónido (redondo, aguzado); (iii) configuración del borde lingual del

metastílido (redondo, aguzado); (iv) forma del entocónido (redondo, cuadrado); (v) profundidad del ectoflexido (poco profundo: el linguaflexido no llega a la zona del istmo, moderadamente profundo: linguaflexido llega al istmo pero no lo trasgrede, profundo: linguaflexido trasgrede el istmo) y (vi) desarrollo del plicaballínido (ausente: no se observa la estructura, ligero: estructura apenas visible, moderado: pliegue definido, fuerte: pliegue profundo).

La información de cada una de las variables cualitativas en los molariformes de *Equus mexicanus*, *E. conversidens*, *E. excelsus*, *E. francisci* y *E. cedralensis* fue registrada y organizada en una matriz de datos para cada posición dental superior (P2, P3, P4, M1, M2 y M3) e inferior (p2, p3, p4, m1, m2 y m3). Posteriormente, se obtuvo la frecuencia en la configuración de cada uno de los rasgos evaluados (configuración del rasgo evaluado x 100/número de ejemplares evaluados), con lo cual fue posible reconocer la variación que existe en la morfología oclusal en los premolares y molares entre las especies consideradas.

Abreviaturas institucionales: AMNH, American Museum of Natural History, New York, Estados Unidos; FC, Fauna Cedazo, Estado de Aguascalientes, México; IHNFG, Colección Paleontológica de la Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural del Estado de Chiapas, Museo “Eliseo Palacios Aguilera”, Chiapas, México; IGM, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, México; LACM, Natural History Museum of Los Angeles County, Estados Unidos; UAHMP, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Museo de Paleontología, México; UMPE, Universidad del Mar, Puerto Escondido, Estado de Oaxaca, México.

Abreviaturas anatómicas: L, longitud; A, anchura; M/m, molar superior/inferior; P/p, premolar superior/inferior.

RESULTADOS

Análisis cuantitativo. En la dentadura superior, las variables LP2–M3, LP2–P4 y LM1–M3 tuvieron en promedio longitudes mayores en los ejemplares de *Equus mexicanus*, menores en *E. francisci* y *E. cedralensis* e intermedias en *E. excelsus* y *E. conversidens* (Tabla 3, Figura 1). La longitud de estas tres variables es 6% mayor en *E. excelsus* que en *E. conversidens*, mientras que LP2–P4 en *E. francisci* es 7% mayor que en *E. cedralensis* (Tabla 3, Figura 1).

Los diagramas de caja y bigotes muestran que LP2–M3, LP2–P4 y LM1–M3 en *Equus excelsus* son semejantes a las de los ejemplares de *E. conversidens* que se ubican en el último cuartil (Figura 1). Por otra parte, las pruebas de Kruskal-Wallis indican que existen diferencias en LP2–M3 y LM1–M3 entre *E. mexicanus*, *E. excelsus* y *E. conversidens*; asimismo, indican que existen diferencias estadísticamente significativas en LP2–P4 entre *E. mexicanus*, *E. excelsus*, *E. conversidens* y *E. cedralensis* (Tabla 4).

En la dentadura inferior, Lp2–m3, Lp2–p4 y Lm1–m3 tuvieron en promedio longitudes mayores en *Equus mexicanus*, menores en *E. francisci* y *E. cedralensis* e intermedias en *E. excelsus* y *E. conversidens* (Tabla 3).

Table 3. Medidas seleccionadas de la dentadura superior e inferior de los équidos del Pleistoceno de México. LP2-M3/lp2-m3, LP2-P4/lp2-p4 y LM1-M3/lm1-m3. **Abreviaturas:** n, número de individuos; x, promedio; s, desviación estándar; **Min,** valor mínimo; **Max,** valor máximo; **CV,** coeficiente de variación.

Table 3. Selected measurements of upper and lower dentitions of horses from the Pleistocene of Mexico. LP2-M3/lp2-m3, LP2-P4/lp2-p4, and LM1-M3/lm1-m3. **Abbreviations:** n, sample size; x, average; s, standard deviation; **Min,** minimum value; **Max,** maximum value; **CV,** coefficient of variation.

	LP2-M3						LP2-P4						LM1-M3					
	<i>E. mexicanus</i>	<i>E. conversidens</i>	<i>E. excelsus</i>	<i>E. francisci</i> **	<i>E. cedralensis</i>	<i>E. mexicanus</i>	<i>E. conversidens</i>	<i>E. excelsus</i>	<i>E. francisci</i> **	<i>E. cedralensis</i>	<i>E. mexicanus</i>	<i>E. conversidens</i>	<i>E. excelsus</i>	<i>E. francisci</i>	<i>E. excelsus</i>	<i>E. conversidens</i>	<i>E. francisci</i>	<i>E. cedralensis</i>
n	6	25	5	2	–	7	31	5	2	4	6	35	5	3	1			
x	192.0	152.5	160.8	134.6	–	101.1	84.0	89.3	71.7	67.2	88.9	68.7	72.7	63.6	63			
s	4.7	5.6	1.86	2.54	–	4.0	3.7	2.6	2.2	5.0	3.5	3.0	1.6	0.5	–			
Min	185.0	144.0	159.1	132.8	–	94.9	77.3	87	70.1	64.3	85.8	64.0	71.3	63.1	–			
Max	198.4	164.2	164.0	136.4	–	105	91.4	93.8	71.7	74.8	95.6	76.5	75.3	64.2	–			
CV*	2.4	3.7	1.1	1.8	–	3.9	4.5	2.9	3.1	7.5	3.9	4.4	2.2	0.8	–			
	lp2-m3						lp2-p4						lm1-m3					
	<i>E. mexicanus</i>	<i>E. conversidens</i>	<i>E. excelsus</i>	<i>E. francisci</i> **	<i>E. cedralensis</i>	<i>E. mexicanus</i>	<i>E. conversidens</i>	<i>E. excelsus</i>	<i>E. francisci</i> **	<i>E. cedralensis</i>	<i>E. mexicanus</i>	<i>E. conversidens</i>	<i>E. excelsus</i>	<i>E. francisci</i>	<i>E. excelsus</i>	<i>E. conversidens</i>	<i>E. francisci</i>	<i>E. cedralensis</i>
n	10	13	5	3	1	13	18	5	4	1	15	18	5	7	2			
x	189.0	157.4	157.4	134.9	140.9	97.34	81.8	83.7	70.4	71.9	89.8	74.5	75.0	64.1	69.7			
s	7.7	4.2	5.9	10.3	–	4.9	3.9	4.2	3.6	–	4.0	2.7	2.6	3.5	0.9			
Min	177.2	149.7	151.6	123.0	–	89.2	72.8	79.7	65.4	–	83	70.5	71.9	57.7	69.0			
Max	199.4	162.2	167.0	141.4	–	105.4	87.5	89.0	73.9	–	96.1	80.5	78.0	67.5	70.4			
CV*	4.0	2.6	3.7	7.6	–	5.1	4.8	5.0	5.2	–	4.4	3.6	3.5	5.5	1.4			

* Valores expresados como porcentaje

** Medidas estimadas a partir de dos series dentales asociadas

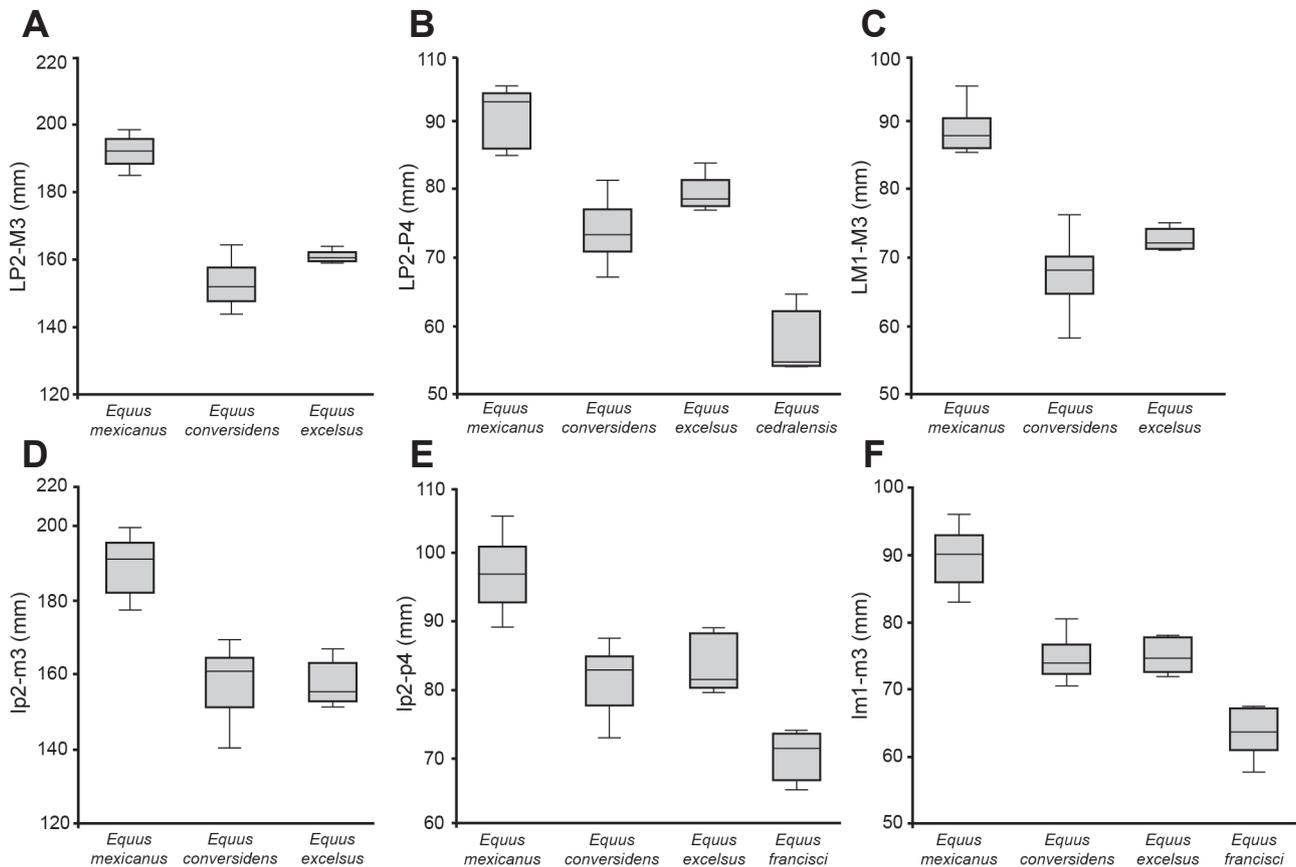


Figura 1. Diagramas de caja y bigotes de las medidas de las series dentales (superior e inferior) de los équidos de algunas localidades de Pleistoceno de México. **A**, LP2–M3; **B**, LP2–P4; **C**, LM1–M3; **D**, Lp2–m3; **E**, Lp2–p4; y **F**, Lm1–m3.

Figure 1. Box and whisker plots of dental series measurements (upper and lower) of Pleistocene horses from selected Mexican localities. **A**, LP2–M3; **B**, LP2–P4; **C**, LM1–M3; **D**, Lp2–m3; **E**, Lp2–p4; and **F**, Lm1–m3.

La longitud en estas tres variables es ca. 6% mayor en *E. cedralensis* que en *E. francisci*, mientras que en *E. excelsus* y *E. conversidens* son semejantes (Tabla 3).

Los diagramas de caja y bigotes muestran que Lp2–m3, Lp2–p4 y Lm1–m3 en *Equus excelsus* son semejantes a las de los ejemplares de *E. conversidens* ubicados en los tres últimos cuartiles (Figura 1). Por otra parte, las pruebas de Kruskal-Wallis indican que existen diferencias en Lp2–m3 entre *E. mexicanus*, *E. excelsus* y *E. conversidens*; asimismo, se observaron diferencias estadísticas en Lp2–p4 y Lm1–m3 entre *E. mexicanus*, *E. excelsus*, *E. conversidens* y *E. francisci* (Tabla 4). No obstante, las pruebas post hoc de Mann-Whitney sin ajuste de Bonferroni indican que la longitud de estas tres variables no difiere entre *E. excelsus* y *E. conversidens* (Tabla 4).

El análisis de los molariformes superiores en cada una de las posiciones dentales mostró que en promedio las variables LAP, AT, AO y LAPr fueron mayores en *Equus mexicanus*, menores en *E. francisci* y *E. cedralensis* e intermedias en *E. excelsus* y *E. conversidens* (Tabla 5). Sin embargo, en todas las posiciones dentales ATPr fue relativamente semejante entre las especies. Los análisis bivariados de la longitud versus anchura en cada posición dental muestran que los molariformes se agrupan en tres conjuntos: en el extremo

superior los dientes con dimensiones mayores (*E. mexicanus*), en el extremo inferior los dientes con dimensiones menores (*E. francisci* y *E. cedralensis*) y en el centro los elementos intermedios (*E. conversidens* y *E. excelsus*) (Figura 2). Sin embargo, en la posición M3 algunos ejemplares de *E. francisci* y *E. cedralensis* se ubican en el mismo conjunto que incluye a aquellos de *E. conversidens* y *E. excelsus* (Figura 2).

En los molariformes inferiores, en promedio las variables Lap, At, Ao y Lmm fueron mayores en los ejemplares de *Equus mexicanus*, menores en *E. francisci* e intermedios en *E. excelsus* y *E. conversidens*. En el caso de *E. cedralensis*, las variables Lap y Ao son semejantes a las observadas en *E. francisci*, mientras que las variables At y Lmm son semejantes a las de *E. conversidens* y *E. excelsus* (Tabla 6). Por otra parte, la proporción de Lmm con respecto a Lap fue relativamente semejante para todas las especies ya que el complejo metaconoído-metastílido ocupa entre el 50–60% de la longitud anteroposterior del diente en las posiciones p3–m2 y entre el 40–50% para las posiciones p2 y m3. Los análisis bivariados de la longitud versus anchura en cada posición dental inferior muestran tres conjuntos: en el extremo superior los dientes de mayores dimensiones (*E. mexicanus*), en el extremo inferior los dientes de menores dimensiones (*E. francisci* y *E. cedralensis*) y en el centro un conjunto intermedio

Tabla 4. Resultados de las pruebas de Kruskal-Wallis y las pruebas post hoc de Mann-Whitney sin ajuste de Bonferroni. Los valores estadísticamente significativos son resaltados en negritas. **Abreviaturas:** **E.mex**, *Equus mexicanus*; **E.co**, *Equus conversidens*; **E.ex**, *Equus excelsus*; **E.ce**, *Equus cedralensis*; **E.fr**, *Equus francisci*.

Table 4. Results of the Kruskal-Wallis and post hoc Mann-Whitney tests (non Bonferroni correction). Statistically significant values are highlighted in bold. **Abbreviations:** **E.mex**, *Equus mexicanus*; **E.co**, *Equus conversidens*; **E.ex**, *Equus excelsus*; **E.ce**, *Equus cedralensis*; **E.fr**, *Equus francisci*.

Dentadura superior			
LP2-M3	<i>H</i>	<i>Hc</i>	<i>p</i>
	20.22	20.22	<0.05
Pruebas post hoc: Mann-Whitney			
	E.co	E.ex	
E.mex	<0.05	<0.05	
E.co	<0.05		
LP2-P4	<i>H</i>	<i>Hc</i>	<i>p</i>
	28.44	28.45	<0.05
Pruebas post hoc: Mann-Whitney			
	E.co	E.ex	E.ce
E.mex	<0.05	<0.05	<0.05
E.co	<0.05	<0.05	
E.ex		<0.05	
LM1-M3	<i>H</i>	<i>Hc</i>	<i>p</i>
	21.42	21.43	<0.05
Pruebas post hoc: Mann-Whitney			
	E.co	E.ex	
E.mex	<0.05	<0.05	
E.co	<0.05		
Dentadura inferior			
Lp2-m3	<i>H</i>	<i>Hc</i>	<i>p</i>
	18.03	18.04	<0.05
Pruebas post hoc: Mann-Whitney			
	E.co	E.ex	
E.mex	<0.05	<0.05	
E.co		>0.05	
Lp2-p4	<i>H</i>	<i>Hc</i>	<i>p</i>
	30.17	30.18	<0.05
Pruebas post hoc: Mann-Whitney			
	E.co	E.ex	E.fr
E.mex	<0.05	<0.05	<0.05
E.co		>0.05	<0.05
E.ex			<0.05
Lm1-m3	<i>H</i>	<i>Hc</i>	<i>p</i>
	35.42	35.43	<0.05
Pruebas post hoc: Mann-Whitney			
	E.co	E.ex	E.fr
E.mex	<0.05	<0.05	<0.05
E.co		>0.05	<0.05
E.ex			<0.05

(*E. conversidens* y *E. excelsus*) (Figura 3). Sin embargo, en las posiciones p2, p3 y m3 algunos ejemplares de *E. mexicanus* tienen una longitud y anchura semejante a la de ejemplares de *E. conversidens* y *E. excelsus*, mientras que algunos m1 y m3 de *E. cedralensis* tienen una longitud y anchura semejante a la de ejemplares de *E. conversidens* (Figura 3).

Los análisis de componentes principales (ACP) con las variables LAP, AT, LAPr y ATPr para las posiciones dentales superiores permiten identificar la formación de tres conjuntos. En todos los casos los primeros tres componentes principales explican más del 90% de la variación observada (Tabla 7). Basados en los factores de carga del ACP, en las posiciones P2, P3, P4, M1 y M2 las variables LAP y AT tienen la mayor contribución para el primer componente principal (CP1), mientras que en M3 las variables LAP, AT y LAPr tienen la mayor contribución en CP1. Por otra parte, en P3, P4, M1 y M2 las variables LAPr y ATPr tienen la mayor contribución para el CP2, para P2 LAP y LAPr tienen la mayor contribución en CP2, mientras que para M3 las variables LAP y ATPr tienen la mayor contribución en CP2 (Tabla 7). El gráfico generado por los dos primeros componentes principales muestra que los datos de *Equus mexicanus*, *E. conversidens* y *E. francisci* forman grupos diferentes. Sin embargo, los datos de *E. excelsus* se ubican cercanos a los de *E. conversidens* o *E. mexicanus*, mientras que aquellos de *E. cedralensis* se ubican cercanos a los de *E. francisci* (Figura 4).

Los análisis de funciones discriminantes (AFD) clasifican correctamente a más del 92% de los P2, P3, P4, M1, M2 y M3 de *E. mexicanus*, *E. conversidens* y *E. francisci*. El porcentaje de clasificación correcta para los molariformes de *E. mexicanus* estuvo entre 85.7% (P3) y 100% (P2, P4, M1, M2 y M3), en *E. conversidens* entre 91.6% (P2) y 97.5% (P3); mientras que en *E. francisci* entre el 88.9% (M3) y 100% (P3, P4, M1, M2).

Los ACP con las variables Lap, At y Lmm para cada una de las posiciones dentales inferiores permite reconocer la formación de tres conjuntos. En todos los casos los CP1 y CP2 explican más del 90% de la variación observada (Tabla 7). Basados en los factores de carga del ACP en todas las posiciones dentales, las variables Lap, At y Lmm contribuyen de manera semejante para CP1; en p2, las variables Lap y Lmm tienen la mayor contribución para CP2, mientras que Lap y At tienen la mayor contribución para CP2 en las posiciones p3, p4, m1, m2 y m3 (Tabla 7). El gráfico generado por los dos primeros componentes muestra que los datos de *Equus mexicanus*, *E. conversidens* y *E. francisci* forman grupos diferentes aunque existe cierto grado de solapamiento entre estos (Figura 5). Asimismo, muestra que los datos de *E. excelsus* se ubican cercanos a los de *E. conversidens* o *E. mexicanus*, mientras que algunos datos de *E. cedralensis* se ubican cercanos a los de *E. francisci* o bien a los de *E. conversidens* (Figura 5).

El AFD clasifica correctamente a un 80% de los p2 y m3 y a más del 89% de los p3, p4, m1 y m2 de *Equus mexicanus*, *E. conversidens* y *E. francisci*. El porcentaje de clasificación correcta para *E. mexicanus* estuvo entre 75% (m3) y 100% (m1), en *E. conversidens* entre 70.0% (p2) y 94.3% (m2) y en *E. francisci* entre 87.5% (m3) y 100% (p2, p3, p4, m1 y m2).

Tabla 5. Medidas (en mm) de los molariformes superiores de las especies de *Equus* del Pleistoceno de México. **Abreviaturas:** LAP, longitud del diente; AT, anchura del diente; AO, área oclusal (en mm²); LAPr, longitud del protocono; n, número de ejemplares; x, promedio; s, desviación estándar; Min, valor mínimo; Max, valor máximo; CV, coeficiente de variación.

Table 5. Measurements (in mm) of upper molariforms of species of *Equus* from the Pleistocene of Mexico. **Abbreviations:** LAP, anteroposterior length; AT, transverse width; AO, occlusal area (in mm²); LAPr, protocone length; n, sample size; x, average; s, standard deviation; Min, minimum value; Max, maximum value; CV, coefficient of variation.

P2	<i>Equus mexicanus</i>					<i>Equus conversidens</i>					<i>Equus exelsus</i>					<i>Equus francisci</i>					<i>Equus cedralensis</i>															
	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n						
n	6	6	6	4	4	27	27	27	27	27	5	5	5	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	4	4	4	4	4						
x	39.56	27.52	1099	9.54	33.47	23.65	792.1	8.48	34.22	24.06	823.52	10.0	27.1	20.81	563.9	27.25	20.13	554.17	8.03	2.80	1.36	82.07	0.40	25.00	18.80	493.29	7.70	31.70	21.20	672.04	8.60	10.34	6.76	14.81	5.2	
s	1.84	1.07	80.6	2.12	1.95	1.11	67.8	1.06	0.86	1.37	55.22	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Min	38.70	25.60	990	8.20	29.00	21.60	678.6	7.12	33.00	22.50	765.00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Max	43.16	28.68	12.3	12.70	37.10	25.95	934.4	10.79	35.10	25.80	905.58	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
CV*	4.64	3.89	7.3	4.4	5.84	4.69	8.5	12.47	2.52	5.68	6.71	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P3	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n						
n	6	6	6	4	27	27	27	27	24	24	5	5	5	1	1	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4		
x	32.12	30.57	988.8	14.03	26.07	25.15	659.0	11.26	27.48	25.48	689.60	11.3	22.64	19.95	452.3	20.83	21.45	446.81	10.70	0.68	0.97	27.31	0.29	25.00	18.80	493.29	7.70	31.70	21.20	672.04	8.60	10.34	6.76	14.81	5.2	
s	2.41	2.99	117.8	1.46	1.45	1.34	62.9	1.59	1.07	1.49	61.18	—	1.35	1.15	41.1	0.52	0.97	27.31	0.29	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Min	27.80	25.40	822.8	12.40	24.10	23.01	559.1	9.00	26.30	23.50	646.25	—	21.80	18.70	407.6	21.80	20.20	420.16	10.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Max	34.50	34.00	1111.0	15.72	28.4	27.94	789.0	14.28	29.20	26.70	779.64	—	24.20	20.97	488.8	20.70	22.40	471.96	11.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
CV*	7.50	9.90	11.92	10.4	5.57	5.34	9.5	14.09	3.90	5.83	8.87	—	5.97	5.78	9.0	3.29	4.51	6.11	2.75	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
P4	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n						
n	6	6	6	4	27	27	27	27	27	27	5	5	5	1	1	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4		
x	30.95	29.83	920.9	15.28	24.95	24.64	614.8	11.80	27.46	25.12	690.58	13.0	21.25	19.21	408.7	19.60	20.70	407.01	11.90	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
s	1.80	1.39	50.00	1.87	1.24	1.16	47.4	1.30	0.79	1.91	68.56	—	0.72	1.90	50.1	1.43	1.70	56.09	0.61	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Min	28.50	27.81	858.4	14.60	23.00	21.40	513.6	9.00	26.80	22.80	627.00	—	21.20	17.30	366.7	18.50	19.10	342.25	11.20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Max	32.90	31.50	987.0	17.18	27.7	27.20	742.5	13.87	28.80	27.90	803.52	—	22.00	21.10	464.2	21.30	22.40	477.12	12.30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
CV*	5.81	4.65	5.43	12.26	5.83	4.70	7.71	11.05	2.89	7.61	9.93	—	3.42	9.89	12.2	6.09	8.23	13.78	5.11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
M1	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n						
n	6	6	6	4	32	32	32	32	32	32	5	5	5	1	1	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4		
x	28.15	29.13	835.2	12.70	22.75	23.54	536.5	11.57	24.68	24.52	605.84	13.4	20.19	19.72	398.8	17.98	20.03	360.13	11.30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
s	0.99	1.25	56.29	1.61	1.44	1.19	53.0	1.04	1.08	1.68	59.12	—	0.69	1.76	46.9	0.30	1.00	23.23	0.89	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Min	27.31	27.20	751.0	12.11	20.00	20.60	451.1	9.43	24.00	21.80	527.56	—	19.00	17.6	348.4	17.90	18.50	341.61	10.60	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Max	30.60	30.70	908.8	14.70	25.91	25.90	666.1	13.76	26.60	25.80	686.28	—	21.00	21.50	440.7	18.30	20.50	390.08	12.60	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
CV*	3.41	4.30	6.74	12.65	6.33	5.07	9.89	9.00	4.39	6.86	9.76	—	3.43	8.9	11.7	1.66	4.98	6.45	7.88	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
M2	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n						
n	6	6	6	4	32	32	32	32	32	32	5	5	5	1	1	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4		
x	29.65	28.18	824.2	14.76	22.75	22.54	511.6	11.81	23.80	23.58	561.50	12.0	19.55	18.28	357.8	18.70	19.20	359.04	12.00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
s	2.00	1.99	53.9	1.30	1.49	1.06	48.78	1.11	1.32	1.24	48.21	—	1.02	1.57	42.2	0.65	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Min	26.35	25.80	767.0	13.20	20.50	19.79	393.16	9.30	23.00	22.10	528.99	—	18.10	16.37	321.3	8.90	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Max	31.50	31.40	907.4	16.30	25.80	24.20	618.4	14.80	26.00	25.10	639.60	—	20.50	20.00	410.0	10.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
CV*	6.74	7.06	6.55	8.28	6.56	5.63	9.53	9.43	5.57	5.24	8.59	—	5.24	8.59	11.8	6.66	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
M3	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n	LAP	AT	AO	LAPr	n						
n	6	6	6	4	32	32	32	32	32	32	5	5	5	1	1	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4		
x	31.35	24.89	789.3	16.30	23.85	19.51	466.1	11.50	24.06	19.26	464.72	10.7	22.45	15.53	348.6	19.87	17.53	349.61	12.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
s	3.27	1.60	95.9	1.87	1.59	1.42	53.1	1.24	1.17	2.22	70.62	—	0.75	1.66	38.3	2.1	0.89	54.20	1.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Min	27.50	23.30	662.7	13.70	21.50	17.10	380.0	9.20	23.00	16.80	386.40	—	21.60	14.00	322.																					

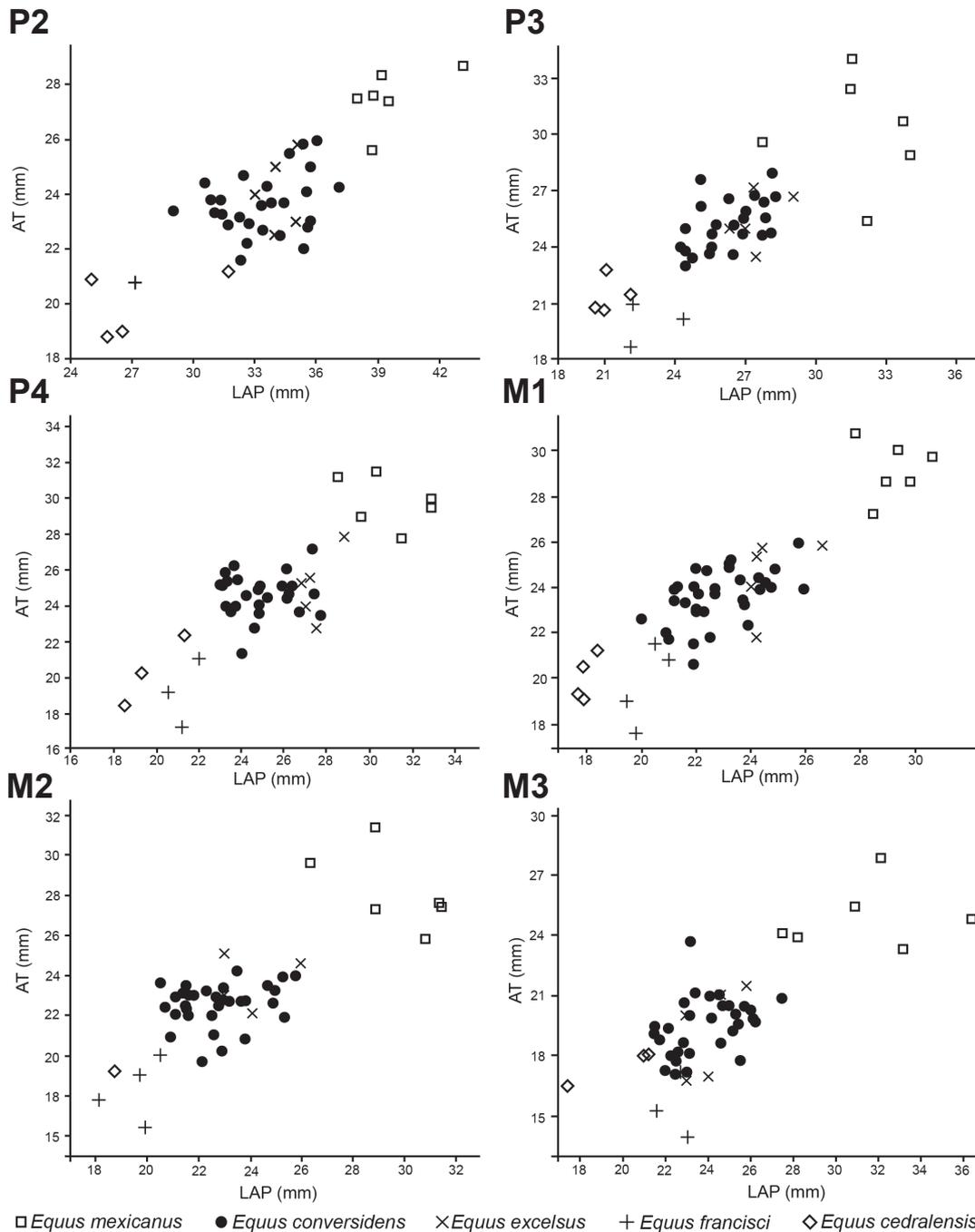


Figura 2. Gráficos bivariados de la longitud (LAP) vs anchura (AT) de los molariformes superiores de los équidos de algunas localidades del Pleistoceno de México.

Figure 2. Bivariate plots of anteroposterior length (LAP) vs transverse width (AT) in upper molariforms of Pleistocene horses from selected Mexican localities.

Análisis cualitativo. En los molariformes superiores, el protocono es alargado ($LAPr/ATPr > 2$) en más del 90% de los ejemplares de las especies consideradas, ligeramente más corto en *Equus excelsus* (2.14) y más largo en *E. francisci* (2.50) y *E. cedralensis* (2.87) (Tabla 8). El borde lingual del protocono es relativamente plano en los molariformes de *E. francisci*, *E. cedralensis* y en los molares de *E. mexicanus*, y relativamente cóncavo en los premolares de *E. mexicanus*

y en los molariformes de *E. conversidens* y *E. excelsus* (Figura 6).

El plegamiento del esmalte sobre el borde externo de las fosetas es ligero, el pliprotolofa y plihipostilo se observan con mayor frecuencia en los premolares de *Equus mexicanus* (80%), *E. francisci* (66%) y *E. conversidens* (55%); sin embargo, en los molares estas estructuras sólo se observaron en algunos ejemplares de *E. mexicanus* (55%)

Tabla 6. Medidas (en mm) de los molariformes inferiores de las especies de *Equus* del Pleistoceno de México. **Abreviaturas:** Lap, longitud del diente; At, anchura del diente; Ao, área oclusal (en mm²); Lmm, longitud del complejo metaconid-metastiloid; n, número de ejemplares; x, promedio; s, desviación estándar; Min, valor mínimo; Max, valor máximo; CV, coeficiente de variación.

Table 6. Measurements (in mm) of lower molariforms of species of *Equus* from the Pleistocene of Mexico. **Abbreviations:** Lap, anteroposterior length; At, transverse width; Ao, occlusal area (in mm²); Lmm, metaconid-metastylid complex length; n, sample size; x, average; s, standard deviation; Min, minimum value; Max, maximum value; CV, coefficient of variation.

	<i>Equus mexicanus</i>					<i>Equus comersidens</i>					<i>Equus excelsus</i>					<i>Equus francisci</i>					<i>Equus cedralensis</i>								
	Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm
p2	13	13	13	13		17	17	17	17		5	5	5	2		4	4	4	3		5	5	5	5		5	5	5	5
n	35.20	16.04	565.9	16.40		30.63	14.39	441.1	13.66		31.30	15.94	499.26	14.49		25.73	12.80	329.9	12.23		24.12	12.22	296.31	11.88		2.16	1.00	49.45	1.68
x	2.44	1.41	75.1	1.53		1.99	0.65	39.8	1.74		2.41	1.61	64.14	1.43		1.08	0.91	36.3	1.40		21.80	11.30	246.34	10.00		21.80	11.30	246.34	10.00
s	31.50	13.00	425.1	14.00		26.90	13.15	365.8	11.50		29.50	14.31	426.44	13.48		24.60	11.70	287.8	10.80		26.80	13.50	361.80	13.50		8.96	8.17	16.69	14.13
Min	39.36	18.00	688.8	19.97		33.96	15.50	505.6	16.87		35.00	18.40	560.00	15.50		26.70	13.80	367.0	13.60		8.96	8.17	16.69	14.13					
Max	6.94	8.79	13.27	9.30		6.48	4.55	9.0	12.72		7.69	10.10	12.85	9.86		4.20	7.07	11.0	11.45										
CV*	Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm
p3	14	14	14	13		20	20	20	20		5	5	5	2		7	7	7	6		1	1	1	1		1	1	1	1
n	31.05	17.66	550.7	18.30		26.46	15.85	420.1	15.67		26.98	16.74	451.57	16.30		22.30	14.1	315.5	14.25		24.10	14.40	347.04	14.9					
x	1.98	2.13	90.7	1.95		1.49	1.04	44.0	1.42		1.63	0.23	26.52	1.98		1.31	1.02	36.8	1.04										
s	27.60	13.50	411.24	14.50		23.50	14.22	358.1	13.00		25.00	16.50	420.00	14.90		20.20	12.60	254.5	12.29										
Min	33.90	20.50	694.95	20.60		28.29	18.05	493.27	17.80		29.20	17.00	481.80	17.70		23.50	15.20	347.3	15.00										
Max	6.38	12.05	16.48	10.66		5.63	6.56	10.4	9.08		6.06	1.38	5.87	12.15		5.89	7.23	11.6	7.32										
CV*	Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm
p4	15	15	15	14		20	20	20	20		5	5	5	2		8	8	8	8		1	1	1	1		1	1	1	1
n	31.30	17.74	556.4	17.48		25.67	15.70	403.5	14.64		26.20	16.10	422.52	15.00		21.65	13.61	295.4	13.09		22.80	15.20	346.56	14.30					
x	2.72	2.72	107.6	1.96		1.26	1.45	46.9	1.59		1.31	1.46	51.32	1.70		1.14	0.97	33.0	0.98										
s	27.89	13.50	428.6	13.50		22.80	12.60	299.8	11.50		24.90	14.60	363.54	13.80		19.80	11.80	233.64	11.55										
Min	36.60	22.11	737.8	20.30		27.40	18.00	480.6	17.40		28.40	18.00	485.64	16.20		22.90	14.60	325.58	14.60										
Max	8.69	15.32	19.35	11.22		4.92	9.22	11.62	10.88		5.00	9.09	12.15	11.31		5.28	7.11	11.1	7.46										
CV*	Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm
m1	13	13	13	11		18	18	18	18		5	5	5	2		9	9	9	9		1	1	1	1		1	1	1	1
n	27.69	17.07	473.6	16.53		23.08	13.74	317.3	12.77		24.18	14.56	352.96	13.20		19.61	12.04	236.4	10.81		22.30	14.50	323.35	13.2					
x	1.41	2.39	78.2	1.66		1.05	1.03	28.8	1.15		1.53	0.99	44.39	0.57		1.26	0.73	24.6	1.05										
s	25.70	14.28	378.4	13.48		21.40	11.00	247.5	11.20		22.50	13.80	315.00	12.80		17.10	11.20	201.7	9.80										
Min	29.83	20.70	596.90	19.00		25.13	16.30	373.27	15.21		26.40	16.20	427.68	13.60		20.80	13.40	276.0	12.40										
Max	5.10	14.01	16.52	10.05		4.55	7.46	9.1	8.99		6.32	6.83	12.58	4.29		6.43	6.10	10.4	9.68										
CV*	Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm
m2	12	12	12	11		18	18	18	18		5	5	5	2		8	8	8	8		1	1	1	1		1	1	1	1
n	28.15	15.99	452.8	15.26		23.50	13.68	321.8	12.68		24.49	15.11	370.85	13.05		20.38	11.17	227.5	10.81		21.40	13.10	280.34	12.4					
x	1.88	1.89	79.6	1.70		1.26	1.15	36.3	1.07		0.95	2.10	60.85	0.64		1.27	1.22	27.5	1.00										
s	24.97	13.40	344.8	12.27		21.80	11.26	268.4	1.46		23.35	13.43	313.59	12.59		18.86	10.00	192.0	9.40										
Min	31.50	18.50	582.75	17.90		25.82	15.80	385.49	15.50		25.50	18.60	465.00	13.50		22.10	13.10	269.8	12.10										
Max	6.70	11.82	17.5	11.16		5.35	8.39	11.2	8.42		3.89	13.89	16.41	4.93		6.23	10.97	12.1	9.23										
CV*	Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm		Lap	At	Ao	Lmm
m3	12	11	11	11		18	18	18	18		5	5	5	1		8	8	8	8		10	10	10	10		10	10	10	10
n	34.34	15.15	525.6	14.84		27.68	12.01	332.9	11.62		26.86	12.84	344.57	11.36		24.80	9.84	244.4	9.95		24.34	11.72	286.09	11.19					
x	3.57	1.72	94.3	1.44		1.57	1.18	41.61	1.08		1.21	1.08	29.83	1.34		1.66	1.02	34.0	0.70		1.68	0.74	35.77	0.79					
s	29.98	12.90	395.1	12.43		25.48	10.4	277.7	10.10		25.10	11.50	308.23	10.41		21.50	7.80	185.6	8.80		21.30	11.00	236.43	9.70					
Min	42.78	17.94	642.07	17.5		31.80	14.70	432.1	14.88		28.00	14.40	378.72	12.30		26.60	11.00	287.1	10.70		27.10	13.50	365.85	12.20					
Max	10.40	11.35	17.9	9.73		5.68	9.80	12.5	9.31		4.49	8.42	8.66	11.77		6.68	10.35	13.9	7.00		6.89	6.31	12.50	7.03					

* Valores expresados como porcentaje

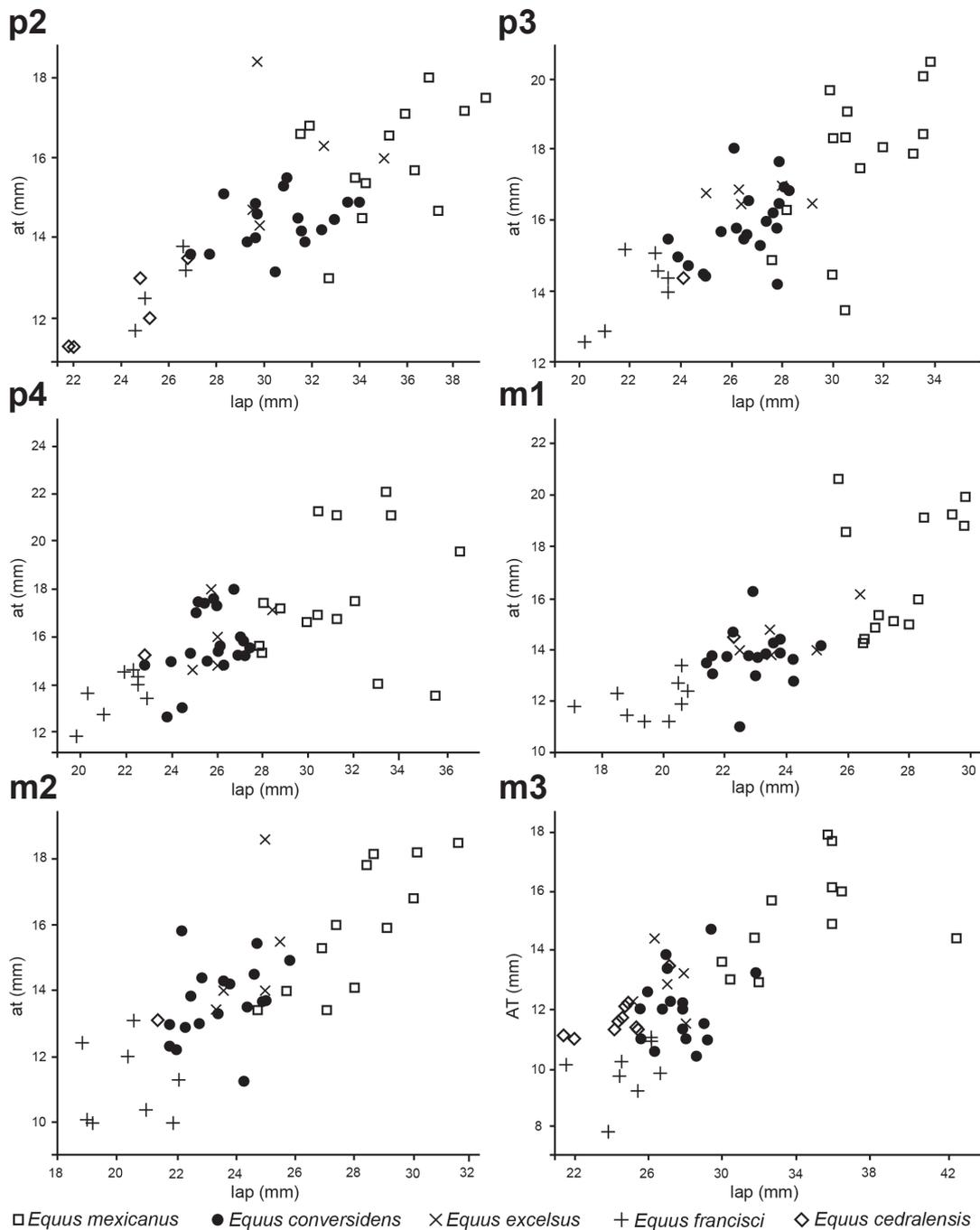


Figura 3. Gráficos bivariados de la longitud (**Lap**) vs anchura (**At**) de los molariformes inferiores de los équidos de algunas localidades del Pleistoceno de México.

Figure 3. Bivariate plots of anteroposterior length (**Lap**) vs transverse width (**At**) in lower molariforms of Pleistocene horses from selected Mexican localities.

y *E. conversidens* (25%). En *E. cedralensis* el pliprotolofa y plihipostilo se observan en P3, P4 y M1. Por otra parte, el plegamiento del esmalte en el borde interno de las fosetas es moderadamente complejo (tres a cinco pliegues) en los premolares de *E. mexicanus*, mientras que en los molares hay de uno a tres pliegues. En los molariformes de *E. conversidens*, *E. excelsus*, *E. francisci* y *E. cedralensis* se observa un pliegue en cada foseta; sin embargo, los pliegues

son un poco más profundos en *E. conversidens* y *E. excelsus* (varían de poco profundo a profundo) que en *E. francisci* y *E. cedralensis* (pliegues poco profundos) (Figura 6).

El plicaballín es simple y se observa con mayor frecuencia y con un mayor grado de desarrollo en los premolares que en los molares. En los premolares de *Equus mexicanus* y *E. conversidens* esta estructura se observa en el 90% de los ejemplares y varía de moderado a fuertemente desarrollado,

Tabla 7. Eigenvalores y factores de carga para los tres primeros componentes principales del ACP realizado con las variables cuantitativas de la dentadura superior e inferior de los équidos pleistocénicos de México. **Abreviaturas:** **CP1**, componente principal 1; **CP2**, componente principal 2; **CP3**, componente principal 3; **Var. acum.**, varianza acumulada.

Table 7. Eigenvalues and factor loadings for the three principal components resulting from Principal Component Analysis (PCA) of the quantitative variables of the upper and lower dentitions of Pleistocene horses from Mexico. **Abbreviations:** **CP1**, main component 1; **CP2**, main component 2; **CP3**, main component 3; **Var. acum.**, cumulative variance.

		Superiores			Inferiores			
		CP1	CP2	CP3	CP1	CP2	CP3	
P2	Eigenvalor	2.26	0.81	0.65	Eigenvalor	2.69	0.16	0.14
	Varianza (%)	56.47	20.32	16.27	Varianza (%)	89.77	5.42	4.82
	Var. acum. (%)	56.47	76.80	93.07	Var. acum. (%)	89.77	95.18	100
	Factores de carga				Factores de carga			
	LAP	0.53	-0.55	0.12	Lap	0.58	-0.01	-0.81
	AT	0.58	-0.32	-0.07	At	0.58	0.71	0.40
	LAPr	0.43	0.58	0.69	Lmm	0.58	-0.70	0.42
	ATPr	0.45	0.51	-0.71				
P3	Eigenvalor	2.64	0.71	0.38	Eigenvalor	2.47	0.36	0.18
	Varianza (%)	65.90	17.81	9.40	Varianza (%)	82.22	11.85	5.93
	Var. acum. (%)	65.90	83.71	93.10	Var. acum. (%)	82.22	94.07	100
	Factores de carga				Factores de carga			
	LAP	0.55	0.09	-0.81	Lap	0.57	-0.69	0.45
	AT	0.55	-0.22	-0.09	At	0.56	0.72	0.40
	LAPr	0.42	0.81	0.40	Lmm	0.60	-0.02	-0.80
	ATPr	0.49	-0.54	0.42				
P4	Eigenvalor	2.58	0.82	0.35	Eigenvalor	2.37	0.38	0.25
	Varianza (%)	64.39	20.60	8.70	Varianza (%)	79.05	12.71	8.24
	Var. acum. (%)	64.39	84.99	93.69	Var. acum. (%)	79.05	91.76	100
	Factores de carga				Factores de carga			
	LAP	0.55	0.04	-0.62	Lap	0.57	0.74	0.36
	AT	0.56	-0.12	-0.21	At	0.57	-0.67	0.48
	LAPr	0.39	0.81	0.44	Lmm	0.60	-0.06	-0.80
	ATPr	0.47	-0.58	0.61				
M1	Eigenvalor	2.57	0.84	0.42	Eigenvalor	2.52	0.35	0.13
	Varianza (%)	64.36	20.97	10.52	Varianza (%)	83.89	11.62	4.50
	Var. acum. (%)	64.36	85.33	95.86	Var. acum. (%)	83.89	95.50	100
	Factores de carga				Factores de carga			
	LAP	0.55	0.09	-0.59	Lap	0.59	-0.47	-0.66
	AT	0.58	-0.09	-0.22	At	0.55	0.83	0.10
	LAPr	0.41	0.73	0.55	Lmm	0.60	-0.31	0.74
	ATPr	0.43	-0.68	0.54				
M2	Eigenvalor	2.52	0.77	0.45	Eigenvalor	2.57	0.31	0.12
	Varianza (%)	62.90	19.20	11.18	Varianza (%)	85.62	10.50	3.88
	Var. acum. (%)	62.90	82.10	93.28	Var. acum. (%)	85.62	96.12	100
	Factores de carga				Factores de carga			
	LAP	0.55	0.13	-0.47	Lap	0.57	-0.63	0.52
	AT	0.55	-0.21	-0.42	At	0.56	0.77	0.31
	LAPr	0.43	0.76	0.47	Lmm	0.60	-0.11	-0.79
	ATPr	0.46	-0.60	0.63				
M3	Eigenvalor	2.98	0.56	0.29	Eigenvalor	2.39	0.37	0.24
	Varianza (%)	74.41	13.97	7.34	Varianza (%)	79.65	12.27	8.09
	Var. acum. (%)	74.41	88.38	95.72	Var. acum. (%)	79.65	91.91	100
	Factores de carga				Factores de carga			
	LAP	0.51	-0.42	-0.44	Lap	0.58	-0.56	0.59
	AT	0.54	-0.15	-0.30	At	0.56	0.80	0.21
	LAPr	0.51	-0.17	0.84	Lmm	0.59	-0.21	-0.78
	ATPr	0.43	0.88	-0.10				

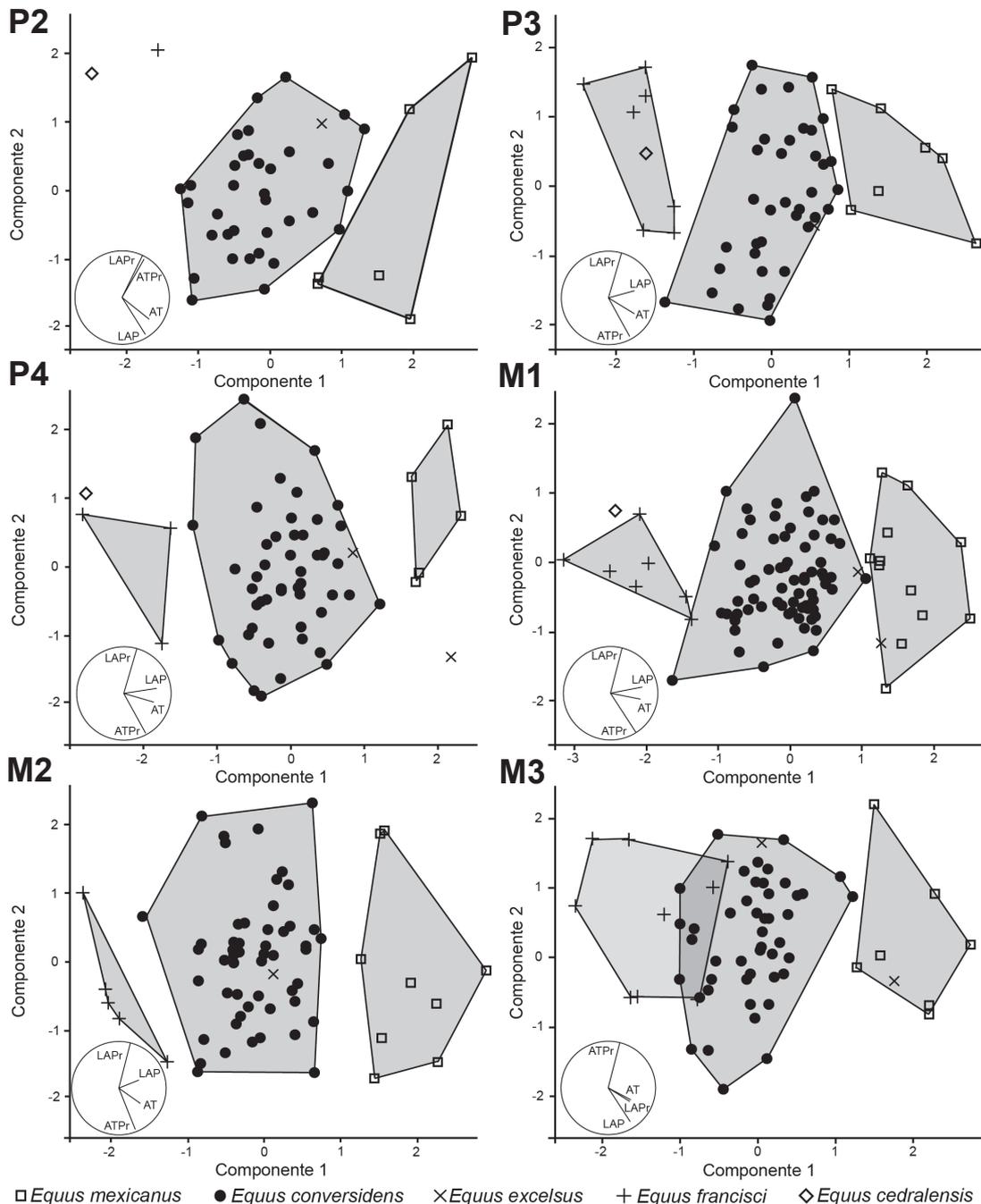


Figura 4. Gráficos de los primeros dos componentes principales del ACP para los molariformes superiores de los équidos de algunas localidades del Pleistoceno de México.

Figure 4. Graphs of the two principal components resulting from the Principal Component Analysis (PCA) in upper molariforms of Pleistocene horses from selected Mexican localities.

mientras que en *E. francisci* esta estructura se observó sólo en el 60% de los premolares y está menos desarrollado (ligero a moderado). En los molares, el 70% de los ejemplares de *E. mexicanus* y el 50% de *E. conversidens* presentaron plicaballín, con un desarrollo que varía de ligero a moderado. En *E. francisci*, prácticamente la totalidad de los molares carecen de esta estructura. En *E. excelsus* el plicaballín está ligeramente desarrollado en los premolares y molares, mientras que en *E. cedralensis* se observó sólo en el P3 (Tabla 8).

El surco hipoconal está presente en más del 90% de los ejemplares. Varía de moderado a fuertemente desarrollado en los molariformes de *E. mexicanus*, *E. conversidens* y *E. excelsus*; asimismo se observa en los premolares de *E. francisci* y *E. cedralensis*, aunque en los molares de estas últimas está menos desarrollado (ligero-moderado). El borde lingual del mesostilo es cuadrangular en los premolares y redondo en los molares de *E. mexicanus*, *E. conversidens* y *E. excelsus*. En *E. francisci* es redondo en el 50% de los premolares y en el 70%

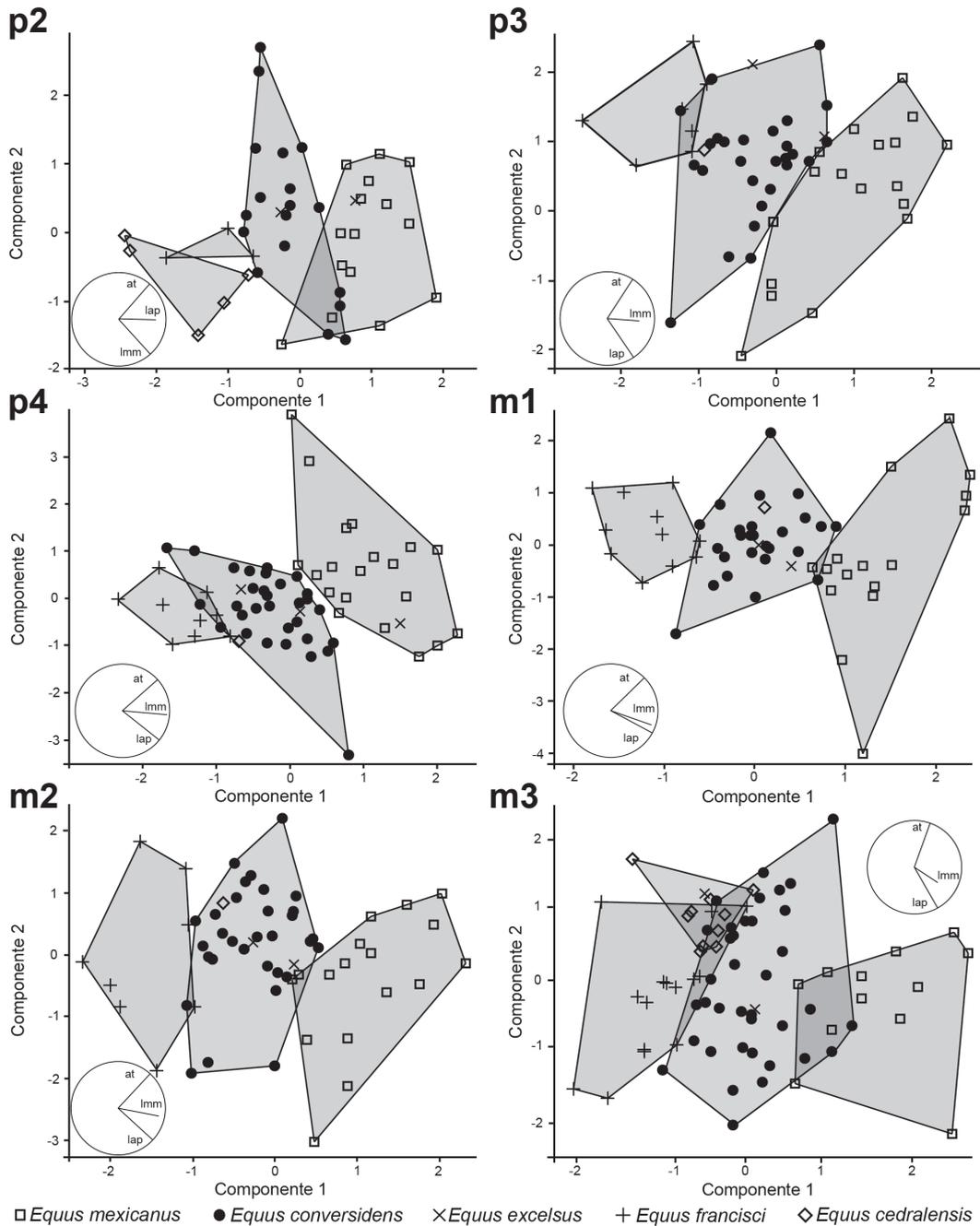


Figura 5. Gráficos de los primeros dos componentes principales del ACP para los molariformes inferiores de los équidos de algunas localidades del Pleistoceno de México.

Figure 5. Graphs of the two principal components resulting from the Principal Component Analysis (PCA) in lower molariforms of Pleistocene horses from selected Mexican localities.

de los molares, mientras que en *E. cedralensis* es cuadrado en P3 y redondo en P4 y M1 (Figura 6).

En los molariformes inferiores, el linguaflexido presentó con mayor frecuencia forma de “V” en las especies consideradas; sin embargo, en algunos ejemplares de *Equus mexicanus* (25% de los premolares y 40% de los molares) y *E. conversidens* (10% de los molariformes) esta estructura presentó forma de “U” (Tabla 9, Figura 7). El borde lingual del metaconido es redondo en todos los casos y borde lingual del mestastilido es

aguzado en más del 80% de los ejemplares. Por otra parte, el entocónido es redondo en el 60% de los molariformes de *E. francisci*; presenta esta misma configuración en el 70% – 75% de los premolares de *E. mexicanus* y *E. conversidens*, mientras que en los molares el 55% de los ejemplares de *E. conversidens* y 60% de *E. mexicanus* es cuadrangular (Tabla 9). En *E. excelsus* esta estructura es redonda en premolares y molares, mientras que en *E. cedralensis* es redonda en premolares y cuadrangular en molares.

El ectofléxido es moderadamente profundo en los premolares de todas las especies consideradas. En los molares, el ectofléxido es profundo en el 50% de los ejemplares de *Equus mexicanus* y el 70% de *E. conversidens*; en *E. francisci* y *E. cedralensis* es moderadamente profundo, mientras que en *E. excelsus* es profundo sólo en m1 (Figura 7). El plicaballínido es simple, se observa en el 85% de los molariformes de *E. occidentalis*, 60% de *E. conversidens* y 50% de *E. francisci*, en estas especies varía de ligero a moderadamente desarrollado. En *E. excelsus* está ligeramente desarrollado en los molariformes y en *E. cedralensis* está ausente en los premolares y ligeramente desarrollado en los molares (Tabla 9).

DISCUSIÓN

Variables cuantitativas en los molariformes de los équidos del Pleistoceno de México

El análisis cuantitativo de los molariformes superiores e inferiores de *Equus mexicanus*, *E. excelsus*, *E. conversidens*,

E. francisci y *E. cedralensis* indica que el 60% de las variables evaluadas permiten identificar plenamente a tres conjuntos, los cuales se diferencian por la longitud de sus series dentales y el tamaño de sus molariformes.

Las variables LP2–M3 y Lp2–m3 mostraron una variación > 70 mm entre el ejemplar menor [(123 mm (*Equus francisci*)] y el mayor [199 mm (*E. mexicanus*)], lo que sugiere que los ejemplares corresponden a más de una especie, considerando que en hipariones (Tribu Hipparionini) y equinos (Tribu Equini) la variación en LP2–M3/Lp2–m3 es < 30 mm (MacFadden, 1984; Hulbert, 1987; Kelly, 1998). El análisis de LP2–M3/Lp2–m3 [diagramas de caja y bigotes (Figura 1) y las pruebas de Kruskal-Wallis (Tabla 4)] permite distinguir tres conjuntos integrados por ejemplares con una longitud entre 177 y 199 mm (*E. mexicanus*), entre 144 y 167 mm (*E. excelsus*–*E. conversidens*) y entre 123 y 140 mm (*E. francisci*–*E. cedralensis*) (Tabla 3). La distinción de estos conjuntos es sólida considerando que: (i) la variación en el interior de cada conjunto es \approx 20 mm; (ii) los coeficientes de

Tabla 8. Rasgos cualitativos evaluados en la dentadura superior de los équidos del Pleistoceno de México.

Table 8. Qualitative features evaluated in the upper dentition of horses from the Pleistocene of Mexico.

Rasgo evaluado en la superficie oclusal	Dentadura superior				
	<i>E. mexicanus</i>	<i>E. conversidens</i>	<i>E. excelsus</i> *	<i>E. francisci</i>	<i>E. cedralensis</i> **
Forma del protocono	Alargado (LAPr/APr = 2.33)	Alargado (LAPr/APr = 2.35)	Alargado (LAPr/APr = 2.14)	Alargado (LAPr/APr = 2.50)	Alargado (LAPr/APr = 2.87)
Borde lingual del protocono	Ligero–moderadamente cóncavo en los premolares, plano–ligeramente cóncavo en los molares.	Ligero–moderadamente cóncavo en premolares y molares	Moderado–fuertemente cóncavo en premolares y molares	Plano–ligeramente cóncavo en premolares y molares	Plano–ligeramente cóncavo en premolares y molares
Plegamiento del esmalte en el borde externo de las fosetas	Pliprotolofos y plihipostilos simples y profundos en 80% de los premolares y en 55% de los molares.	Pliprotolofos y plihipostilos simples y profundos en 50% de los premolares y 25% de los molares	Pliprotolofos y plihipostilos ausentes en premolares y molares	Pliprotolofos y plihipostilos simples y profundos en 66% de los premolares, ausentes en los molares	Pliprotolofos y plihipostilos simples y profundos en P3, P4 y M1
Plegamiento del esmalte en el borde interno de las fosetas	Moderadamente complejo en los premolares, simple y profundo–moderadamente complejo en los molares.	Simple y poco profundo–simple y profundo en premolares y molares.	Simple y poco profundo–simple y profundo en premolares y molares	Simple y poco profundo en los premolares y en 80% de los molares	Simple y poco profundo
Plicaballín	Simple; moderado–fuertemente desarrollado en premolares y molares.	Simple; moderado–fuertemente desarrollado en los premolares, simple; ligero–moderadamente desarrollado en el 50% de los molares	Simple; ligero–moderadamente desarrollado en los premolares, ausente en los molares	Simple; ligero–moderadamente desarrollado en 50% de los premolares, ausente en los molares	Ausente, sólo observable en P3
Surco hipoconal	Moderado–fuertemente desarrollado en premolares y molares.	Moderado–fuertemente desarrollado en premolares y molares	Fuertemente desarrollado en premolares y molares	Moderado–fuertemente desarrollado en los premolares, ligero–moderadamente desarrollado en los molares	Ligero–moderadamente desarrollado
Borde lingual del mesostilo	Cuadrangular en los premolares, redondo en los molares	Cuadrangular en los premolares, redondo en los molares	Cuadrangular en premolares, redondo en molares	Redondo en el 50% de los premolares y el 70% de los molares	Redondo en P4 y M1 Cuadrangular en P3

* Rasgos cualitativos basados en el ejemplar FC 718 de El Cedazo, Aguascalientes (Mooser & Dalquest, 1975; fig. 4, p. 799; Eisenmann, 2013).

** Rasgos cualitativos basados en la descripción de la especie y en el ejemplar DP 3830 de El Cedral, San Luis Potosí (Alberdi *et al.*, 2014; fig. 3, p. 225).

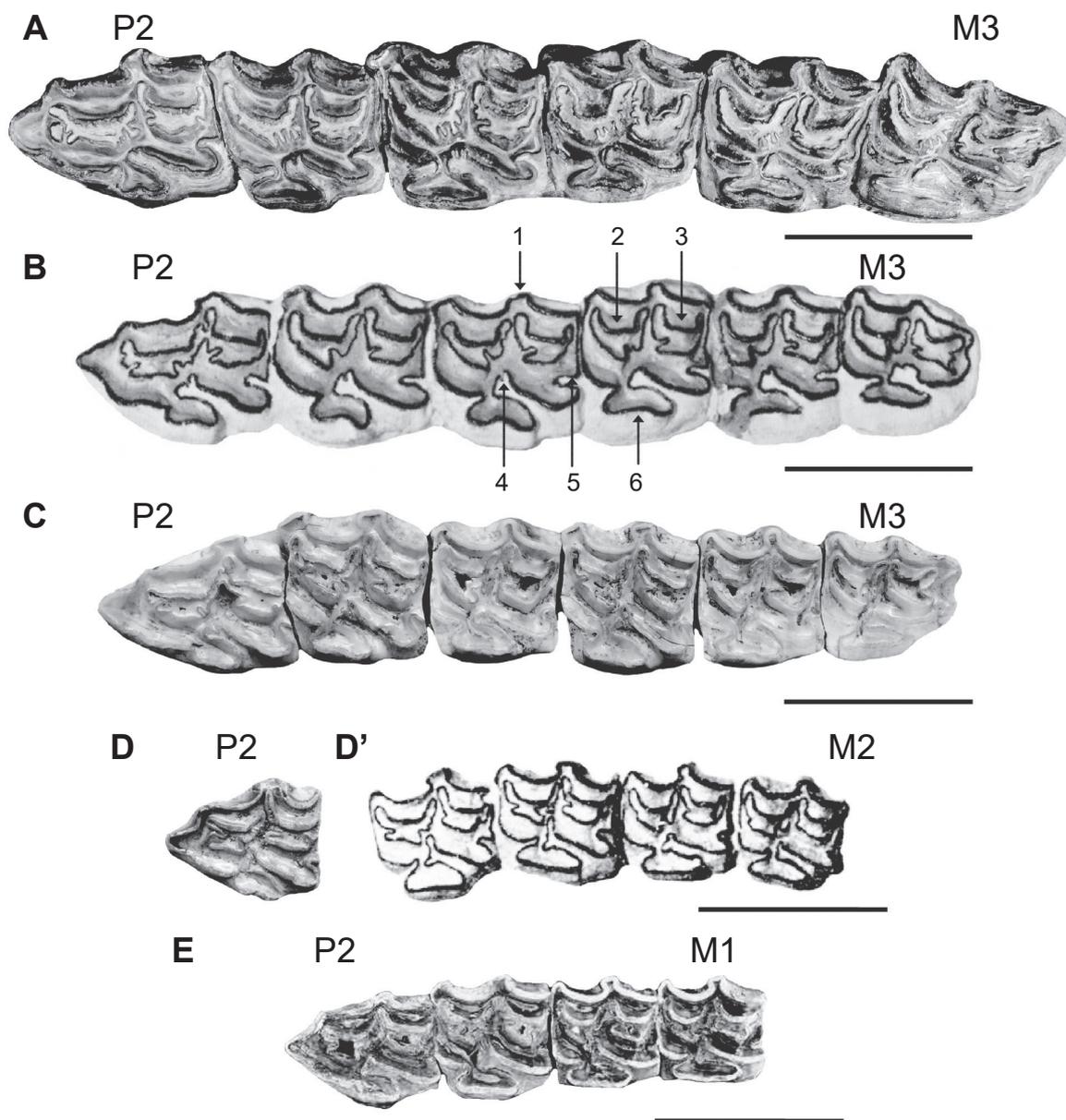


Figura 6. Series molariformes superiores de los équidos de algunas localidades del Pleistoceno de México. **A**, *Equus mexicanus* [LACM-9063 A.8297.64, P2–M3I (San Marcos, Jalisco)]; **B**, *Equus excelsus*¹ [FC 718, P2–M3I (El Cedazo, Aguascalientes)]; **C**, *Equus conversidens* [LACM-18104 B2-56¹, P2–M3I (San Josecito, Nuevo León)]; **D**, *Equus francisci* [LACM-sn, P2I (El Tajo, Estado de México)]; **D'**, *Equus francisci*² [IGM-56 76-80, P3–M2I (El Cedazo, Aguascalientes)]; **E**, *Equus cedralensis*³ [DP-3830, P2–M1D (El Cedral, San Luis Potosí)]. ¹Tomado y modificado de Eisenmann (2013); ²tomado y modificado de Eisenmann *et al.* (2008); ³tomado y modificado de Alberdi *et al.* (2014). **Estructuras dentales:** 1, mesostilo; 2, prefoseta; 3, postfoseta; 4, plicaballín; 5, surco hipoconal; 6, protocono. Escalas = 50 mm.

Figure 6. Upper molariform series of Pleistocene horses from selected Mexican localities. **A**, *Equus mexicanus* [LACM-9063 A.8297.64, P2–M3I (San Marcos, Jalisco)]; **B**, *Equus excelsus*¹ [FC 718, P2–M3I (El Cedazo, Aguascalientes)]; **C**, *Equus conversidens* [LACM-18104 B2-56¹, P2–M3I (San Josecito, Nuevo León)]; **D**, *Equus francisci* [LACM-sn, P2I (El Tajo, Estado de México)]; **D'**, *Equus francisci*² [IGM-56 76-80, P3–M2I (El Cedazo, Aguascalientes)]; **E**, *Equus cedralensis*³ [DP-3830, P2–M1D (El Cedral, San Luis Potosí)]. ¹Modified from Eisenmann (2013); ²modified from Eisenmann *et al.* (2008); ³modified from Alberdi *et al.* (2014). **Dental features:** 1, mesostyle; 2, prefossette; 3, postfossette; 4, plicaballin; 5, hypoconal groove; 6, protocone. Scale bars = 50 mm.

variación son < 10% y (iii) los rangos de variación entre un conjunto y otro no se superponen.

Las diferencias observadas en LP2–M3/Lp2–m3 son consistentes con lo reportado para la muestra de équidos de El Cedral (San Luis Potosí, México) en los cuales LP2–M3/Lp2–m3 fueron mayores en *Equus mexicanus*, intermedias en

E. conversidens y menores en *E. cedralensis* (Alberdi *et al.*, 2014). Asimismo, las longitudes observadas en los conjuntos de *E. conversidens*–*E. excelsus* y *E. francisci*–*E. cedralensis* son comparables a las estimaciones aportadas por Dalquest (1979) para *E. conversidens* (LP2–M3/Lp2–m3: 145–155 mm) y *E. tau* (LP2–M3/Lp2–m3: 120–135 mm).

Al analizar de manera independiente LP2–P4/Lp2–p4 y LM1–M3/Lm1–m3 en los premolares y molares, se pudo distinguir a los mismos conjuntos identificados por LP2–M3/Lp2–m3. De tal forma que LP2–P4/Lp2–p4 agrupa ejemplares con una longitud de 89–105 mm (*Equus mexicanus*), 71–93 mm (*E. excelsus*–*E. conversidens*) y 64–74 mm (*E. francisci*–*E. cedralensis*), mientras que LM1–M3/Lm1–m3 agrupa ejemplares de 83–96 mm (*E. mexicanus*), 63–80 mm (*E. excelsus*–*E. conversidens*) y 57–70 mm (*E. francisci*–*E. cedralensis*) (Tabla 3). En este caso, es posible observar que los rangos de variación de LP2–P4/Lp2–p4 (en los tres conjuntos) y LM1–M3/Lm1–m3 (conjunto intermedio y pequeño) se superponen. Por lo tanto, en algunos casos LP2–P4/Lp2–p4 es poco informativa para distinguir entre *E. mexicanus* y *E. conversidens*–*E. excelsus*, así como entre *E. conversidens*–*E. excelsus* y *E. francisci*–*E. cedralensis*; en cambio LM1–M3/Lm1–m3 permite distinguir confiablemente a *E. mexicanus*, aunque no así entre *E. conversidens*–*E. excelsus* y *E. francisci*–*E. cedralensis*.

Por otra parte, LAP/Lap tuvo poca variación en cada una de las posiciones dentales, considerando que en la mayoría de los casos los coeficientes de variación fueron < 10%. Asimismo, esta variable mostró que los premolares (P3/p3, P4/p4) se agruparon en tres conjuntos: > 30 mm (*Equus mexicanus*), 24 y 27 mm (*E. conversidens*–*E. excelsus*) y < 24 mm (*E. francisci*–*E. cedralensis*), al igual que los molares (M1/m1, M2/m2) > 27 mm (*E. mexicanus*), entre 22 y 24 mm (*E. conversidens*–*E. excelsus*) y < 22 mm (*E. francisci*–*E. cedralensis*) (Tablas 5–6). Los rangos de variación observados

en estos conjuntos son \approx 5 mm, lo cual es consistente con lo observado previamente en especies de *Equus* [e.g. *E. conversidens* y *E. niobrarenensis* (Harris & Porter, 1980) y *E. occidentalis* (Merriam, 1913; Schultz, 1937)] y difieren de lo observado por Reynoso-Rosales & Montellano-Ballesteros (1994) para *E. conversidens* (intervalos cercanos a 12 mm). Adicionalmente, se observó que en la dentadura inferior de *E. mexicanus*, *E. francisci* y *E. cedralensis* el p2 tiene una longitud anteroposterior ca. 5% mayor que el m3, mientras que en *E. conversidens* y *E. excelsus* esta diferencia es > 10% (Tabla 6), por lo que la presencia de p2 y m3 semejantes en tamaño es un rasgo distintivo para *E. mexicanus* y *E. francisci*–*E. cedralensis*.

En los molariformes superiores e inferiores, AT/At mostró relativamente poca variación (CV < 10%) al interior de las especies (excepto en los molariformes inferiores de *Equus mexicanus*, CV > 10%). En los premolares superiores, AT agrupó a ejemplares con anchura cercana a 29 mm (*E. mexicanus*), entre 24 y 25 mm (*E. conversidens*–*E. excelsus*) y cercana a 20 mm (*E. francisci*–*E. cedralensis*), mientras que en los molares cercana a 29 mm (*E. mexicanus*), entre 22 y 24 mm (*E. conversidens*–*E. excelsus*) y entre 18 y 20 mm (*E. francisci*–*E. cedralensis*) (Tabla 5). No obstante, en los molariformes inferiores la At fue semejante en todos los casos (Tabla 6). Por lo tanto esta variable es informativa para la distinción de especies sólo en la dentadura superior.

En los molariformes superiores, el análisis en conjunto de LAP y AT permite distinguir que los molariformes se clasifican de acuerdo a su área oclusal (AO) en: grandes [AO > 800 mm² (*Equus mexicanus*)], medianos [AO entre

Tabla 9. Rasgos cualitativos evaluados en la dentadura inferior de los équidos del Pleistoceno de México.

Table 9. Qualitative features evaluated in the lower dentition of horses from the Pleistocene of Mexico.

	Dentadura inferior				
	<i>E. mexicanus</i>	<i>E. conversidens</i>	<i>E. excelsus</i> *	<i>E. francisci</i>	<i>E. cedralensis</i> **
Configuración del linguaflexido	Forma de “V” en un 75% de los premolares; forma de “V” en un 60% de los molares	Forma de “V” en un 90% de los molariformes	Forma de “V” en premolares y molares	Forma de “V” en premolares y molares	Forma de “V” en premolares y molares
Configuración del metacónido	Redondo	Redondo	Redondo	Redondo	Redondo
Configuración del metastílido	Aguzado en el 80% de los molariformes	Aguzado en un 90% de los molariformes	Aguzado	Aguzado en premolares y en el 80% de los molares	Aguzado
Forma del entocónido	Redondo en el 70% de los premolares; cuadrado en el 60% de los molares	Redondo en el 75% de los premolares; cuadrado en el 55% de los molares	Redondo en premolares y molares	Redondo en un 60% de los premolares y molares	Redondo en premolares, cuadrado en molares
Profundidad del ectoflexido	Moderadamente profundo en premolares y profundo en el 50% de los molares	Moderadamente profundo en premolares y profundo en el 70% de los molares	Moderadamente profundo en premolares y molares (profundo en m1)	Moderadamente profundo en premolares y molares	Moderadamente profundo en premolares y molares
Plicaballínido	Simple; ligero–moderadamente desarrollado en el 85% de los molariformes; ausente en un 15% de los molariformes	Simple; ligero–moderadamente desarrollado en el 60% de los molariformes; ausente en un 40% de los molariformes	Simple; ligeramente desarrollado en premolares; ausente en molares	Simple; ligeramente desarrollado en el 50% de los molariformes; ausente en un 50% de los molariformes	Ausente en premolares. Simple; ligeramente desarrollado en molares

* Rasgos cualitativos basados en el ejemplar FC 57 de El Cedazo, Aguascalientes (Mooser & Dalquest, 1975; fig. 4, p. 799; Eisenmann, 2013).

** Rasgos cualitativos basados en la descripción de la especie y en el ejemplar DP 2675 de El Cedral, San Luis Potosí (Alberdi *et al.*, 2014; fig. 3, p. 225).

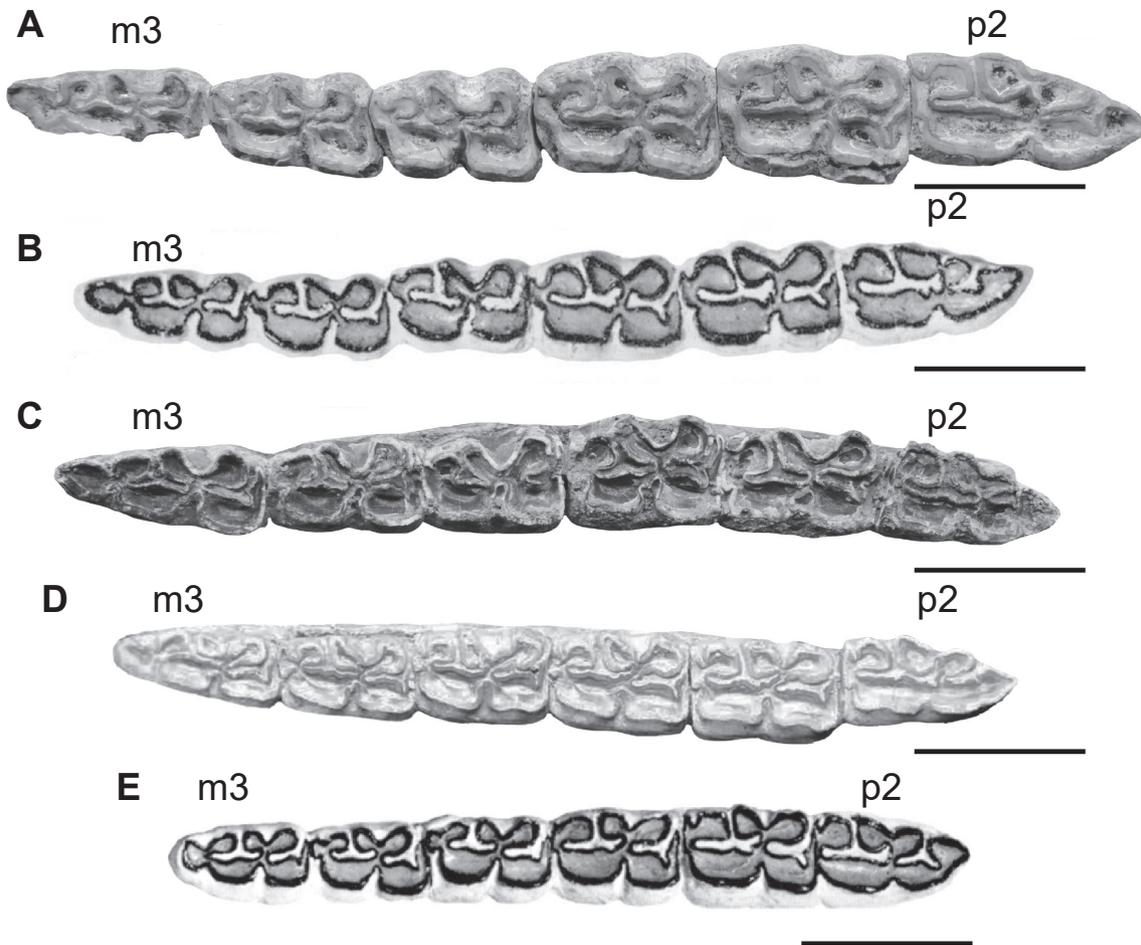


Figura 7. Series molariformes inferiores de los équidos de algunas localidades del Pleistoceno de México. **A**, *Equus mexicanus* [LACM-123901, p2–m3d (Tequixquiác, Estado de México)]; **B**, *Equus excelsus*¹ [FC 57, p2–m3d (El Cedazo, Aguascalientes)]; **C**, *Equus conversidens* [LACM-18546, p2–m3i (San Marcos, Jalisco)]; **D**, *Equus francisci*² [IGM-672, p2–m3d (El Cedazo, Aguascalientes)]; **E**, *Equus cedralensis*³ [DP-2675, p2–m3d (El Cedral, San Luis Potosí)]. ¹Tomado y modificado de Eisenmann (2013); ²tomado y modificado de Eisenmann *et al.* (2008); ³tomado y modificado de Alberdi *et al.* (2014). Escalas = 50 mm.

Figure 7. Lower molariform series of Pleistocene horses from selected Mexican localities. **A**, *Equus mexicanus* [LACM-123901, p2–m3d (Tequixquiác, Estado de Mexico)]; **B**, *Equus excelsus*¹ [FC 57, p2–m3d (El Cedazo, Aguascalientes)]; **C**, *Equus conversidens* [LACM-18546, p2–m3i (San Marcos, Jalisco)]; **D**, *Equus francisci*² [IGM-672, p2–m3d (El Cedazo, Aguascalientes)]; **E**, *Equus cedralensis*³ [DP-2675, p2–m3d (El Cedral, San Luis Potosí)]. ¹Modified from Eisenmann (2013); ²modified from Eisenmann *et al.* (2008); ³modified from Alberdi *et al.* (2014). Scale bars = 50 mm.

500–700 mm² (*E. conversidens*–*E. excelsus*)] y pequeños (AO entre 300–550 mm² (*E. francisci*–*cedralensis*)). En los molariformes inferiores, el área oclusal (Ao) de los elementos más grandes es > 450 mm² (*E. mexicanus*), en los medianos está entre 300 y 450 mm² (*E. conversidens*–*E. excelsus*) y en los pequeños entre 200 y 400 mm² (*E. francisci*–*E. cedralensis*). Las diferencias en LAP/Lap y At/at son particularmente importantes para distinguir a los elementos dentales a través de métodos bivariados y multivariados. Asimismo, permiten identificar con una alta probabilidad (> 90%) a los molariformes superiores y con una probabilidad ligeramente menor (> 80%) a los inferiores de *E. mexicanus*, *E. conversidens*–*E. excelsus* y *E. francisci*–*E. cedralensis* en prácticamente cualquier posición dental. No obstante, en el caso de los elementos inferiores es posible observar que los rangos de variación se superponen entre los conjuntos. Por lo tanto, esto sugiere que en algunos casos la identificación

taxonómica de los ejemplares utilizando como parámetro las diferencias en longitud y anchura de los dientes puede ser dudosa en molariformes aislados.

Por otra parte, las variables LAPr y ATPr en la dentadura superior, así como Lmm en la inferior son poco informativas para la distinción de especies. La variación observada en LAPr, ATPr y Lmm fue relativamente alta (CV > 10%) (Tablas 5–6) y los rangos de variación se superponen. En los équidos actuales, la LAPr difiere entre asnos, mulas y caballos salvajes (Eisenmann, 1986); sin embargo, en el presente estudio esta variable aportó poca información para la distinción de las especies. Por su parte, Lmm fue mayor en los elementos dentales en los que Lap fue mayor (*e.g.* molariformes de *E. mexicanus*); no obstante la proporción de Lmm/Lap es semejante entre las especies consideradas, ya que ocupa alrededor del 55% de la longitud anteroposterior del diente (excepto en p2 y m3 < 50 mm).

Variables cualitativas en los molariformes de los équidos del Pleistoceno de México

En los ejemplares considerados en este estudio, el protocono fue alargado en todos los casos (LAPr/APr > 2). Sin embargo, la configuración del borde lingual de esta estructura difiere ligeramente entre las especies, ya que es relativamente más cóncavo en *Equus conversidens* y *E. excelsus* y relativamente más plano (principalmente en los molares) en *E. mexicanus*, *E. francisci* y *E. cedralensis*. La forma del protocono observada en los ejemplares revisados es consistente con lo establecido previamente para *E. mexicanus*, *E. francisci*, *E. cedralensis* y *E. conversidens*: para las tres primeras se ha mencionado que el protocono es alargado y con el borde lingual plano o con un pequeño surco lingual (Hibbard, 1955; Lundelius & Stevens, 1970; Lundelius, 1972; Azzaroli, 1998; Alberdi, 2014), mientras que en la última el protocono es alargado y con el borde lingual cóncavo (Bravo-Cuevas *et al.*, 2011). No obstante, nuestras observaciones difieren ligeramente de lo propuesto para *E. excelsus*, para la cual se ha mencionado que el protocono es relativamente corto y ancho (Mooser & Dalquest, 1975; Azzaroli, 1998). Por lo tanto, la configuración del borde lingual del protocono aporta información para la caracterización de las especies.

El plegamiento del esmalte sobre los bordes externos de las fosetas es altamente variable, ya que el pliprotolofa y plihipostilo pueden o no estar presentes; generalmente, estas estructuras se observan con mayor frecuencia en los premolares que en los molares, como en los ejemplares analizados de *Equus mexicanus*, *E. conversidens* y *E. francisci*. En la muestra mexicana de *E. excelsus*, la ausencia de pliprotolofa y plihipostilo difiere de lo observado en algunos ejemplares de esta especie [e.g. ejemplar N. 13405, serie molariforme derecha con P3-M3, Burnet Cave, Nuevo México (Schultz & Howard, 1935)], lo cual sugiere que en *E. excelsus* la presencia de pliprotolofa y plihipostilo es igualmente variable. Por lo tanto, el plegamiento del esmalte sobre los bordes externos de las fosetas aportaría poca evidencia para distinguir entre las especies.

Por otra parte, el plegamiento del esmalte en el borde interno de las fosetas ha resultado mayor en los ejemplares de *Equus mexicanus* (tres a cinco pliegues generalmente profundos) que en el resto de las especies incluidas en este estudio, lo cual es consistente con la especie (Hibbard, 1955; Lundelius, 1972; Azzaroli, 1998; Alberdi, 2014). En *E. conversidens* y *E. excelsus* el plegamiento del esmalte es menor (de uno a tres pliegues) y variable en profundidad; en *E. conversidens* ésta podría ser la condición promedio (Skinner, 1942; Hibbard, 1955; Dalquest & Hughes, 1965; Azzaroli, 1998; Bravo-Cuevas *et al.*, 2011). No obstante, algunos autores indican que los molariformes de *E. excelsus* presentan un plegamiento simple (Gidley, 1901; Mooser & Dalquest, 1975), mientras que Azzaroli (1998) indica que en esta especie el grado de plegamiento podría ser mayor, considerando que algunos ejemplares tienen una condición comparable a la de *E. conversidens* [e.g. USNM 667: P4-M3D, Pawnee Loup Branch, Nebraska (Gidley, 1901, fig. 9, p. 114; Azzaroli,

1998, lám. 16, p. 47)]. Los ejemplares mexicanos referidos a *E. excelsus* parecen apoyar la propuesta de Azzaroli (1998), sugiriendo que el grado de plegamiento del esmalte en sus fosetas sería comparable al de *E. conversidens*. Por otra parte, en *E. francisci* y *E. cedralensis* se observó sólo un pliegue (generalmente poco profundo). El grado simple de complicación de las fosetas ha sido considerado un rasgo diagnóstico de *E. francisci* (Lundelius & Stevens, 1970; Mooser & Dalquest, 1975; Dalquest, 1977, 1979; Eisenmann *et al.*, 2008). Por lo tanto, un plegamiento sencillo en el borde interno de las fosetas sería un rasgo que distingue a *E. francisci* y *E. cedralensis* de otras especies de caballos como *E. mexicanus*, *E. conversidens* y *E. excelsus*.

El plicaballín es otra estructura que varía en la serie dental: se observa con mayor frecuencia y está más desarrollado en los premolares que en los molares (Downs, 1961; MacFadden, 1984; Kelly, 1998). En los premolares de las especies incluidas en este estudio, usualmente se observa plicaballín, aunque es altamente variable en su grado de desarrollo; generalmente está más desarrollado en *Equus mexicanus*. En los molares, la frecuencia de observación del plicaballín permite distinguir que es frecuente en *E. mexicanus*, raro en *E. conversidens*, y ausente en *E. francisci*. En *E. excelsus* y *E. cedralensis*, la condición observada en los molares está dentro del rango de variación de *E. conversidens*.

Por otra parte, el grado de desarrollo del surco hipoconal en los premolares es un rasgo poco informativo para la distinción de especies, ya que en todos los casos esta estructura varía de moderado a fuertemente desarrollado. No obstante, los molares de *Equus francisci* y *E. cedralensis* presentan un surco hipoconal poco desarrollado en comparación a aquellos de *E. mexicanus*, *E. conversidens* y *E. excelsus*; por lo que, esta condición distingue a los molares de *E. francisci* y *E. cedralensis*.

En los molariformes inferiores, la configuración del linguaflexido en los ejemplares revisados frecuentemente presenta forma de "V". Hibbard (1955) y Bravo-Cuevas *et al.* (2011) indican que en algunos ejemplares de *Equus mexicanus* y *E. conversidens* esta estructura puede presentar forma de "U", lo cual es consistente con lo observado en el presente estudio en donde el 25% de los premolares y 40% de los molares de *E. mexicanus* y el 10% de los molariformes de *E. conversidens* presentaron esta condición. Dalquest (1979) señala que en *E. conversidens* el linguaflexido usualmente es amplio y en forma de "U" y rara vez presenta forma de "V". Sin embargo, la evidencia disponible y los resultados de este estudio indican que la configuración predominante en el linguaflexido de esta especie es la forma de "V" (Hibbard, 1955; Harris & Porter, 1980; Carranza-Castañeda & Roldan-Quintana, 2007; Bravo-Cuevas *et al.*, 2011; Alberdi *et al.*, 2014). En *E. excelsus*, se ha considerado como un rasgo distintivo de esta especie la presencia de linguaflexido en forma de "U" (Mooser & Dalquest, 1975; Azzaroli, 1998), como lo muestran algunos ejemplares procedentes de Sheridan Beds, Nebraska [AMNH-116142, serie molariforme izquierda con p2-m3 (Azzaroli, 1998; lám. 18, p. 51)]. No obstante, esta condición se observa también en algunos ejemplares de *E. mexicanus* y en menor medida en *E. conversidens*.

Dalquest & Schultz (1992) señalan que en una misma serie dental el linguaflexido puede tener forma de “U” y “V”, como lo observan en el ejemplar FC 57 (serie molariforme izquierda con p2–m3) referido a *E. excelsus* (Mooser & Dalquest, 1975; fig. 4, p. 799). Una condición semejante fue observada en este estudio en ejemplares de *E. mexicanus* (e.g. LACM 123901, serie molariforme derecha con p2–m3; El Tajo, Tequixquiatic, Estado de México) y *E. conversidens* [e.g. UAHMP-504, serie molariforme izquierda con p2–m3; Barranca de San Agustín, Hidalgo]. Por lo tanto, la forma del linguaflexido es poco informativa para la caracterización específica de los équidos del Pleistoceno de América del Norte (Dalquest & Schultz, 1992).

La configuración del borde labial del metacónido, el borde labial del metastílido y la forma del entocónido es semejante en las especies consideradas. En la mayoría de los molariformes, el metacónido es redondo y el metastílido aguzado, mientras que el entocónido generalmente es cuadrangular en los premolares y redondo en molares. La configuración de estas estructuras (metacónido, metastílido y entocónido) en los ejemplares mexicanos de *Equus conversidens* y *E. francisci* es consistente con lo observado para las mismas especies en Texas y Nuevo México (Dalquest & Hughes, 1965; Lundelius & Stevens, 1970; Harris & Porter, 1980). No obstante, en *E. excelsus* el borde labial del metastílido puede ser redondo (Azzaroli, 1998), lo cual fue observado en un p4 referido a *E. excelsus* [IGM 6575 (San Clemente Terapa, Sonora)] y en un p3 y p4 de *E. mexicanus* [LACM 123901, serie molariforme derecha con p2–m3 (El Tajo, Tequixquiatic, Estado de México)], por lo que esta estructura es de poco valor taxonómico.

La profundidad del ectoflexido es un atributo que permite distinguir entre especies de équidos recientes y fósiles (Eisenmann *et al.*, 1988, 2008; Winans, 1989; Kelly, 1998). En los molares de los caballos y cebras actuales el ectoflexido es profundo, mientras que en los molares de asnos y hemiones es poco profundo (Winans, 1989; Eisenmann, 2008). La profundidad del ectoflexido en los molares de *Equus mexicanus*, *E. conversidens* y *E. excelsus* (sólo en m1) es comparable a la de los caballos y cebras actuales (profundo), mientras que en *E. francisci* y *E. cedralensis* es similar a la de asnos y hemiones (moderadamente profundo). La condición del ectoflexido observada en los ejemplares mexicanos de *E. mexicanus*, *E. conversidens* y *E. francisci* es consistente con lo previamente reportado para estas mismas especies (Hibbard, 1955; Dalquest & Huges, 1965; Lundelius & Stevens, 1970; Dalquest, 1979; Harris & Porter, 1980; Bravo-Cuevas *et al.*, 2011; Alberdi *et al.*, 2014). Asimismo, es un atributo que permite distinguir a *E. francisci* y *E. cedralensis* de *E. mexicanus*, *E. conversidens* y *E. excelsus*.

Consideraciones taxonómicas

Los resultados del presente estudio indican que la morfología dental permite identificar satisfactoriamente a *Equus mexicanus* y a los conjuntos de *E. conversidens*–*E. excelsus* y *E. francisci*–*E. cedralensis* debido a que poseen caracteres cuantitativos y cualitativos que los distinguen. No obstante, el tamaño y configuración de la superficie oclusal en

los molariformes de *Equus excelsus* y *E. cedralensis* resultó prácticamente indistinguible de aquella de *E. conversidens* y *E. francisci*, respectivamente. La similitud dental en estos conjuntos podría sugerir que estas especies sean sinónimas, o bien que se trate de especies distintas reconocibles únicamente por caracteres craneales y/o posteraneales.

En el caso de *Equus excelsus* los ejemplares de esta especie son escasos en el Pleistoceno mexicano, ya que sólo se han reportado en la Cuenca de Moctezuma (Sonora), la Formación Mayrán (Coahuila), El Cedazo (Aguascalientes) y Lago de Chapala (Jalisco) (Mooser & Dalquest, 1975; Carranza-Castañeda & Roldán-Quintana, 2007; Lucas, 2008; Eguiluz de Antuñano & Carranza-Castañeda, 2013). La determinación de los ejemplares de *E. excelsus* se basó principalmente en el tamaño de los molariformes (longitud y anchura) ligeramente mayores que los de *E. conversidens* (Mooser & Dalquest, 1975; Carranza-Castañeda & Roldán-Quintana, 2007). Sin embargo, los gráficos de caja y bigotes (Figura 1), así como los análisis bivariados y multivariados (Figuras 2–5) demuestran que las medidas de dichos ejemplares están dentro del rango de variación de *E. conversidens*. Por lo tanto, las sutiles diferencias observadas entre *E. conversidens* y *E. excelsus* podrían estar relacionadas con variación clinal, geográfica y/o ambiental. Considerando lo anterior, algunos ejemplares previamente referidos a *E. excelsus* deberán ser reconsiderados como *E. conversidens*, tal es el caso de aquellos provenientes de El Cedazo. Por otra parte, los ejemplares jaliscienses corresponden a *E. mexicanus* y *E. conversidens*, mientras los ejemplares de Coahuila y Sonora son semejantes en tamaño a *E. mexicanus*, por lo que deben ser reconsiderados como parte de esta última.

Carranza-Castañeda & Roldán-Quintana (2007) describen algunos elementos dentales de *Equus excelsus* y *E. conversidens* de la Cuenca de Moctezuma. En el presente estudio se incluyó a IGM 6575 (p4d) debido a que es el único que corresponde a un individuo adulto. La longitud (Lap = 31 mm) y anchura (At = 20 mm) del diente son aproximadamente un 15% mayores que las de *E. excelsus* y están en el rango de variación de *E. mexicanus* (Tabla 6). Adicionalmente, los autores sugieren que el ejemplar IGM 6575 comparte con *E. excelsus* un ectoflexido poco profundo (Carranza-Castañeda & Roldán-Quintana, 2007; p. 86). No obstante, esta condición es similar en los premolares de todas las especies de *Equus* registradas en México, por lo que es poco informativa para esta posición dental (p4). Asimismo, el ejemplar muestra un plicaballínido fuertemente desarrollado, condición semejante a la observada en *E. mexicanus*. Por lo tanto, consideramos que este ejemplar debe ser referido a *E. mexicanus*.

Eguiluz de Antuñano & Carranza-Castañeda (2013) describen tres molariformes superiores procedentes de la Formación Mayrán, los cuales asignan tentativamente a *E. excelsus* debido a su tamaño, la presencia de mesostilo y parastilo bien definidos, superficie oclusal simple, protocono ancho, con talón reducido y borde lingual cóncavo (Eguiluz de Antuñano & Carranza-Castañeda, 2013, p. 402). Sin embargo la talla de los elementos (P4: LAP = 31 mm, AT = 33 mm; M1: LAP = 26.1 mm, AT = 28 mm; M3: LAP = 33.4, AT = 25.5 mm)

es mayor que la de *E. excelsus* y semejante a la de *E. mexicanus* (Tabla 5). Asimismo, la superficie oclusal muestra un patrón de esmalte comparable al de *E. mexicanus* de El Cedral (Alberdi *et al.*, 2014; fig. 3, p. 225) y el poco plegamiento del esmalte podría relacionarse con el grado de desgaste de los dientes (individuo adulto-viejo). El protocono en los ejemplares de Coahuila es ligeramente más corto con respecto al de *E. mexicanus*, aunque el borde lingual se observa plano o ligeramente cóncavo (Eguiluz de Antuñano & Carranza-Castañeda, 2013; fig. 5, p. 401), mientras que la condición de los estilos es similar en todas las especies de *Equus*. Por lo tanto, estos ejemplares se consideran en este trabajo como *E. mexicanus*.

La evidencia derivada del estudio de la morfología dental indica que la presencia de *Equus excelsus* en asociaciones fosilíferas de México es cuestionable. No obstante, Mooser & Dalquest (1975) refieren cráneos y mandíbulas como parte de la muestra de *E. excelsus* de El Cedazo. Una revisión comparada de estos materiales permitiría reconocer la presencia de esta especie, asumiendo que existen rasgos craneales que distinguen a *E. excelsus* de *E. conversidens*. Algunos autores han demostrado que existen diferencias craneales, dentales y apendiculares entre *E. conversidens* y *E. excelsus* (Gidley, 1900; Winans, 1985, 1989; Harris & Porter, 1980). Por ejemplo, el tamaño y morfología oclusal de los molariformes de *E. excelsus* es semejante a la de *E. occidentalis* (Azzaroli, 1998), aunque *E. excelsus* se distingue por que el cráneo es más esbelto y por que sus metapodiales son más cortos que los de *E. occidentalis*.

Por otra parte, en el caso particular de *Equus francisci* y *E. cedralensis* el alto grado de similitud en tamaño y patrón oclusal de sus molariformes sugiere que son parte de una misma especie, considerando que las sutiles diferencias observadas podrían corresponder a variación intraespecífica. Sin embargo, Alberdi *et al.* (2014) señalan que *E. cedralensis* se diferencia porque sus metápodos (MCIII y MTII) son más cortos y menos esbeltos que los de *E. francisci*. Empero, Alberdi *et al.* (2014) no demuestran una asociación directa entre los molariformes y los metapodiales. Determinar si ambas especies difieren o no en el grado de robustez de los metápodos supera los objetivos y alcances del presente trabajo. Por lo tanto, consideramos a *E. francisci* y *E. cedralensis* como potenciales especies diferentes que se distinguen únicamente a nivel de los metápodos. Recientemente, Machado *et al.* (2017) analizaron los autopodios de las especies de *Equus* de Sudamérica y observaron un continuo de variación gradual que representa una clina. Un análisis detallado de estos elementos apendiculares en *E. francisci* y *E. cedralensis* permitirá corroborar si en realidad son especies diferentes.

Adicionalmente, la revisión de la morfología dental de *Equus francisci* permitió reconocer que algunos elementos dentales procedentes de la Fauna Rancho La Brisca (Sonora) conferidos a esta especie (van Devender *et al.*, 1985) deben ser reconsiderados como parte de *E. conversidens*. La determinación de estos elementos se realizó con base en el tamaño de un molar superior fuertemente desgastado (M1 o M2: LAP = 21.3, AT = 25.4) y un premolar inferior en estado de desgaste moderado (p3 o p4: Lap = 26.9, At = 16.2) (van

Devender *et al.*, 1985). En el caso del molar superior sus medidas son un 20% mayores que las de ejemplares de *E. francisci* en un estado de desgaste similar [FC 673, serie molariforme con P2–M3 (El cedazo)] M1: LAP = 16.4 mm, AT = 19.1 mm; M2: LAP = 18.0 mm, AT = 18.2 mm (Mooser & Dalquest, 1975; fig. 6, p. 803) y son comparables a las de *E. conversidens* (Tabla 5). En el premolar inferior, las medidas del elemento están en el rango de variación observado en *E. conversidens* (p3: Lap = 26.30 mm, At = 15.75 mm; p4: Lap = 25.58 mm, At = 15.59 mm); eso indica que los ejemplares de Rancho La Brisca corresponden a *E. conversidens*.

Por otra parte, la evidencia desprendida de la evaluación cuantitativa y cualitativa de elementos dentales previamente referidos a cinco especies de caballos (*Equus mexicanus*, *E. conversidens*, *E. excelsus*, *E. francisci* y *E. cedralensis*) mostró que sólo tres morfologías dentales son plenamente diferenciables, las cuales se asocian a las especies *E. mexicanus*, *E. conversidens*, *E. francisci* y *E. cedralensis*. Estos resultados son consistentes con los presentados por Winans (1985, 1989), ya que las especies reconocidas a través de la morfología dental se asocian a los “grupo-especie” definidos por Winans como: “caballos grandes con extremidades robustas” (*E. mexicanus*), “caballos pequeños con extremidades robustas” (*E. conversidens*), “caballos pequeños y zancos” (*E. francisci*–*E. cedralensis*). Cabe señalar que aún cuando dentalmente *E. cedralensis* es semejante a los “caballos pequeños y zancos” esta especie se considera más pequeña y menos zanca que *E. francisci* (Alberdi *et al.*, 2014). La evidencia disponible, así como los resultados del presente estudio sugieren que durante el Pleistoceno al menos tres especies de caballos habitaron el territorio mexicano. Nuestros resultados, al igual que los de otros estudios basados en caracteres morfológicos (*e.g.* Winans, 1989; Scott, 2004; Melgarejo-Damian & Montellano-Ballesteros, 2008; McHorse *et al.*, 2016) discrepan con la evidencia molecular, la cual sugiere que sólo dos especies de caballos pudieron existir en América del Norte, una semejante a los denominados “caballines” y la segunda afín al grupo de los caballos zancos (Orlando *et al.*, 2003, 2008; Weinstock *et al.*, 2005). Sin embargo, asumiendo que sólo dos especies de caballos existiesen en el Pleistoceno norteamericano, sería difícil explicar la presencia de más de dos morfologías dentales que co-ocurren sincrónicamente en una misma localidad, como se observó en El Cedazo, El Cedral, Tequixquiac-Zumpango y Pachuca-Tulancingo. La realización de estudios que integren evidencia morfológica y molecular permitiría eventualmente esclarecer la identidad y las relaciones entre los équidos pleistocénicos de América del Norte (McHorse *et al.*, 2016).

Distribución geográfica

Durante el Pleistoceno, los caballos estuvieron presentes a lo largo y ancho del territorio mexicano. La revisión de la morfología dental en ejemplares procedentes de 15 sitios fosilíferos de México mostró que los materiales de *Equus conversidens* se reconocieron en 13 de estos sitios, los de *E. mexicanus* en 12, *E. francisci* en siete, mientras que aquellos de *E. cedralensis* sólo en uno (El Cedral) (Tabla 10). Cabe

señalar que, adicionalmente Alberdi *et al.* (2014) indican que se conocen ejemplares de *E. cedralensis* en Valsequillo (Puebla), Tequixquiac (Estado de México), El Cedazo (Aguascalientes), La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana (Michoacán) (Tabla 10).

La información disponible indica que la coexistencia de dos o hasta tres especies de équidos en una misma localidad fue relativamente común a lo largo del país, como se observa en sitios dentro de las siguientes provincias morfoestructurales (Ferrusquía-Villafranca, 1993): Planicies y Sierras del Noroeste [San Clemente Terapa, Sonora (Carranza-Castañeda & Roldán-Quintana, 2007)], la Meseta Central [Fauna de Chupaderos (Barrón-Ortiz *et al.*, 2009), El Cedazo, Aguascalientes (Mooser & Dalquest, 1975; Melgarejo-Damián & Montellano-Ballesteros, 2008; Barrón-Ortiz *et al.*, 2008)], Sierra Madre Occidental [San Josecito, Nuevo León (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1995), El Cedral y Laguna de la Media Luna, San Luis Potosí (Hernández-Junquera, 1977; Alberdi *et al.*, 2003, 2014)], Faja Volcánica Transmexicana [Cuenca del Lago de Chapala, Jalisco (Rufolo, 1998; Lucas, 2008), La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana, Michoacán (Marín-Leyva, 2011; Alberdi *et al.*, 2014), Tequixquiac, Estado de México (Hibbard, 1955; Melgarejo-Damián & Montellano-Ballesteros, 2008), Pachuca-Tulancingo, Hidalgo (Bravo-Cuevas *et al.*, 2011), Atlahuétzia, Tlaxcala, Valsequillo, Puebla (Pichardo, 2003; Alberdi *et al.*, 2014)], Sierra Madre del Sur [Fauna Local *Viko vijin*, Oaxaca (Jiménez-Hidalgo, 2012)], Sierra Madre de Chiapas [Villaflores y Villa Corzo, Chiapas (Carbot-Chanona & Gómez-Pérez, 2014)] (Figura 8).

Equus conversidens y *E. mexicanus* estuvieron ampliamente distribuidos en el país; mientras que *E. francisci* y *E. cedralensis* aparentemente mostraron una distribución más restringida ocupando regiones del centro de México entre los 24° y 20° Norte (Figura 8).

Consideraciones paleoecológicas

En el Cuaternario, varias especies de caballos coexistieron en diferentes sitios de Norteamérica (Hibbard & Taylor, 1960; Harris & Porter, 1980; Alberdi *et al.*, 2003, 2014; Scott, 2004; Melgarejo-Damián & Montellano-Ballesteros, 2008). Winans (1985) señala que un máximo de tres “grupo-especie” pudieron ocurrir en simpatria, lo cual es congruente considerando que especies cercanamente emparentadas (especies de un mismo género) suelen utilizar nichos ecológicos semejantes, ocasionando que la competencia entre estas se incremente (Forsten, 1993). La respuesta ante esta situación podría implicar cambios conductuales (*e.g.* modificación de los periodos de actividad) o desplazamiento de caracteres morfológicos (*e.g.* diferencias en el tamaño corporal o en estructuras implicadas en la alimentación y/o locomoción) que permitan una repartición de recursos eficiente (Brown & Wilson, 1956; Forsten, 1988, 1993). Con base en lo anterior, sería poco probable que especies similares en tamaño y morfología dental como *Equus conversidens* y *E. excelsus*, así como *E. francisci* y *E. cedralensis* coexistieran en la misma localidad. Por el contrario, parecería que las asociaciones de caballos estuvieron integradas por especies distintas en talla y morfología dental [caballos de talla grande (*E. mexicanus*), talla mediana (*E. conversidens*) y talla pequeña (*E. francisci* o *E. cedralensis*)] como en las siguientes localidades: El Cedazo, El Cedral, Tequixquiac-Zumpango y Pachuca-Tulancingo (Tabla 10) (Melgarejo-Damián & Montellano-Ballesteros, 2008; Alberdi *et al.*, 2003, 2014).

La información paleodietaria generada a partir de análisis geoquímicos ($\delta^{13}\text{C}$) y desgaste dental sugieren que en México los caballos tuvieron un espectro trófico relativamente amplio, condición que les permitió incluir distintos tipos de recursos en su dieta (Nunez *et al.*, 2010; Pérez-Crespo *et al.*, 2009, 2011; Bravo-Cuevas *et al.*, 2011; Barrón-Ortiz *et al.*, 2014;

Tabla 10. Especies reconocidas a través de la revisión de la morfología dental en cada una de las localidades incluidas en este estudio.

Table 10. Recognized horse species by means of the revision in dental morphology for each locality considered in the study.

Localidad	<i>Equus mexicanus</i>	<i>Equus conversidens</i>	<i>Equus francisci</i>	<i>Equus cedralensis</i>
Cuenca de Moctezuma (Sonora)	X	X		
Formación Mayrán (Coahuila)	X			
San Josecito (Nuevo León)		X	X	
El Cedazo (Aguascalientes)	X	X	X	X*
Laguna de la Media Luna (San Luis Potosí)		X	X	
El Cedral (San Luis Potosí)	X	X		X
Chapala-Zacoalco (Jalisco)	X	X		
Tequixquiac-Zumpango (Estado de México)	X	X	X	X*
Valle de México (Estado de México)		X	X	
Zimapán (Hidalgo)	X			
Pachuca-Tulancingo (Hidalgo)	X	X	X	
Atlahuétzia (Tlaxcala)	X	X		
Valsequillo (Puebla)	X	X		X*
Fauna Local <i>Viko vijin</i> (Oaxaca)	X	X		
Depresión central de Chiapas (Chiapas)	X	X		

* Probables registros de *E. cedralensis* de acuerdo con Alberdi *et al.* (2014)

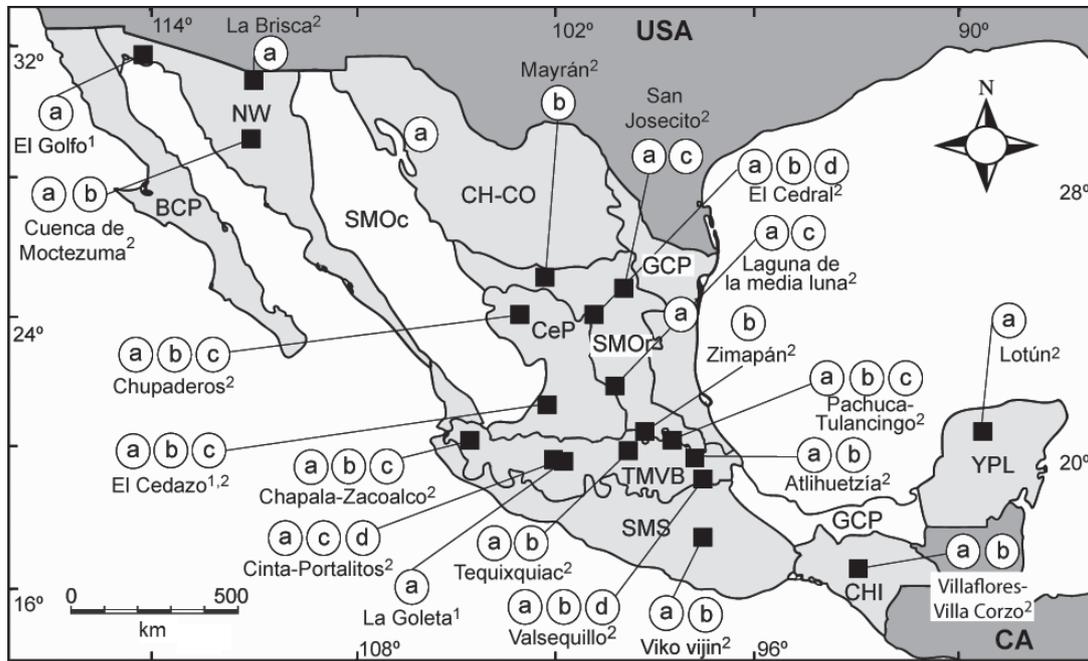


Figura 8. Distribución geográfica de las especies de caballos del Pleistoceno de México. **Abreviaturas:** provincias morfotectónicas = BCP, Península de Baja California; NW, Planicies y Sierras del Noroeste; SMOc, Sierra Madre Occidental; CH-CO, Mesetas y elevaciones de Chihuahua y Coahuila; SMOe, Sierra Madre Oriental; GCP, Planicie del Golfo; CeP, Meseta central; TMVB, Faja Volcánica Transmexicana; SMS, Sierra Madre del Sur; CHI, Sierra Madre de Chiapas; YPL, Plataforma de Yucatán; a, *Equus conversidens*; b, *E. mexicanus*; c, *E. francisci*; d, *E. cedralensis*; 1, localidades del Pleistoceno temprano; 2, localidades del Pleistoceno tardío.

Figure 8. Geographic distribution of Pleistocene horses from Mexico. **Abbreviations:** morphotectonic provinces = BCP, Baja California Peninsula; NW, Northwestern plains and sierras; SMOc, Sierra Madre Occidental; CH-CO, Chihuahua-Coahuila plateaus and ranges; SMOe, Sierra Madre Oriental; GCP, Gulf Coastal Plain; CeP, Central Plateau; TMVB, Trans-Mexican Volcanic Belt; SMS, Sierra Madre del Sur; CHI, Sierra Madre de Chiapas; YPL, Yucatán Platform; a, *Equus conversidens*; b, *E. mexicanus*; c, *E. francisci*; d, *E. cedralensis*; 1, early Pleistocene localities; 2, late Pleistocene localities.

Marín-Leyva *et al.*, 2016). En particular, en localidades del Pleistoceno tardío como El Cedral, La Cinta-Portalitos y La Piedad-Santa Ana, se observa que la coexistencia de tres especies de caballos (*Equus mexicanus*, *E. conversidens* y *E. cedralensis*) pudo estar regulada, entre otras cosas, por diferencias en el tamaño corporal y por su adaptabilidad al consumo de diferentes tipos de recursos alimentarios (Pérez-Crespo *et al.*, 2009; Barrón-Ortiz *et al.*, 2014; Marín-Leyva *et al.*, 2016). Por lo tanto, es posible que las diferencias en el tamaño y la morfología de los molariformes de estas especies contribuyeran con esta partición de recursos.

CONCLUSIONES

La revisión de la morfología dental de los équidos del Pleistoceno de México indicó que los ejemplares de *Equus mexicanus*, *E. conversidens* y *E. francisci* se reconocen de manera confiable, ya que difieren en el tamaño de los molariformes (LP2–M3/lp2–m3, LAP, AT) y en el grado de complicación del esmalte oclusal. Asimismo, indica que las medidas y la configuración de los molariformes de *E. excelsus* y *E. cedralensis* son prácticamente indistinguibles de aquellas de *E. conversidens* y *E. francisci*, respectivamente. En el caso de los ejemplares mexicanos previamente referidos a *E. excelsus*, se determinó que su morfología dental permite

reconsiderarlos como parte de *E. conversidens* y *E. mexicanus*, por lo que la presencia de *E. excelsus* en el Pleistoceno de México es dudosa. Por su parte, diferenciar a *E. cedralensis* de *E. francisci* resulta sumamente complicado utilizando únicamente rasgos dentales; sin embargo, ambas especies difieren en el grado de robustez de sus metápodos, por lo que son consideradas como potenciales especies distintas.

Por otra parte, la implementación de este estudio permitió identificar variables en la dentadura que aportan mayor información para la distinción de especies de équidos pleistocénicos. Las variables cuantitativas de importancia taxonómica son: (i) longitud de la serie de los molariformes; (ii) longitud de la serie de los premolares; (iii) longitud de la serie de los molares; (iv) longitud del diente; (v) anchura del diente y (vi) área oclusal; mientras que las variables cualitativas incluyeron: (i) forma del borde lingual del protocono; (ii) plegamiento del esmalte sobre los bordes internos de las fosetas (iii) presencia y desarrollo del plicaballín; (iv) profundidad del surco hipoconal y (v) profundidad del ectoflécido. Esta información corrobora la importancia de incluir criterios cuantitativos y cualitativos de manera conjunta en estudios con un enfoque taxonómico.

El estudio implementado en ejemplares procedentes de 15 sitios fosilíferos de México indicó que dentalmente los materiales de *Equus conversidens* se reconocieron en

el 86% de estos sitios, los de *E. mexicanus* en el 80%, los de *E. francisci* en el 46% y los de *E. cedralensis* sólo en el 6%. Aunado a esto, la diferenciación en morfología dental observada en estas especies fue uno de los factores que permitió su coexistencia en México durante el Pleistoceno.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecemos a los revisores del manuscrito, E. Cerdeño y L.S. Avilla, cuyas sugerencias y comentarios mejoraron sustancialmente la versión final del reporte. Expresamos nuestra gratitud a K. Porpino por su apoyo a lo largo de todo el proceso editorial del presente trabajo. Igualmente, agradecemos a las autoridades y al personal responsable de las Colecciones y Museos visitados para la realización de este estudio: S.A. McLeod y V.R. Rhue (Natural History Museum of Los Angeles County), J. Alvarado-Ortega (Universidad Nacional Autónoma de México) y G.F.C. Chanona (Museo de Paleontología “Eliseo Palacios Aguilera”), por su amable apoyo durante la visita a las respectivas colecciones. El primer autor agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca de estudios de posgrado (Beca n° 375842).

REFERENCIAS

- Alberdi, M.T.; Arroyo-Cabrales, J.; Marín-Leyva, A.H. & Polaco, O.J. 2014. Study of cedral horses and their place in the Mexican Quaternary. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **31**:221–237.
- Alberdi, M.T.; Arroyo-Cabrales, J. & Polaco, O.J. 2003. ¿Cuántas especies de caballo hubo en una sola localidad del Pleistoceno Mexicano? *Revista Española de Paleontología*, **18**:205–212.
- Álvarez, T. 1965. *Catálogo paleomastozoológico mexicano*. Mexico City, Instituto Nacional de Antropología e Historia, p. 1–70 (Publicaciones 17).
- Álvarez, T. & Ocaña, A. 1987. Nomenclatura específica de los équidos del Pleistoceno de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, **31**:125–132.
- Arroyo-Cabrales, J.; Johnson, E.; Haas, H.; De Los Ríos-Paredes, M.; Ralph, R.W. & Hartwell, W.T. 1995. First radiocarbon dates for San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. *Quaternary Research*, **43**:255–258. doi:10.1006/qres.1995.1026
- Azzaroli, A. 1998. The genus *Equus* in North America: the Pleistocene species. *Palaeontographia Italica*, **85**:1–60.
- Barrios-Rivera, H. 1985. *Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Licenciatura, 225 p.
- Barrón-Ortiz, C.R.; de la Riva-Hernández, G. & Barrón-Corvera, R. 2008. Morphometric analysis of equid cheek teeth using a digital image processor: a case study of the Pleistocene Cedazo local fauna equids, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **25**:334–345.
- Barrón-Ortiz, C.R.; González-Sánchez, V.H. & Guzmán-Gutiérrez, J.R. 2009. Mastofauna de Chupaderos (Pleistoceno tardío), municipio de Villa de Cos, Zacatecas. In: CONGRESO NACIONAL DE PALEONTOLOGÍA, 11, 2009. *Memorias*, Juriquilla, UNAM, p. 88.
- Barrón-Ortiz, C.R.; Theodor, J. & Arroyo-Cabrales, J. 2014. Dietary resource partitioning in the late Pleistocene horses from Cedral, north-central Mexico: evidence from the study of dental wear. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **31**:260–269.
- Baskin, J.A. & Mosqueda, A.E. 2002. Analysis of horse (*Equus*) metapodials from the late Pleistocene of the Lower Nueces Valley, South Texas. *Texas Journal of Science*, **54**:17–26.
- Bravo-Cuevas, V.M.; Jiménez-Hidalgo, E. & Priego-Vargas, J. 2011. Taxonomía y hábito alimentario de *Equus conversidens* (Perissodactyla, Equidae) del Pleistoceno Tardío (Rancholabreano) de Hidalgo, centro de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **28**:65–82.
- Brown, K.E.; Akersten, W.A. & Scott, E. 2015. *Equus occidentalis* Leidy from “Asphalto,” Kern County, California. In: J.M. Harris (ed.) *La Brea and beyond: the paleontology of asphalt-preserved biotas*, Los Angeles, Natural History Museum of Los Angeles County, p. 81–89 (Science Series 42).
- Brown, W.L. & Wilson, E.O. 1956. Character displacement. *Systematic Zoology*, **5**:49–64.
- Carbot-Chanona, G.F. & Gómez-Pérez, L.E. 2014. Adición al registro de megamamíferos del Pleistoceno tardío de Chiapas, México. In: SIMPOSIO DE PALEONTOLOGÍA DEL SURESTE DE MÉXICO, 2, 2014. *Libro de Resúmenes*, Puerto Escondido, UMAR, p. 24.
- Carranza-Castañeda, O. & Roldán-Quintana, J. 2007. Mastofauna de la cuenca de Moctezuma, Cenozoico tardío de Sonora, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **24**:81–88.
- Cope, E.D. 1885. The extinct Mammalia of the Valley of Mexico. *Proceedings of the American Philosophical Society*, **22**:1–21.
- Cope, E.D. 1890. *A preliminary report on the vertebrate paleontology of the Llano Estacado*. Austin, Geological Survey of Texas, 136 p. (Annual Report 4).
- Dalquest, W.W. 1977. *Equus tau* Owen from the Pleistocene of Mitchell County, Texas. *Texas Journal of Science*, **29**:1–141.
- Dalquest, W.W. 1978. Phylogeny of American horses of Blancan and Pleistocene age. *Annales Zoologici Fennici*, **15**:191–199.
- Dalquest, W.W. 1979. The little horses (genus *Equus*) of the Pleistocene of North America. *American Midland Naturalist*, **101**:241–244.
- Dalquest, W.W. & Hughes, J.T. 1965. The Pleistocene horse, *Equus conversidens*. *American Midland Naturalist*, **74**:408–417.
- Dalquest, W.W.; Roth, E. & Judd, F.W. 1969. The mammal fauna of Schulze Cave, Edwards County, Texas. *Bulletin of Florida State Museum*, **13**:203–276.
- Dalquest, W.W. & Schultz, G.E. 1992. *Ice age mammals of northwestern Texas*. Wichita Falls, Midwestern State University Press, p. 203–219.
- Del Castillo, A. 1869. Fossil mammals from the Quaternary formation of the Valley of Mexico. *German Journal of Geology*, **21**:479–482.
- Downs, T. 1961. *A study of variation and evolution in Miocene Merychippus*. Los Angeles, Los Angeles County Museum, p. 1–65 (Contributions in Science 45).
- Eguiluz de Antuñano, S. & Carranza-Castañeda, O. 2013. Revisión estratigráfica y edad de la Formación (Aloformación) Mayrán en el área de Parras, Coahuila, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, **65**:397–404.
- Eisenmann, V. 2013. *Amerhippus leoni* and “*Equus conversidens*”. Disponible en <http://www.vera-eisenmann.com/amerhippus-leoni-and-equus-conversidens>; acceso 08/08/2017.
- Eisenmann, V.; Alberdi, M.T.; De Giuli, C. & Staesche, U. 1988. Collected papers after the “New York International Hipparion Conference, 1981”. In: M. Woodburne & P. Sondaar (eds.) *Studying fossil horses, I, Methodology*, E. J Brill, p. 1–72.

- Eisenmann, V.; Howe, J. & Pichardo, M. 2008. Old world hemionines and new world slender species (Mammalia, Equidae). *Palaeovertebrata*, **36**:159–233. doi:10.18563/pv.36.1-4.159-233
- Evander, R.L. 2004. A revised dental nomenclature for fossil horses. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **285**:209–218. doi:10.1206/0003-0090(2004)285<0209:C>2.0.CO;2
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1993. Geology of Mexico. A synopsis. In: T.P. Ramammorthy; R.A. Bye & A. Loct (eds.) *Biological diversity of Mexico-origins and distribution*, Oxford University Press, p.1–227.
- Ferrusquía-Villafranca, I.; Arroyo-Cabrales, J.; Martínez-Hernández, E.; Gama-Castro, J.; Ruiz-González, J.; Polaco, O.J. & Johnson, E. 2010. Pleistocene mammals of Mexico: a critical review of regional chronofaunas, climate change response and biogeographic provinciality. *Quaternary International*, **217**:53–104. doi:10.1016/j.quaint.2009.11.036
- Forsten, A. 1988. The small caballoid horse of the upper Pleistocene and Holocene. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, **105**:161–176. doi:10.1111/j.1439-0388.1988.tb00288.x
- Forsten, A. 1993. Size decrease in Late Pleistocene-Holocene caballoid horses (genus *Equus*), intra-or interspecific evolution? A discussion of alternatives. *Quaternary International*, **19**:71–75. doi:10.1016/1040-6182(93)90025-B
- Gidley, J.W. 1900. A new species of Pleistocene horse from the Staked Plains of Texas. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **13**:111–116.
- Gidley, J.W. 1901. Tooth characters and revision of the North American species of the genus *Equus*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **19**:91–142.
- Hammer, Ø.; Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4**. Disponible en http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm; acceso 08/08/2017.
- Harris, A.H. 1993. Quarternary vertebrates of New Mexico. In: S.G. Lucas & J. Zidek (eds.) *Vertebrate Paleontology in New Mexico*, Albuquerque, New Mexico Museum of Natural History and Science, p. 179–197 (Bulletin 2).
- Harris, A.H. & Porter, L.S. 1980. Late Pleistocene horses of Dry Cave, Eddy County, New Mexico. *Journal of Mammalogy*, **61**:46–65. doi:10.2307/1379956
- Hay, O.P. 1913. Notes on some fossil horses, with descriptions of four new species. *Proceedings of the United States National Museum*, **44**:569–594.
- Hay, O.P. 1915. Contribution to the knowledge of the mammals of the Pleistocene of North America. *Proceedings of the United States National Museum*, **48**:515–575.
- Hay, O.P. & Cook, H.J. 1930. Fossil vertebrates collected near: or in association with human artifacts at localities near Colorado, Texas, Frederick, Oklahoma and Folsom, New Mexico. *Proceedings of the Colorado Museum of Natural History*, **9**:4–40.
- Hernández-Junquera, A. 1977. *Fauna local Laguna de la Media Luna, Pleistoceno Tardío, Municipio de Río Verde, San Luis Potosí, México*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis Profesional, 102 p.
- Hibbard, C.W. 1955. *Pleistocene Vertebrates from the Upper Becerra Formation, valley of Tequiquiac, Mexico, with notes on other Pleistocene Forms*. Ann Arbor, University of Michigan Museum of Natural History, p. 47–96 (Contributions 12).
- Hibbard, C.W. 1970. Pleistocene mammalian local faunas from the Great Plains and Central lowland provinces of the United States. In: W. Dort Jr. & J.K. Jones Jr. (eds.) *Pleistocene and recent environments of the central Great Plains*, Lawrence, University of Kansas Press, p. 395–433 (Special Publications 3).
- Hibbard, C.W. & Taylor, D.W. 1960. *Two late Pleistocene faunas from Southwestern Kansas*. Ann Arbor, University of Michigan Museum of Natural History, p. 1–223 (Contributions 16).
- Howe, J.A. 1979. Pleistocene Equidae from Sheridan County, Nebraska. *Journal of Paleontology*, **53**:1228–1236.
- Hulbert, R.C. 1987. Late Neogene *Neohipparion* (Mammalia, Equidae) from the Gulf Coastal Plain of Florida and Texas. *Journal of Paleontology*, **61**:809–830.
- ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature). 1999. *International code of zoological nomenclature*. Disponible en <http://www.iczn.org/iczn/index.jsp>; acceso 09/08/2017.
- Janis, C. 1990. Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodoids. In: J. Damuth & B.J. MacFadden (eds.) *Body size in mammalian paleobiology. Estimation and biological implications*, Cambridge University Press, p. 255–299.
- Jiménez-Hidalgo, E.; Campos-Camacho, M.A.; Guerrero-Arenas, R. & Cabrera-Pérez, L. 2012. The late Pleistocene equids from northwestern Oaxaca, southern Mexico. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, **44**:10.
- Kelly, T.S. 1998. *New Middle Miocene Equid *Cranea* from California and their implications for the phylogeny of the Equini*. Los Angeles, Natural History Museum of Los Angeles County, p. 1–43 (Contributions in Science 473).
- Khan, E. 1970. *Biostratigraphy and paleontology of a Sangamon deposit at Fort Qu'Appelle*. Saskatchewan, National Museums of Canada, p. 1–82 (Publications in Paleontology 5).
- Kurtén, B. & Anderson, E. 1980. *Pleistocene mammals of North America*. New York, Columbia University Press, 442 p.
- Leidy, J. 1858. Notice of remains of extinct Vertebrata, from the valley of The Niobrara River, collected during the exploring expedition of 1857, in Nebraska, under the command of Lieut. G.K. Warren, U.S. Top. Eng., by Dr. F.V. Hayden. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **1858**:20–29.
- Leidy, J. 1865. Bones and teeth of horses from California and Oregon. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **17**:1–94.
- Leidy, J. 1868. Notice of some remains of Horses. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **20**:1–195.
- Leidy, J. 1869. The extinct Mammalian fauna of Dakota and Nebraska, including an account of the some allied forms from other localities, together with a synopsis of the mammalian remains of North America. *Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **2**:257–401.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. 10^a ed. Stockholm, Laurentii Salvii, 824 p.
- Lucas, S.G. 2008. Late Cenozoic fossil mammals from the Chapala rift basin, Jalisco, Mexico. In: S.G. Lucas; G.S. Morgan; J.A. Spielmann & D.R. Prothero (eds.) *Neogene mammals: New Mexico, USA*, Albuquerque, New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, p. 39–49 (Bulletin 44).
- Lundelius, E.L. 1972. *Fossil vertebrates from the late Pleistocene Ingleside Fauna, San Patricio County, Texas*. Austin, Bureau of Economic Geology, University of Texas, p. 1–74 (Reports of Investigation 77).
- Lundelius, E.L. & Stevens, M.S. 1970. *Equus francisci*, a small stilt-legged horse, middle Pleistocene of Texas. *Journal of Paleontology*, **44**:148–153.

- MacFadden, B.J. 1984. Systematics and phylogeny of *Hipparion*, *Neohipparion*, *Nannippus*, and *Cormohipparion* (Mammalia, Equidae) from the Miocene and Pliocene of the New World. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **179**:1–196.
- MacFadden, B.J. 1992. *Fossil horses: systematics, paleobiology, and evolution of the family Equidae*. New York, Cambridge University Press, 369 p.
- Machado, H.; Grillo, O.; Scott, E. & Avilla, L. 2017. Following the footsteps of the South American *Equus*: are autopodia taxonomically informative? *Journal of Mammalian Evolution*. doi:10.1007/s10914-017-9389-6
- Marín-Leyva, A.H. 2011. *Caballos del Pleistoceno y su paleoambiente en dos cuencas de Michoacán, México*. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Tesis de Maestría, 167 p.
- Marín-Leyva, A.H.; DeMiguel, D.; García-Zepeda, M.L.; Ponce-Saavedra, J.; Arroyo-Cabrales, J.; Schaaf, P. & Alberdi, M.T. 2016. Dietary adaptability of Late Pleistocene *Equus* from West Central Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **441**:748–757. doi:10.1016/j.palaeo.2015.10.019
- McHorse, B.K.; Davis, E.B.; Scott, E. & Jenkins, D.L. 2016. What species of horse was coeval with North America's earliest humans in the Paisley Caves? *Journal of Vertebrate Paleontology*, **36**:e1214595. doi:10.1080/02724634.2016.1214595
- Melgarejo-Damián, M.D.P. & Montellano-Ballesteros, M. 2008. Quantitative differentiation of Mexican Pleistocene horses. *Current Research in the Pleistocene*, **25**:184–186.
- Mendoza, M.; Janis, C.M. & Palmqvist, P. 2006. Estimating the body mass of extinct ungulates: a study on the use of multiple regression. *Journal of Zoology*, **270**:90–101. doi:10.1111/j.1469-7998.2006.00094.x
- Merriam, J.C. 1913. *Preliminary report on the horses of Rancho La Brea*. Berkeley, University of California Publications, p. 397–418 (Bulletin 7).
- Miller, W.E. 1971. *Pleistocene vertebrates of the Los Angeles Basin and vicinity (exclusive of Rancho La Brea)*. Los Angeles, Los Angeles County Museum, p. 1–124 (Contributions in Science 10).
- Mooser, O. 1958. *La fauna "Cedazo" del Pleistoceno en Aguascalientes*. Mexico City, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, p. 409–452 (Anales 1–2).
- Mooser, O. & Dalquest, W.W. 1975. Pleistocene mammals from Aguascalientes, central Mexico. *Journal of Mammalogy*, **56**:781–820. doi:10.2307/1379653
- Nunez, E.F.; MacFadden, B.J.; Mead, J.I. & Baez, A. 2010. Ancient forests and grasslands in the desert: diet and habitat of Late Pleistocene mammals from Norhcentral Sonora, México. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **297**:391–400. doi:10.1016/j.palaeo.2010.08.021
- Orlando, L.; Eisenmann, V.; Reynier, F.; Sondaar, P. & Hänni, C. 2003. Morphological convergence in *Hippidion* and *Equus* (*Amerhippus*) South American equids elucidated by ancient DNA analysis. *Journal of Molecular Evolution*, **57**:S29–S40. doi:10.1007/s00239-003-0005-4
- Orlando, L.; Male, D.; Alberdi, M.T.; Prado, J.L.; Prieto, A.; Cooper, A. & Hänni, C. 2008. Ancient DNA clarifies the evolutionary history of American Late Pleistocene equids. *Journal of Molecular Evolution*, **66**:533–538. doi:10.1007/s00239-008-9100-x
- Owen, P. 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. doi:10.1098/rstl.1869.0020
- Pérez-Crespo, V.A.; Arroyo-Cabrales, J.; Alva-Valdivia, L.; Morales-Puente, P. & Cienfuegos-Alvarado, E. 2011. Datos isotópicos ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) de la fauna pleistocénica de la Laguna de las Cruces, San Luis Potosí, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **29**:299–307.
- Pérez-Crespo, V.A.; Sánchez-Chillón, B.; Arroyo-Cabrales, J.; Alberdi, M.T.; Polaco, O.J.; Santos-Moreno, A.; Benammi, M.; Morales-Puente, P. & Cienfuegos-Alvarado, E. 2009. La dieta y el hábitat del mamut y los caballos del Pleistoceno tardío de El Cedral con base en isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **26**:347–355.
- Prado, J.L. & Alberdi, M.T. 1994. A quantitative review of the horse *Equus* from South America. *Palaeontology*, **37**:459–481.
- Pichardo, M. 2003. Overview of Central Mexican prehistory: morphostratigraphy, chronostratigraphy, biostratigraphy. *Anthropologischer Anzeiger*, **61**:141–174.
- Ray, C.E. 1957. Pre-Columbian horses from Yucatan. *Journal of Mammalogy*, **38**:278. doi:10.2307/1376338
- Reynoso-Rosales, V.H. & Montellano-Ballesteros, M. 1994. Revisión de los équidos de la fauna Cedazo del Pleistoceno de Aguascalientes, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **11**:87–105.
- Rufolo, S.J. 1998. *Taxonomy and significance of the fossil mammals of Lake Chapala, Jalisco, Mexico*. Brigham Young University, Tesis de Maestría, 146 p.
- Savage, D.E. 1951. *Late Cenozoic vertebrates of the San Francisco Bay region*. Berkeley, University of California Press, Department of Geological Sciences, p. 215–314 (Bulletin 28).
- Schultz, J.R. 1937. *A late Quaternary mammal fauna from the tar seeps of McKittrick, California*. California Institute of Technology, Ph.D. Dissertation, 216 p.
- Schultz, C.B. & Howard, E.B. 1935. The fauna of Burnet Cave, Guadalupe Mountains, New Mexico. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **87**:273–298.
- Scott, E. 1992. New specimens of Pleistocene *Equus* (Mammalia, Perissodactyla, Equidae) from Riverside County, California. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **12**:51A.
- Scott, E. 1996. The small horse from Valley Wells, San Bernardino County, California. In: R.E. Reynolds & J. Reynolds (ed.) *Punctuated Chaos in the Northeastern Mojave Desert*, Redlands, San Bernardino County Museum Association, p. 85–89 (Quarterly 43).
- Scott, E. 2004. Pliocene and Pleistocene horses from Porcupine Cave. In: A.D. Barnosky (ed.) *Biodiversity response to environmental change in the Middle Pleistocene: the Porcupine Cave fauna from Colorado*, University of California Press, p. 264–279.
- Scott, E.; Stafford, T.W.Jr.; Graham, R.W. & Martin, L.D. 2010. Morphology and metrics, isotopes and dates: determining the validity of *Equus laurentius* Hay, 1913. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**:1840–1847. doi:10.1080/02724634.2010.520780
- Skinner, M.F. 1942. The fauna of Papago Springs Cave, Arizona, and a study of *Stockoceros* with three new antilocaprine from Nebraska and Arizona. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **80**:143–220.
- Slaughter, B.H. 1966. The Moore Pit local fauna; Pleistocene of Texas. *Journal of Paleontology*, **40**:78–91.

- Slaughter, B.H.; Crook, W.W.Jr.; Harris, R.K.; Allen, D.C. & Seifert, M. 1962. *The Hill-Shuler Local Faunas of the Upper Trinity River, Dallas and Denton Counties, Texas*. Austin, Bureau of Economic Geology, University of Texas, p. 1–71 (Report of Investigation 48).
- Stock, C. 1953. El Caballo pleistoceno “*Equus conversidens leoni*” subs. nov. de la cueva de San Josecito, Aramberri, Nuevo León. In: CONGRESO CIENTÍFICO MEXICANO, 3, 1953. *Memorias*, Mexico City, UNAM, p. 170–171.
- Van Devender, T.R.; Rea, A.M. & Smith, M.L. 1985. The Sangamon interglacial vertebrate fauna from Rancho la Brisca, Sonora, Mexico. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, **21**:23–55.
- Weinstock, J. *et al.* 2005. Evolution, systematics, and phylogeography of Pleistocene horses in the New World: a molecular perspective. *PLoS Biology*, **3**:e241. doi:10.1371/journal.pbio.0030241
- Winans, M.C. 1985. *Revision of North American fossil species of the genus Equus (Mammalia: Perissodactyla: Equidae)*. University of Texas, Ph.D. dissertation, 264 p.
- Winans, M.C. 1989. A quantitative study of North American fossil species of the genus *Equus*. In: D.R. Prothero & R.M. Soch (eds.) *The evolution of Perissodactyls*, Oxford University Press, p. 262–297.

Received in October, 2016; accepted in July, 2017.