

00343



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

LOS EQUIDOS MESOMIOCENICOS DEL ESTADO  
DE OAXACA: TAXONOMIA E IMPLICACIONES  
PALEOBIOLOGICAS.

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS**  
**(BIOLOGIA ANIMAL)**  
P R E S E N T A :  
**BIOL. VICTOR MANUEL BRAVO CUEVAS**

DIRECTOR: DR. ISMAEL FERRUSQUIA VILLAFRANCA

MEXICO, D. F.

2000



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## PREFACIO.

Agradezco en primer lugar a mis padres Sra. Erika Cuevas Moreno y Sr. Manuel Bravo García. Por darme vida, por su amor y apoyo en todo momento independientemente de las circunstancias. Sin su ayuda, no podría haberse realizado tesis.

A la Biól. Elsa de la Chesnaye Caraveo por su amor y paciencia, y estar conmigo todo momento.

Al Dr. Ismael Ferrusquía Villafranca, director de tesis. A quien le debo el honor haberme educado para ser un buen paleontólogo de vertebrados, y especialmente por su amistad.

Al Dr. Oscar Carranza Castañeda que siempre tuvo tiempo para resolver mis dudas, y particularmente por su valiosa amistad.

A los demás miembros del Comité Tutorial Dra. Marisol Montellano Ballesteros, Dr. Víctor Hugo Reynoso, Dr. Shelton Applegate; y los Maestros en Ciencias René Hernández y Luis Espinosa Arrubarrena. Los cuales revisaron críticamente el manuscrito preliminar, así mismo, sus aportaciones y comentarios fueron de gran utilidad para la elaboración final de la tesis.

Al Dr. Bruce MacFadden que amablemente me proporcionó toda su bibliografía sobre caballos fósiles.

A mis compañeros y amigos de profesión Ruth Castañeda, Gabriela Silva, Eduardo Jiménez, Miguel Ángel Cabral, José Manuel Padilla, Javier Avendaño y Jorge Ortiz. Por su amistad, consejos y apoyo en todo momento.

Al Técnico Gerardo Álvarez Reyes que compartió sus conocimientos sobre limpieza y preparación de material fósil, pero especialmente por sus consejos y amistad.

Al Fotógrafo Gregorio Chávez Cruz, quien procesó las fotografías de los ejemplares que aparecen en la tesis.

A la Sra. Yolanda Gómez Tejero, que a lo largo del desarrollo de este trabajo estuvo en la mejor disposición de proporcionarme su ayuda.

A las autoridades de los Municipios de Matatlán y Nejapa de Madero, Estado de Oaxaca. Por permitirme desarrollar adecuadamente y sin inconvenientes el trabajo de campo.

Al Ing. Cuauhtemoc Hernández por su hospitalidad y tiempo durante el trabajo de campo en las áreas de estudio, y especialmente por su amistad.

Al Comité Técnico de Becas de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA), por la beca que me otorgó durante mis estudios de Maestría. Sin ella, no habría sido posible finalizar esta tesis.

A las autoridades del Instituto de Geología UNAM, por las facilidades y apoyo otorgado.

# LOS ÉQUIDOS MESOMIOCÉNICOS DEL ESTADO DE OAXACA: TAXONOMÍA E IMPLICACIONES PALEOBIOLOGICAS.

## Contenido.

<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>ABSTRACT</b> .....	2
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	3
Panorámica y estudios previos.....	3
Objetivos y justificación del estudio.....	8
<b>METODO Y MATERIAL</b> .....	8
Aspecto Geológico.....	8
Aspecto Paleontológico.....	10
Descripción y asignación taxonómica de elementos dentales.....	12
Dentadura superior.....	12
Dentadura inferior.....	19
Descripción y asignación taxonómica de elementos postcraneales.....	20
Trabajo de Campo.....	24
Algunas consideraciones acerca de la asignación taxonómica de los elementos estudiados.....	25
Abreviaturas.....	26
<b>MARCO GEOGRÁFICO Y GEOLÓGICO DE LAS ÁREAS DE ESTUDIO</b> .....	28
Área Matatlan, Mioceno Medio (Barstoviano Medio), Estado de Oaxaca.....	28
Marco geográfico.....	28
Localización y Acceso.....	28
Población y Cultura.....	29
Rasgos Geomórficos e Hidrográficos.....	29
Clima y Biota.....	30
Marco Geológico.....	31
Estratigrafía.....	31

Basamento Precenozoico.....	31
Eratema Cenozoico.....	32
Sistema Terciario.....	33
Toba Mitla.....	33
Unidad Informal Afanítico-Porfirítica.....	34
Formación Matatlán.....	35
?Unidad Informal Conglomerática.....	38
Sistema Cuaternario.....	38
Geología Estructural.....	39
Pliegues.....	39
Fallas y Fracturas.....	39
Sinopsis de la Historia Geológica Cenozoica.....	40
Área Nejapa, Mioceno Medio (Barstoviano Medio),	
Estado de Oaxaca.....	44
Marco geográfico.....	44
Localización y Acceso.....	44
Población y Cultura.....	44
Rasgos geomórficos e hidrográficos.....	45
Clima y Biota.....	45
Marco Geológico.....	46
Estratigrafía.....	46
Basamento Precenozoico.....	46
Unidad Tobácea Lajarcia.....	46
Unidad Informal Lávica.....	46
Eratema Cenozoico.....	47
Sistema Terciario.....	47
Conglomerado Limón.....	47
Toba Yautepec.....	48
Unidad Informal Afanítico-Porfirítica.....	49
Formación El Camarón.....	51
Sistema Cuaternario.....	53

Geología Estructural.....	53
Pliegues.....	53
Fallas y Fracturas.....	53
Síntesis de la Historia Geológica Cenozoica.....	54
<b>PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA.....</b>	<b>58</b>
<i>Merychippus</i> cf. <i>M. primus</i> .....	58
Material referido .....	58
Alcance Geocronológico.....	58
Distribución Geográfica.....	58
Descripción.....	58
Discusión.....	59
Asignación Taxonómica.....	62
Consideraciones sobre Distribución Paleogeográfica y Edad	
Geológica.....	65
Consideraciones evolutivas.....	66
Consideraciones ecológicas.....	66
<i>Merychippus</i> cf. <i>M. sejunctus</i> .....	69
Material referido .....	69
Alcance Geocronológico.....	69
Distribución Geográfica.....	69
Descripción.....	69
Discusión.....	71
Asignación Taxonómica.....	71
Consideraciones sobre Distribución Paleogeográfica y Edad	
Geológica.....	76
Consideraciones evolutivas.....	76
Consideraciones ecológicas.....	77
<i>Merychippus</i> cf. <i>M. californicus</i> .....	80
Material referido .....	80
Alcance Geocronológico.....	80
Distribución Geográfica.....	80

Descripción.....	80
Discusión.....	82
Asignación Taxonómica.....	83
Consideraciones sobre Distribución Paleogeográfica y Edad	
Geológica.....	86
Consideraciones evolutivas.....	86
Consideraciones ecológicas.....	88
<i>Calippus</i> sp.....	90
Material referido .....	90
Alcance Geocronológico.....	90
Distribución Geográfica.....	90
Descripción.....	90
Discusión.....	91
Asignación Taxonómica.....	92
Consideraciones sobre Distribución Paleogeográfica y Edad	
Geológica.....	93
Consideraciones evolutivas.....	94
Consideraciones ecológicas.....	94
<i>Pliohippus</i> aff. <i>P. pernix</i> .....	96
Material referido .....	96
Alcance Geocronológico.....	96
Distribución Geográfica.....	96
Descripción.....	96
Discusión.....	101
Asignación Taxonómica.....	103
Consideraciones sobre Distribución Paleogeográfica y Edad	
Geológica.....	119
Consideraciones evolutivas.....	110
Consideraciones ecológicas.....	110
<i>Neohipparion</i> aff. <i>N. trampasense</i> .....	115
Material referido.....	115



Alcance Geocronológico.....	115
Distribución Geográfica.....	115
Descripción.....	115
Discusión.....	121
Asignación Taxonómica.....	124
Consideraciones sobre Distribución Paleogeográfica y Edad	
Geológica.....	128
Consideraciones evolutivas.....	129
Consideraciones ecológicas.....	129
Elementos esqueléticos referibles a Equidae.....	135
Material referido.....	135
Discusión.....	135
<b>SIGNIFICACION PALEOBIOLOGICA DE LOS EQUIDOS</b>	
<b>MESOMIOCENICOS DEL ESTADO DE OAXACA.....</b>	<b>140</b>
Consideraciones sobre Distribución Paleogeográfica	
y Edad Geológica.....	140
Fauna Nejapa.....	140
Fauna Matatlán.....	142
Consideraciones Evolutivas.....	142
Fauna Nejapa.....	142
Fauna Matatlán.....	144
Consideraciones Ecológicas.....	146
Fauna Nejapa.....	146
Fauna Matatlán.....	151
<b>SUMARIO Y CONCLUSIONES.....</b>	<b>152</b>
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.....</b>	<b>154</b>

## ILUSTRACIONES.

### Tablas.

1. Lista de Equidos de las localidades Terciarias de México (Eoceno-Plioceno).....	6
2. Parámetros métricos de <i>Merychippus</i> cf. <i>M. primus</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	59
3. Especies merychippines consideradas en el estudio.....	63
4. Comparación de parámetros métricos de <i>Merychippus</i> cf. <i>M. primus</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca .....	64
5. Parámetros métricos de <i>Merychippus</i> cf. <i>M. sejunctus</i> , Fauna Matatlán, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	70
6. Comparación de parámetros métricos de <i>Merychippus</i> cf. <i>M. sejunctus</i> , Fauna Matatlán, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	73
7. Medidas de los parámetros métricos de <i>Merychippus</i> cf. <i>M. californicus</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	81
8. Medidas de los elementos postcraneales de <i>Merychippus</i> cf. <i>M. californicus</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	83
9. Comparación de parámetros métricos de <i>Merychippus</i> cf. <i>M. californicus</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	85
10. Medidas de los parámetros métricos de <i>Calippus</i> sp, Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	91

11. Medidas de los parámetros métricos de la dentadura superior de <i>Plihippus</i> aff. <i>P. pernix</i> , Faunas Matatlán y Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	98
12. Medidas de los parámetros métricos de la dentadura inferior de <i>Plihippus</i> aff. <i>P. pernix</i> , Faunas Matatlán y Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	99
13. Medidas de los elementos postcraneales de <i>Plihippus</i> aff. <i>P. pernix</i> , Faunas Matatlán y Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	102
14. Comparación de estados de caracter entre la población pliohippine oaxaqueña y los diferentes géneros incluidos en la Tribu Equini.....	104
15. Comparación de parámetros métricos de <i>Plihippus</i> aff. <i>P. pernix</i> , Faunas Matatlán y Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	107
16. Comparación de parámetros métricos de p4, en <i>Plihippus</i> aff. <i>P. pernix</i> , Faunas Matatlán y Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	108
17. Medidas de los parámetros métricos de la dentadura superior de <i>Neohipparion</i> aff. <i>N. trampasense</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	117
18. Medidas de los parámetros métricos de la dentadura inferior de <i>Neohipparion</i> aff. <i>N. trampasense</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	119
19. Medidas de los elementos postcraneales de <i>Neohipparion</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	122
20. Comparación de estados de caracter entre la población hipparionine oaxaqueña e <i>Hipparion</i> , <i>Nannipus</i> , <i>Neohipparion</i> y <i>Cormohipparion</i> .....	123

21. Estadística univariada de <i>Neohipparion</i> aff. <i>N. trampasense</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca .....	124
22. Estadística univariada para la dentadura superior de <i>Neohipparion</i> aff. <i>N. trampasense</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	126
23. Estadística univariada para la dentadura inferior de. <i>Neohipparion</i> aff. <i>N. trampasense</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	128
24. Medidas de los elementos esqueléticos apendiculares referibles a Equidae.....	138
25. Estimación de la masa corporal para cada uno de los taxa reconocidos en las faunas barstovianas oaxaqueñas.....	148

#### **Figuras.**

1. Principales localidades portadoras de restos fósiles atribuidos a la Familia Equidae, para el Terciario de México.....	7
2. Mapa índice del Sureste de México que muestra la localización de las áreas de estudio.....	9
3. Nomenclatura dental utilizada.....	13
4. Parámetros configuracionales evaluados en la dentadura superior.....	14
5. Parámetros métricos evaluados en los elementos dentales.....	16
6. Índice de hipsodoncia desarrollado en diferentes especies de équidos terciarios.....	18
7. Medidas de los elementos apendiculares I.....	22

8. Medidas de los elementos apendiculares II .....	23
9. Mapa geológico del Área Tlacolula-Mitla-Matatlán, región suroriental del Valle de Oaxaca.....	42
10. Columna estratigráfica generalizada del Área Tlacolula-Mitla-Matatlán, región suroriental del Valle de Oaxaca.....	43
11. Mapa geológico del Área Nejapa, región occidental del Istmo de Tehuantepec.....	56
12. Columna estratigráfica generalizada del Área Nejapa, región occidental del Istmo de Tehuantepec.....	57
13. Alcance geocronológico y distribución paleogeográfica de los taxa considerados en el estudio.....	141
14. Patrón probable de diferenciación y dispersión de Equidae durante el Mioceno Medio, entre Mesoamérica y Norteamérica.....	145
15. Relación de la masa corporal estimada para cada uno de los taxa descritos en el estudio.....	147
16. Diversidad taxonómica registrada de especies de équidos, para las faunas mesomiocénicas del Sureste de México, las Grandes Planicies y Planicie Costera del Golfo.....	150

## Láminas.

Lámina I. Dentadura inferior de <i>Merychippus</i> cf. <i>M. primus</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca y fragmento maxilar de <i>Merychippus</i> cf. <i>M. sejunctus</i> , Fauna Matatlán, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	68
Lámina II. <i>Merychippus</i> cf. <i>M. sejunctus</i> , Fauna Matatlán, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	79
Lámina III. Dentadura superior y elementos esqueléticos apendiculares de <i>Merychippus</i> cf. <i>M. californicus</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	89
Lámina IV. Metapodio III de <i>Merychippus</i> cf. <i>M. californicus</i> y dentadura superior de <i>Calippus</i> sp, Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	95
Lámina V. Dentadura superior de <i>Pliohippus</i> aff. <i>P. pernix</i> , Faunas Matatlán y Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	112
Lámina VI. Dentadura inferior y elementos esqueléticos apendiculares de <i>Pliohippus</i> aff. <i>P. pernix</i> , Faunas Matatlán y Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	113
Lámina VII. Elementos esqueléticos apendiculares de <i>Pliohippus</i> aff. <i>P. pernix</i> , Faunas Matatlán y Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	114
Lámina VIII. Dentadura superior de <i>Neohipparion</i> aff. <i>N. trampasense</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	131
Lámina IX. Dentadura inferior y elementos esqueléticos apendiculares de <i>Neohipparion</i> aff. <i>N. trampasense</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	132

Lámina X. Elementos esqueléticos apendiculares de <i>Neohipparion</i> aff. <i>N. trampasense</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	133
Lámina XI. Fragmentos metapodiales de <i>Neohipparion</i> aff. <i>N. trampasense</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.....	134
Lámina XII. Elementos esqueléticos apendiculares referibles a Equidae.....	139

# LOS ÉQUIDOS MESOMIOCÉNICOS DEL ESTADO DE OAXACA: TAXONOMÍA E IMPLICACIONES PALEOBIOLOGICAS.

## RESUMEN.

El Estado de Oaxaca tiene importantes localidades vertebradofosilíferas asociadas a unidades volcanoclásticas de edad mesomiocénica (Barstoviano), ubicadas en la región suroriental del Valle de Oaxaca (Área Matatlán), y en la región occidental del Istmo de Tehuantepec (Área Nejapa); en las cuales se han colectado fósiles referibles a équidos.

Investigaciones previas en las regiones oaxaqueñas, realizadas por Stirton, Wilson y Ferrusquía-Villafranca, revelaron con base en material fósil escaso, la presencia del Género *Merychippus*, representado por al menos tres especies. Trabajo paleontológico subsecuente (1987-1997) en las Áreas Matatlán y Nejapa, incrementó considerablemente la cantidad de ejemplares pertenecientes a Equidae. El análisis cualitativo y cuantitativo de este material, permitió precisar la identidad taxonómica de los taxa previamente reconocidos. así mismo, se reveló la presencia de las siguientes especies de équidos: en el Área Matatlán, *Merychippus* cf. *M. primus*, *M.* cf. *M. sejunctus* y *Pliohippus* aff. *P. pernix*; mientras que el Área Nejapa incluye las especies representadas en la región suroriental del Valle de Oaxaca, junto con *Merychippus* cf. *M. californicus*, *Calippus* sp. y *Neohipparion* aff. *N. trampasense*.

Este registro triplica la biodiversidad previamente conocida de équidos para el Estado de Oaxaca, y en un 40% para el Terciario de México. De igual forma, permite extender el alcance geográfico de la Familia Equidae para el Barstoviano Medio, desde la región centroseptentrional de los Estados Unidos hasta el Sureste de México, y representa el primer conjunto de elementos informativos objetivos que permiten interpretar la evolución y paleobiogeografía de este grupo de vertebrados en Mesoamérica Septentrional.



# MIDDLE MIOCENE HORSES FROM OAXACA STATE: TAXONOMY AND PALEOBIOLOGICAL IMPLICATIONS.

## ABSTRACT.

The Oaxaca State has important vertebrate fossil localities, associated to Middle Miocene (Barstovian) volcanoclastic units, geographically located in the southeastern region of the Central Valleys (Matatlan Area), and western region of Isthmus of Tehuantepec (Area Nejapa). From these Areas fossil remains were recovered.

Previous investigations of Stirton, Wilson and Ferrusquía in the Oaxacan regions, revealed the presence of *Merychippus*, represented by three species. Additional paleontological work carried in the Central Valleys and Subisthmian Region of Oaxaca State, increased significantly the equid fossil material. Qualitative and quantitative analysis of the specimens, allowed to precise the taxonomic assessment of previously known populations, and led to the recognition of the species: *Merychippus* cf. *M. primus*, *M.* cf. *M. sejunctus* and *Pliohippus* aff. *P. pernix* in the Matatlan Area. These species are also represented in Nejapa Area, as well as, *M.* cf. *M. californicus*, *Calippus* sp. and *Neohipparion* aff. *N. trampasense*.

The results threefold the previously known diversity of Middle Miocene horses in Oaxaca State, and by 40% for the Mexican Tertiary. The geographic range of horses is extended through northcentral part of the United States to Southeastern Mexico during the Middle Barstovian, and represents the first data-base that allows to elucidate the evolution and biogeography of fossil horses in Middle America.

# LOS ÉQUIDOS MESOMIOCÉNICOS DEL ESTADO DE OAXACA: TAXONOMÍA E IMPLICACIONES PALEOBIOLOGICAS.

## INTRODUCCIÓN.

### PANORÁMICA Y ESTUDIOS PREVIOS.

Los équidos constituyen uno de los componentes más significativos de la biota del Terciario Mexicano (Lance, 1950; Mooser, 1959, 1963, 1964; Morris, 1968; Ferrusquía-Villafranca, 1978, 1990a; Carranza-Castañeda & Ferrusquía-Villafranca, 1979; Ferrusquía-Villafranca & Carranza-Castañeda, 1979; MacFadden, 1984a; Novacek *et al.*, 1991; Carranza-Castañeda & Espinosa Arrubarrena, 1994; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 1997). El material recuperado perteneciente a este grupo de vertebrados incluye dientes aislados, series dentales, cráneos, fragmentos maxilares y mandibulares, así como elementos postcraneales.

El registro de la Familia Equidae para el Terciario de México es como sigue: en lo que respecta al Paleogeno (excluyendo el Paleoceno, en vista de que estos organismos aparecen en el Eoceno), se tienen reportadas 2 especies (*Hyracotherium seekinsi* y *Mesohippus texanus*), las cuales forman parte de las faunas eocénicas de Baja California Norte (Novacek *et al.*, 1991) y Chihuahua (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 1997), porción Noroccidental de México; a la fecha, registros oligocénicos de équidos para el país son todavía ausentes. El Neogeno por su parte, incluye para el Mioceno a 4 especies (*Merychippus* sp., *M. cf. M. primus*, *M. (s.l.)* sp. y ?aff. *Cormohipparion* sp. n. descr.), cuyo registro procede exclusivamente de las faunas mesomiocénicas del Sureste Mexicano ubicadas en los estados de Oaxaca (parte de estos conjuntos faunísticos son objeto del presente estudio) y Chiapas (Ferrusquía-Villafranca, 1990a). Finalmente, para el Plioceno se tienen documentadas 10 especies de équidos (*Nannipus minor*, *N. montezuma*, *N. peninsulatus*, *Neohipparion eurystyle*, *Calippus (Grammohippus) castilli*, *Dinohippus mexicanus*, *D. Interpolatus*, *Astrohippus stocki*, *Equus (Dolichohippus)* y *Dinohippus/Equus*), las cuales se encuentran formando parte de alguna de las 10 faunas pliocénicas de los estados de Baja California Sur y Chihuahua en la región noroccidental de México (Lindsay, 1984), así como en Guanajuato, Michoacán e Hidalgo en el Centro de México [Miller & Carranza-Castañeda, 1984; (Tabla 1, Figura 1)].

El registro de este grupo de vertebrados es más diverso y abundante para el Plioceno, en el que se encuentran 2/3 de las especies de équidos reconocidas para la totalidad del Terciario Mexicano. Esto es lógico si se considera que la vertebradofauna para este lapso ha sido estudiada con mayor detalle, haciendo evidente que existe un amplio vacío de información sobre el conocimiento de la Familia Equidae para el Mioceno de México.

Durante el Mioceno (hace aproximadamente 17-18 Ma) ocurrió una importante radiación adaptativa de caballos pacesores, que condujo a la línea evolutiva de las especies actuales (que representan al Género *Equus*). Esto trajo como resultado una amplia distribución en Norteamérica de este grupo de herbívoros (MacFadden, 1992), del cual poco se sabe en regiones tropicales (Ferrusquía-Villafranca com. pers. Noviembre, 1996).

El registro de équidos más antiguo para México, procede del Eoceno Temprano (Wasatchiano) de Baja California Norte, Fauna Lomas las Tetas de Cabra, y corresponde a *Hyracotherium seekinsi*. Esta especie fue propuesta y descrita por Morris (1968), con base en 4 molares superiores; Novaceck *et al.* (1991), describen material adicional, que incluye un fragmento de dentario derecho con un molar completo y la porción anterior del siguiente molar. El otro registro eocénico procede del Chadroniano de Chihuahua, Fauna Rancho Gaitán; consiste de un fragmento craneal palatino asignado a *Mesohippus texanus* (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 1997).

A la fecha no se tienen registros de équidos oligocénicos para el país, reflejo de que el estudio para este intervalo de tiempo es sumamente escaso y por el momento no se han reconocido localidades vertebradofosilíferas de esta edad.

El primer reporte de restos de équidos mesomiocénicos procede del Valle de Nejapa, región subístmica del Estado de Oaxaca, Fauna El Gramal (Stirton, 1954). El material colectado incluye un paladar con la mayor parte de la maxila derecha y ambos premaxilares, pertenecientes a un équido adulto del género *Merychippus*. En el reporte escrito donde se documenta a dicho ejemplar, se hace referencia a elementos postcraneales (metatarsos II y III derechos, fragmentos de una tibia y un femúr), sin embargo, no se describen ni se justifica su asignación taxonómica. Posteriormente, material dental adicional muy fragmentado fue descrito para la misma fauna; en ausencia de material diagnóstico, estos ejemplares se asignaron sólo a nivel de género (Wilson, 1967).

Para 1969, Wilson y cols. realizaron trabajo geológico en el Valle de Oaxaca (Wilson & Clabaugh, 1970). El estudio reveló la existencia de nuevas localidades vertebradofosilíferas mesomiocénicas, una de las cuales contenía fragmentos de molares atribuidos a *Merychippus*. Este reporte constituye la primera mención de restos prepliocénicos para esta región de Oaxaca.

Posterior a los trabajos previamente citados, se realizaron revisiones sinópticas de las faunas mesomiocénicas oaxaqueñas (Ferrusquía-Villafranca, 1975, 1978).

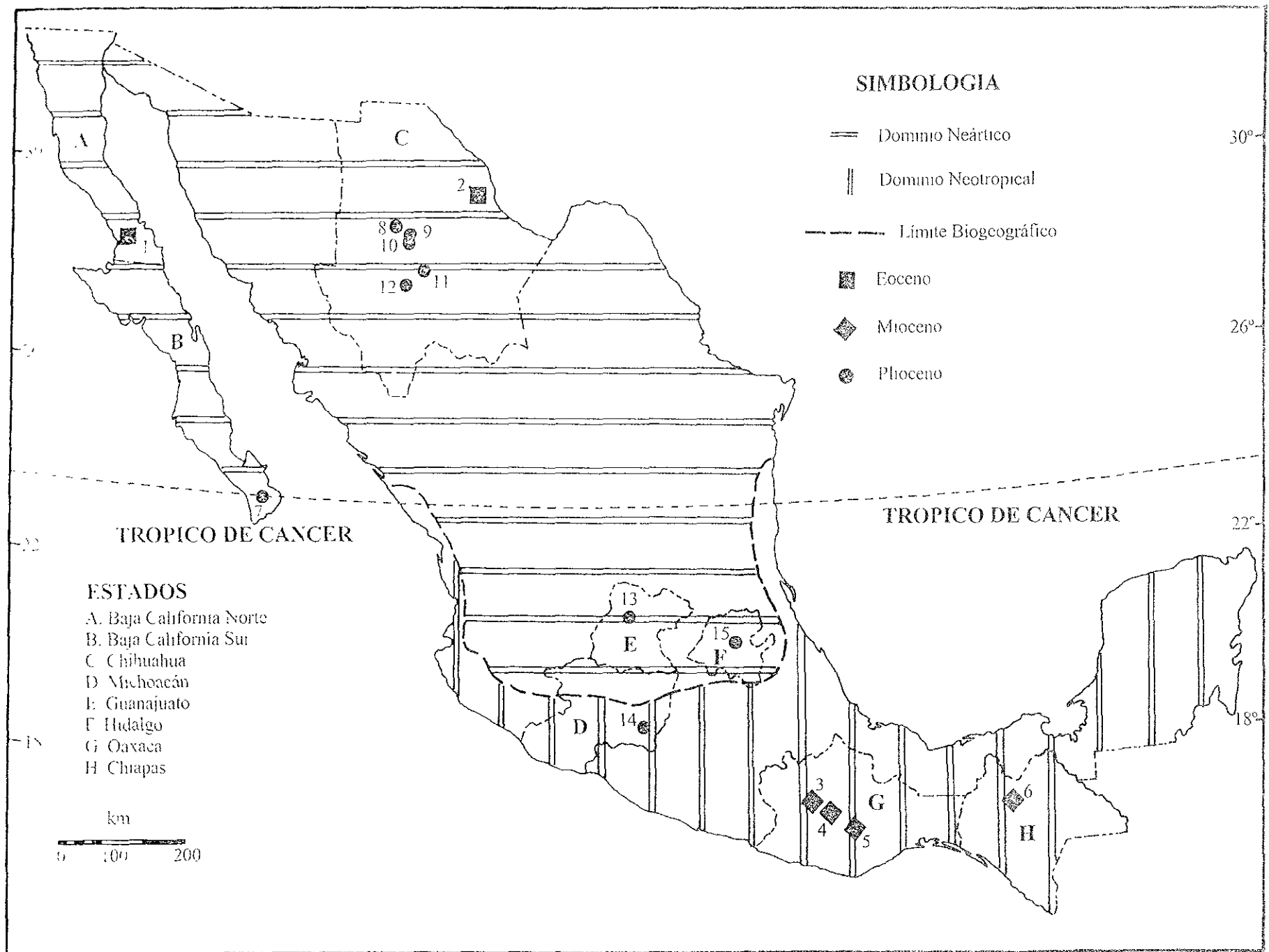
Un estudio detallado sobre la Bioestratigrafía del Mioceno Continental de México (Ferrusquía-Villafranca, 1990a), reveló la existencia de 5 faunas miocénicas en el Sureste de México, que incluyen material fósil perteneciente a équidos. Cuatro de estas faunas se encuentran en el Estado de Oaxaca: Suchilquitongo, Matatlán, El Gramal y El Camarón (en el presente estudio estas dos últimas, son consideradas globalmente como Fauna Nejapa). De estas faunas se recuperó material postcraneal y fragmentos de molares atribuidos al menos a 3 especies merychippínes (Tabla 1). La fauna restante (Fauna Local Ixtapa) en el Estado de Chiapas, incluye material postcraneal y fragmentos de molares asignados de manera tentativa al Género *Cormohipparion*.

El estudio de équidos pliocénicos cuenta con una mayor cantidad de reportes, en comparación a lo que se tiene documentado para la primera mitad del Neogeno (Lance, 1950; Mooser, 1959, 1963, 1964; Morris, 1968; Ferrusquía-Villafranca, 1978, 1990; Carranza-Castañeda & Ferrusquía-Villafranca, 1979; Ferrusquía-Villafranca & Carranza-Castañeda, 1979; MacFadden, 1984a; Novacek *et al.*, 1991; Carranza-Castañeda & Espinosa Arrubarrena, 1994; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 1997). Las investigaciones realizadas han revelado la existencia de al menos 10 especies diferentes de équidos para el Henfiliano Tardío y Blancano en conjunto (Tabla 1).

**TABLA 1. LISTA DE ÉQUIDOS DE LAS LOCALIDADES TERCIARIAS DE MÉXICO (EOCENO-PLIOCENO).**

TAXA	EOCENO		MIOCENO							PLIOCENO							
	LTC	RG	SU	MA	EG	EC	IX	BA	YE	MAT	CO	LT	RO	RV	RI	TCH	GO
<b>Perisodactyla</b>																	
<b>Familia Equidae</b>																	
<i>Hyracotherium seekinsi</i>	X																
<i>Mesohippus texanus</i>		X															
<i>Merychippus</i> sp.			X														
<i>Merychippus</i> cf. <i>M. primus</i>				X													
<i>Merychippus</i> (s.l.) sp.					X	X											
<b>Tribu Hipparionini</b>																	
?aff. <i>Cormohipparion</i> sp. n. descr.							X										
<i>Nannipus minor</i>								X	X				X	X			X
<i>Nannipus montezuma</i>																X	X
<i>Nannipus peninsulatus</i>																X	
<i>Neohipparion eurystyle</i>									X				X		X		
<b>Tribu Equini</b>																	
<i>Calippus</i> ( <i>Grammohippus</i> ) <i>castilli</i>																X	
<i>Dinohippus mexicanus</i>									X	X			X		X		
<i>Dinohippus interpolatus</i>																X	
<i>Astrohippus stocki</i>									X				X		X		
<i>Equus</i> ( <i>Dolichohippus</i> )												X		X			X
<i>Dinohippus</i> o <i>Equus</i>											X						

Abreviaturas: LTC, Fauna Lomas las Tetas de Cabra, BCN; RG, Fauna Rancho Gaután, Chih.; SU, Fauna Suchulquitongo, Oax.; MA, Fauna Matatlán, Oax.; EC, Fauna El Camarón, Oax.; IX, Fauna Ixtapa, Chih.; BA, Fauna Basuchil, Chih.; YE, Fauna Yepómera, Chih.; MAT, Fauna Matachic, Chih.; CO, Fauna Concha, Chih.; LT, Fauna Las Tunas, BCS.; RO, Fauna Rancho El Ocote, Gto.; RI, Fauna Rinconada, Gto.; RV, Fauna Rancho Viejo, Gto.; TCH, Fauna Tehuchila, Hgo.; GO, Fauna Goleta, Mich. (Datos tomados de Ferrusquía-Villafranca & Torr s Rold n, 1980, Ferrusqu a-Villafranca, 1984, Lindsay, 1984, M ller & Carranza-Casta eda, 1984; Carranza-Casta eda, 1992).



## **OBJETIVOS Y JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO.**

En el presente reporte se describe exclusivamente a los équidos del Mioceno Medio del Estado de Oaxaca, procedentes de las siguientes áreas de estudio: (1) Área Matatlán en la porción suroriental del Valle de Oaxaca y (2) Área Nejapa en la región occidental del Istmo de Tehuantepec (Figura 2). El análisis de este registro fósil pretende contribuir al conocimiento de la paleomastofauna de México y en particular de la Familia Equidae, así como al de la evolución paleofaunística de este grupo de vertebrados en regiones tropicales.

En vista de que existe un escaso conocimiento paleontológico sobre la Familia Equidae para el Mioceno de México, el estudio de caballos fósiles mesomiocénicos contribuirá a esclarecer la evolución de la Familia Equidae en el Subcontinente Norteamericano en conjunto y particularmente en su porción neotropical, dado que la mayor parte del conocimiento al respecto se basa principalmente en material procedente de localidades ubicadas geográficamente en el Dominio Holártico (*ca.* 30° Lat. N). Por otra parte, la información obtenida constituirá una base de datos inicial que servirá para probar y/o reinterpretar los patrones biogeográficos y evolutivos actualmente aceptados.

## **METODO Y MATERIAL.**

El trabajo desarrollado involucró dos aspectos principales, el geológico y el paleontológico. A continuación se describe el método y material utilizado en la presente investigación.

### **ASPECTO GEOLÓGICO.**

Esta parte incluyó la búsqueda bibliográfica pertinente que permitiese conocer la información geológica disponible para cada una de las áreas de estudio. De igual forma se acopió el material cartográfico respectivo que consistió de cartas topográficas del INEGI escala 1: 250 000. Para el Área Matatlán, Hoja Zachila E14-12 (INEGI, 1982a); para el Área Nejapa, Hoja Juchitán E15-10 (INEGI, 1982b); y la Carta Geológica Estatal del Estado de Oaxaca, escala 1: 500 000 (López-Ramos, 1974). Este material permitió reconocer e interpretar la geología general y particular para las regiones centromeridional y subísmica de Oaxaca.

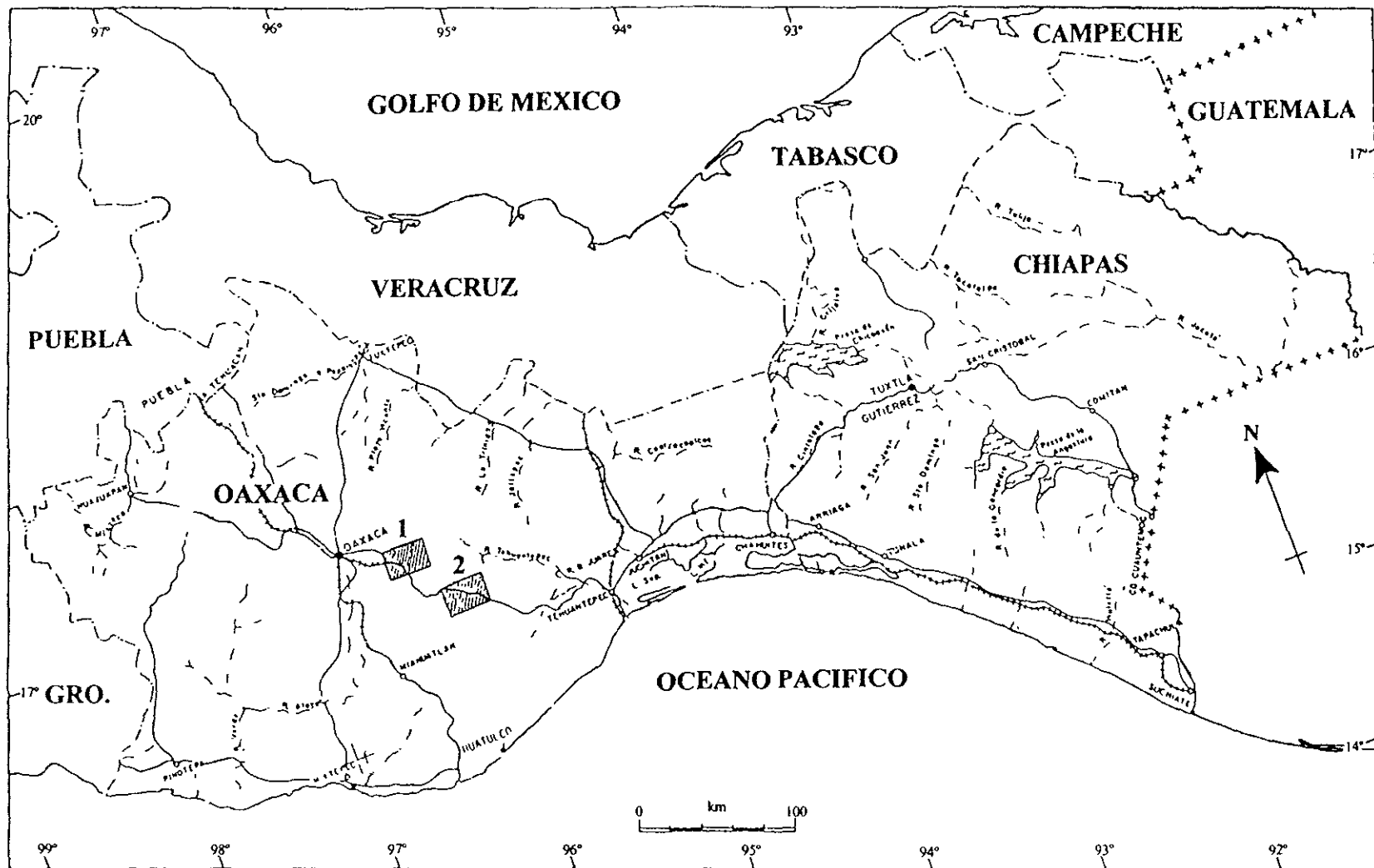


Figura 2. Mapa índice del Sureste de México que muestra la localización de las áreas de estudio. 1. Area Matatlán, 2. Area Nejapa (Esc. 1: 2 000 000).



El análisis de la información recopilada muestra que la mayor parte del trabajo geológico en las áreas de interés ha sido realizado por Ferrusquía-Villafranca (1990a, 1990b, 1990c). En vista de que el presente reporte científico es principalmente de índole paleontológica, se utilizó como base geológica definitiva los informes y publicaciones del investigador antes mencionado.

### **ASPECTO PALEONTOLÓGICO.**

Este estudio incluye todo el material fósil perteneciente a équidos, recuperado de las Áreas Matatlán y Nejapa en el Estado de Oaxaca, colectado por I. Ferrusquía-Villafranca en 1987 y 1992; I. Ferrusquía-Villafranca, H. Barrios-Rivera, F. García-Villegas, Fred W. McDowell y J. Urrutia en 1988; I. Ferrusquía-Villafranca, E. Muñoz de Ferrusquía y Cuauhtemoc Hernández durante 1994-1996. Cabe señalar que el autor junto con I. Ferrusquía-Villafranca, visitaron las localidades vertebradofosilíferas en Mayo de 1997, en el trabajo de campo realizado se recuperó material adicional.

Las faunas consideradas son las siguientes: (1) Fauna Matatlán, representada por cuatro pequeños conjuntos contemporáneos de mamíferos, procedentes de localidades geográficamente muy cercanas entre sí y a la población de la cual recibe su nombre; y (2) Fauna Nejapa representada por nueve localidades que son, El Gramal, El Camarón, La Mancornada, Soledad Salinas, Las Ánimas, Piedras Negras, El Cordoncillo, Lorenzo Martínez Sánchez y La Mojonera.

El material objeto de este estudio incluye 55 dientes aislados, un fragmento maxilar, dos fragmentos mandibulares, dos series dentales incompletas putativas y 31 elementos postcraneales. Cada uno de los ejemplares se encuentra catalogado con el número de campo asignado por el Dr. Ismael Ferrusquía-Villafranca, Investigador Titular "C" del Instituto de Geología de la UNAM.

Parte del trabajo paleontológico, involucró la preparación (limpieza y restauración), identificación (osteológica y taxonómica) y descripción del material fósil. La preparación y catalogación preliminar la realizó la Sra. E. Muñoz de Ferrusquía.

La limpieza del material disponible consistió en el desprendimiento del sedimento adherido a la superficie del fósil, mediante procesos mecánicos y/o químicos. Cuando la

cubierta terrígena que envolvía al elemento en particular se presentaba de débil a moderadamente consolidada, ésta se desprendió con la ayuda de cepillos dentales o con puntas odontológicas. Cuando el sedimento adherido se encontraba fuertemente litificado se utilizó un martillo neumático **air scribe**. En algunas ocasiones se aplicó sobre el elemento óseo una mezcla de acetona y alcohol (1:1) para disolver el sedimento y así facilitar su desprendimiento.

Aquellos ejemplares que requerían ser restaurados, se pegaban con Resistol Blanco 850, y de ser el caso, eran reforzados con yeso cerámico. Por otra parte, cada uno de los ejemplares se endureció con aglutinante de acetato de celulosa hidrogenofalato, para evitar su rompimiento y fortalecerlo.

La identificación del material fósil involucró en primera instancia, una determinación osteológica preliminar de cada uno de los elementos disponibles, en la que se usó como base de comparación un esqueleto de caballo reciente (*Equus caballus*). Posteriormente se realizó la descripción y asignación taxonómica de los ejemplares.

Los ejemplares más representativos de cada uno de los taxa descritos, se fotografiaron con un equipo marca Minolta, que incluye una cámara modelo X-370 de 35 mm y un lente MD Macro de 50 mm con alcance de 1:3.5. Cabe señalar, que la calibración del equipo de fotografía utilizado, es ligeramente imprecisa, de lo anterior, se detectó que el 20% de las fotografías (aquellas marcadas con un asterisco en su lámina respectiva), presentan modestas diferencias del orden del 4% con respecto al tamaño real del ejemplar. Para fines prácticos, aquellas tomas en que esta condición se observó, se consideró que el ejemplar se encuentra a tamaño natural (1:1).

En las Tablas 2, 4, 7, 8, 10-13, 17-19 y 24, se encuentran los datos de los parámetros métricos evaluados en cada uno de los taxa descritos.

El análisis de los ejemplares permite una evaluación objetiva de los resultados obtenidos.

## **Descripción y asignación taxonómica de elementos dentales.**

La descripción sistemática de dientes aislados consistió en la evaluación de un conjunto de rasgos (configuracionales y métricos), que se consideran por diversos autores de valor taxonómico para la determinación de géneros y especies de équidos (Osborn, 1918; Stirton, 1941; Downs, 1961; MacFadden, 1984a). La nomenclatura dental es de MacFadden (1984b) [Figura 3].

Para una mayor definición de los rasgos configuracionales reconocidos en la superficie oclusal dental, se utilizó una lupa con un aumento de 2.5X y un microscopio estereoscópico estativo marca Olympus, con oculares X10 y un objetivo "Zoom" de X0.75-X6.4.

En el caso de los parámetros métricos, las medidas se tomaron con un vernier calibrador graduado en décimas de milímetro marca Scala.

Infortunadamente no fue posible comparar el material objeto de este estudio con grandes colecciones de museo, por lo que la asignación taxonómica de cada una de las poblaciones reconocidas a una especie en particular se reveló usando como base descripciones originales de diferentes géneros y especies de caballos fósiles, así como ilustraciones (originales y/o copias) de ejemplares tipo, y elementos representativos (dentales y postcraneales) de faunas terciarias de los Estados Unidos.

### **Dentadura superior.**

El material consistió de 55 dientes aislados, una serie dental incompleta putativa con P4-M1, y un fragmento maxilar con serie dental izquierda P2-M2 y serie dental derecha P2-M2 con la mitad anterior del M3.

Los rasgos configuracionales evaluados son los siguientes: curvatura, plicación de las fosetas, forma del protocono, desarrollo del espolón anterior protoconal y forma del plicaballín (Figura 4).

El grado de curvatura se determinó utilizando como base una modificación de la metodología de Downs (1961); en este caso se trazo sobre papel bond una serie de círculos concéntricos de radio conocido separados cada 10 mm. El margen posterior de cada diente se hacia corresponder sobre uno de los círculos de la plantilla, de esta forma un radio de

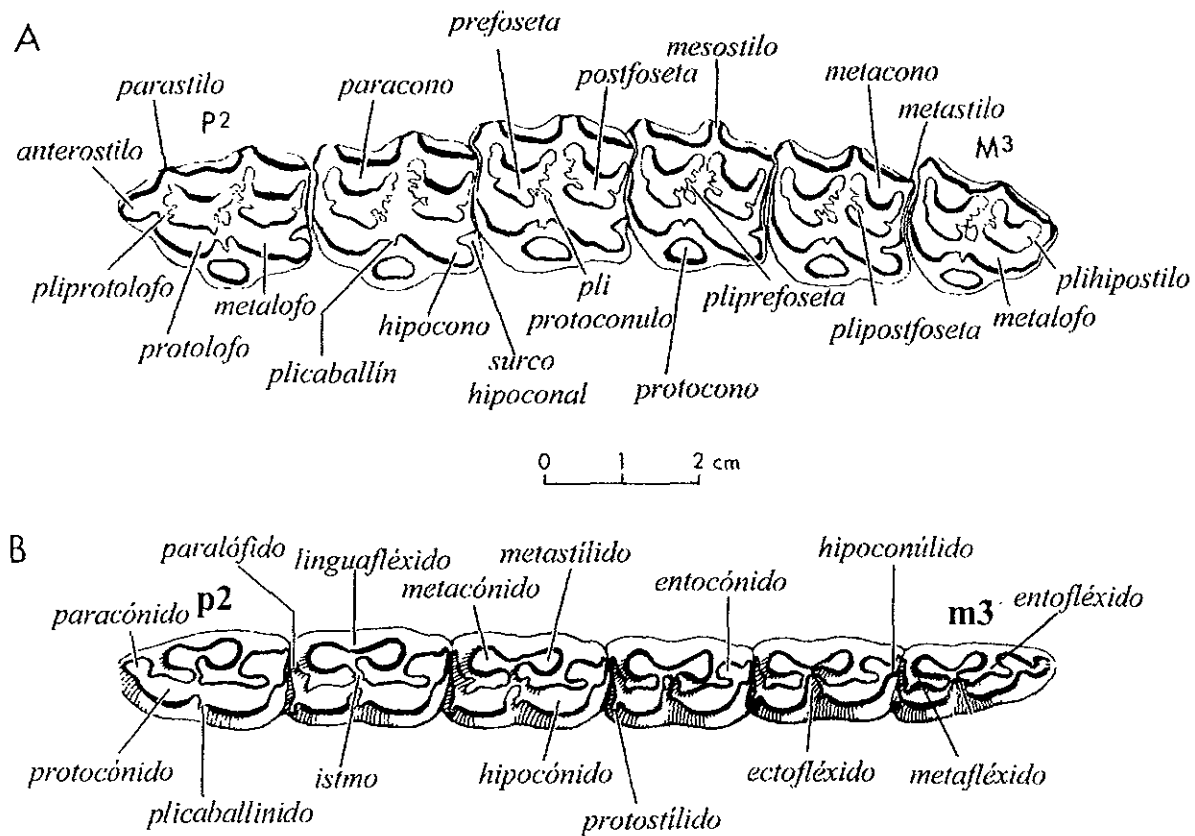


Figura 3. Nomenclatura dental utilizada en el presente estudio. A. Dentadura superior P2 a M3. B. Dentadura inferior p2 a m3 (Modificado de MacFadden, 1984b).

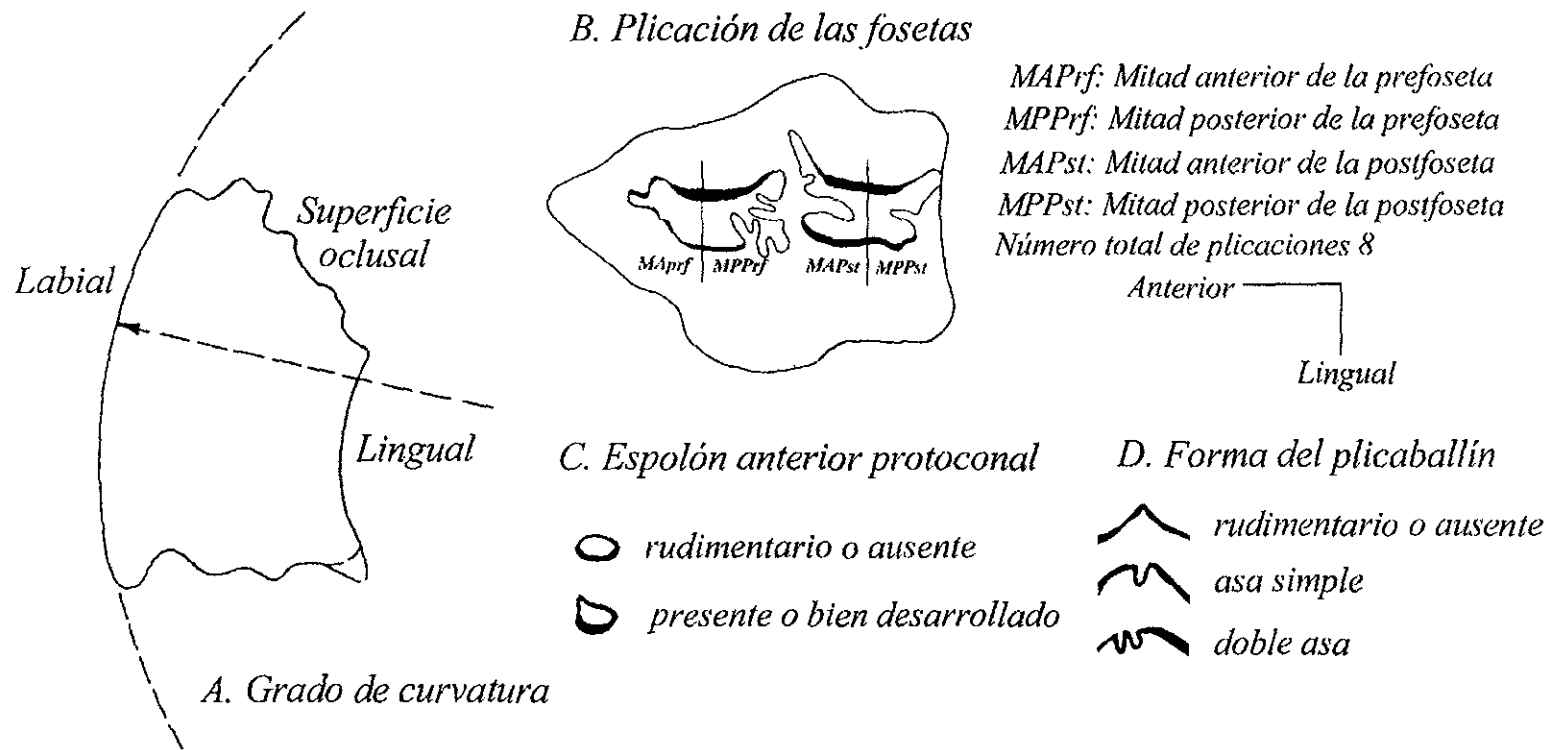


Figura 4. Parámetros configuracionales evaluados en la dentadura superior (A modificado de Downs, 1961; B a D modificado de MacFadden, 1984b).

curvatura (RC) fue derivado. De manera arbitraria se determinaron los siguientes grados de curvatura:

- Fuertemente curvo: RC de 10-40 mm.
- Moderadamente curvo: RC de 50-70 mm.
- Ligeramente curvo a recto: RC > 80 mm.

La complejidad y número de plicaciones en las fosetas también fue valorado; el número total de plicaciones se calculó sumando las que se desarrollaban sobre la mitad anterior de la prefoseta, mitad posterior de la prefoseta, mitad anterior de la postfoseta y mitad posterior de la postfoseta (Figura 4).

Otro rasgo considerado fue el desarrollo del espolón anterior protoconal; la nomenclatura utilizada es una combinación de las propuestas por Downs (1961) y MacFadden (1984b), e incluye las siguientes categorías: (1) rudimentario o ausente, (2) presente o bien desarrollado (Figura 4).

La nomenclatura utilizada para la forma del plicaballín es la de MacFadden (1984b), e incluye tres categorías: (1) ausente, (2) asa simple y (3) doble asa (Figura 4).

La forma del protocono fue expresada de manera geométrica utilizando como base la relación entre la longitud anteroposterior y anchura transversa de dicha estructura (LAPP<sub>r</sub>/ATP<sub>r</sub>). Se distinguieron seis formas diferentes de protocono:

- Redondeado: protocono cuya LAP=AT.
- Subredondeado: El protocono es 15-15% más largo que ancho.
- Subovoidal: El protocono es 20-30% más largo que ancho.
- Ovoidal: El protocono es 35-50% más largo que ancho.
- Ovoidal elongado: El protocono es 55-70% más largo que ancho.
- Elongado: El protocono es 75% o más largo que ancho.

Los parámetros métricos valorados fueron los siguientes (Figura 5):

- Altura de la corona (AC).- medida a lo largo del mesostilo desde el ápice del mismo hasta donde termina el esmalte, excluyendo a la raíz.
- Longitud anteroposterior (LAP).- medida desde la parte más interna del esmalte del anterostilo (en P2) o parastilo, a la parte más posterior del esmalte sobre el borde posterior del diente.

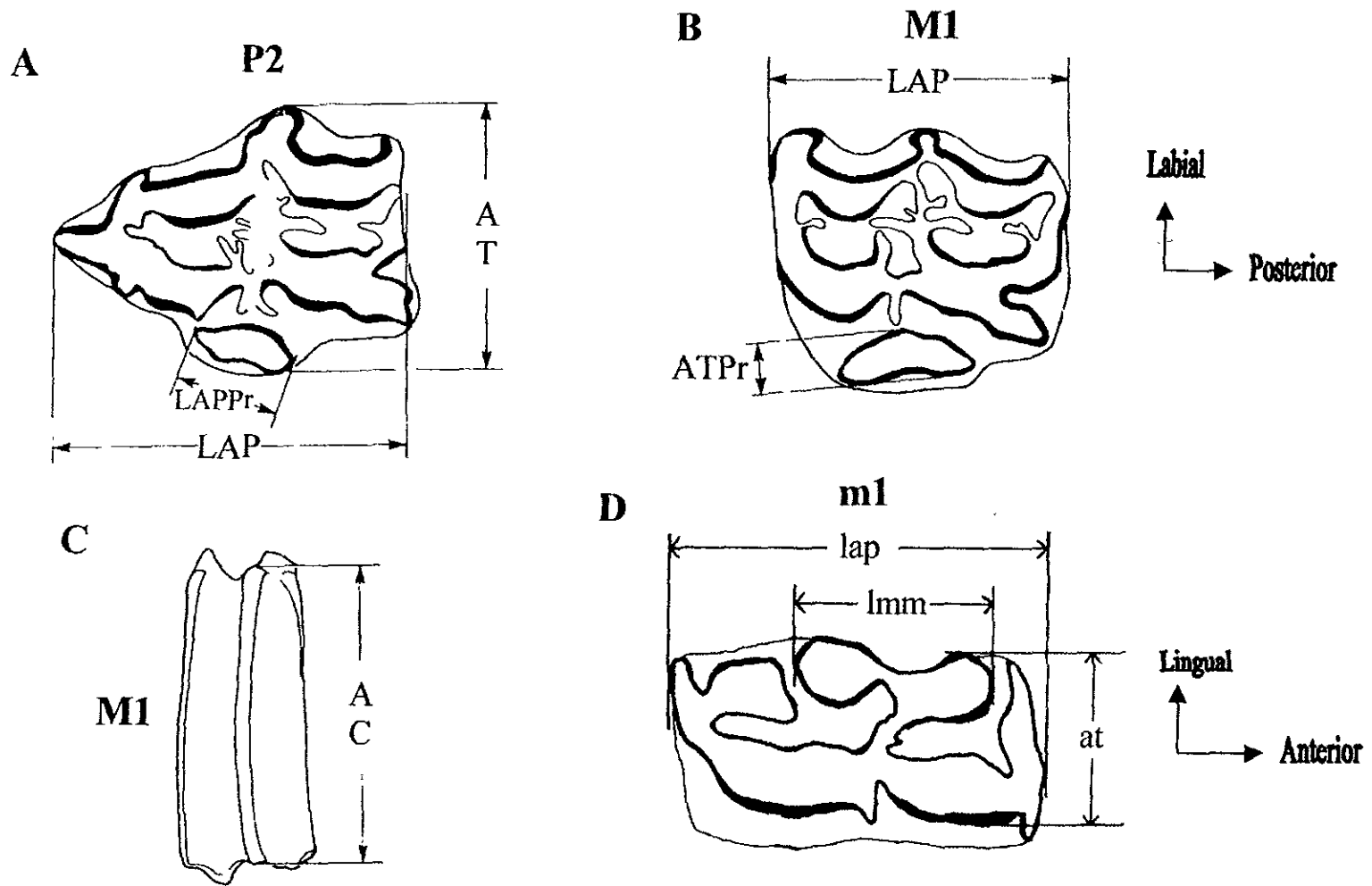


Figura 5. Parámetros métricos evaluados en la dentadura superior (A-C), e inferior (D) [A-C modificado de MacFadden, 1984b; D modificado de Hulbert, 1988]

-Anchura transversa (AT).- medida desde la parte más labial del mesostilo a la parte más lingual del protocono.

- Longitud anteroposterior del protocono (LAPPr).- se refiere a la longitud máxima del protocono excluyendo el espolón a la conexión al protolofa.

- Anchura transversa del protocono (ATPr).- medida tomada perpendicular a LAPPr.

La relación entre la altura de la corona y longitud anteroposterior para M1 sin desgastar o ligeramente desgastado, fue utilizada para determinar el Índice de Hipsodoncia (IH), siguiendo el esquema de MacFadden (1992), donde  $IH = ACM1/LAPM1$ .

Durante el Mioceno, uno de los rasgos dentales que evolucionó muy rápidamente dentro de los equinos norteamericanos en comparación a otros, fue la altura de la corona (MacFadden, 1988); los primeros équidos hipsodontes *Parahippus leonensis* y *Merychippus gunteri* aparecieron durante el Hemingfordiano Tardío-Barstoviano Temprano, hace aproximadamente 16-18 Ma (Hulbert, 1988; MacFadden, 1988; MacFadden *et al.*, 1991).

*Merychippus* representa uno de los primeros géneros hipsodontes con especies cuyo índice de hipsodoncia fluctúa generalmente entre 1.0-1.5. Por su parte, la mayoría de los géneros de équidos más avanzados del Mioceno Tardío como *Pliohippus*, *Calippus*, *Neohipparion*, *Nannipus*, entre otros, muestran un grado de hipsodoncia que varía entre 2.0-3.0 (Figura 6).

Con base en lo anterior, se distinguieron de manera arbitraria las siguientes categorías de hipsodoncia:

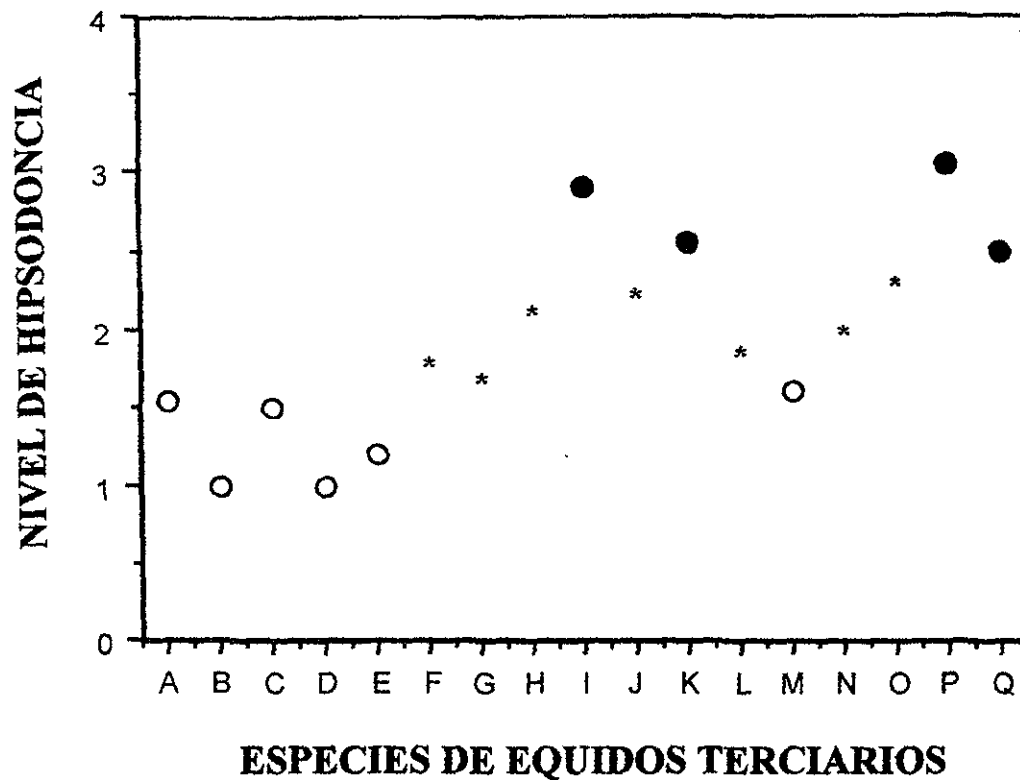
Subhipsodonte.- Dientes con un IH que varía de 1.0 a 1.6.

Mesohipsodonte.- Dientes con un IH que varía de 1.7 a 2.4.

Suprahipsodonte.- Dientes con un  $IH \geq 2.5$ .

Con la finalidad de realizar una identificación más objetiva, los dientes fueron comparados considerando su grado de desgaste y posición, en vista de la enorme variabilidad morfológica dental existente dentro de una misma especie causada por los factores antes mencionados (Lance, 1950).





- Subhipsodonte
- \* Mesohipsodonte
- Suprahipsodonte

Figura 6. Índice de hipsodancia desarrollado en diferentes especies de équidos terciarios. A. *Merychippus gunteri*, B. *M. primus*, C. *M. severus* (= *M. isonesus*), D. *M. insignis*, E. *M. goorisi*, F. *M. coloradense*, G. *M. californicus*, H. *Hipparion tehonense*, I. *Neohipparion eurystyle*, J. *N. trampasense*, K. *Nannippus* cf. *N. ingenum*, L. *N. minor*, M. *Cormohipparion occidentale*, N. *Protohippus simus*, O. *Calippus proplacidus*, P. *C. regulus*, Q. *Dinohippus leidymanus*.

Para determinar el grado de desgaste, se utilizó el diente de mayor altura de la corona, como indicador de la altura inicial o no desgastada, a la que se designó AC original, y se propusieron las siguientes categorías:

- Sin desgaste o ligeramente desgastado: cuando el diente presenta más del 75% de la AC original ( $AC > 38$  mm).

- Submoderadamente desgastado: cuando el diente presenta menos del 75% y más del 50% de la AC original ( $38 \leq AC \leq 25$  mm).

- Moderadamente desgastado: cuando el diente presenta menos del 50% y más del 25% de la AC original ( $25 \leq AC \leq 13$  mm).

- Fuertemente desgastado: cuando el diente presenta menos del 25% de la AC original ( $AC < 13$  mm).

Finalmente, para observar el cambio en las estructuras desarrolladas sobre la superficie oclusal (plicación de las fosetas, forma del protocono, conexión del protocono, *et. cet.*) a medida que el diente se desgasta, se siguió la siguiente metodología: realización de cortes transversales cada 10 mm de separación, a algunos ejemplares dentales sin desgastar o ligeramente desgastados. Para conservar el registro de cada uno de ellos, se fotografiaron y elaboró el respectivo duplicado en yeso cerámico y/o resina sintética.

### **Dentadura inferior.**

El material consistió de 16 dientes aislados, una serie dental incompleta putativa de p4-m2, un fragmento mandibular izquierdo con p4-m2, fragmento mandibular derecho con p3-m2 pertenecientes a un mismo individuo.

Los rasgos del patrón del esmalte seleccionados, son considerados por diversos autores de valor taxonómico (v. gr. Stirton, 1941; MacFadden, 1984b, Hulbert, 1988), e incluyen: metacónido-metastilido, paralófidio, hipoconúlido, entocónido, metafléxido-entofléxido, protostilido y plicaballínido (Figura 3).

Los parámetros métricos utilizados son los de Hulbert (1988) [Figura 5]:

- Altura de la corona (ac).- medida de la superficie oclusal a la base de la corona a lo largo del metacónido.

- Longitud anteroposterior (lap).- medida del paralófidio al hipoconúlido.

- Anchura transversa (at).- medida del protocónido al metacónido.

- Longitud metacónido-metastílido (Imm).- longitud del punto más anterior del metacónido a el punto más posterior de el metastílido.

El grado de desgaste fue determinado usando la metodología propuesta para la dentadura superior.

### **Descripción y asignación taxonómica de elementos postcraneales.**

El material consistió de 31 elementos postcraneales, todos forman parte del esqueleto apendicular (astrágalos, calcáneos, metapodios, falanges, así como fragmentos de tibia y radio), la identificación osteológica se realizó tomando como base el esqueleto de un caballo reciente (*Equus caballus*).

Los datos y parámetros evaluados varían de acuerdo al hueso de que se tratase (Figuras 7-8). A continuación se describen para cada uno de ellos:

#### **Tibia.**

Longitud distal .- Medida de la parte más anterior a la más posterior de la tibia.

Anchura distal .- Medida del maleolo lateral al maleolo medial.

#### **Calcáneo.**

Longitud máxima.- Medida del extremo proximal al distal del cuerpo del calcáneo.

Longitud proximal.- Medida de la porción anterior a la posterior de la tuberosidad del calcáneo.

Anchura proximal.- Medida de la pared lateral a la mesial de la tuberosidad del calcáneo.

Anchura máxima.- Medida de la pared mesial del sustentáculo del talón a la pared lateral del cuerpo del calcáneo.

Longitud anteroposterior máxima.- Medida de la pared anterior del sustentáculo del talón a la pared posterior del cuerpo del calcáneo.

#### **Astrágalo.**

Longitud máxima.- Medida de la porción proximal de la troclea medial a la faceta navicular.

Anchura troclear.- Medida a través de la troclea.

Anchura distal.- Medida de la tuberosidad distal a la parte externa donde inicia la faceta para el cuarto tarsiano.

### **Tarsianos.**

Longitud máxima.- Medida del borde anterior al extremo más posterior del elemento.

Anchura máxima.- Medida del borde medial al extremo más externo del elemento.

### **Metapodio III.**

Anchura transversa.- Medida de la pared lateral a la mesial de la diáfisis.

Longitud anteroposterior.- Medida de la pared anterior a la posterior de la diáfisis.

Anchura distal.- Medida del cóndilo externo al interno.

Altura.- Medida a lo largo de la cresta sagital.

### **Metapodios laterales II y IV.**

Longitud proximal.- Medida del borde anterior de la cabeza al extremo posterior de la misma.

Anchura proximal.- Medida del borde lateral de la cabeza al borde mesial de la misma.

### **Falange I.**

Longitud máxima.- Medida del extremo proximal al distal del cuerpo de la falange.

Anchura proximal.- Medida de la tuberosidad medial a la tuberosidad lateral.

Anchura distal.- Medida del cóndilo externo al cóndilo interno.

### **Falange II.**

Longitud.- Medida del extremo proximal al extremo distal.

Longitud proximal.- Medida del extremo más lateral al extremo más mesial.

Altura.- Medida del borde palmar al centro del borde dorsal.

### **Falange III.**

Longitud anteroposterior.- Medida del borde distal a la faceta articular para el sesamoideo.

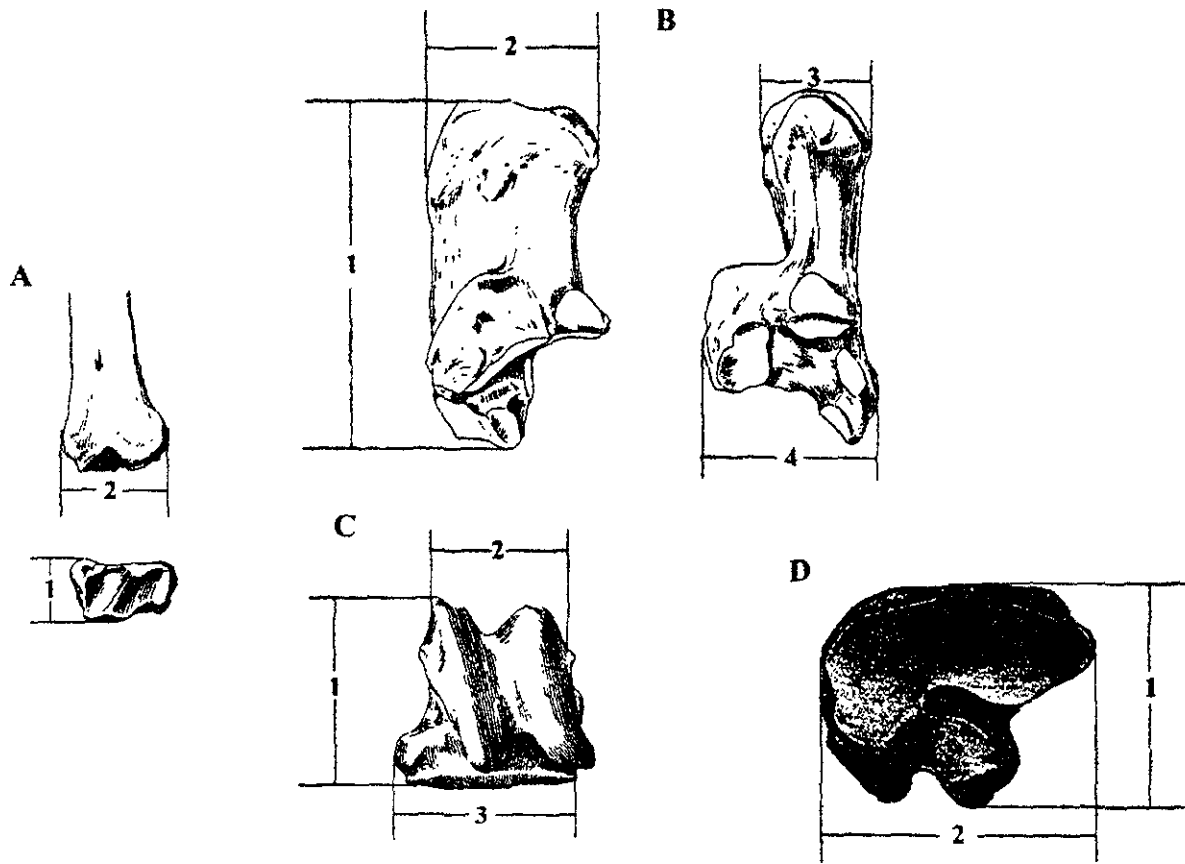


Figura 7. Medidas de los elementos apendiculares I. A. Tibia: 1. Anchura distal, 2. Longitud distal; B. Calcáneo: 1. Longitud máxima, 2. Longitud proximal, 3. Anchura proximal, 4. Anchura máxima; C. Astrágalo: 1. Longitud máxima, 2. Anchura troclear, 3. Anchura distal; D. Tarsiano: 1. Longitud máxima, 2. Anchura máxima (A-C modificado de Schimid, 1972; D. Modificado de Sisson, 1959).

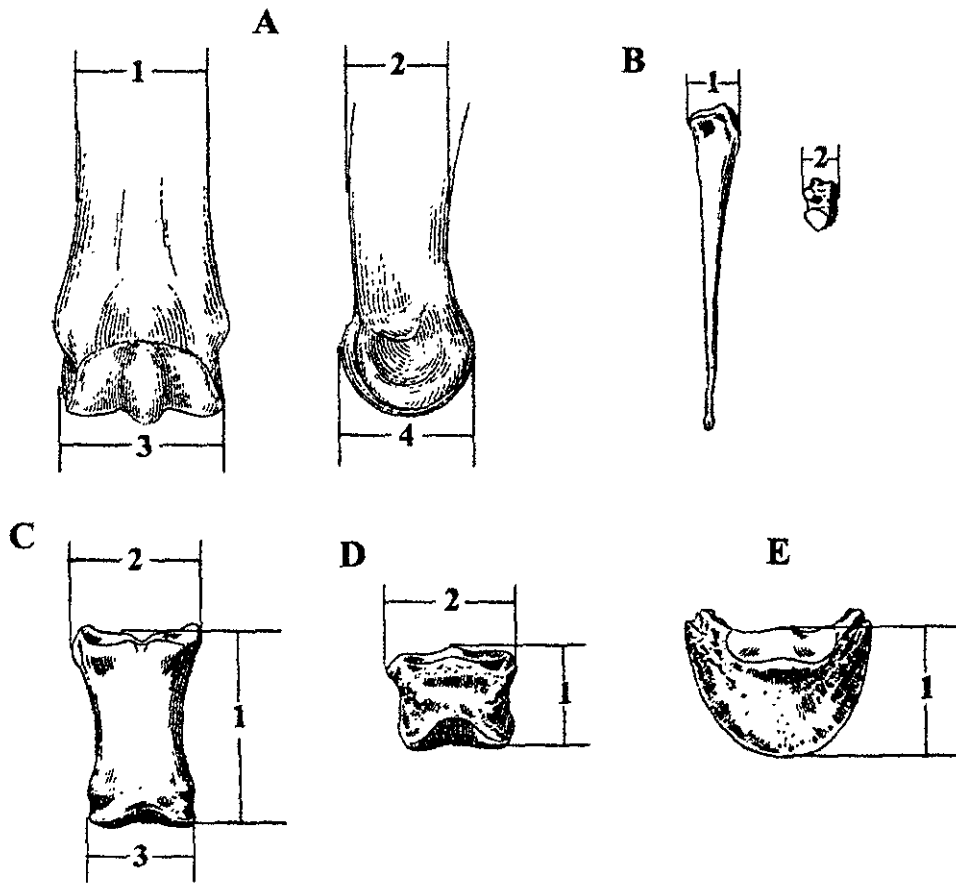


Figura 8. Medidas de los elementos apendiculares II. **A.** Metapodio III: 1. Anchura transversa, 2. Longitud anteroposterior, 3. Anchura distal, 4. Altura; **B.** Metapodio Lateral: 1. Longitud proximal, 2. Anchura proximal; **C.** Falange I: 1. Longitud, 2. Anchura proximal, 3. Anchura distal; **D.** Falange II: 1. Longitud, 2. Anchura proxima; **E.** Falange III: 1. Longitud anteroposterior (A. Modificado de MacFadden, 1992; B-E modificado de Schimd, 1972).

La asignación de cada uno de los elementos postcraneales a un taxón en particular, se basó tomando en consideración su tamaño y proporciones.

En el caso de los fragmentos metapodiales, el desarrollo de las superficies articulares para los metapodios II y IV, así como el de la cresta sagital y posición de los procesos laterales, fueron rasgos configuracionales que se utilizaron para determinar su asignación taxonómica.

### **Trabajo de Campo.**

La temporada de campo en las áreas Matatlán y Nejapa, se llevó a cabo del 28 de Abril al 04 de Mayo de 1997. El trabajo consistió en la visita y prospección de las localidades vertebradofosilíferas previamente reconocidas, así como en la búsqueda de nuevos sitios promisorios (zonas de malpais o "badlands"), donde la presencia de restos fósiles fuera probable.

Para detectar la presencia de fósiles, se llevo a cabo una observación minuciosa de los estratos portadores, comenzando de la parte basal del cuerpo de roca hasta llegar a la cima. La mayoría de los fósiles se encontraron aflorando en la superficie, por lo tanto, sólo fue suficiente recogerlos con la mano o liberarlos con la ayuda de un picahielo cuando se presentaban ligeramente embebidos en el sedimento. Todo el material colectado, se envolvió en papel higiénico para su protección, y se guardó en bolsas de plástico sobre la cual con marcador indeleble se anotaban los respectivos datos de campo (localidad, nombre del colector y número de identificación provisional).

En el caso de fósiles recolectados *in situ*, el procedimiento de liberación se describe a continuación: primero se endureció con resina sintética aquella parte del fósil que se encontraba aflorando. Posteriormente, con la ayuda de brochas se descubrió el ejemplar; en caso de que fueran reveladas más partes, estas fueron endurecidas para evitar su rompimiento. Una vez descubierto por completo el fósil, se procedió a construir con la ayuda de pico y martillo un pequeño pedestal, golpeando hacia afuera y en diagonal a unos 15 cm de distancia del material, para evitar el fracturamiento del bloque a liberar.

Posteriormente, se limpió y cubrió con un aislante el elemento a extraer, después se envolvió con vendas de yeso que constituirían una férula. Finalmente, cuando la férula se secó por completo, el bloque construido fue levantado con la ayuda de una pala.

La prospección minuciosa para cada una de las áreas de interés, permitió recuperar 17 dientes aislados, un fragmento maxilar, 2 fragmentos mandibulares, y 12 elementos postcraneales.

### **Algunas consideraciones sobre la asignación taxonómica de los elementos estudiados.**

La base de la taxonomía de la Familia Equidae se sustenta en su mayor parte a través de la evaluación de las diferentes odontografías desarrolladas en los diversos grupos de équidos. Esto parece lógico si se considera que los dientes por su constitución material son frecuentemente encontrados en el registro fósil. Actualmente, se ha tratado de usar en la medida posible, una mayor cantidad de caracteres (craneales, dentales y postcraneales), que permitan construir sistemas de clasificación que reflejen con mayor precisión las relaciones de ancestría-descendencia (*v. gr.* Hulbert, 1989; Hulbert & MacFadden, 1991). Sin embargo, los rasgos dentales siguen constituyendo una parte fundamental en la sistemática de los équidos.

Los primeros estudios taxonómicos de este grupo de vertebrados, se basaban principalmente en la morfología del patrón del esmalte de la dentadura superior (Leidy, 1869; Gidley, 1901, 1907; Osborn, 1918; Bode, 1935, Cooke, 1950, Quinn, 1955, Downs, 1956, 1961; Webb, 1969), mientras que los dientes inferiores raramente se tomaban en consideración, aunque eventualmente de acuerdo a criterio del investigador y disponibilidad de material, se evaluaban para la discriminación y asignación taxonómica de algunas especies de équidos (McGrew, 1944; Lance, 1950). Por otra parte, en muchos de estos trabajos (*v. gr.* Osborn, 1918), la morfología de la fosa dorsal preorbital representaba un rasgo particularmente importante para el reconocimiento a nivel generico. Esta característica junto con la odontografía, comenzaron a ser ampliamente utilizadas por diversos investigadores para elucidar parte de la sistemática actual de los Equidae (Skinner & MacFadden, 1977; Benett, 1980; MacFadden, 1984a, 1984b; Hulbert, 1988; Hulbert & MacFadden, 1991).

Aún cuando se ha tratado de utilizar en la medida posible un mayor complejo de caracteres para revelar la identidad taxonómica de una especie de équido en particular, la sistemática de la Familia Equidae se sigue basando prácticamente en las diferencias morfológicas observadas en la dentadura superior. Cabe señalar, que diferentes morfologías no siempre implican diferentes especies, resultado de la variación sexual, intraespecífica y ontogenética existentes en una población. En un principio, estos factores no fueron contemplados en muchas de las asignaciones específicas de caballos fósiles, lo que trajo como consecuencia que una gran cantidad de linajes de équidos se hayan descrito a principios de siglo (*v. gr.* Leidy, 1869, Gidley, 1907, Osborn, 1918).



La disponibilidad de una mayor cantidad de ejemplares y la valoración de dichas variables redujo drásticamente el número de especies, así como también se obtuvo un mayor conocimiento de aquellas que quedaron formalmente definidas. Un ejemplo ilustrativo es el caso de *Merychippus* que en un principio incluía alrededor de 50 especies (Hulbert, 1989); ahora se sabe que no hay más de 15 especies del grado merychippine (Hulbert & MacFadden, 1991), lo que implica una reducción de aproximadamente el 74% de especies.

Los hechos antes expuestos indican que: (1) los parámetros configuracionales y métricos de la dentadura superior siguen constituyendo una parte fundamental en la asignación taxonómica de caballos fósiles, (2) la sistemática actual de la Familia Equidae se construye con base en el uso de muchos rasgos (craneales, dentales y postcraneales), lo que resulta en una filogenia que trata de establecer de manera objetiva las relaciones de ancestría-descendencia de los équidos (MacFadden, 1988), y (3) la valoración del grado de desgaste así como la variación sexual e intraespecífica en una población, minimiza la subjetividad que llega a presentarse cuando se interpretan sucesiones de niveles morfológicos. En el presente estudio, con la finalidad de realizar asignaciones taxonómicas objetivas, se tomaron en cuenta los aspectos antes mencionados en la medida en que el material recuperado lo permitió.

La paleontología sistemática se basó fundamentalmente en interpretaciones de tipo odontográfico, debido a que la mayor parte del material estudiado corresponde a elementos dentales.

### **Abreviaturas.**

Las abreviaturas utilizadas son las siguientes:

#### **Generales.**

C: canino.

Incs.: incisivo.

P/p: premolar superior/inferior.

M/m: molar superior/inferior.

Ma: Millones de años.

No. Cat.: Número de Catalogo.

Posc : Posición del diente en la serie dental.

D: derecho.

I: izquierdo.

Loc.: Localidad.

Lám.: Lámina.

Fig.: Figura.

RG: rango geocronológico.

### **Estadísticas.**

n: tamaño de muestra.

$\bar{x}$ : media muestral.

s: desviación estandar.

RO: rango observado.

P: nivel de probabilidad.

### **Dentales**

AC/ac: altura de la corona dentadura superior/inferior.

LAP/lap: longitud anteroposterior dentadura superior/inferior.

AT/at: anchura transversa dentadura superior/inferior.

LAPPr: longitud anteroposterior del protocono (sólo en la dentadura superior).

ATPr: anchura transversa del protocono (sólo en la dentadura superior).

lmm: longitud metacónido-metastílido (sólo en la dentadura inferior).

R1/r1: proporción dental entre longitud y anchura en la dentadura superior/inferior.

R2: proporción dental entre la longitud anteroposterior y anchura transversa del protocono (sólo en la dentadura superior).

IH: índice de hipsodoncia.

### **Otras.**

FV(Año)-(Número)- Número de catálogo de Campo asignado por el Dr. Ismael Ferrusquía Villafranca.

### **Instituciones.**

AMNH- American Museum of Natural History, New York (Museo Americano de Historia Natural, Nueva York).

ANSP- Academy of Natural Sciences, Philadelphia (Academia de Ciencias Naturales, Filadelfia).

BEG- Bureau of Economic Geology, University of Texas, Austin (Departamento del Gobierno de Geología Económica, Universidad de Texas, Austin).

F: AM- Frick Collection albergada en AMNH.

IGM- Museo de Paleontología, Instituto de Geología de la UNAM.

TMM- Texas Memorial Museum, University of Texas, Austin (Museo Memorial de Texas, Universidad de Texas, Austin).

UCMP- University of California Museum of Paleontology, Berkeley (Museo de Paleontología de la Universidad de California, Berkeley).

## **MARCO GEOGRÁFICO Y GEOLÓGICO DE LAS ÁREAS DE ESTUDIO.**

El material fósil objeto de este estudio procede de localidades vertebradofosilíferas mesomiocénicas reconocidas en dos áreas del Estado de Oaxaca, denominadas aquí: Área Matatlán, ubicada en la porción suroriental del Valle de Oaxaca, y Área Nejapa en la región occidental del Istmo de Tehuantepec (Figura 2). La descripción geológica presentada sucintamente a continuación, procede de los informes inéditos y publicaciones de Ferrusquía-Villafranca, como se mencionó en la Metodología

### **ÁREA MATATLAN, MIOCENO MEDIO (BARSTOVIANO MEDIO), ESTADO DE OAXACA.**

#### **Marco Geográfico.**

##### **Localización y acceso.**

El área se reconoce con el nombre de Tlacolula-Mitla-Matatlán, ubicada en la porción suroriental del Valle de Oaxaca, parte central del estado entre los 16°50'-17°00' Lat. N y los 96°15'-96°30' Long. W. Tiene forma rectangular con su lado mayor en sentido este-oeste, mide 26.75 km de largo por 18.5 km de ancho lo que corresponde a una extensión de aproximadamente 494.78 km<sup>2</sup> (Figura 9). Administrativo-políticamente incluye a los municipios de Díaz Ordaz (porción septentrional), San Pablo Villa de Mitla (porción centroseptentrional), Lorenzo

Albarradas (parte nororiental), San Juan del Río (rincon centroriental), San Dionisio Ocotepec y Santiago Matatlán (ubicados en la porción suroriental), San Bartolomé Quialana y San Lucas Quiavini (región suroccidental), y Tlacolula de Matamoros (porción noroccidental, central y rincon suroriental).

La Carretera Federal 190 (Carretera Panamericana), tramo Oaxaca-Tehuantepec entre los kilómetros 30 y 53 es la principal vía de acceso y recorre al área en dirección noroeste-sureste. Aproximadamente del km 42.8 de la carretera antes mencionada se encuentra un camino pavimentado que llega hasta San Pablo Villa de Mitla; a partir de ahí, se desprenden dos caminos de terracería, el más corto hacia el sureste comunica con Xaagá, mientras que el más largo que se dirige hacia el este conecta con San Lorenzo Albarradas y el sitio de recreo Manantial Hierve el Agua.

De Tlacolula de Matamoros sale hacia el norte un camino pavimentado que se bifurca para comunicar con Santa Ana del Valle y Díaz Ordaz, y hacia el sur caminos de terracería unen a la primera población con San Bartolomé Quialana y San Lucas Quiavini. Santiago Matatlán se encuentra en el costado oeste de la vía de acceso principal entre los kilómetros 48 y 49, esta entidad se comunica con San Dionisio Ocotepec al través de un camino de terracería.

### **Población y Cultura.**

El principal centro urbano del área es la población Tlacolula de Matamoros, que es el sitio donde se desarrolla la actividad económica. Otros poblados importantes son San Pablo Villa de Mitla, asiento del complejo arqueológico Mitla un importante atractivo turístico; y Matatlán donde se encuentran importantes destilerías de mezcal. Se estima que aproximadamente unas 20 a 25 000 personas habitan el área.

Las actividades económicas del área incluyen la agricultura, el comercio, el turismo y la artesanía. La ganadería y la explotación forestal se encuentran menos desarrolladas. En lo que respecta a la educación, las escuelas primarias se encuentran en la mayoría de los poblados, las secundarias en los principales y preparatorias y escuelas técnicas de nivel medio solamente en Tlacolula de Matamoros.

### **Rasgos Geomórficos e Hidrográficos.**

El Área Tlacolula-Mitla-Matatlán se encuentra en la Subprovincia Tierras Altas de Oaxaca y Puebla, subdivisión mayor de la Provincia Fisiográfica y Morfotectónica Sierra Madre del Sur

(Ferrusquía-Villafranca, 1993). Incluye además a las infraprovincias Los Valles Centrales conocida localmente como El Valle que ocupa las porciones central y suroccidental, y la Sierra de Juárez, en la región nororiental. El Valle representa la prolongación suroriental del Valle de Oaxaca que se cierra en Matatlán y en la Subárea Mitla-Xaagá al través de una extensión meridional de la Sierra de Juárez.

El geomorfo montañoso es variable y abrupto en vista del amplio espectro altitudinal que se desarrolla en el área, en la porción nororiental va de los 1, 200 a los 2, 800 msnm en una distancia horizontal de aproximadamente 19 kms, mientras que para las regiones central y centroseptentrional va de 1, 700 a 2, 800 msnm en sólo 6 kms. La zona más baja del área corresponde a El Valle, delimitado por la cota de los 1, 800.

El recurso hidrográfico principal es el Río Tlacolula, afluente del Río Atoyac de Oaxaca, fluye en sentido este a oeste y cruza el área en su porción central, presenta una extensa red de drenaje dendrítico. Los afluentes principales son el Río Seco de Tlacolula, el Río Seco de Matatlán y el Arroyo la Fortaleza al oeste de Mitla.

#### **Clima y Biota.**

Con base en la Carta Climática México (INEGI e Igf., 1970a), en el área predomina un clima lluvioso de latitud media Cw. En la porción suroccidental es C(w<sup>o</sup>)(w)a(i')g, ligeramente más cálido y seco que en la región de la Sierra de Juárez que es C(w'2)b(i')g; la zona de El Valle tiene un clima tipo estepario, cálido con invierno seco y otoño con pocas lluvias BS<sub>1</sub>(w'')(w)(i)g, mientras que en la porción suroriental es (A)C(w'')(w)ig, tropical lluvioso de latitud media.

La Carta México del Uso del Suelo y Vegetación (INEGI, 1985), indica que las vegetaciones dominantes para el área son la Selva Baja Caducifolia en El Valle y el Bosque de Pino-Encino para las serranías aledañas, los cuales han sido considerablemente afectadas por la actividad humana; la única vegetación natural que ha sobrevivido es el matorral de agave, especialmente en Matatlán y en la Sierra de Quiavini-San Dionisio.

En lo que respecta a la vertebradofauna, los mamíferos se encuentran representados por animales de talla pequeña como roedores, lagomorfos y quirópteros. La avifauna es más diversa e incluye especies frugívoras, granívoras, insectívoras y rapaces. La herpetofauna ocupa los habitats menos perturbados de las sierras y presenta una diversidad intermedia entre la avifauna y

mastofauna. La ictiofauna es sumamente escasa y se encuentra restringida a cauces con agua a lo largo de todo el año.

Tanto la vegetación como la fauna desarrolladas en el área tienen afinidades biogeográficas principalmente neotropicales.

## **Marco Geológico.**

### **Estratigrafía.**

Trabajos geológicos que traten del Área Tlacolula-Mitla-Matatlán son sumamente escasos y la mayoría de ellos describen de manera muy general la geología de la zona (Barrera, 1946; Salas, 1949; Pesquera & Martínez, 1956; Olivas, 1956; Ferrusquía-Villafranca, 1990a), sólo en Ferrusquía-Villafranca (1990b) se describe en detalle la geología Cenozoica del área. Por lo anterior, las interpretaciones propuestas en el reporte antes mencionado son esencialmente la base utilizada en la presente investigación.

### **Basamento Precenozoico.**

La secuencia precenozoica incluye cuerpos litoestratigráficos formados por calizas y calcarenitas deformadas de edad cretácica, ubicados en las porciones suroccidental y oriental del área con una extensión de 130.26 kms<sup>2</sup> (=26.32%) aproximadamente (Figura 9). Esta unidad incluye una Secuencia Cretácica Semidiferenciada integrada por una Subunidad ?Aptiana y una Subunidad ?Cenomaniana.

La Subunidad Aptiana se encuentra principalmente en la porción suroriental del área, aunque también aflora un pequeño cuerpo en la parte suroccidental que en conjunto ocupan una superficie de 91.9 kms<sup>2</sup> (=18.91%), su color varía de pardo amarillento pálido a anaranjado grisáceo; en muestras frescas va de gris oliváceo claro a gris parduzco claro o gris oliváceo claro. Está constituida por calizas micríticas, oomicríticas peletíferas y no peletíferas de bajo contenido fosilífero y sedimentos terrígenos escasos, intercaladas por calcarenitas que incluyen margas lutíticas a arenosas finas deleznable y cuarzo y arcilla como los terrígenos principales. Presenta en general una estratificación de mediana a gruesa, con extenso fracturamiento que es perpendicular al plano de los estratos y un espesor estimado de 500-600 m (Figura 10).

Estructuralmente, se encuentra de moderada a intensamente plegada, con inclinaciones que varían de 25°-45°, pero que no muestran una distribución definida que indique algún sistema de estructuras dominantes. Está afectada por dos sistemas de fracturas y fallas, el primero donde predominan las fracturas tiene una disposición aproximada de N60°W-S60°E, y el segundo donde las fallas son típicas es perpendicular al primero.

La presencia de los microfósiles *Nannoconus steinmani* y *Globigerinoides ferrealensis* sugieren una edad Aptiana. Las relaciones estratigráficas de este cuerpo de roca indican que es la unidad más antigua, dado que su contacto inferior no aflora y se encuentra sobreyacida discordantemente por la secuencia cenozoica como se presenta en Manantial Hierve el Agua, además, al sur de Quiavini parece subyacer concordantemente a la Subunidad ?Cenomaniana.

La Subunidad ?Cenomaniana aflora en el rincón suroccidental del área ocupa una superficie de 38.37 kms<sup>2</sup> (=7.41%). Está constituida por calizas micríticas pobremente fosilíferas de color gris oscuro a oliváceo que intemperiza a gris rosáceo o anaranjado muy pálido, frecuentemente se encuentran nódulos o capas de pedernal pardo muy oscuro a negro. La estratificación va de mediana a gruesa y el espesor estimado es de unos 120-150 m (Figura 10).

Estructuralmente se presenta un homoclinal dirigido N45°W-S45°E con una inclinación nororiental que varía de 20-35°. Dicha estructura se encuentra cortada por un sistema de fracturas perpendiculares a ella.

La presencia de los microfósiles *Pithonella ovalis* y *Hedbergella planispira*, así como una aparente subyacencia concordante con la Subunidad ?Aptiana observada en Quiavini, sugieren una edad posterior a esta última, por lo que se asigna tentativamente al ?Cenomaniano.

### **Eratema Cenozoico.**

La secuencia cenozoica ocupa la mayor parte del área, cubre una extensión de aproximadamente 363.91 kms<sup>2</sup> (=73.53%), se encuentra representada en las cuestas de las sierras de Juárez y Quiavini, así como en la extensión suroriental del Valle de Oaxaca (Figura 9). El Sistema Terciario incluye a la Toba Mitla, una Unidad Informal Afanítico-Porfirítica (=Unidad Informal Tlacolula), la Formación Matatlán y una Unidad Informal Conglomerática; mientras que el Sistema Cuaternario está formado por depósitos aluviales, coluviales y suelos.

### **Sistema Terciario.**

Este sistema ocupa parte de las cuestas de las sierras de Juárez y Quiavini, muestra una mayor diversidad en relieve y litología en comparación a los depósitos cuaternarios ubicados en la región de El Valle. Presenta una superficie de 261.19 kms<sup>2</sup>, que corresponden al 52.78% del área total.

**Toba Mitla.-** Esta unidad incluye a todos aquellos cuerpos tobacéos presentes en el área (Ferrusquía-Villafranca, 1990b), los cuales fueron previamente reconocidos (Barrera, 1956; Pesquera & Martínez, 1946; Wilson & Clabaugh, 1970), pero no incluidos en un concepto estratigráfico-taxonómico.

Esta unidad aflora en las partes central y nororiental del área, en las cuestas meridionales de la Sierra de Juárez, ocupa una extensión de aproximadamente 227.7 kms<sup>2</sup> (=45.8%). Se encuentra expresada en geomorfos de mesetas bajas y alargadas de pendientes suaves que bordean los pequeños valles de Mitla y Matatlán.

La Toba Mitla está constituida por tobas (como su nombre lo indica) félsicas de flujo, cristalo-vitricas a vítrico-cristalinas, de soldamiento variado, con un color que va de gris oliváceo o parduzco a rosa anaranjado e intemperiza a pardo pálido. La estratificación va de mediana a gruesa, ocasionalmente algunos estratos llegan a presentar estratificación cruzada o gradual inversa. El espesor estimado de esta unidad es de 500 a 1000m (Figura 10).

Esta unidad se encuentra integrada por dos miembros informales que se distinguen por sus atributos texturales, grado de soldamiento y espesor. El Miembro Informal Inferior está constituido por tobas de flujo que forman el piso de los vallecitos de Mitla y Matatlán, presenta con más frecuencia variedades tobáceas vítricas y litcovitricas con un soldamiento moderado y espesor estimado de 100-150 m. Por su parte, el Miembro Informal Superior está formado por tobas de flujo que se encuentran por arriba de las que constituyen al Miembro Informal Inferior, las variedades texturales más comunes son la cristalo-vítrica y la vítrico-cristalina con un grado de soldamiento variable y espesor estimado de 500-900 m.

Con base en los atributos texturales (tamaño de las clases de piroclastos y grado de soldamiento principalmente), se propone que la Toba Mitla tuvo un origen piroclástico donde la fuente o fuentes eruptivas no se encontraban ampliamente separadas, así mismo la presencia de pequeños cuerpos subvolcánicos e hipabisales indicarían que la cámara magmática se encontraba



muy próxima al área estudiada. Por otra parte, la relación espesor:extensión que es del orden de 1:100-1:200, sugiere que dicha unidad litoestratigráfica se formó mediante erupciones intermitentes de baja intensidad (Ferrusquía-Villafranca, 1990b).

Estructuralmente, la Toba Mitla se encuentra afectada por cuatro sistemas de fallas y fracturas que se cortan perpendicularmente. El primero limita el borde suroccidental del cuerpo principal, se encuentra formado por fallas y fracturas que tienen una dirección dominante N50°W-S50°E; el segundo tiene una orientación principal N40°E-S40°W y separa a la toba de la Secuencia Cretácica Semidiferenciada. El otro par de sistemas está formado principalmente por fracturas que presentan una orientación N-S y E-W.

Las relaciones estratigráficas de la Toba Mitla con los otros cuerpos de roca son las siguientes, sobreyace discordantemente a la Secuencia Cretácica Semidiferenciada y se encuentra subyacida en discordancia por la Formación Matatlán. En lo que respecta a la edad, el fechamiento radiométrico de muestras del Miembro Informal Superior indican en promedio edades radioisotópicas K-Ar de  $14.3 \pm 0.3$  a  $15.3 \pm 0.3$  Ma (Ferrusquía-Villafranca & McDowell, 1996), que denotan una edad del Mioceno Medio.

**Unidad Informal Afanítico-Porfirítica.-** Esta unidad incluye a un conjunto de cuerpos lávicos e hipabisales de tamaño pequeño a mediano que se encuentran asociados a la Toba Mitla (Figuras 9-10).

Con base en la distribución espacial de los cuerpos que constituyen a esta unidad, ésta fue subdividida en tres subconjuntos geográficamente separados y que se expresan geomórficamente en lomas bajas.

(1) Subconjunto Tlacolula-Santa Ana-Díaz Ordaz.- representado por cuatro cuerpos cuasicirculares de tamaño mediano ubicados al norte del Valle de Tlacolula. Están constituidos por rocas porfiríticas medianas a gruesas altamente intemperizadas de composición mineralógica desconocida, y lávicas de variedad afanítica a finamente porfirítica con textura típicamente fluidal y de composición riolítica a riodacítica. Su coloración varía de pardo pálido, rosa pálido, rojo grisáceo a anaranjado grisáceo que intemperizan rojo grisáceo o pardo amarillento pálido.

(2) Subconjunto Quialana-Quiavini.- incluye tres cuerpos pequeños ovoides situados al sur del Valle de Tlacolula. Están constituidos principalmente por rocas porfiríticas de composición

latítica a andesita latítica de coloración gris oscuro que intemperiza a pardo moderado. Una fracción mucho menor incluye rocas lávicas riodacíticas, así como granito alcalino.

(3) Subconjunto Rancho Corral del Cerro-Albarradas.- integrado por dos cuerpos pequeños aledaños a las entidades que le dan nombre a este subconjunto. Está formado exclusivamente por rocas porfídicas moderada a intensamente alteradas. Aquellas con un menor grado de alteración tienen un color gris oliváceo claro a pardo grisáceo que intemperiza a gris amarillento o a pardo amarillento oscuro. La composición mineralógica de estas rocas es imprecisa debido a que se encuentran muy intemperizadas.

El origen de los cuerpos que incluyen a la Unidad Informal Afanítico-Porfirítica es esencialmente de tipo volcánico. La mayor cantidad de rocas porfíricas en los Subconjuntos Quialana-Quiavini y Rancho Corral del Cerro-Albarradas son indicativas de una mayor profundidad de emplazamiento y condiciones de enfriamiento más lentas.

Estructuralmente, los cuerpos que integran el Subconjunto Tlacolula-Santa Ana- Días Ordaz muestran un alineamiento en una dirección N40°E-S40°W, probablemente asociados a una falla o zonas de fallas. En lo que respecta al Subconjunto Quialana-Quiavini, los cuerpos que lo constituyen forman un arco de aproximadamente 3 kms de longitud que define un círculo virtual de unos 13.5 kms de radio y cuyo centro estaría 45° al suroeste de Quiavini. El último subconjunto muestra un alineamiento en una dirección estructural N84°E-S84°W.

Las relaciones estratigráficas de esta unidad muestran que el Subconjunto Tlacolula-Santa Ana-Días Ordaz tiene contacto exclusivamente con la Toba Mitla, mientras que los otros subconjuntos se relacionan con la Toba y con la Subunidad ?Aptiana.

Con base en la posición estratigráfica de la Unidad Informal Afanítico Porfirítica se determinó de manera indirecta su edad. Los cuerpos relacionados con la Subunidad ?Aptiana son post-cretácicos mientras que el contacto con la Toba Mitla indica coetanidad con esta última.

**Formación Matatlán.-** Incluye a aquellos sedimentos continentales terciarios asociados a tobas (Ferrusquía-Villafranca, 1990b), previamente reconocidos por Pesquera y Martínez (1956) y por Wilson y Clabaugh (1970), pero que no fueron descritos ni discriminados en un contexto taxonómico-estratigráfico.

Esta unidad se encuentra en la porción centromeridional del área formando el fondo del extremo suroriental del Valle de Oaxaca. Tiene una extensión de 26.19 kms<sup>2</sup> (=5.3%) [Figura 9].

La Formación Matatlán está constituida por volcanoclastitas, sedimentitas asociadas así como por arcillitas y tobas interestratificadas a varios niveles. Estas rocas se encuentran alteradas a diferentes grados por la acción del intemperismo y la erosión. El espesor estimado va de 150-200 m (Figura 10).

Las volcanoclastitas constituyen la variedad más común, se encuentran dispuestas en estratos medianos, su coloración varía de pardo amarillento pálido que intemperiza a gris parduzco claro, a gris parduzco claro y gris oliváceo sin cambios de intemperización. Texturalmente es bimodal, una de las modas corresponde a limo con un poco de arcilla y la otra tiene un tamaño de arena fina a mediana. La fracción volcánica original presentaba una composición riolítica, este material piroclástico estuvo expuesto a la intemperización y a la erosión y fue selectivamente redepositado mediante procesos fluvio-lacustres y de movimiento de masas. De esta variedad se recuperaron los ejemplares de vertebrados fósiles.

Las sedimentitas incluyen areniscas y un conglomerado, este último de estratificación gruesa constituido por clastos de tamaño granular a cántico de composición variable (riolítica, riodacítica-porfírica riodacítica, traquítica afanítica y monzonítica granítica). Su coloración varía de anaranjado amarillento oscuro sin cambio de intemperización, a gris amarillento que intemperiza a pardo amarillento pálido. El conglomerado al igual que las volcanoclastitas, se encuentran intensamente intemperizados, lo que sugiere que los cuerpos formados por este material representen depósitos de canal fluvial o derrames de lodo.

Intercalaciones de arcillitas y tobas son poco comunes, las cuales se desarrollan en estratos laminares. La primera variedad incluye arcillitas bentónicas de color gris verdusco claro que intemperiza a gris amarillento o gris parduzco claro que intemperiza a gris rosáceo. Texturalmente son monomodales formadas exclusivamente por arcilla o bimodales constituidas por arcilla y limo. En ellas se encuentran restos foliares mal conservados que sugieren vegetación acuática. La presencia de este tipo de vegetación aunado con la composición y la alteración del material que constituyen a las arcillitas, son indicativas de ambientes fluviales o lacustres. En lo que respecta a las tobas, son típicamente vítreas de composición riolítica de color gris rosáceo que intemperiza a pardo amarillento pálido.

En general, los efectos de intemperización sugieren retrabajamiento y depositación en sitios cercanos al del emplazamiento original así como movimiento de masas. La composición del

conglomerado y las intercalaciones son por su parte indicativas de depósitos de origen fluvial y/o lacustres.

Estructuralmente esta unidad muestra inclinaciones variables de 10° a 30°. Se encuentra afectada por un sistema de fallas y estructuras que genera bloques con basculamientos modestos.

La Formación Matatlán sobreyace discordantemente a la Toba Mitla así como a la Secuencia Cretácica Semidiferenciada, y subyace de manera discordante a los depósitos cuaternarios. Desde un punto de vista paleontológico tiene una significación muy importante, Ferrusquía-Villafranca y colaboradores colectaron en sucesivas temporadas de campo un conjunto de vertebrados fósiles procedentes de tres localidades aledañas al poblado de Matatlán (Figura 9). Este grupo faunístico fue designado Fauna Local Matatlán, integrada por el équido tridáctilo *Merychippus cf. M. primus*, representado por un fragmento de un molariforme y partes de las extremidades; un rinocerótido indeterminado representado por fragmentos dentales, y un camélido probablemente del género *Oxidactylus*, cuyos restos incluyen fragmentos de molares y elementos tarsales (Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

En 1997 Ferrusquía-Villafranca y el autor visitaron el área de estudio y reconocieron dos nuevas localidades que fueron nombradas Matatlán Norte y Matatlán Sur. De la primera ubicada aproximadamente 1.8 kms al norte de la población que da nombre a la fauna se recuperó un fragmento palatino de équido que constituye el primer ejemplar más completo que se ha recuperado del área.

Con base en la mastocronología provincial para Norteamérica, el conjunto de taxa representados en Matatlán son bien conocidos del Hemingfordiano Tardío al Clarendoniano Temprano. Los datos geocronométricos obtenidos para la Toba Mitla que oscilan en promedio entre  $14.3 \pm 0.3$  Ma y  $15.3 \pm 0.3$  Ma (Ferrusquía-Villafranca & McDowell, 1996), corresponden a un intervalo equivalente a la parte más tardía del Barstoviano Temprano o parte más temprana del Barstoviano Tardío, lo que queda mejor expresado como Barstoviano Medio. Esto indica que la edad máxima probable para la Fauna Matatlán *ergo* para la formación portadora se restringe a dicho intervalo.

En el Sureste de México, la Formación Matatlán es parcialmente correlativa a la Formación Suchilquitongo y a la Toba Tomellín. Ambas unidades se encuentran reconocidas para el Área Tecomavaca-Cuicatlán, ubicada en la parte septentrional del Estado de Oaxaca.

**?Unidad Informal Conglomerática.-** Esta unidad completa la secuencia terciaria. Se encuentra representada por un pequeño cuerpo ubicado entre los kilómetros 51 y 52 de la vía de acceso principal (Figura 9). La constituye un conglomerado deleznable de gravas, guijas y cantos de caliza, vulcanitas riolíticas y riodacíticas, así como escasos clastos de metamorfitas; interestratificado por arenisca tobácea también deleznable. Presenta estratificación gruesa y el espesor estimado es de unos 60 m (Figura 10). Estructuralmente muestra una inclinación de unos 25° hacia el N40°E.

Las relaciones estratigráficas de la Unidad Informal Conglomerática son inciertas, aparentemente sobreyace de manera discordante areniscas tobáceas de la Formación Matatlán, por lo anterior se propone que este cuerpo tenga una edad probablemente post-miocénica *i.e.* pliocénica (Ferrusquía-Villafranca, 1990b).

### **Sistema Cuaternario**

Está representado por diversos depósitos que ocupan las porciones centroccidental y noroccidental del área, los cuales cubren una extensión de 102.723 kms<sup>2</sup> (=20.76%). Los principales cuerpos presentes son depósitos aluviales, coluviales y suelos (Figuras 9-10).

Los depósitos aluviales forman la parte principal del Sistema Cuaternario. Están constituidos por clastos derivados de las unidades subyacentes principalmente volcanoclastitas y en menor proporción los de calizas. Texturalmente predominan arenas y limos aunque también se reconocen guijarros, cantos y bloques. El espesor de estos depósitos varía de 20-30 m.

Los depósitos coluviales ocupan las partes altas de las sierras. Están constituidos por regolitas derivadas de la Toba Mitla y la Secuencia Cretácica Semidiferenciada. El espesor de estos cuerpos no rebasa los 5 m.

Los suelos son delgados submaduros y de dos tipos principales: rendzinas y andosoles, con espesores menores a los 2 m.

Estructuralmente, la posición de los cuerpos que integran al Sistema Cuaternario es horizontal. Sobreyacen de manera discordante a las unidades terciarias y cretácicas. Con base en su posición estratigráfica se sugiere una edad pleistocénica.

## **Geología Estructural.**

### **Pliegues.**

La Secuencia Cretácica aún cuando se encuentra afectada por plegamientos, estos no definen algún patrón en particular, sin embargo, se distinguen los siguientes rasgos: en la Subunidad ?Aptiana un amplio pliegue homoclinal con orientación N35°E-S35°W e inclinación 20° al NW, en la subárea Manantial Hierve el Agua; un sinclinorio parcialmente recostado de rumbo NW e inclinaciones de 20°-30° al NE, en la subárea Quiavini-Quialana. En la Subunidad ?Cenomaniana sólo se observa un homoclinal de rumbo NW con inclinaciones de 20° a 35° hacia el NE.

En lo que respecta a la Secuencia Cenozoica, cabe señalar que no se encuentra afectada por pliegues *sensu stricto*, las inclinaciones observadas se encuentran asociadas a fallamiento y basculamientos locales.

### **Fallas y Fracturas**

La Secuencia Cretácica se encuentra afectada como se mencionó con anterioridad por dos sistemas de fallas y fracturas, en uno de ellos las fracturas son más frecuentes, el otro perpendicular al anterior esta caracterizado por fallas de carácter normal y planos de ángulo alto. Las fallas más importantes separan a la Secuencia Cretácica de la Cenozoica, ésta última ocupa el bloque caído que define un graben limitado por los pilares tectónicos cretácicos.

El fracturamiento y fallamiento observado, se encuentran asociados a procesos orogénicos que formaron las principales sierras que se desarrollan en el área. Este fenómeno sugiere que la superficie de la Secuencia Cretácica tuviese importantes diferencias de relieve en distancias muy cortas.

En la Secuencia Cenozoica las fallas y fracturas se encuentran más desarrolladas en la Toba Mitla y la Unidad Informal Afanítico-Porfirítica. La Toba Mitla se encuentra afectada por 4 sistemas de fallas y fracturas; el primer par presenta una dirección preferencial N50°W-S 50°E y N40°E que coincide con el sistema de la Secuencia Cretácica con fallas del mismo tipo a las que se presentan en ésta última; esta misma coincidencia se observa para los cuerpos del Subconjunto Tlacolula-Santa Ana-Díaz Ordaz de la Unidad Informal Afanítico-Porfirítica, arreglados en una dirección N40°E-S40°W. Este sistema de fallas separa a la Toba Mitla de la Secuencia Cretácica,

la Formación Matatlán y de los Depósitos Cuaternarios, siendo estos últimos los que ocupan el bloque caído (nivel estructural inferior) y la Toba el levantado (nivel estructural superior).

El segundo par de sistemas presenta una orientación N-S y E-W, que coincide con los cuerpos del Subconjunto Corral del Cerro-Albarradas alineados en dirección E-W. La disposición de los elementos de estos sistemas NW-SE y NE-SW indica un campo de esfuerzo tensional orientado en sentido E-W y afectado por compresión en dirección N-S.

Para la Formación Matatlán no se presenta ningún patrón discernible de fallamiento/fracturamiento, sólo se observa la presencia de algunas fallas.

Con base en los datos de fechamiento radiométrico de la Toba Mitla, la edad del fallamiento/fracturamiento se considera posterior al Mioceno Tardío. Dado que la Formación Matatlán suprayacente a la Toba Mitla y la Unidad Informal Afanítico-Porfirítica, también se encuentra afectada estructuralmente, pero sus elementos no se resuelven en el mismo patrón de sistemas observados en las unidades antes mencionadas; se hipotetiza una fase adicional de fallamiento posterior a la previamente citada.

### **Sinopsis de la Historia Geológica Cenozoica.**

El basamento precenozoico refleja una superficie con importantes diferencias de relieve en distancias muy cortas. La presencia de calizas y calcarenitas cretácicas fuertemente plegadas y falladas atestiguan dicho fenómeno.

Para el Mioceno Medio y Tardío se presentó actividad volcánica silícica de tipo explosivo evidenciada por los piroclastos que constituyen la Toba Mitla. De igual forma se incluyen procesos subvolcánicos e hipabisales responsables del emplazamiento de los cuerpos que forman la Unidad Informal Afanítico-Porfirítica.

El extenso proceso de fallamiento y fracturamiento que afecta a las unidades antes mencionadas, permitió la formación de depresiones adicionales que fueron cubiertas por la Formación Matatlán, cuya deposición debió ocurrir poco después del emplazamiento de la Toba Mitla y la Unidad Afanítico-Porfirítica.

Las intercalaciones de tobas silícicas observadas en la Formación Matatlán indican que la actividad volcánica ocurrió de manera intermitente contemporáneamente a la deposición. El

fallamiento/fracturamiento de la unidad indica actividad tectónica que ceso antes del Pleistoceno, en vista de que los depósitos cuaternarios no se encuentran afectados estructuralmente.

Finalmente, en algún momento entre el Mioceno Medio y el Cuaternario terminó la depositación de la Formación Matatlán. Todas las unidades litoestratigráficas precuaternarias quedaron expuestas a la acción de la erosión y denudación; este hecho queda atestiguado parcialmente por los depósitos cuaternarios.



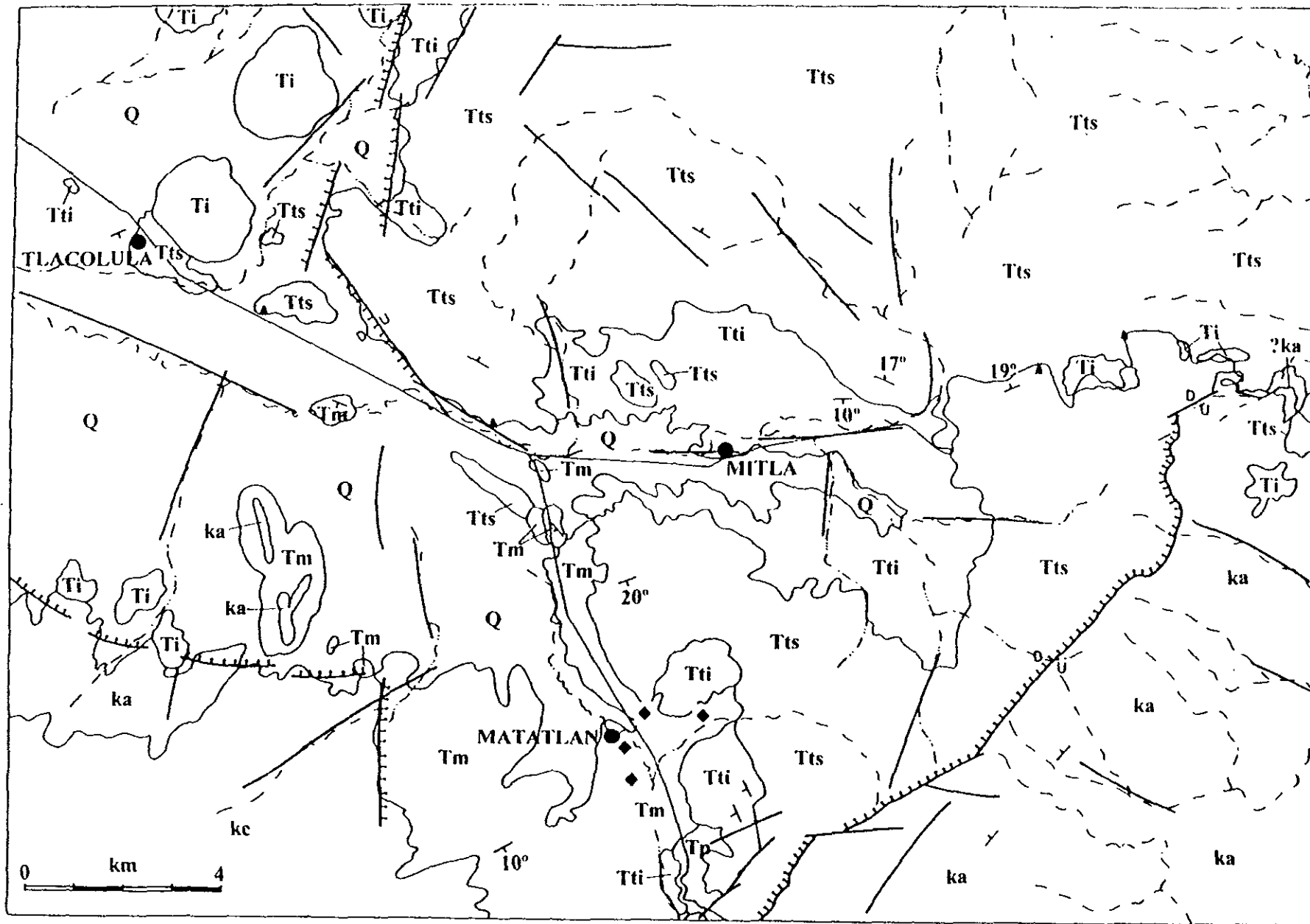
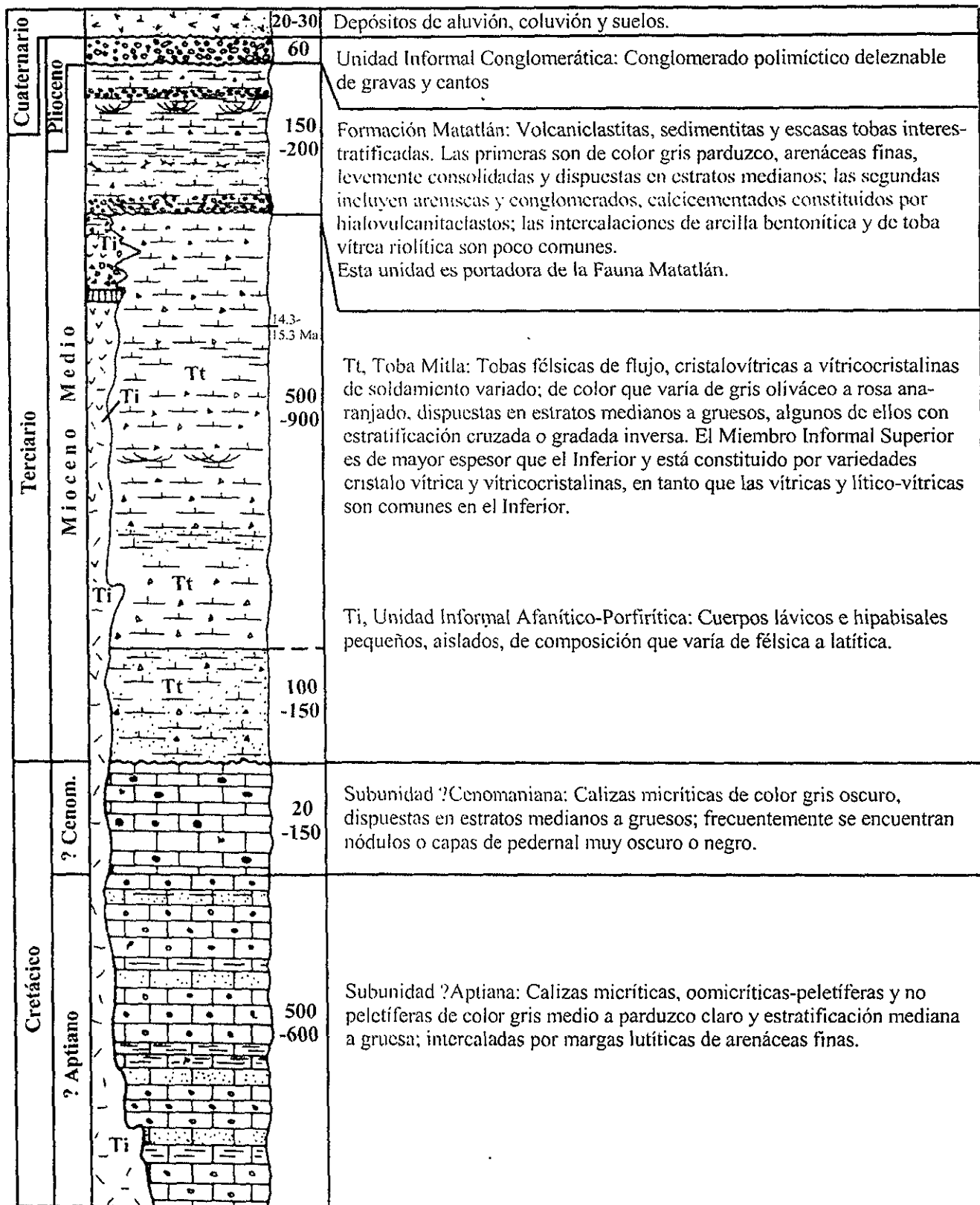


Figura 9. Mapa Geológico del Area Tlacolula-Mitla-Matatlán, región suroriental del Valle de Oaxaca (Modificado de Ferrusquia-Villafranca, 1990b).



## **ÁREA NEJAPA, MIOCENO MEDIO (BARSTOVIANO MEDIO), ESTADO DE OAXACA.**

### **Marco Geográfico.**

#### **Localización y Acceso**

El Área Nejapa se encuentra ubicada en la región occidental del Istmo de Tehuantepec, porción centro meridional del Estado de Oaxaca entre los 16°30'-16°40' Lat. N y los 95°55'-96°10' Long. W. Tiene forma rectangular con su lado mayor en dirección este oeste con 26.8 kms por 18.5 kms en su lado menor, cubriendo una extensión de 479.8 kms<sup>2</sup> (Figura 11). Político-administrativamente incluye a los municipios de San Pedro Totolapan (rincón noroccidental), Santa María Zaquitlán (porciones noroccidental y rincón suroccidental), San Carlos Yautepec (ocupa la mayor parte del área), Nejapa de Madero (región centro-nororiental), y San Juan Lajarcia (parte suroriental).

La Carretera Federal 190 entre los kilómetros 110 y 154 tramo Oaxaca-Tehuantepec es la principal vía de acceso. Los diferentes poblados incluidos en el área se encuentran comunicados al través de caminos de terracería bien conservados que parten de la Carretera Panamericana. Del km 125 sale el Camino Las Ánimas-La Mancornada-Soledad Salinas que se dirige al noreste y tiene una longitud de aproximadamente 6 kms. El Camino El Gramal-Nejapa de Madero-Santa Ana Tavela, sale del km 126 y se dirige al este para llegar a Nejapa y de ahí al noreste para comunicarse con Santa Ana. Del km 133.4 parte el Camino El Camarón-San Carlos Yautepec el cual presenta una dirección suroriental y tiene una longitud de aproximadamente 17 kms. El Camino a San Juan Lajarcia que sale del km 152.3 se dirige al sur y tiene una longitud de 2.5 kms. El último camino es el del Servicio de la Torre de Microondas que parte de km 144.9 se dirige al sur y tiene una longitud de 5 kms.

#### **Población y Cultura.**

La población más importante del área es El Camarón donde se desarrolla la actividad económica principal. Los otros poblados presentes son Nejapa, Lajarcia, El Gramal, Las Ánimas, La Mancornada, Soledad Salinas, San José de Gracia y El Manguito. El número total de habitantes se estima entre 6, 550 a 9, 880.

La actividad económica principal es la agricultura de riego y de temporal, en las sierras se lleva a cabo la explotación forestal a menor escala, la ganadería de especies menores y el comercio completan la economía que se desarrolla en el área.

A nivel educativo existen básicamente escuelas primarias, sólo en El Camarón hay secundaria.

### **Rasgos Geomórficos e Hidrográficos.**

El Área Nejapa se encuentra en la Subprovincia Tierras Altas de Oaxaca y Puebla, subdivisión mayor de la Provincia Fisiográfica y Morfotectónica Sierra Madre del Sur (Ferrusquía-Villafranca, 1993).

Se reconocen dos geomorfos principales: una planicie que corresponde al Valle de Nejapa con una altitud de 600-650 m con extensión de aproximadamente 112 kms<sup>2</sup>; y otro montañoso que se encuentra expresado por mesetas como las del Cerro de Microondas en la parte suroriental, las del sur de San José (parte noroccidental), la del occidente de El Gramal (parte central), y cerros aislados como los que se presentan en la parte centroccidental del área. Estas elevaciones tienen un rango altitudinal de 800 a 2, 000 msnm.

El recurso hidrográfico principal es el Río Quiechapa, se encuentra ubicado en la parte septentrional del área. Tiene un flujo hacia el este y drena en el Río Tehuantepec. Su afluente principal es el Río de la Virgen, pero existen otros como El Arroyo de la Mancornada y El Arroyo de las Salinas cerca de las poblaciones que les dan nombre, y la Barranca del Salado y el Arroyo Diniquini entre Nejapa y Santa Ana Tavela. El drenaje que se desarrolla es de tipo dendrítico.

### **Clima y Biota.**

Con base en la Carta Climática México (INEGI e IGF, 1970a, 1970b), el clima que prevalece en el área es estepario cálido con invierno seco y otoño ligeramente lluvioso BS<sub>1</sub> (h') w'' (w) (I') g, mientras que en la porción suroriental es C (w<sub>0</sub>) (w) aig lluvioso de latitud media.

La Carta de Uso del Suelo y Vegetación (INEGI, 1985) muestra que en las serranías predomina el bosque de pino encino mientras que en los niveles inferiores la selva baja. Esta última se encuentra reemplazada en gran parte por vegetación cultivada.

La mastofauna esta compuesta por mamíferos de talla pequeña como roedores, lagomorfos y quirópteros; la ornitofauna es más diversa que la anterior e incluye especies granívoras, insectívoras y frugívoras. La herpetofauna e ictiofauna son menos diversas.

La vegetación y la fauna que se desarrollan en el área presentan afinidades principalmente neotropicales.

## **Marco Geológico.**

### **Estratigrafía**

Reportes geológicos que traten específicamente al Área Nejapa son muy escasos, tres de ellos son principalmente de índole paleontológica (Stirton, 1954; Wilson, 1967; Ferrusquía-Villafranca, 1990a), y el resto describen de manera muy general la geología de la región (Pesquera & Martínez, 1956; Olivas, 1956; López-Ramos, 1974; INEGI, 1982b). En Ferrusquía-Villafranca (1990c), se describe de manera detallada la geología del área, este reporte constituye la base utilizada en la presente investigación.

### **Basamento Precenozoico.**

Se encuentra constituido por rocas cristalinas muy alteradas de composición intermedia a básica, ocupa una extensión de 6.8 kms<sup>2</sup> correspondientes al 1.42% del total del área. Incluye dos unidades informales, Unidad Tobácea Lajarcia y Unidad Informal Lávica (Figura 11).

**Unidad Informal Tobácea Lajarcia.-** Incluye un cuerpo litoestratigráfico que aflora en el rincón suroriental del área en las inmediaciones del poblado San Juan Lajarcia, se expresa geomórficamente como una loma alargada en sentido NNW-SSE, con una extensión de 2.64 kms<sup>2</sup> (Figura 11). Este cuerpo se encuentra constituido por una toba vitrica a cristalovitrica de composición riolítica. La coloración varía de gris parduzo claro a gris oliváceo claro que intemperiza a gris verdoso claro, anaranjado amarillento oscuro o a anaranjado moderado rojizo. Muestra metamorfismo incipiente que se expresa en cloritización y foliación (Figura 12), ésta última define un plano inclinado 20° al N70°W.

Las relaciones estratigráficas y la edad se desconocen, sólo con base en el metamorfismo que se presenta se da una asignación precenozoica.

**Unidad Informal Lávica.-** Está constituida por tres cuerpos de diversos tamaños, el más grande se ubica al noreste de San José de Gracia, el segundo aflora entre los kilómetros 148 a 150 de la vía de acceso principal, y el último que es el más pequeño se encuentra en el kilómetro 151; en conjunto ocupan una extensión de aproximadamente 4.16 kms<sup>2</sup> (Figura 11).

El cuerpo San José de Gracia está constituido por las siguientes variedades líticas: una andesita ligeramente microporfírica, epidotizada, de color gris verdoso que intemperiza a pardo amarillento moderado; una toba cristalina que tiene un color gris amarillento que intemperiza a pardo pálido; y una variedad afanítica filitizada alterada, de color gris oliváceo que intemperiza a pardo amarillento pálido. Este cuerpo muestra metamorfismo incipiente (Figura 12).

Los otros dos cuerpos están formados por andesita basáltica epidotizada, afanítica, de color negro verdoso a verde grisáceo que intemperiza a pardo moderado. En algunas ocasiones se presenta foliación incipiente.

Las relaciones estratigráficas y edad de la Unidad Informal Lávica no se conocen con precisión, al igual que con la Unidad Tobácea Lajarcia la asignación precenozoica se basa en el metamorfismo que presentan los cuerpos incluidos.

### **Eratema Cenozoico.**

La secuencia Cenozoica ocupa la mayor parte del área, cubriendo una extensión de 473 kms<sup>2</sup> (=98.3%); incluye a las siguientes unidades: Conglomerado Limón, Toba Yautepec, Unidad Informal Afanítico-Porfírica, Formación El Camarón y Depósitos Cuaternarios.

### **Sistema Terciario.**

Este sistema cubre una superficie de aproximadamente 451 kms<sup>2</sup>, incluye dos unidades litoestratigráficas de rango formacional (Toba Yautepec y Formación El Camarón) y dos menores informales (Conglomerado Limón y Unidad Informal Afanítico-Porfírica).

**Conglomerado Limón.-** Se encuentra en la parte centro-oriental del área (Figura 11), ocupa una extensión de 10.71 kms<sup>2</sup> (=2.21%), y se expresa geomórficamente en lomas pequeñas bajas y alargadas.

Está constituido por un conglomerado de filarenitas y calcilita de cantos y gravas, dispuesto en estratos gruesos a masivos. Su coloración varía de rojo grisáceo a rojo pálido que intemperiza a abigarrado con base rojo pálido. También presenta intercalaciones de areniscas y limolitas de color y composición similar. El espesor estimado va de 800 a 1, 000 m (Figura 12).

Los rasgos sedimentológicos y estructuras primarias de esta unidad indican depósitos de abanicos aluviales coalescentes, de pie de monte y fondo de canal cuya fuente no se encontraba muy alejada de la cuenca deposicional del Conglomerado.

Estructuralmente, el Conglomerado Limón tiene una posición homoclinal con inclinación dominante de 30°-35° al N60°E; se encuentra afectado por un sistema de fallas y fracturas orientado N60°E-S60°W. Existe también un sistema caracterizado por fracturas que es perpendicular al anterior.

Las relaciones estratigráficas de esta unidad son imprecisas, el contacto inferior no aflora, sin embargo, en la parte suroriental del cuerpo la Toba Yautepec sobreyace de manera discordante al Conglomerado Limón. Con base en este hecho se interpreta la relación para toda la unidad *i.e.* subyace de manera discordante a la Toba Yautepec.

La edad del conglomerado se interpreta al través de su posición estratigráfica y se considera premiocénica media (Terciario Temprano).

**Toba Yautepec.-** Incluye un complejo volcánico inadecuadamente caracterizado por Pesquera y Martínez (1956), que aflora en el Área Nejapa (Ferrusquía-Villafranca, 1990c). Se localiza en el Área del Municipio San Carlos Yautepec. El cuerpo principal aflora al sur del Río Quiechapa y otro de tamaño menor al norte del río antes mencionado (Figura 11). Ocupa una extensión de 372.93 kms<sup>2</sup> correspondientes al 77.73% del área, constituyendo las principales sierras y mesetas que se encuentran en la región.

La Toba Yautepec está constituida por tobas félsicas fluidoemplazadas y aeroemplazadas vítricas, vítrico-cristalinas, lapílicas pumíticas de composición riolítica y soldamiento variable. El color varía de gris amarillento, gris verdoso claro, amarillo verdoso moderado, pardo pálido, gris rosado, rosa anaranjado grisáceo y rojo grisáceo, e intemperiza a pardo amarillento moderado, pardo amarillento oscuro o rojo pálido. Localmente se encuentra intrusionada por cuerpos subvolcánicos o hipabisales de composición andesítico-basáltica. El espesor estimado de esta unidad va de 1, 000 a 1, 200 m (Figura 12).

La Toba Yautepec se encuentra subdividida en tres Miembros Informales (Inferior, Medio y Superior), ubicados en el Camino a la Torre de Microondas, Camino El Camarón-Yautepec y Camino al Rancho el Chihuiro, los cuales se expresan geomórficamente en mesetas. El Miembro Informal Inferior está constituido por una toba vitricolítica ligeramente pumítica de color gris amarillento verdoso; el Miembro Informal Medio sobreyace al anterior y esta constituido principalmente por toba vítrica y vítrico lapílica pumítica, de color variable; el Miembro Informal

Superior sobreyace al anterior y debido a su posición altitudinal (por arriba de los 1, 200 m) no se conoce con precisión.

Los atributos texturales y de composición de las rocas que constituyen a esta unidad indican un origen piroclástico a partir de un magma silíceo, la baja relación espesor:extensión que muestra la Toba Yautepec es sugestiva de erupciones de intensidad moderada a baja. La presencia de cuerpos subvolcánicos o hipabisales asociados, indican que la cámara magmática generadora de esta formación, se encontraba próxima y a una profundidad relativamente baja.

Estructuralmente, la toba se encuentra afectada por cuatro sistemas de fallas y fracturas que se intersectan perpendicularmente. El primer sistema se orienta N65°W-S65°E y sus principales elementos son la Zona de Fallas Los Cantiles-Río Quiechapa en el km 118.4 de la Carretera Federal 190 y la zona de fallas de la subárea de la Carretera Panamericana entre los kms 138-148. El segundo sistema tiene una orientación dominante N25°E-S25°W y sus elementos son las Zonas de Fallas El Chihuiro-El Camarón-Tavela y El Camarón-El Gramal-La Mancornada-Salinas que definen el Graben Nejapa.

El otro par de sistemas presenta orientación cizallada, uno de ellos está dispuesto en sentido N20°W-S20°E y el otro N20°E-S20°W, los principales elementos del primero son la Zona de Fallas Lajarcia entre los kms 148-152.5 de la Carretera Panamericana y la falla al este de la Torre de Microondas; por su parte, los elementos del segundo son la falla occidental del pilar tectónico formado por el Conglomerado Limón y una barranca de 6 kms de profundidad ubicada en la porción suroccidental del área.

Los cuerpos subvolcánicos o hipabisales que se encuentran intrusionando localmente a la Toba Yautepec, están asociados a las fallas principales.

La Toba Yautepec sobreyace en discordancia al Conglomerado Limón y se encuentra a su vez sobreyacida de modo discordante por la Formación El Camarón.

El fechamiento radiométrico de muestras líticas del Miembro Informal Superior, indican en promedio edades radioisotópicas K-Ar de  $14.96 \pm 0.7$  a  $16.47 \pm 0.71$  M (Ferrusquía-Villafranca & McDowell, 1996), indicativo de que la unidad se generó en el Mioceno Medio.

**Unidad Informal Afanítico-Porfirítica.-** Está integrada por un conjunto de cuerpos lávicos y porfíricos de tamaño pequeño a mediano de composición intermedia a riolítica, que afloran entre los kilómetros 138-147 de la Carretera Federal 190. Estos cuerpos incluyen un



subconjunto de cuatro elementos (Subconjunto Carretera) y dos entidades aisladas (Cuerpo Tavela y Cuerpo el Chihuiro); todos ellos ocupan una extensión de 18.8 kms<sup>2</sup>, correspondientes al 13.9% del total del área de estudio (Figura 11).

El Subconjunto Carretera está integrado por cuatro cuerpos de tamaño pequeño de configuración ovoidal, expresados geomórficamente en lomas bajas. Tres de ellos afloran asociados a la Zona de Fallas Carretera Panamericana. Están constituidos por rocas lávicas o hipabisales, afáníticas a finamente porfíricas de color gris parduzco; existe también otra variedad lítica que es una latita-andesita microporfírica de color gris oliváceo que intemperiza a amarillo negrusco-verdoso. El cuarto cuerpo conocido como Portillo Nejapa, está constituido por una riolita de textura fluidal, expresada en bandas alternadas claras y oscuras, el color oscuro es rojo grisáceo que intemperiza a pardo amarillento pálido y el claro es blanco a gris muy claro.

El Cuerpo El Chihuiro es de tamaño pequeño de contorno elipsoidal, aflora unos 2 kms al N65°W del Rancho el Chihuiro y se expresa como una loma baja. Está constituido por un basalto microporfírico a afánítico, de color negro verdoso que intemperiza a pardo amarillento oscuro.

El Cuerpo Tavela es el mayor de todos los que se incluyen en la Unidad Informal Afánítico Porfírica, aflora en la porción nororiental del área formando una loma baja; está constituido por andesita-basáltica porfírico-afánítica de color gris oscuro medio que intemperiza a gris oliváceo claro. Asociada a esta roca se encuentran una latita andesítica de color rojo purpura pálido que intemperiza a rojo purpura grisáceo, y una riolacita de color gris parduzco claro que intemperiza a rosa pálido, ambas variedades de textura porfírico-afánítica. Los atributos texturales y de composición de los elementos que integran a esta unidad sugieren cuerpos de origen subvolcánico o hipabisal.

Los cuerpos que integran a esta unidad se encuentran asociados a fallas, lo que sugiere que se hayan emplazado a favor de ellas mediante procesos volcánicos, intrusivos subvolcánicos o intrusivos hipabisales.

Las relaciones estratigráficas de la Unidad Informal Afánítico Porfírica no se conocen con precisión. La edad tentativa de los cuerpos que la componen es miocénica media, la estrecha relación que presentan con la Toba Yautepec es el argumento sobre el cual se sustenta dicha asignación.

**Formación El Camarón.-** Está constituida por un conjunto de sedimentitas tobáceas que afloran en el Área Nejapa (Ferrusquía-Villafranca, 1990c), parcialmente descritas por Stirton (1954), y mencionadas someramente por Pesquera y Martínez (1956).

Esta formación aflora en la porción central del área en el Valle de Nejapa entre los poblados de Nejapa, El Gramal y El Camarón. Existen también otros cuerpos menores ubicados en el Valle Salinas-La Mancornada, aledaños a los poblados de Salinas, Nejapa y Tavela así como en el Cerro de Microondas. Cubre una extensión de 38.2 kms<sup>2</sup> que equivale al 9.2% del total del área de estudio (Figura 11).

La Formación Camarón está constituida básicamente por dos variedades de volcanoclastitas pobremente consolidadas y dispuestas en estratos laminares a gruesos. La primera variedad es de color gris verdoso claro que no se modifica con la intemperización, los clastos que la integran son de tamaño de arena fina a muy fina. La segunda es de color verde oliva pálido que no cambia con la intemperización, esta formada por arcillita bentonítica y volcanoclastos de granularidad limoarenosa fina. Intercalando a estas volcanoclastitas se encuentra un conglomerado de color gris amarillento, constituido por tobaclastos que van desde gránulos hasta cantos derivados de la Unidad Informal Afanítico-Porfírica, dispuestos en estratos gruesos y que frecuentemente muestran estratificación cruzada festonada. El espesor estimado de la Formación Camarón es de aproximadamente 750 m (Figura 12).

Con base en sus atributos líticos, la Formación El Camarón se encuentra subdividida en dos Miembros Informales. El Miembro Informal Inferior está constituido por tobarenita arcillo-limosa y limo-arcillosa, de coloración verde olivácea, estratificación laminar y en menor grado estratificación cruzada. Incluye restos de vegetación acuática y moldes de invertebrados (?ostracodos y micromoluscos). De estratos de esta composición proceden los restos de vertebrados fósiles. El Miembro Informal Superior esta en contacto gradual con el Inferior, y se encuentra constituido por tobarenita y conglomerado dispuestas en estratos medianos a gruesos, también se aprecia estratificación cruzada de tipo festón.

El material volcanoclástico que forma a esta formación procede principalmente de la Toba Yautepec, y una fracción menor de la Unidad Informal Afanítico Porfírica. Las estructuras primarias son indicativas de ambientes fluviolacustres (planos de inundación, charcas, *et cet.*), con

un régimen fluidal de baja energía. El emplazamiento del material incluye procesos epiclásticos de intemperización, erosión y arrastre superficial.

Esta unidad litoestratigráfica se encuentra afectada por uno o varios sistemas de fallas y fracturas que la subdividen en numerosos bloques basculados con inclinaciones variables en intensidad y dirección.

La Formación Camarón sobreyace de modo discordante a la Toba Yautepec y a su vez se encuentra sobreyacida discordantemente por los depósitos cuaternarios.

La Formación Camarón tiene una gran significación paleontológica, de estratos correspondientes al Miembro Informal Inferior han sido recuperados diversos restos de mamíferos (Stirton, 1954; Wilson, 1967; Ferrusquía-Villafranca, 1990a). El material previamente reconocido procede principalmente de dos localidades aledañas a las poblaciones de El Gramal y El Camarón, consideradas formalmente como faunas locales (Wilson, 1967; Ferrusquía-Villafranca, 1990a). Sucesivas temporadas de campo realizadas por Ferrusquía-Villafranca y colaboradores en los años de 1992, 1994 y 1996, así como una última visita en 1997; han revelado la existencia de nuevas localidades vertebradofosilíferas que por el momento incluyen al menos 10. En el presente reporte a este gran grupo faunístico se le denomina Fauna Nejapa.

La Fauna Nejapa está integrada por el carnívoro pequeño *Plionictis oaxaquensis*, el équido tridáctilo *Merychippus* representado por al menos 3 especies diferentes, un protoceratido Gen. y sp. indet., un fragmento mandibular de camello probablemente del género *Oxidactylus*, fragmentos dentales y postcraneales de *Gomphotherium*, un molar superior de un antilocaprido, así como fragmentos de la cintura pélvica de un roedor (Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

Con base en la Mastocronología Provincial de Norteamérica, la composición taxonómica de las faunas es indicativa de una edad miocénica media porción tardía del Barstoviano Temprano, esta asignación se confirma por evidencia independiente a través de las edades radioisotópicas de la parte superior de la Toba Yautepec ( $14.96 \pm 0.7$  Ma) [Ferrusquía-Villafranca & McDowell, 1996]. Este mismo argumento se extrapola para la edad de la Formación El Camarón portadora de la Fauna Nejapa.

Con base en la edad y las relaciones estratigráficas de la Formación Camarón, es correlacionable con las siguientes unidades litoestratigráficas reconocidas en el Estado de Oaxaca,

en sentido estricto con la Formación Matatlán, y parcialmente con la Formación Suchilquitongo y la Toba Tomellín.

### **Sistema Cuaternario.**

Incluye depósitos aluviales, coluviales y suelos que en conjunto cubren unos 21.9 kms<sup>2</sup> correspondientes al 4.5% del total del área de estudio (Figura 11).

Los depósitos aluviales son los más comunes, los cuerpos principales se encuentra asociados al cauce de los Ríos Quiechapa y La Virgen. Existe también un pequeño cuerpo en la subárea el Chihuiro; que incluye depósitos de canal y de planicie de inundación constituidos por sedimentos que van desde arcilla a bloques. El espesor que tienen va de 10-20 m.

Los depósitos coluviales forman las partes altas de las sierras, están constituidos por regolitas derivadas de la Toba Yautepec y tienen un espesor inferior a los 3 m.

Los suelos son delgados, submaduros, tipo andoso con un espesor que no rebasa los 1.80 m, y se encuentran asociados a vulcanoclásticas.

La posición estructural de los depósitos cuaternarios es horizontal, sobreyacen de manera discordante a las unidades terciarias y precenozoicas.

### **Geología Estructural.**

#### **Pliegues.**

Sólo se presentan en la Unidad Tobácea Lajarcia, son de tipo micropliegues con inclinación y rumbo dominante de 40°-50°E. El resto de las unidades desarrolla uno o varios homoclinales de rumbo e inclinación diversa, que se encuentran asociados a fallas y fracturas.

#### **Fallas y Fracturas.**

Estos rasgos incluyen un doble sistema de fallas y fracturas, posiblemente conjugados y con una cierta relación de cizallamiento. El primer par tiene direcciones dominantes N65°W-S65°E y de N25°E-S25°W respectivamente, sus elementos principales son las Zonas de Fallas Los Cantiles-Río Quiechapa, Carretera Panamericana, El Gramal-La Mancornada-Las Salinas y El Chihuiro-El Camarón-Tavela; las fallas son de tipo normal de ángulo elevado. El segundo par tiene direcciones N20°W-S20°E y N20°E-S20°W respectivamente, e incluye las Zonas de Fallas Lajarcia, El Gramal-El Camarón, la marginal occidental del Conglomerado Limón y la barranca innominada al suroeste del área.

La combinación de estos rasgos permitió el desarrollo de El Graben Nejapa y el Horst Limón, así como también puso en contacto los cuerpos del Basamento ?Precenozoico con las unidades terciarias y el emplazamiento de los cuerpos de la Unidad Informal Afanítico-Porfirítica.

El proceso de fallamiento/fracturamiento ocurrió en dos fases o pulsos que se distinguen por su relación con la Formación Camarón, uno de ellos anterior y el otro posterior a ésta. El primer evento afectó a la Toba Yautepec hace aproximadamente 15 Ma, edad que corresponde a los datos de fechamiento radiométrico de la parte superior de esa unidad; esta fase a su vez es coetánea al emplazamiento de los cuerpos lávico-hipabisales de la Unidad Informal Afanítico-Porfirítica que muestran una estrecha relación con los sistemas de fallas y fracturas que afectan a la Toba. El segundo evento corresponde al fallamiento que acusa a la Formación Camarón, ocurrido en el lapso pre-Mioceno Medio y pre-Cuaternario.

El marco de esfuerzos de los rasgos estructurales es tensional, con componentes orientados en sentido WNW-ESE.

### **Sinopsis de la Historia Geológica Cenozoica.**

El Basamento ?Precenozoico estaba ocupado por cuerpos lávicos y silícicos que fueron eventualmente afectados por metamorfismo, sobre este basamento se depositó el Conglomerado Limón indicativo de sedimentación fluvial, el cuál se encontraba asociado a cuerpos de metamorfitas y micritas bien litificadas que sufrieron fallamiento en bloque y levantamiento durante el Terciario Temprano.

Durante el Mioceno ocurrió actividad volcánica silícica explosiva evidenciada por la Toba Yautepec, seguida de una fase menos violenta que generó los cuerpos lávico-hipabisales de la Unidad Informal Afanítico Porfirítica, concomitante a un primer pulso de fallamiento/fracturamiento. El emplazamiento de los productos de las unidades antes mencionadas permitió su acumulación local para constituir la Formación Camarón, depositada por procesos fluviolacustres y arrastre superficial en una zona de relieve contrastado, en donde las planicies fueron habitadas por una comunidad de mamíferos (Fauna Nejapa), característica de un bioma de sabana. La sedimentación cesó en el Barstoviano y posteriormente ocurrió el segundo pulso de fallamiento/fracturamiento, definiendo en la Formación Camarón un patrón estructural similar al de la Toba Yautepec. Este proceso ocurrido en el intervalo postBarstoviano-preCuaternario

generó el Graben Nejapa y el Horst Limón. Finalmente en el Cuaternario se formaron los depósitos aluviales, coluviales y suelos.

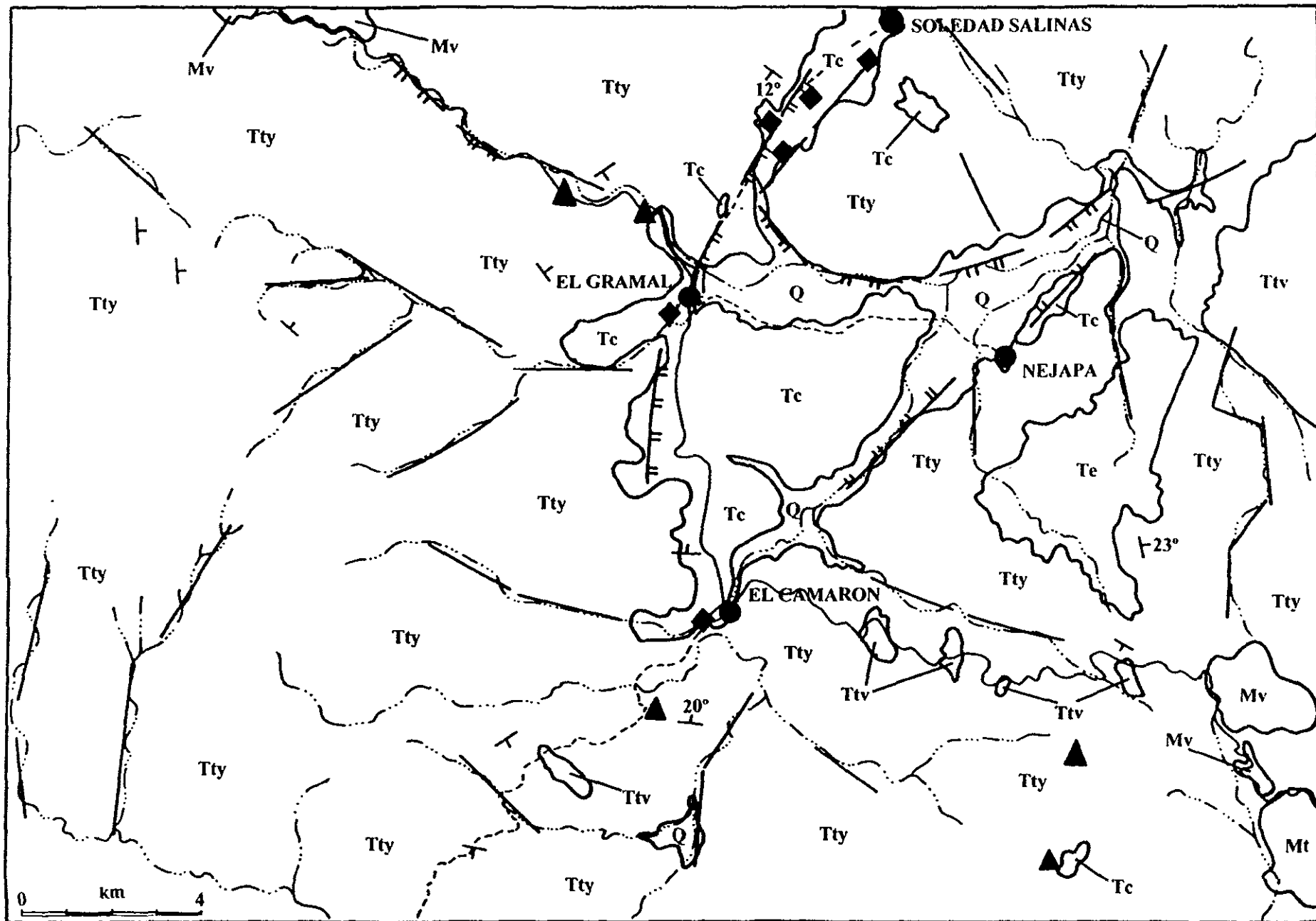
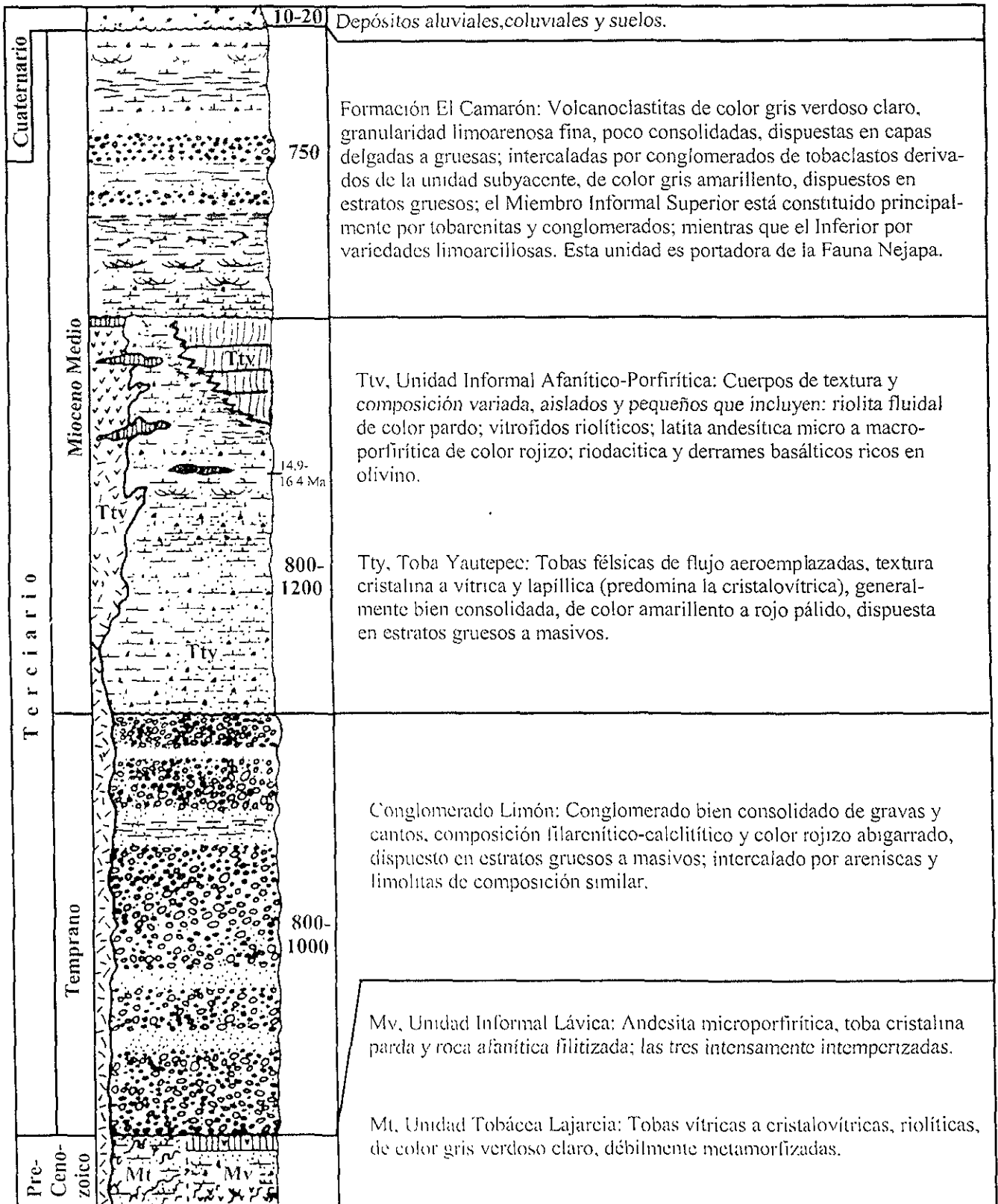


Figura 11. Mapa Geológico del Area Nejapa, región occidental del Istmo de Tehuantepec (Modificado de Ferrusquía-Villafranca, 1990c).





## PALEONTOLOGIA SISTEMATICA.

Orden Perissodactyla Owen, 1848

Suborden Hippomorpha Wood, 1937

Familia Equidae Gray, 1821

Subfamilia Equinae Gray, 1821

Género *Merychippus* Leidy, 1857

*Merychippus primus* Osborn, 1918

*Merychippus* cf. *M. primus*

(Lámina I, Tablas 2,3,4)

**Material referido.-** Fauna Nejapa. Localidad Terreno Lorenzo Martínez Sánchez: FV97-22.2, fragmento mandibular derecho con p3-m2; FV97-22.1, fragmento mandibular izquierdo con p4-m2.

El material fue colectado por el Sr. Lorenzo Martínez Sánchez vecino de Soledad Salinas, de material tobáceo que aflora unos 5 km al noreste de dicha población.

**Alcance Geocronológico.-** Hemingfordiano Tardío-Barstoviano Temprano.

**Distribución Geográfica.-** Hemingfordiano Tardío de Nebraska, región septentrional de las Grandes Planicies, EE UU (Hulbert & MacFadden, 1991); Barstoviano Medio de la porción suroriental del Valle de Oaxaca y región occidental del Istmo de Tehuantepec, Estado de Oaxaca, Sureste de México.

**Descripción.-** Dientes ligera a submoderadamente desgastados, con una altura de la corona promedio *ca.* 15 mm.

Premolares (p3-p4) con protocónido e hipocónido de configuración redondeada, estrechos y paralelos entre sí, subiguales en tamaño. Complejo metacónido-metastilido redondeado y pobremente separado. Linguafléxico poco profundo con forma de "V". Entocónido que semeja a un triángulo rectángulo con el ápice truncado subredondeado. Metafléxico ancho, moderadamente profundo con forma de "U". Entofléxico estrecho y profundo que se dobla hacia la pared anterior del diente, bordes anterior y posterior redondeados. Ectofléxico muy profundo, protostilido ausente. Paralóxico de base ancha que se estrecha hacia el ápice subaguzado. Hipoconúlido de configuración trapezoidal con una altura baja.

El m1 presenta protocónido e hipocónido semejantes a los premolares. Complejo metacónido-metastilido más elongado anteroposteriormente y pobremente separado, formando

una sola columna de esmalte. Entocónido subredondeado que se continúa con el hipoconúlido que es vestigial. Metafléxido menos desarrollado pero de configuración semejante a la de los premolares. Entofléxido más estrecho y menos profundo dirigido anterolabialmente y con forma de "V". Ectofléxido menos profundo.

El m2 tiene una configuración del protocónido e hipoconúlido similar a la de los otros ejemplares. Entocónido redondeado. Complejo metacónido-metastílido redondeado y pobremente separado. Metafléxido de base ancha moderadamente profundo. Entofléxido más ancho que en m1 dirigido anteriormente, de profundidad semejante al metafléxido con los bordes anterior y posterior redondeados. Ectofléxido muy profundo con ápice cerca de la comisura metacónido-metastílido, sobre el borde posterior de esmalte se observa una pequeña evaginación dirigida anterolabialmente. Protostílido ausente, paralófidio similar al de los premolares, hipoconúlido semejante a un trapecio pero de base corta y una mayor altura a la que se observa en los premolares.

Tabla 2. Parámetros métricos de *Merychippus* cf. *M. primus*, Fauna Nejapa Barstoviano Medio de Oaxaca.

No. Cat.	Posc.	lap	at	r1	lmm
FV97-22.2	p3	18.0	11.7	1.53	7.6
	p4	16.5	11.2	1.47	7.2
	m1	15.4	10.5	1.46	7.2
	m2	16.6	8.6	1.93	7.0
FV97-22.1	p4	17.3	11.2	1.54	7.2
	m1	15.0	10.4	1.44	7.0
	m2	16.8	8.5	1.97	6.8

**Discusión.-** El Género *Merychippus* se considera tradicionalmente un grado evolutivo horizontal (*i.e.* unidad evolutiva que representa niveles de complejos de caracteres adaptativamente unificados)/grupo parafletico, de équidos mesomiocénicos subhypsodontes que dieron lugar a los dos principales linajes de caballos pacesores del Mioceno Tardío (Woodburne, 1990, Hulbert & MacFadden, 1991). Esta definición tan laxa y de límites burdamente definidos, ha provocado que dicho taxón sea extremadamente difícil de diagnosticar; por lo anterior no

sorprende que se hayan descrito alrededor de 50 especies merychippines (Hulbert, 1989), cuyos rasgos intergradan casi imperceptiblemente con los de géneros de équidos hipsodontes del Mioceno Tardío (Stirton, 1940).

Esta imprecisión en la definición del Género *Merychippus* es una clara muestra del amplio rango de variación y plasticidad desarrollada en los caballos del Mioceno Medio, constituyéndose como uno de los grupos más complejos de équidos terciarios; hecho reconocido desde hace más de 70 años (Osborn, 1918, p. 98).

La aplicación extensa de la metodología cladística para la construcción de sistemas de clasificación (que reflejen con mayor precisión las relaciones de ancestría-descendencia), condujo a dejar a de lado taxa cuyas relaciones y delimitación no pueden precisarse con esta metodología, y a redefinir taxa que son estrictamente monofiléticos (MacFadden, 1992). Esto permite construir sistemas de relaciones teóricamente unívocos e inequívocos (cladogramas) [Scott-Ram, 1990; Ridley, 1993]. *Merychippus* es un caso típico de taxón “waste basket”, es decir, de relaciones y delimitación imprecisas.

Análisis cladísticos recientes indican que *Merychippus*, en una clasificación estrictamente filogenética constituye un grupo monofilético que estaría delimitado por la especie genotípica *M. insignis* y algunas cuantas especies merychippines (*M. coloradense*, *M. tertius*, *M. insignis*), expresado formalmente como *Merychippus* s.s. miembro de la Tribu Hipparionini (cf. Hulbert, 1989, Fig. 11.2, p. 182; Hulbert & MacFadden, 1991, Fig. 10, p. 42). Estos estudios colocan a *Merychippus* como un linaje (clado) o grupo monofilético (cf. Woodburne, 1990).

Cabe señalar aquí, que la metodología cladística construye sistemas de clasificación que reflejan las relaciones de ancestría-descendencia de un taxón en particular, con base exclusivamente en grupos monofiléticos. Aquellos taxa que rompen con esta condición (i.e. grupos parafiléticos y/o polifiléticos) son excluidos del análisis, y se consideran unidades evolutivas de rango taxonómico variable [plesiones (Scott-Ram, 1990, p. 77)].

Diversas especies merychippines (v. gr. *M. intermontanus*, *M. sejunctus*, *M. isonesus*), que se hipotetiza son taxa hermanos a grupos de dos o más de los géneros monofiléticos hipparionines y/o equines bien reconocidos, constituyen grupos parafiléticos que se definen arbitrariamente como “*Merychippus*” (sensu Hulbert & MacFadden, 1991). De lo anterior, se deduce que la metodología cladística es incapaz de resolver con base en dicotomías, las relaciones filogenéticas

de grupos que despliegan un complejo de caracteres homogéneo que los unifica, y que tratan de ser subdivididos forzosamente en unidades discretas, tal es el caso de *Merychippus*. Este hecho es un claro ejemplo del viejo problema de las paradojas acerca de grupos que se contienen a sí mismos, lo cual incide en la llamada Teoría de los Conjuntos (Batschelet, 1978), y en esencia refleja la imposibilidad de particularizar algo que es continuo.

En consecuencia, la posición taxonómica de *Merychippus* sigue constituyendo un problema todavía no resuelto, confirmándose que la sistemática de nivel-alfa de los équidos mesomiocénicos de ninguna manera está completamente entendida (Hulbert, 1989; Hulbert & MacFadden, 1991).

En este trabajo no se pretende resolver el problema planteado, el cual es ajeno a los objetivos considerados en el estudio; el género *Merychippus* se define de manera ecléctica e incluye a las especies merychippines de "*Merychippus*" y *Merychippus s.s.*

El parámetro principal utilizado para la discriminación genérica de los équidos oaxaqueños fue el grado de hipsodancia [correlacionado con la altura de la corona y a su vez con el tamaño corporal (MacFadden, 1986, 1988a, 1988b)], dado que es el único rasgo que objetivamente unifica a todas las especies merychippines actualmente aceptadas (Hulbert & MacFadden, 1991).

El análisis y comparación del grado de hipsodancia para 16 especies de équidos terciarios, permitió precisar 3 categorías arbitrarias (subhipsodonte, mesohipsodonte y suprahipsodonte). Los merychippines quedan incluidos en la subhipsodonte y raramente en la mesohipsodonte (v. gr. *M. californicus*).

Cada una de las poblaciones oaxaqueñas merychippines, se comparó con especies del género representadas por una muestra morfológica suficiente que permite su definición inambigua de manera confidente, y con un rango geocronológico entre los 14-16 Ma, correspondiente al lapso que se contempla en el presente estudio (Tabla 3).

Especies como *M. stevensi*, *M. styodontus*, *M. republicanus* y *M. relictus*, se encuentran inadecuadamente reconocidas y su definición se basa en material escaso muy fragmentado o bien representan sinónimos de especies bien caracterizadas (Hulbert, 1989; Hulbert & MacFadden, 1991). Por lo anterior, en el presente estudio se excluyen.

La condición ontogenética de los ejemplares oaxaqueños, sugiere que al menos 2/3 partes de la altura de la corona están representadas, con base en este argumento, se estima que este

parámetro en dientes sin desgastar probablemente se encontraba *ca.* 20 mm. Este dato es indicativo de dientes con una altura de la corona baja, y en consecuencia poco hipsodontes.

El patrón del esmalte que se presenta en los ejemplares oaxaqueños es semejante al que generalmente se observa en las especies merychippines más primitivas *M. gunteri* y *M. primus* (Hulbert, 1988, 1989; Hulbert & MacFadden, 1991). La configuración y disposición del complejo metacónido-metastilido, profundidad del ectofléxido, así como el desarrollo del protostilido corroboran este hecho. Por lo anterior, es que los elementos estudiados son asignados al género *Merychippus*.

**Asignación taxonómica.**- La población oaxaqueña es estrechamente muy cercana en odontografía a *M. primus* de la Formación Box Butte, Hemingfordiano Tardío de Nebraska (Hulbert & MacFadden, 1991, Fig. 8, p. 27), en los siguientes rasgos:

- Ectofléxido muy profundo sobre los premolares.
- Complejo metacónido-metastilido de configuración redondeada y pobremente separado.
- Entofléxido dirigido anteriormente.
- Hipoconúlido de configuración trapezoidal.
- Metafléxido con forma de "U".
- Paralófidio sobre los premolares de base ancha que se estrecha hacia el ápice de borde subaguzado.
- Protocónido e hipocónido de configuración redondeada.

Una comparación de los parámetros métricos de los ejemplares oaxaqueños con las poblaciones de *M. primus* del Hemingfordiano de Nebraska, reveló los siguientes hechos: (1) la lap desarrollada en los elementos estudiados es semejante a la que se presenta en las poblaciones de Sheep Creek y Box Butte, con ligeras diferencias promedio de 1.5 mm a 2 mm; (2) la anchura transversa del conjunto oaxaqueño es ligeramente mayor a la que desarrollan los ejemplares de las poblaciones hemingfordianas de Nebraska, con diferencias promedio de 2 mm (Tabla 4); y (3) la población oaxaqueña incluye dientes con una superficie oclusal que es un 25% más grande que la de los ejemplares de la Fauna Sheep Creek y un 14% mayor a los de la Formación Box Butte, mientras que entre estas dos últimas la diferencia es del 13% (*i.e.* semejante a la que se presenta entre la población oaxaqueña y la de Box Butte).

Tabla 3. Especies merychippines consideradas en el presente estudio.

<b>Especie</b>	<b>RG (Ma)</b>	<b>Distribución EE UU</b>
<i>M. gunteri</i>	14.0-18.0	Hemingfordiano Tardío-Barstoviano Temprano de Florida; Barstoviano Medio de Texas.
<i>M. primus</i>	16.5-17.5	Hemingfordiano Tardío de Nebraska y Florida.
<i>M. severus</i>	ca. 15.0	Barstoviano Medio de Oregon.
<i>M. californicus</i>	13.5-14.5	Barstoviano Medio de California.
<i>M. tertius</i>	16.5-17.5	Hemingfordiano Tardío de Nebraska y Florida.
<i>M. carrizoensis</i>	15.5-17.5	Hemingfordiano Tardío-Barstoviano Temprano de Florida.
<i>M. intermontanus</i>	13.0-16.0	Barstoviano Tardío de California y probablemente Montana; Barstoviano Temprano de Nebraska.
<i>M. coloradense</i>	11.0-16.0	Barstoviano Temprano-Clarendoniano de Nebraska, Colorado y Nuevo México.
<i>M. insignis</i>	15.0-16.0	Barstoviano Temprano de Nebraska, Dakota del Sur y California; Barstoviano Temprano-Barstoviano Medio de Texas y Colorado.
<i>M. sejunctus</i>	14.5-15.0	Barstoviano Temprano de Texas; Barstoviano Medio de Colorado.
<i>M. goorisi</i>	14.5-16.0	Barstoviano Temprano de Texas y Florida.

Las modestas diferencias odontográficas observadas entre la población oaxaqueña y aquellas del Hemingfordiano de Nebraska (Faunas Sheep Creek y Box Butte), pueden explicarse parsimoniosamente aduciendo a variación intraespecífica y/o geográfica. La información disponible no permite precisar el rango de variación de los parámetros evaluados, por lo que el material estudiado tiene la misma probabilidad de estar representando cualquier categoría individual (individuo de talla estandar, individuo de los más pequeños y/o individuo de los más grandes dentro de la población). Por lo anterior, se prefirió asignar de manera tentativa los elementos oaxaqueños a *Merychippus* cf. *M. primus*.

Tabla 4. Comparación de parámetros métricos entre **A.** *Merychippus* cf. *M. primus*, Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca (FV97-22.2); **B.** *M. primus* de la Fauna Sheep Creek, Hemingfordiano Tardío de Nebraska (F: AM 109857); **C.** *M. primus* recuperado de la Formación Box Butte, Hemingfordiano Tardío de Nebraska (F: AM 125575).

	<b>A</b>	<b>B</b>	<b>C</b>
<b>p3</b>			
lap	18.0	16.0	18.9
at	11.7	9.1	9.2
<b>p4</b>			
lap	16.5	16.0	18.7
at	11.2	9.0	9.0
<b>m1</b>			
lap	15.4	14.5	16.5
at	10.5	8.4	8.6
<b>m2</b>			
lap	16.6	15.4	17.5
at	8.6	7.2	6.9

Ferrusquía-Villafranca (1990a), describió para el Área Matatlán una serie de fragmentos postcraneales cuyo tamaño, morfología y proporciones son estrechamente semejantes la de ejemplares de *M. primus* de la Formación Sheep Creek, Hemingfordiano Tardío de Nebraska (Ferrusquía-Villafranca, 1990a, Tab. 5, p. 78). En ausencia de material diagnóstico y un tamaño de muestra suficiente, el investigador antes mencionado prefirió asignar de manera tentativa estos elementos a *Merychippus* cf. *M. primus*.

El reconocimiento de material dental semejante también a *M. primus* para el Área Nejapa, sugiere que los conjuntos fósiles recuperados para cada una de las faunas formaron probablemente parte de una misma población, argumento plausible si se considera la estrecha cercanía entre ambas áreas y su coetaneidad. Corroborar de manera definitiva el hecho antes planteado con base en las muestras consideradas es fútil, al no existir homogeneidad de las unidades a comparar, sin embargo, esto no implica que sea descartada.

*M. gunteri* especie que constituye el linaje ancestral que conduce *M. primus*, incluye elementos con proporciones dentales y altura de la corona semejantes a las observadas para la población oaxaqueña (Simpson, 1932, p. 27; Quinn, 1955, Tab. 2, p. 15). Difiere de esta última

por presentar entocónido con una pequeña evaginación sobre el borde anterior, complejo metacónido-metastílido pobremente separado, linguaflexido moderadamente profundo con forma de "U", metaflexido y entoflexido más desarrollados, y este último se dobla hacia el entocónido (Quinn, 1955, Lám. 1, Figs. 1-6, p.85; Hulbert & Macfadden, 1991, Fig. 8C-8F, p. 27).

*M. tertius* es semejante en altura de la corona y proporciones dentales, pero difiere en el patrón del esmalte en los siguientes rasgos: protocónido e hipocónido de mayor tamaño, metacónido-metastílido separados, linguaflexido con forma de "U", flexidos más desarrollados y con plicaciones secundarias (Hulbert & MacFadden, 1991, Fig. 8I, p. 27).

*M. carrizoensis* incluye elementos con una altura de la corona un 25% más grande, complejo metacónido-metastílido ligeramente oblicuo y separado por un istmo amplio, metaflexido y entoflexido más desarrollados (Dougherty, 1940, Lám. 4, Figs. 3, 6a; Munthe, 1979). *M. intermontanus* difiere en esencia en los mismos rasgos que *M. carrizoensis*, y en presentar protostílido bien desarrollado (Hulbert, 1989).

A diferencia de la población oaxaqueña, *M. coloradense* y *M. insignis* presentan un ectoflexido menos profundo sobre los premolares, complejo metacónido-metastílido de configuración subovooidal a ovooidal que se encuentra ampliamente separado por un istmo en forma de "U", y protostílido fuertemente desarrollado (MacFadden, 1984b, Fig. 60, p. 88, Fig. 61, p.88, Fig. 62, p.89).

En *M. sejunctus* los premolares presentan un ectoflexido profundo como se observa en los ejemplares estudiados, pero al igual que en *M. coloradense* y *M. insignis* difiere en la configuración y disposición del complejo metacónido-metastílido, así como en el desarrollo del protostílido.

*M. goorisi* al igual que la población oaxaqueña, presenta premolares con un ectoflexido profundo. Sin embargo, difiere de esta última en el complejo metacónido-metastílido que es de configuración subovooidal a ovooidal y separado por un amplio istmo, los flexidos se encuentran más desarrollados y el patrón del esmalte es más complicado (MacFadden, 1984b, Fig. 123, p. 155).

**Consideraciones sobre Distribución Paleogeográfica y Edad Geológica.**- El registro de *M. primus* se restringe al Hemingfordiano Tardío de Nebraska. El reconocimiento para las faunas Matatlán y Nejapa de ejemplares dentales referibles a *M. primus*, recuperados de estratos más



jóvenes de edad barstoviana, establece un incremento en el alcance geocronológico del Hemingfordiano Tardío al Barstoviano Medio. Por implicación, representaría el primer reporte de una población estrechamente cercana a *M. primus* para el Barstoviano del subcontinente norteamericano, así mismo constituiría el último miembro sobreviviente relacionado con esta especie.

Con base en la distribución paleogeográfica conocida de *M. primus*, la población oaxaqueña extiende el rango de distribución para el lapso Hemingfordiano-Barstoviano, desde la región septentrional de las Grandes Planicies de Estados Unidos de América hasta el Sureste de México, así mismo constituye el registro más austral para Norteamérica.

**Consideraciones evolutivas.-** *M. primus* es una de las especies más primitivas del género (Hulbert, 1989; Hulbert & MacFadden, 1991), su alcance geocronológico se restringe al Hemingfordiano Tardío de Nebraska (ca. 16.5-17 Ma). Reportes geocronológicamente más jóvenes para este intervalo de tiempo se desconocían hasta este trabajo.

Los ejemplares referibles a *M. primus* para las Faunas Matatlán y Nejapa del Barstoviano Medio de Oaxaca, probablemente representen uno de los últimos miembros sobrevivientes de esta especie. El remanente de una población merychippine muy primitiva coexistiendo con formas de équidos avanzadas como *Plihippus* y *Neohipparion*, sugiere una competitividad biológica equivalente o ligeramente menor de *M. cf. M. primus*, que condujo eventualmente a su extinción.

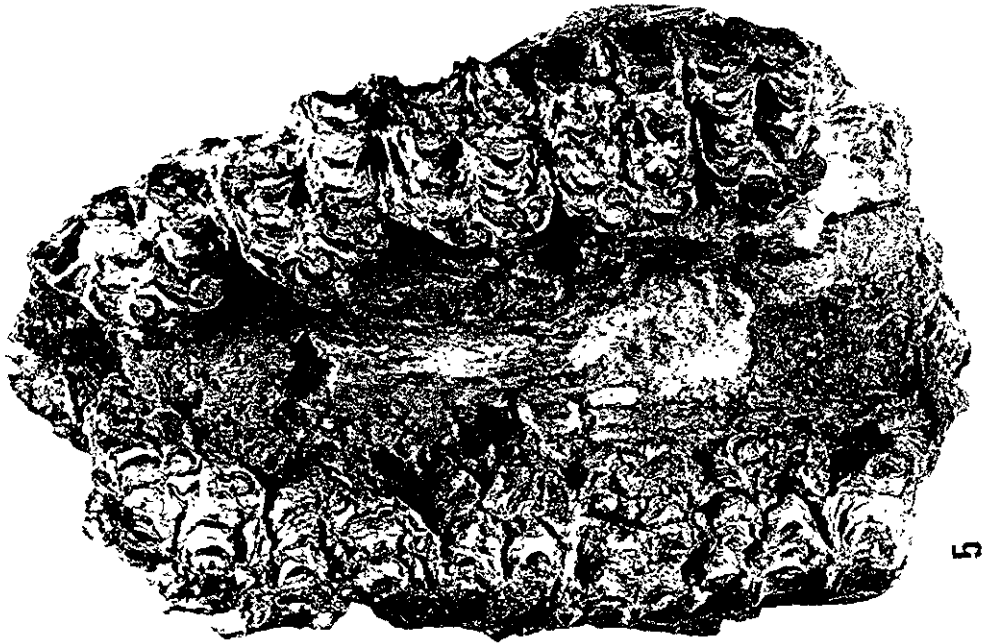
**Consideraciones ecológicas.-** Se considera que *Merychippus* representa uno de los primeros géneros hipsodontes, que incluye especies con índices de hipsodoncia que varían de 1.0 a 1.5 [Figura 6 (MacFadden, 1992, Fig. 11.6, p. 240)]. El incremento en la altura de la corona (correlacionado con el grado de hipsodoncia), se estableció como una estrategia fundamental en la transición de los hábitos alimenticios ramoneador a pacedor (Janis, 1988; Janis & Fortelius, 1988; MacFadden, 1992).

Los pastos se caracterizan por ser un material fibroso con bajo contenido proteico (Juko & Bredon, 1961; Bredon & Wilson, 1963). Por lo tanto, el consumo exclusivo de este tipo de recurso por individuos que desarrollan dientes con una altura de la corona baja (tal es el caso de las poblaciones merychippines), representaría una desventaja.

FV97-22.1 y FV97-22.2, incluyen dientes con una altura de la corona de 15 mm en promedio, dato que indica su bajo grado de hipsodoncia. Tomando en consideración los hechos

expuestos en párrafos precedentes, es poco probable que los individuos que integraban la población merychippine oaxaqueña se hayan alimentado estrictamente de pastos, es más plausible que se hayan presentado preferencias alimenticias generalistas, que incluirían pastos poco abrasivos junto con materia vegetal suculenta.

Por otra parte, la masa corporal de 46.84 kg, estimada a partir de las ecuaciones de regresión lineal simple de Janis (1990) para la dentadura inferior, sugiere individuos de talla pequeña, cuyo consumo alimenticio y área de forrajeo debió ser menor que la de équidos de mayor talla como *Pliohippus* y *Neohipparion* (estos géneros también se reconocen en la Fauna Nejapa). Esto explicaría parsimoniosamente la repartición de recursos entre las poblaciones de équidos reconocidas en las faunas barstovianas oaxaqueñas.



5



1



2



3



4

*Merychippus sejunctus* Cope, 1874

*Merychippus* cf. *M. sejunctus*

(Láminas I, II; Tablas 3, 5, 6)

**Material referido.**- Fauna Matatlán: FV97-82 fragmento maxilar con serie dental izquierda P2-M2; y serie dental derecha P2-M2 con la mitad anterior del siguiente molar (M3). Esta última presenta un desplazamiento lateral de aproximadamente 11°, resultando en un fracturamiento sagital y dislocación de P4-M2 junto con la pérdida de algunas de las estructuras del patrón del esmalte. Por lo anterior, se decidió tomar como base para la descripción odontográfica, la serie dental izquierda que no se encuentra deformada.

**Alcance Geocronológico.**- Barstoviano Medio.

**Distribución Geográfica.**- Barstoviano Medio de la porción suroriental del Valle de Oaxaca, región occidental del Istmo de Tehuantepec, Estado de Oaxaca, Sureste de México; Barstoviano Medio de Colorado y Texas EE UU (Osborn, 1918; Hulbert & MacFadden, 1991).

**Descripción.**- Dientes subhypsodontes (IH = 1.45), submoderadamente desgastados. Tomando como base la altura de la corona de M3 (elemento que se encuentra en menor grado de desgaste en comparación al resto que completan la serie dental), se estima que este parámetro en dientes sin desgastar o ligeramente desgastados, es de 30 mm en promedio.

Amplia cubierta de cemento sobre los dientes, serie dental premolar excede a la molar en un 15% en promedio, moderadamente curvos, bordes del esmalte de las fosetas relativamente simples. Pliprotocónulo bien desarrollado de P3 a M2, plihipostilo evidente dirigido posterolabialmente. Surco preprotoconal bien definido sobre P2 a M1, surco postprotoconal profundo y angosto. Protocono subigual en tamaño al hipocono, de configuración subredondeada en los premolares y ovoidal en los molares, premolares con borde lingual del protocono convexo mientras que en los molares es paralelo a la LAP del diente. El P2 y P3 carecen de plicaballín, el resto de los elementos que completan la serie con plicaballín simple pobremente desarrollado. Borde posterior del hipocono redondeado con borde lingual ligeramente oblicuo o paralelo a la LAP del diente.

El P2 presenta una superficie oclusal burdamente triangular, el ápice corresponde al anterostilo la base al extremo posterior del diente (metalofa) y la hipotenusa al borde externo (ectolofa). Bordes internos de las fosetas muy simples, sólo se observa una pequeña crenulación

sobre el borde posterior de la prefoseta y otra sobre el borde anterior de la postfoseta, el pliegue más desarrollado corresponde al plihipostilo, la prefoseta se abre lingualmente a través del surco postprotoconal. Protocono unido al protolofo de configuración subredondeada, plicaballín ausente, surco hipoconal ampliamente abierto y profundo.

Tabla 5. Parámetros métricos de *Merychippus* cf. *M. sejunctus*, Fauna Matatlán, Barstoviano Medio de Oaxaca.

	AC	LAP	AT	R1	LAPPrt	ATPrt	R2
P2	20.9	28.3	21.0	1.34	4.0	3.4	1.17
P3	27.9	22.5	27.2	0.82	5.4	4.7	1.14
P4	31.4	21.0	24.6	0.85	6.5	5.5	1.18
M1	27.3	19.8	23.6	0.83	6.8	4.4	1.53
M2	22.0	17.6	22.4	0.78	6.2	4.0	1.55

El P3 con fosetas ligeramente más complicados en comparación a P2, sobre los bordes internos desarrollan de 2 a 3 pliegues poco profundos. Protocono unido al protolofo de configuración subredondeada, surco hipoconal profundo y angosto.

El P4 con fosetas simples, el borde anterior de la postfoseta desarrolla un sólo pliegue profundo dirigido anteroposteriormente, la prefoseta desarrolla de 2 a 3 pliegues sobre el borde posterior, pliprotolofo pobremente desarrollado y plihipostilo evidente. Protocono unido al protolofo de configuración subredondeada, surco hipoconal abierto y profundo, terminación hipoconal redondeada.

El M1 con bordes del esmalte de las fosetas simples, desarrollan de 2 a 3 pliegues poco profundos sobre los bordes posterior de la prefoseta y anterior de la postfoseta, el borde posterior del protocono se encuentra casi en contacto con el borde anterior del hipocono. Protocono unido al protolofo de configuración ovoidal, surco hipoconal profundo y angosto dirigido anteroposteriormente.

El M2 es similar en complicación de las fosetas a M1, plihipostilo bien desarrollado. Protocono aislado del protolofo sin espolón anterior y de configuración ovoidal, borde posterior del protocono casi en contacto con el borde anterior del hipocono, surco hipoconal semejante a

M1. La disposición del protocono en este elemento (que corresponde al menos desgastado de la serie dental junto con M3), en comparación a la que se observa de P2 a M1, sugiere una conexión rápida de esta estructura al protocono durante las primeras fases de desgaste.

**Discusión.-** El índice de hipsodoncia que se estimó para los ejemplares dentales oaxaqueños es de 1.45, equivalente al que se observa en las especies *M. gunteri* y *M. severus*, un 20% más grande al *M. primus*, *M. insignis* y *M. goorisi*; y un 20% menor al de *M. coloradense* y *M. californicus* (Figura 6).

**Asignación Taxonómica.-** La odontografía de los elementos dentales incluidos en el fragmento maxilar, es muy cercana a la observada en *Merychippus sejunctus* de Pawnee Creek, Barstoviano Medio de Colorado [Osborn, 1918, Lám. 16, Figs. 1-2, p. 255; Hulbert, 1989 (Tabla 6)], en los siguientes rasgos:

- Dientes moderadamente curvos.
- Desarrollo de 2 a 3 pliegues poco profundos sobre los bordes internos de las fosetas.
- Pliprotocónulo bien desarrollado.
- Surco preprotoconal bien definido y un profundo valle postprotoconal.
- Protocono aislado del protocono en las primeras fases de desgaste sin espolón anterior y que se une rápidamente a el protocono.
- Plicaballín simple poco desarrollado.
- Surco hipoconal profundo.
- Borde lingual del hipocono ligeramente oblicuo o paralelo al eje anteroposterior del diente.

La información bibliográfica analizada, no registra un solo dato concreto de la altura de la corona alcanzada en *M. sejunctus*. Matthew (1913) [fide Osborn, 1918], reconoció que ciertos ejemplares dentales asignados a la especie nominal *Merychippus paniensis*, recuperados de Pawnee Creek, Barstoviano Medio de Colorado (Osborn, 1918 p. 109), muestran dimensiones dentales y una altura de la corona semejante a *M. sejunctus*. Para la comparación de este parámetro, se utilizaron los datos de altura de la corona de dos molares superiores ligeramente desgastados [(AMNH 8249 correspondiente a un M1 con AC de 26 mm y AMNH 8250 correspondiente a un M3 con AC de 30 mm) *op. cit.*]. El dato de altura de la corona de AMNH-250, es en esencia el mismo que se estimó para los elementos dentales del fragmento maxilar oaxaqueño FV97-82, en el mismo grado de desgaste.

La morfología del patrón del esmalte de los elementos dentales oaxaqueños, se comparó con ilustraciones de *M. sejunctus* a diferentes grados de desgaste: El ejemplar AMNH 8254 correspondiente a una serie dental completa con P2-M3 ligeramente desgastados, presenta pliegues profundos y plicaballín fuertemente desarrollado, por su parte AMNH 9414, serie dental con P4-M3 moderadamente desgastados, muestra bordes de las fosetas con pliegues que se presentan como meras crenulaciones y plicaballín vestigial (Osborn, 1918, Lám. 16, Figs. 1-2, p. 255). La configuración del patrón del esmalte de los elementos oaxaqueños, indica una condición intermedia, por lo que las ligeras diferencias configuracionales bien pueden deberse a variación ontogenética.

Stirton en 1954 describió un paladar con la mayor parte de la maxila derecha y ambos premaxilares que incluían Incs 1-3, C, P1-M3 derechos; y C, P1-P3 izquierdos, perteneciente a un individuo adulto. El ejemplar se recolectó cerca de El Gramal, Área Nejapa, y se asignó a *Merychippus* sp. Stirton comparó este elemento con el Ejemplar Tipo de *Merychippus sejunctus* (AMNH No. 8291), cráneo de un individuo adulto [(probablemente un macho) Osborn, 1918]; y detectó que existía una marcada similitud odontográfica entre ambos ejemplares, en los siguientes rasgos: prefoseta que se abre lingualmente a través del valle postprotoconal sobre el P2 y aislamiento del borde interno del valle postprotoconal en P3 y M1. En el mismo reporte, Stirton menciona que el primer ejemplar merychippine recuperado, es un fragmento dental ligeramente desgastado, que incluye prefoseta y postfoseta, y una altura medida de la base del diente al ápice de las fosetas de 37 mm. Con base en el grado de desgaste, sugiere que la altura de la corona original de este elemento se sería mayor a los 40 mm (Stirton, 1954, p. 636). Este dato de la altura de la corona, es similar al que se reporta para *Merychippus* aff. *M. sejunctus* de Frick Trinity River, Barstoviano Medio de Texas (Hulbert & MacFadden, 1991, p. 39); y un 15% más grande al que presentan los dientes de FV97-82 (ca. 30 mm).

Tabla 6. Comparación de parámetros métricos entre **A.** *Merychippus* cf. *M. sejunctus* (ejemplares submoderadamente desgastados), Fauna Matatlán, Barstoviano Medio de Oaxaca; **B.** *Merychippus* sp. (ejemplares fuertemente desgastados), Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca (Stirton, 1954); y (**C-E**) *Merychippus sejunctus* a diferentes grados de desgaste **C.** Ligeramente desgastados, **D.** Moderadamente desgastados, **E.** Fuertemente desgastados, de Pawnee Creek, Barstoviano Medio de Colorado (Osborn, 1918).

	<b>A</b>	<b>B</b>	<b>C</b>	<b>D</b>	<b>E</b>
LP2-M3	---	111.4	122.3	---	116.0
LP2-M2	111.6	101.8	104.0	---	97.5
LP2-P4	74.4	63.84	66.0	---	63.0
LM1-M3	---	52.4	58.0	56.4	---
<b>P2</b>					
LAP	28.3	25.27	24.0	---	24.0
AT	21.0	21.28	18.0	---	22.0
<b>P3</b>					
LAP	22.5	19.95	21.0	---	18.0
AT	27.2	23.94	22.0	---	22.0
<b>P4</b>					
LAP	21.0	22.61	22.0	19.5	19.0
AT	24.6	22.61	22.0	21.0	22.0
<b>M1</b>					
LAP	19.8	18.62	19.0	19.0	16.5
AT	23.6	21.28	20.0	22.0	21.0
<b>M2</b>					
LAP	17.6	17.95	20.0	19.0	18.5
AT	22.4	22.61	19.0	22.0	18.5

**A.** FV97-82, **B.** UCMP 42293, **C.** AMNH 8254, **D.** AMNH 9414, **E.** AMNH 8291

La diferencia en altura de la corona entre las poblaciones oaxaqueñas, puede representar la presencia de especies merychippines diferentes, empero, odontográficamente cercanas a *M. sejunctus*. La población de Matatlán se encontraría representada por individuos semejantes en



altura de la corona a *M. sejunctus* de Pawnee Creek, Barstoviano Medio de Colorado; y la de Nejapa a *Merychippus* aff. *M. sejunctus* del Barstoviano Medio de Texas. Si se considera que las poblaciones barstovianas de Colorado y Texas reflejan un cambio morfológico gradual en el tamaño de la altura de la corona (Hulbert & MacFadden, 1991, p. 39), las diferencias observadas en este mismo rasgo, entre las poblaciones oaxaqueñas de Matatlán y Nejapa probablemente indican variación intraespecífica. Por lo anterior, se considera más objetivo y parsimonioso tratarlas como parte de una misma población.

Wilson (1967) describió un M3 ligeramente desgastado con una altura de la corona medida a través del paracono de 33.3 mm, este ejemplar fue recuperado de la misma localidad de donde procede el paladar descrito por Stirton (1954). Ferrusquía-Villafranca (1990a) sugiere con base en la odontografía del ejemplar (principalmente en la relativa simplicidad del patrón del esmalte) que sería coespecífico de UCMF42293, y por extrapolación también quedaría incluido en la población de *Merychippus* cf. *M. sejunctus*, esta interpretación se refuerza porque sus dimensiones corresponden adecuadamente con las de los molares de FV97-82 (Tabla 6).

FV97-82 correspondiente a un fragmento maxilar que se recuperó del Área Matatlán, presenta una longitud de P2-M2 un 9% mayor en comparación al ejemplar de la Fauna Nejapa, en lo que respecta a la longitud de P2-P4 es un 11% más grande. Como se mencionó, los ejemplares comparados se encuentran a diferentes grados de desgaste y en équidos las medidas de la superficie oclusal y patrón del esmalte se modifican con la edad (MacFadden, 1992). Por lo anterior, las diferencias observadas bien pueden ser atribuidas a variación ontogenética. No se descarta la posible existencia de variación sexual, empero, ésta es difícil de evaluar cuantitativamente con base en dientes molariformes, dado que el dimorfismo sexual en équidos (en los actuales como en los fósiles), se reconoce a partir del grado de desarrollo de los caninos (Pirlot, 1952).

Tomando en consideración los argumentos planteados en párrafos precedentes, y la incertidumbre que representa la imposibilidad de comparar ejemplares en un mismo grado de desgaste, se considera más objetivo asignar al conjunto oaxaqueño a *Merychippus* cf. *M. sejunctus*.

A diferencia de FV97-82, las especies *M. gunteri* y *M. primus* incluyen elementos dentales con una altura de la corona un 20% más pequeña, dientes cuadrangulares con una superficie

oclusal un 40% inferior a la que se observa en el ejemplar oaxaqueño. Protoconos más pequeños de configuración redondeada, y fosetas con un grado de complicación marcadamente simple (Simpson, 1930, 1932; Quinn, 1955; Forsten, 1975).

*M. intermontanus* y *M. carrizoensis* presentan una altura de la corona similar a la estimada para los ejemplares oaxaqueños. Estas especies difieren de FV97-82 en que incluyen dientes fuertemente curvos con bordes del esmalte de las fosetas muy simples e incluso sin llegar a desarrollar pliegues y en una mayor retención del protocono a permanecer ampliamente unido al protolofo a todo lo largo de la altura de corona (Dorr, 1956, Lám. 18; Munthe, 1979, Fig. 3, p. 8).

*M. coloradense* incluye dientes con una mayor altura de la corona (un 15% más grandes), con protocono elongado aislado del protolofo cerca de la base del diente y con un espolón bien desarrollado sobre el borde anterior en las primeras fases de desgaste (MacFadden, 1984b, Fig. 19, p.48). Estas mismas diferencias se observan en *M. californicus* (Osborn, 1918, Fig. 96, p. 122).

*M. goorisi* difiere de la población oaxaqueña en que incluye elementos con una altura de la corona ligeramente menor, las diferencias promedio son de 4.5 mm, presentar un mayor grado de complicación de las fosetas, retención de un protocono aislado del protolofo de configuración menos elongada y con espolón bien desarrollado sobre el borde anterior, y en la presencia de un plicaballín fuertemente desarrollado (MacFadden, 1984b, Fig. 18, p.47, Fig. 121B, p. 153).

*M. tertius* y *M. insignis* son semejantes a la población oaxaqueña en la altura de la corona y configuración protoconal. Difieren de ésta en los mismos rasgos que *M. goorisi* (Skinner & Taylor, 1967, Fig. 5F, p. 24, Fig. 6B, p. 25).

*M. severus* es muy semejante a los ejemplares oaxaqueños en lo que se refiere a la altura de la corona, grado de complicación de las fosetas y configuración protoconal. Empero, difiere en la presencia de protocono que se une al protocónulo en un grado de desgaste moderado, y con un espolón sobre el borde anterior del protocono fuertemente desarrollado.

La odontografía de FV97-82 muestra una clara afinidad con la desarrollada en *M. sejunctus*. Las ligeras variaciones observadas en la morfología y disposición del protocono, no pueden evaluarse de manera objetiva si se considera que el tamaño de la muestra con el que se cuenta es pequeño (de hecho sólo se tiene representado con seguridad a un individuo), y no permite revelar una estimación fiel del rango de variación en los rasgos mencionados. Por otra

parte, la caracterización del fragmento maxilar es esencialmente odontográfica, que es sólo uno de los diversos complejos de caracteres usados actualmente en la sistemática para asignar géneros y especies de équidos (Skinner & MacFadden, 1977; MacFadden, 1984a, 1984b); en consecuencia, parece más razonable considerar al taxón representado en Matatlán y Nejapa (fragmento palatino descrito por Stirton en 1954), como una población cercana en odontografía a *M. sejunctus*, y expresar esto formalmente como *Merychippus* cf. *M. sejunctus*.

**Consideraciones sobre Distribución Paleogeográfica y Edad Geológica.-** La distribución paleogeográfica conocida de *M. sejunctus* corresponde al Barstoviano Medio de Colorado y probablemente de Texas (Osborn, 1918; Hulbert & MacFadden, 1991), de localidades ubicadas a 2500 km y 1300 km de distancia respectivamente de donde proceden los ejemplares oaxaqueños. La probable presencia de *M. sejunctus* en Matatlán y Nejapa, extiende la distribución geográfica de esta especie desde el centro de EE UU hasta el Sureste de México, constituyendo el registro más austral de Norteamérica.

**Consideraciones evolutivas.-** El amplio uso de la metodología cladística para determinar las relaciones de ancestría-descendencia en équidos (Skinner & MacFadden, 1977; MacFadden, 1984b; Webb & Hulbert, 1986; Hulbert, 1987, 1988, 1989), y específicamente en diferentes especies merychippines (Hulbert & MacFadden, 1991), ha producido cladogramas que muestran a *M. sejunctus* como un linaje cuya ubicación en una de estas representaciones esquemáticas, puede ser expresada con igual parsimonia en al menos tres posiciones diferentes (Hulbert & MacFadden, 1991, Fig. 11, p. 44) (1) como grupo hermano de las Tribus Hipparionini y Equini, (2) como miembro de la Tribu Hipparionini o (3) incluido en la Tribu Equini. El hecho de que *M. sejunctus* tenga una interesante combinación de estados de carácter, algunos asociados a los equines (presencia de una fosa malar poco profunda), y otros con los hipparionines [complejo metacónido-metastilido ampliamente separado y protostilido bien desarrollado (Hulbert, 1989)], ha provocado que se presente dicha controversia.

Hulbert y MacFadden (1991) sugieren con base en ciertos rasgos dentales (incremento en la altura de la corona, mayor grado de complicación de las fosetas, protostilido fuertemente desarrollado y complejo metacónido-metastilido ampliamente separado), que *M. sejunctus* estaría más relacionado con los hipparionines que con los equines, constituyendo el grupo hermano de *M.*

*coloradense*, *M. insignis*, y *M. goorisi* especies que han quedado incluidas en la Tribu Hipparionini (*op. cit.* Fig. 10, p.42).

La odontografía de FV97-82 muestra una combinación de rasgos equines e hipparionines. En lo que respecta a la unión del protocono al protofofo (durante las primeras fases de desgaste), la condición observada es típicamente equine, un caso semejante se observa en *M. aff. M. sejunctus* del Barstoviano de Texas. El grado de complicación de las fosetas es estrechamente cercano al de *M. coloradense*, especie que se considera miembro de la Tribu Hipparionini (Hulbert & MacFadden, 1991), y significativamente mayor al que desarrollan *M. intermontanus* y *M. carrizoensis*, especies incluidas en la Tribu Equini (*op. cit.*). Finalmente, la altura de la corona de los ejemplares oaxaqueños, es semejante a la que presentan *M. goorisi*, *M. coloradense* y *M. insignis*, de la Tribu Hipparionini (*op. cit.*).

De lo anterior, se tiene que FV97-82 muestra una mayor afinidad de caracteres con aquellas especies incluidas en la Tribu Hipparionini. Esto representa una evidencia objetiva que apoya la posición taxonómica de esta especie dentro de los hipparionines (Hulbert & MacFadden, 1991), y proporciona información adicional acerca de las relaciones filogenéticas de *M. sejunctus* con otros linajes merychippines.

**Consideraciones ecológicas.-** El fragmento maxilar FV97-82 referible a *M. sejunctus*, incluye dientes con una altura de la corona (ca. 30 mm), que refleja su condición típicamente subhipsodonte (IH = 1.45). Se mencionó con anterioridad (*cf.* Apartado Consideraciones ecológicas de *M. cf. M. primus*), que es poco probable que las poblaciones merychippines subhipsodontes se hayan alimentado exclusivamente de pastos.

El ejemplar oaxaqueño FV97-82 presenta molarización completa de los premolares y un incremento relativo de la cantidad de esmalte expuesto sobre la superficie oclusal (mediante una modesta complicación de las fosetas); rasgos que constituyen estrategias relacionadas con el consumo de pastos (Van Valen, 1960; Janis, 1988; Janis & Fortelius, 1988). Por lo anterior, no se descarta de manera taxativa que los individuos que integraban la población oaxaqueña hayan consumido materia vegetal fibrosa, empero, no sería el recurso alimenticio primario. En consecuencia, es muy probable que *M. cf. M. sejunctus* haya presentado hábitos generalistas, con una dieta integrada por pastos poco abrasivos y otros recursos como hojas y/o brotes, igual que lo hacen en la actualidad algunas cebras [*v. gr. Equus burchelli* (Janis, 1982)].

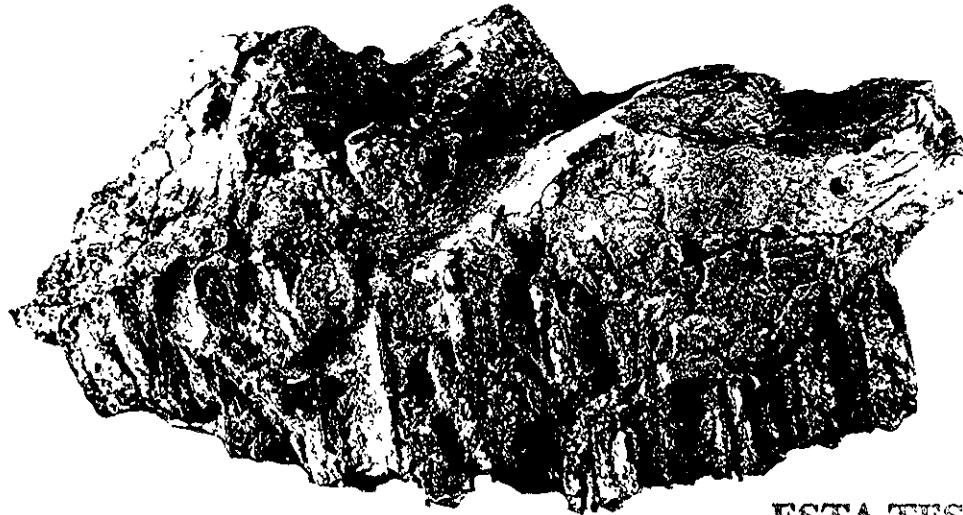
La masa corporal estimada para *M. cf. M. sejunctus*, es en promedio de 129.3 kg, esto es, un 22% menor a la de *Plihippus* y *Neohipparion* (MacFadden, 1986; MacFadden & Hulbert, 1990), y un 64% mayor a la de *M. cf. M. primus*. Las variaciones en tamaño corporal, reflejan de manera general necesidades energéticas y área de forrajeo diferentes, lo cuál permitiría la coexistencia de estas poblaciones sin presentarse una elevada competencia.



1

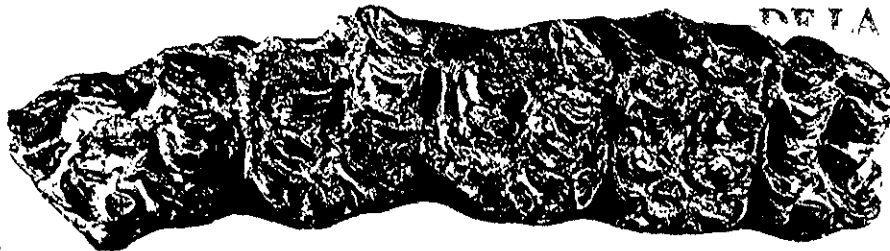


2



3

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA



4

*Merychippus californicus* Merriam, 1915

*Merychippus* cf. *M. californicus*

(Láminas III-IV, Tablas 3, 7-9)

**Material referido.-** Fauna Nejapa. Loc. Las Ánimas: FV96-63 M1I; FV96-58, FV96-59 M2I; FV94-235A3, extremo distal de un metapodio III izquierdo; Loc. El Cordoncillo: FV92-140.2, extremo distal de un metapodio III izquierdo; FV92-142.1, extremo distal de un metapodio III derecho; FV92-138.6, FV92-138.2 astrágalo y calcáneo derechos respectivamente probablemente de un mismo individuo; FV92-141.1, porción proximal de un calcáneo derecho..

**Alcance Geocronológico.-** Barstoviano Medio-Barstoviano Tardío.

**Distribución Geográfica.-** Barstoviano Medio de la región occidental del Istmo de Tehuantepec, Estado de Oaxaca, Sureste de México; Barstoviano Tardío de California y probablemente Nevada, EE UU (Downs, 1961).

### **Descripción.**

*Dentadura superior* (Lámina III, Figs. 1-9): Dientes subhipsodontes (IH = 1.5), ligera a submoderadamente desgastados, con altura de la corona de 25 mm en promedio. Moderadamente curvos, cuadrangulares, con un amplia cobertura de cemento (grosor que varía de 1-2 mm). Parastilo y mesostilo bien desarrollados, el primero más grande que el segundo. Bordes del esmalte de las fosetas relativamente simples, en promedio se observan 2 pliegues sobre los bordes internos. Pliprotocónulo bien desarrollado dirigido casi anteroposteriormente. Pliprotolofa poco desarrollado mientras que el hipostilo es más evidente dirigido casi transversalmente.

Protocono aislado del protolofa que sólo se une cerca de la base del diente, de configuración elongada, y borde lingual paralelo a la LAP del diente. Plicaballín de asa simple más desarrollado en M1 que en M2.

Terminación hipoconal subredondeada, borde lingual del hipocono paralelo a la LAP del diente. Surco hipoconal abierto y profundo dirigido anteroposteriormente a ligeramente oblicuo.

Tabla 7. Medidas de los parámetros métricos de *Merychippus* cf. *M. californicus*, Fauna Nejapa, Barstoviano Medio del Estado de Oaxaca.

No. Cat.	Posc.	AC	LAP	AT	R1	LAPPrt	ATPrt	R2	RC
FV96-63	M1	25.8	20.4	19.4	1.05	6.8	3.6	1.88	75
FV96-59	M2	25.0	20.1	19.0	1.05	6.0e	3.3	1.81	50
FV96-58	M2	24.6	19.0	17.4	1.09	6.0e	3.2	1.87	40

*Elementos postcraneales:* los ejemplares esqueléticos postcraneales incluyen dos calcáneos, un astrágalo y tres fragmentos metapodiales.

**Astrágalo:** FV92-138.6 (Lámina III, Figs. 10-11) se caracteriza por presentar un evidente estrechamiento anteroposterior del extremo medial y por implicación la región anterior de la tróclea mesial refleja cierta compresión. Por otra parte, la faceta navicular es estrecha y dirigida hacia arriba y hacia adelante a diferencia de como se presenta en *Equus* que es cuasihorizontal.

El tamaño del ejemplar es en promedio un 18% más pequeño en comparación a los astrágalos de *Neohipparion* y *Pliohippus* (Lance, 1950; Webb, 1969), una diferencia semejante en tamaño ocurre para la masa corporal estimada entre estas poblaciones, por silogismo y principio de correlación de partes. Este hecho sugiere que las dimensiones de FV92-138.6 se corresponden adecuadamente con el tamaño probable de los individuos que integraron la población merychippine oaxaqueña.

**Calcáneo:** FV92-138.2 (Lámina III, Figs. 12-13) muestra un cuerpo y sustentáculo del talón estrechos transversalmente, la tuberosidad es globosa ligeramente inclinada y dirigida hacia atrás. La parte principal del cuerpo ocupa 2/3 partes de la totalidad del elemento mientras que en *Equus* es más corto y robusto. En el sustentáculo del talón las facetas articulares para el astrágalo presentan un tamaño equivalente con sus correspondientes superficies en FV92-138.6, lo cual sugiere que probablemente formaron parte de un mismo individuo.

FV92-141.1 incluye sólo el extremo proximal del cuerpo, sus dimensiones de longitud y anchura son estrechamente cercanas a las de FV92-138.2 (Tabla 8).

**Metapodio III:** FV92-140.2 y FV94-235A3 incluyen el extremo distal de este elemento, sólo en FV92-142.1 (Lámina IV, Figs. 1-3) se conservó una buena parte de la diáfisis.



Configuracionamente esta región en los metacarpos y metatarsos muestra en esencia el mismo diseño (Sisson, 1959), lo cual dificulta distinguir unos de otros, por lo tanto se prefirió considerarlos de manera general como metapodios.

Ciertos rasgos morfológicos del metapodio central (Metacarpo III/Metatarso III) reflejan la condición tridactilar o monodactilar desarrollada en diversos grupos de caballos fósiles (Lance, 1950). Los équidos tridáctilos entre ellos *Merychippus* y los hipparionines, muestran superficies articulares para los metapodios laterales bien desarrolladas, ensanchadas transversalmente y que recorren al elemento hasta el extremo distal, por implicación, los procesos laterales situados por encima de la troclea se encuentran desplazados hacia el borde anterior (*op. cit.*). Estos mismos rasgos también se presentan en los ejemplares oaxaqueños, lo cuál sugiere su condición típicamente tridactilar.

En cuanto al tamaño, los elementos estudiados son en promedio un 20% más pequeños en comparación a los metapodios centrales de *Neohipparion* y *Pliohippus* (Webb, 1969). Una diferencia semejante se detectó también para los astrágalos y la masa corporal estimada para estas poblaciones, de nueva cuenta, por silogismo y correlación de las partes, se sugiere que las dimensiones de estos ejemplares se corresponden adecuadamente con el tamaño probable de los individuos que integraron la población merychippine oaxaqueña.

**Discusión.-** El índice de hipsodoncia estimado para la población oaxaqueña a partir de FV96-63 es de 1.5, dato que indica su condición subhipsodonte. Con base en esta condición típicamente merychippine, es que se asigna a *Merychippus* este conjunto de elementos dentales.

El grado de hipsodoncia observado es equivalente al de *M. severus*, 1/3 más grande al desarrollado en *M. gunteri*, *M. primus*, *M. insignis* y *M. goorisi*; y 1/6 más pequeño al de *M. californicus* y *M. coloradense* (Figura 6).

Tabla 8. Medidas de los elementos postcraneales de *Merychippus*, Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.

<b>Astrágalo</b>		FV92-138.6		
Longitud máxima		34.8		
Anchura troclear		23.0		
Anchura distal		28.7		
<b>Calcáneo</b>		FV92-138.2	FV92-141.1	
Longitud máxima	68.4	---		
Longitud proximal	26.5		25.4	
Anchura proximal	14.4		11.8	
Anchura máxima	26.0	---		
LAP máxima	35.7	---		
<b>Metapodio III</b>		FV94-235A3	FV92-140.2	FV92-142.1
Longitud anteroposterior		---	---	15.5
Anchura transversa		16.9	---	18.3
Altura		17.0	18.2	18.0
Anchura distal		20.0	20.3	21.0

**Asignación taxonómica.** - La odontografía desarrollada en los ejemplares oaxaqueños es semejante a la de *M. californicus* de la Fauna North Coalinga, parte temprana del Barstoviano Tardío de California ca. 14 Ma [Tabla 9 (Downs, 1961, Fig. 2b, p. 8)], en los siguientes rasgos:

- Dientes moderadamente curvos, cuadrangulares.
- Grado de complicación del esmalte de las fasetas.
- Protocono aislado del protocono que se une en las últimas fases de desgaste.
- Protocono de configuración elongada sin espolón sobre el borde anterior del esmalte.
- Borde lingual del protocono paralelo a la LAP del diente.
- Plicaballín de asa simple sobre los molares.
- Terminación hipoconal subredondeada.

- Surco hipoconal abierto y profundo dirigido anteroposteriormente o ligeramente oblicuo.

La altura de la corona estimada para la población oaxaqueña es estrechamente cercana a la de *M. severus* de la Fauna Mascall, Barstoviano Medio de Oregon, y aproximadamente un 15% menor a la que desarrolla en promedio *M. californicus*. Empero, si se considera el rango de variación de este parámetro para las poblaciones barstovianas estadounidenses, se observa un cierto solapamiento (Tabla 9), lo cual refleja un cambio morfológico gradual en este rasgo. La tendencia hacia el aumento de la altura de la corona entre *M. severus* y *M. californicus* fue previamente reconocida por Downs (1961), en donde la población merychippine de Oregon constituye la parte inicial de esta cronocline.

Diversos elementos dentales de *M. californicus* muestran una altura de la corona semejante a la que se observa en *M. severus* (en consecuencia a la desarrollada en los ejemplares oaxaqueños). UCMP 11386 de la Fauna Virgin Valley del Noroeste de Nebraska presenta una altura de la corona que no es significativamente diferente a la de la población merychippine de la Fauna Mascall (Stirton, 1939; Downs, 1956, p. 277). Por su parte, al holotipo de *M. californicus* UCMP 21247 se le estimó una altura de la corona de 27 mm (Osborn, 1918, Fig. 96), *i.e.* un 4% más grande a la que se observa en FV96-59 y 63. Por lo anterior, caracterizar a estas especies con base en la altura de la corona exclusivamente, no es posible. Sin embargo, en el resto de los rasgos del patrón del esmalte (curvatura, complicación de las fosetas, configuración y disposición del protocono, así como la forma del plicaballín), los ejemplares oaxaqueños son estrechamente cercanos a *M. californicus*.

Tomando como base los hechos antes planteados, es que la población oaxaqueña se asigna tentativamente a *Merychippus* cf. *M. californicus*, nombre que denota su semejanza odontográfica con esta especie y la incertidumbre planteada en párrafos precedentes.

Las especies primitivas *M. gunteri* y *M. primus* son diferentes a *Merychippus* cf. *M. californicus* en los siguientes rasgos: presentar una altura de la corona aproximadamente un 30% más pequeña, bordes de esmalte de las fosetas más simples y protocono unido al protolobo en las primeras fases de desgaste, de configuración redondeada (Quinn, 1955; Forsten, 1975).

Tabla 9. Comparación de parámetros métricos de **A.** *Merychippus* cf. *M. californicus*, Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca; **B.** *M. severus* de la Fauna Mascall, Mioceno Medio de Oregon; y **C.** *M. californicus*, Fauna North Coalinga, Mioceno Medio de California (Datos de **B** y **C** tomados de Downs, 1961, Tabla 1, pp 14-15).

	<b>A</b>	<b>B</b>	<b>C</b>
<b>AC</b>	25.0	29.37	34.93
<b>RO-AC</b>	24.6-25.8	24.6-32.3	30.5-39.6
<b>LAP</b>	19.6	19.8	19.61
<b>RO-LAP</b>	19.4-20.4	18.2-21.2	17.7-21.5
<b>AT</b>	18.6	19.62	21.03
<b>RO-AT</b>	17.4-19.4	17.2-21.3	18.0-23.5
<b>LAPPr</b>	6.2e	5.63	6.29
<b>RO-LAPPr</b>	6.0e-6.8e	4.6-6.6	4.9-7.6
<b>ATPr</b>	3.36	3.69	3.82
<b>RO-ATPr</b>	3.2-3.6	2.8-4.3	2.8-4.9
<b>RC</b>	55	36.5	46.8
<b>RO-RC</b>	40-75	25-49	30-78

*M. carrizoensis* y *M. intermontanus*, a diferencia de los ejemplares oaxaqueños, incluyen elementos dentales con una altura de la corona un 15% a 20% más grande, dientes fuertemente curvos, menor grado de complicación de las fosetas y en algunas ocasiones sin llegar a desarrollar pliegues, así como en la presencia de un protocono unido al protolofo en las primeras fases de desgaste.

Al igual que la población oaxaqueña, *M. coloradense* presenta un protocono aislado del protolofo que se une en dientes fuertemente desgastados, de configuración elongada, y bordes del esmalte de las fosetas relativamente simples. Difiere del conjunto oaxaqueño en que incluye dientes con una mayor altura de la corona (aproximadamente un 20% más grandes), y en la presencia de un evidente espolón sobre el borde anterior del protocono.

*M. goorisi* es semejante a la población oaxaqueña en altura de la corona y protocono aislado del protolofo. Difiere de esta última, en presentar protocono de configuración redondeada con espolón anterior fuertemente desarrollado, y mayor grado de complicación de las fosetas.

*M. tertius* y *M. insignis* incluyen elementos con una mayor altura de la corona (aproximadamente un 15% más grande), mayor grado de complejidad de las fosetas, protoconos menos elongados con espolón anterior fuertemente desarrollado y plicaballín prominente de doble asa y algunas veces ramificado.

*M. sejunctus* presenta una altura de la corona ligeramente más grande a la que se presenta en la población oaxaqueña (con una diferencia promedio de 5 mm), de igual forma, es similar en cuanto al grado de complejidad de las fosetas. Empero, difiere en presentar protoconos menos elongados que se unen rápidamente al protolofo durante las primeras fases de desgaste. Aún cuando estas poblaciones son muy cercanas en odontografía, el tiempo de conexión del protocono al protolofo, constituye un rasgo de amplio valor taxonómico para discriminar entre diferentes especies merychippines (Hulbert, 1989; Hulbert & MacFadden, 1991). Elucidar acerca de la significación biológica de este rasgo, queda fuera del alcance de los objetivos del presente estudio.

**Consideraciones sobre Distribución Paleogeográfica y Edad Geológica.-** El registro de *M. californicus* procede de la parte temprana del Barstoviano Tardío de California (Downs, 1961) y probablemente de Nevada (Tedford *et al.*, 1987). El material recuperado procede de localidades separadas por aproximadamente 3 200 km de distancia de la población oaxaqueña, ubicadas entre los 36°-38° Lat. N (Dominio Neártico).

El reconocimiento de ejemplares dentales referibles a *M. californicus* para la Fauna Nejapa, región subístmica del Estado de Oaxaca, establece su continuidad geográfica durante el Barstoviano, desde la parte suroccidental de EE UU (Zona Costera de California y región occidental de Nevada parte de la Gran Cuenca de los Estados Unidos de América), hasta el Sureste de México. De igual forma, representa el registro más austral para Norteamérica.

**Consideraciones evolutivas.-** Una comparación detallada de *M. severus* (Barstoviano Medio de Oregon) - *M. californicus* (parte temprana del Barstoviano Tardío de California) de las faunas Mascall y North Coalinga respectivamente, muestra que en este par de especies se presentaron ciertas tendencias microevolutivas hacia un incremento relativo de la altura de la

corona, cambio de la configuración del protocono de ovoidal con espolón anterior fuertemente desarrollado a elongada sin espolón anterior, así como un cambio en la superficie oclusal de rectangular a cuadrangular (Downs, 1961). *M. californicus* corresponde a la parte final de estos cambios morfológicos graduales en dichos rasgos del patrón del esmalte a través del tiempo (“cronoclina”).

De estratos de la Formación Suchilquitongo reconocida en el área homónima ubicada en la porción noroccidental del Valle de Oaxaca, fue recuperado IGM4307 correspondiente al fragmento de un molar superior derecho con gran parte de la postfoseta. Este ejemplar comparte con *M. severus* y *M. californicus* el tamaño, grado de hipsodoncia, así como la configuración y grado de complicación de la postfoseta (Ferrusquía-Villafranca, 1990a, Tab. 1, p. 66). Cabe señalar, que el conjunto faunístico reconocido para el Área Suchilquitongo, constituye la fauna mesomiocénica más antigua (Hemingfordiano Medio) para el Estado de Oaxaca (Ferrusquía-Villafranca & McDowell, 1996).

La presencia de un molariforme semejante en odontografía a las especies *M. severus* y *M. californicus* (Ferrusquía-Villafranca, 1990a), para la Fauna Suchilquitongo del Hemingfordiano Medio de Oaxaca (3-4 Ma más antigua que la Fauna Nejapa), y el reconocimiento de una población referible a *M. cf. M. californicus* para el Barstoviano de Oaxaca, puede explicarse a través de las siguientes hipótesis:

(1) Un cambio evolutivo semejante al reconocido para las poblaciones de *M. severus* y *M. californicus* de la región de la Costa Occidental de Estados Unidos de América, se presentó en Mesoamérica septentrional.

(2) La cronoclina establecida debió ocurrir más tempranamente si se considera que Mascall y North Coalinga son faunas netamente barstovianas, mientras que en Oaxaca se encuentra involucrada una de edad hemingfordiana (Fauna Suchilquitongo) y otra barstoviana (Fauna Nejapa).

(3) La incertidumbre existente para asignar de manera definitiva IGM-4307 a alguna especie merychippine en particular, obliga a valorar su probable identidad taxonómica como *M. severus* o *M. californicus*. De pertenecer a la primera especie, las hipótesis (1) y (2) quedarían fortalecidas, mientras que si se tratase de la segunda especie, se extendería el alcance

geocronológico de *M. californicus* del Hemingfordiano Medio a la parte temprana del Barstoviano Tardío.

La información disponible no permite corroborar de manera definitiva alguna de las hipótesis, de tal manera que todas son igualmente probables. Sólo un mayor tamaño de muestra y estudios detallados al respecto permitirán establecer la explicación más probable.

**Consideraciones ecológicas.-** Como se mencionó con anterioridad (*cf.* Apartado de Consideraciones ecológicas de *M. cf. M. primus* y *M. cf. M. sejunctus*), es muy probable que los hábitos alimenticios de las poblaciones merychippines oaxaqueñas *M. cf. M. primus* y *M. cf. M. sejunctus*, incluían pastos poco abrasivos y otro tipo de materia vegetal como hojas y/o brotes. Una dieta generalista semejante se propone para *M. cf. M. californicus*.

Por otra parte, la masa corporal promedio de *M. cf. M. californicus* (128.59 kg), es muy cercana a la de *M. cf. M. sejunctus* (129.33 kg) de la Fauna Nejapa. La similitud en preferencias alimenticias, consumo de alimento y extensión de área de forrajeo entre este par de especies, implicaría una elevada competencia, lo cual eventualmente conduciría a la extinción de una o ambas poblaciones. En atención a que *M. cf. M. primus* es un 63% más pequeña en comparación a *M. cf. M. sejunctus* y *M. cf. M. californicus*, la competencia de estas últimas poblaciones con la primera, no sería tan marcada.



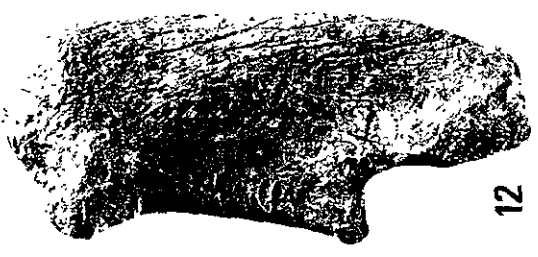
11



13



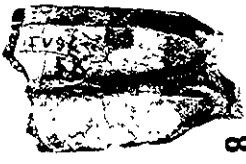
10



12



7



8



9



4



5



6



1



2



3



Tribu Equini Gray, 1821

Género *Calippus* Matthew & Stirton, 1930

*Calippus* sp.

(Lámina IV, Tabla 10)

**Material referido.**- Fauna Nejapa. Loc. Las Ánimas: FV94-232.3 P4I; FV96-60 M1I.  
Loc. El Cordoncillo: FV92-137.1 M1I.

**Alcance Geocronológico.**- Barstoviano Medio-Henfiliano Tardío

**Distribución Geográfica.**- Barstoviano Medio de la región occidental del Istmo de Tehuantepec, Estado de Oaxaca, Sureste de México; Barstoviano Tardío a Henfiliano Temprano de las regiones norte y sur de las Grandes Planicies, Nebraska y Dakota del Sur; Barstoviano Medio a Clarendoniano Medio de la Planicie Costera del Golfo, Texas; Barstoviano Tardío a Henfiliano Temprano de Florida (Hulbert, 1988); Henfiliano Tardío de Hidalgo, Centro de México (Carranza-Castañeda & Espinosa Arrubarrena, 1994); Henfiliano de Honduras (Webb & Perrigo, 1984).

**Descripción.**- Dientes subhypsodontes (IH=1.33), moderadamente curvos (RC = 4.0-5.0), fosetas simples. Protocono unido al protolofo a todo lo largo de la altura de la corona. Plicaballín de asa simple bien desarrollado sobre P4 y rudimentario o ausente en M1-2. En todos los ejemplares se encuentra perdida la porción anterolingual del diente, este mismo patrón de fracturamiento sugiere una probable zona de debilidad para ésta región de la superficie oclusal, por lo anterior no fue posible valorar la configuración protoconal.

FV94-232.3 corresponde a un P4 ligeramente desgastado con una AC cercana a los 26 mm, el grado de desgaste en el que se encuentra este elemento muestra más de 2/3 partes del diente, por lo anterior, se estima que la altura de la corona original pudo alcanzar *ca.* 30 mm. Parastilo y mesostilo prominentes. Bordes internos del esmalte de las fosetas simples, pliprotolofo poco desarrollado, sobre el borde anterior de la prefoseta se observa un pliprotocónulo evidente mientras que sobre el borde anterior de la postfoseta sólo se presenta un pequeño pliegue poco desarrollado, plihpostilo evidente dirigido transversalmente. Valle postprotoconal profundo y angosto, protocono unido al protolofo. Plicaballín bien desarrollado de asa simple, surco hipoconal abierto con forma de "V" e hipocono de terminación subaguzada.

FV92-137.1 corresponde a un M1 submoderadamente desgastado, estilos menos desarrollados en comparación a P4. Fosetas simples, sobre el borde posterior de la prefoseta sólo se presenta una pequeña inflexión mientras que sobre el borde anterior de la postfoseta se presenta un pliegue vestigial, pliprotolofos y plihipostilos ausentes. Valle postprotoconal angosto y profundo, protocono unido al protolofos con su borde posterior de configuración redondeada casi en contacto con el borde anterior del hipocono. Plicaballín vestigial, surco hipoconal dirigido posterolingualmente, lobulado y angosto.

FV96-60 corresponde a un molar (M1-2) fuertemente desgastado. Fosetas con una configuración que semeja a una media luna en sección transversal, carecen de pliegues, sólo se observa un pliprotocónulo vestigial sobre el borde posterior de la prefoseta. Valle postprotoconal profundo y angosto, plicaballín ausente. Borde posterior del protocono subredondeado casi en contacto con el borde anterior del hipocono, mientras que el borde lingual es paralelo a la LAP del diente. Surco hipoconal ausente.

Tabla 10. Medidas de los parámetros métricos de *Calippus* sp., Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.

No. Cat.	Posc.	AC	LAP	AT	R1	LAPPrt	ATPrt	R2
FV94-232.3	P4	25.8	19.3	19.3	1.00	6.0e	---	---
FV92-137.1	M1	21.5	18.3	19.3	0.94	5.0e	4.8	1.04
FV96-60	M1-2	14.0	16.3	19.3	0.84	6.7e	4.4e	1.52

**Discusión.**- El grado de complicación de las fosetas y la disposición protoconal que desarrollan los ejemplares oaxaqueños, son propios de elementos dentales de la Tribu Equini. De los géneros incluidos en dicha tribu, la odontografía de *Calippus* es estrechamente cercana a la que se observa en la población oaxaqueña en los siguientes rasgos: protocono unido al protolofos a todo lo largo de la altura del diente, bordes del esmalte de las fosetas simples, plicaballín de asa simple bien desarrollado sobre los premolares y ausente o rudimentario sobre los molares.

El índice de hipsodoncia estimado a partir de FV94-232.3 es de 1.33, lo que indica su condición subhipsodonte. Esta característica define al Género *Merychippus*, por lo que los ejemplares oaxaqueños bien pueden representar alguna especie merychippine. *M. intermontanus* y

*M. carrizoensis*, son las únicas especies de este género que muestran un patrón del esmalte que ciertamente indica su inclusión en la Tribu Equini (Hulbert & MacFadden, 1991, Fig. 10, p. 42), empero, la altura de la corona desarrollada en estas especies, es 20% mayor a la observada en la población oaxaqueña.

El bajo índice de hipsodoncia, refleja en parte organismos de talla pequeña (MacFadden, 1985). El Género *Calippus* es citado frecuentemente como un ejemplo clásico de équidos enanos (Romer, 1949; Simpson, 1951; Hulbert, 1988). Esto explica objetivamente, la condición subhipsodonte de los ejemplares oaxaqueños.

Tomando en consideración los hechos antes expuestos, y la estrecha semejanza odontográfica de este conjunto de elementos dentales con *Calippus*, es que se asignan a este género. Como se establece a continuación.

**Asignación taxonómica.-** Hulbert (1988) reconoció dos grupos de especies monofiléticas de *Calippus* expresadas formalmente como dos subgéneros, *Calippus (Calippus)* y *Calippus (Gramohippus)*. El primero comprende a las formas de tamaño pequeño tradicionalmente consideradas en este género, mientras que el segundo a un grupo de especies de tamaño mediano clásicamente referidas a géneros más avanzados de equines tales como *Astrohippus* y *Pliohippus*.

En lo que respecta a ciertos rasgos de la dentadura superior, estos subgéneros son fácilmente distinguibles por el tamaño, grado de curvatura, configuración protoconal, desarrollo de los estilos y del plicaballín (*op. cit.*).

La altura de la corona estimada para la población oaxaqueña, es semejante a la de miembros de *C. (Calippus)*, y significativamente más pequeña (casi en un 1/2) a la que desarrollan los ejemplares de *C. (Gramohippus)* [Hulbert, 1988, Tab. 3, p.321, Tab. 10, pp. 328-329]. En relación con el tamaño de la superficie oclusal, *C. (C.) proplacidus* y *C. (C.) placidus* incluyen a los ejemplares de mayor área oclusal en el subgénero. Los elementos oaxaqueños exceden en proporciones dentales a estas especies en un 22%, pero es semejante a la de diversos miembros de *C. (Gramohippus)* [Hulbert, 1988, Tab. 10, pp. 328-329].

Con respecto a la configuración protoconal, *C. (Calippus)* se caracteriza por presentar protoconos más elongados en comparación a *C. (Gramohippus)*. Se señaló en párrafos anteriores que la porción anterolabial de los ejemplares oaxaqueños se encuentra perdida incluyendo la región anterior del protocono, en consecuencia, no fue posible comparar y valorar este rasgo.

En el resto de los rasgos dentales considerados, la población oaxaqueña es estrechamente cercana a *C. (Gramohippus)*. Dientes moderadamente curvos, estilos prominentes y plicaballín bien desarrollado sobre P4, también caracterizan a los miembros de éste subgénero.

Los hechos antes expuestos permiten plantear las siguientes hipótesis acerca de la posición taxonómica de la población oaxaqueña: (1) represente un subgénero nuevo que presentaría una combinación de rasgos de aquellos previamente reconocidos; (2) es una especie referible a *C. (Gramohippus)*, caracterizada por una altura de la corona baja, semejante a la de *C. (Calippus)*; y (3) sea una especie referible a *C. (Calippus)*, si se usa como parámetro para su definición, la altura de la corona.

La base factual con la que se cuenta es sumamente reducida, por lo que no es posible inclinarse por alguna de las hipótesis antes mencionadas. Por otra parte, la holidad en la que se encuentran los ejemplares, enmascara a uno de los rasgos de valor taxonómico (configuración protoconal) para distinguir entre los subgéneros de *Calippus*, lo que limita aún más la información disponible para la determinación taxonómica de la muestra estudiada. Por lo tanto, no se cuenta con los elementos suficientes para la proposición de un nuevo taxón, así como para la asignación definitiva de la población oaxaqueña a un subgénero en particular.

La limitada base de datos analizada, permite precisar taxonómicamente de manera objetiva sólo a nivel genérico. Por lo anterior, se considera más cauto asignar la población oaxaqueña a *Calippus* sp.

**Consideraciones sobre Distribución Paleogeográfica y Edad Geológica.-** El alcance geocronológico de *Calippus* va del Barstoviano Medio al Henfiliano Tardío. Este género se encuentra ampliamente distribuido para este intervalo de tiempo en los Estados Unidos: región oriental de las Rocallosas, Planicie Costera del Golfo así como en las Grandes Planicies (Hulbert, 1988); también se tienen registros para el Centro de México (Carranza-Castañeda, 1991; Carranza-Castañeda & Espinosa Arrubarrena, 1994) y Centroamérica en Honduras (Webb & Perrigo, 1984).

Para el Barstoviano Medio, el único registro de *Calippus* previo a este estudio, corresponde a un conjunto de dientes aislados recuperados de la Fauna Burkeville de Texas (Forsten, 1975; Hulbert, 1988). El reconocimiento de éste género en la Fauna Nejapa, posibilita extender su distribución geográfica desde la Planicie Costera del Golfo hasta el Sureste de

México. Por otra parte, constituye el segundo registro de calippines para el Barstoviano Medio, y el más austral para Norteamérica.

**Consideraciones evolutivas.-** Como se mencionó en el Apartado sobre Distribución Paleogeográfica y Edad Geológica, el registro más antiguo de *Calippus* es el que se reconoce para la Fauna Burkeville del Barstoviano Temprano-Barstoviano Medio de Texas (Quinn, 1955; Forsten, 1975; Hulbert, 1988)*op. cit.*). Este registro junto con el de Nejapa, representan las poblaciones norteamericanas más antiguas del Género *Calippus*, y por implicación a los miembros más primitivos, los cuales se caracterizan por presentar una altura de la corona baja.

**Consideraciones ecológicas.-** *Calippus* es miembro de uno de los principales linajes de équidos pacedores (Tribu Equini). Los ejemplares oaxaqueños referibles a este género son subhipsodontes (IH = 1.33), moderadamente curvos, con fosetas simples que desarrollan 1 ó 2 pliegues poco profundos y molarización completa de P4. De las estrategias en équidos para adquirir una dieta integrada principalmente por pastos (MacFadden, 1992; Janis, 1988, Janis & Fortelius, 1988; VanValen, 1960; Hulbert, 1982), se reconoce una relacionada con el incremento de la superficie oclusal (molarización) y otra con la capacidad de acomodar una mayor altura de la corona (curvatura). En conjunto, la odontografía desarrollada en *Calippus* sp. de la Fauna Nejapa, sugiere que no se encontraba particularmente diseñada para procesar materia vegetal con un alto contenido de sílice (aunque esto no necesariamente excluye de su dieta a los pastos). Probablemente, los individuos que integraban a esta población, al igual que *M. cf. M. sejunctus* y *M. cf. M. californicus*, también se alimentaron de pastos que no fueran muy abrasivos y de materia vegetal suculenta como hojas y/o brotes. Por lo tanto, existiría una elevada competencia por ciertos recursos alimenticios entre estas poblaciones.

La masa corporal que se estimó para *Calippus* sp. es de 107.98 kg, *i.e.* un 16% menor a la de las especies merychippines *M. cf. M. sejunctus* y *M. cf. M. californicus*, y un 56% mayor a la de *M. cf. M. primus*. Esto refleja individuos de talla mediana (con respecto a las poblaciones *M. cf. M. primus*, *M. cf. M. sejunctus* y *M. cf. M. californicus*), con un consumo de alimento y extensión de área de forrajeo diferentes, lo cual explicaría parsimoniosamente la coexistencia de estas poblaciones sin que hubiese una elevada competencia entre ellas.



1



2



3



4



7



10



5



8



11



6



9



12

Género *Pliohippus* Marsh, 1874  
*Pliohippus pernix* Marsh, 1874  
*Pliohippus* aff. *P. pernix* Marsh, 1874  
(Láminas V-VII, Tablas 11-16)

Sinonimia

*Pliohippus pernix* (Marsh), Osborn 1918: 151-155.

*Pliohippus supremus* (Leidy), Quinn 1955: 24-26 (en parte); Webb 1969: 83-95 (en parte).

*Pliohippus* (*Pliohippus*) cf. *P. supremus* (Leidy), Forsten 1975: 53-61 (en parte).

**Material referido.**- Fauna Matatlán: FV94-200A1 P3I; FV88-656A M1D; FV94-316.2 M2D; FV88-667A M2I; FV92-149.2 MI.

Fauna Nejapa. Loc. El Camarón: FV96-28, FV96-13 dos P4D; FV94-337 M1-2D; FV94-337.2 MD; FV96-23-24 fragmento madibular derecho con m1-m2; FV96-25 p4D, probablemente del mismo individuo al que corresponden FV96-23 y 24; FV94-319.6, astrágalo derecho; FV96-3, FV94-328, porciones distales de metapodios III izquierdos. Loc. Piedras Negras: FV96-39 MD; FV96-43 M1-2D. Loc. La Mancornada: FV88-656B M1-2D; FV94-200A3, p2I; FV88-666 p2D; FV94-200A2 m2I; FV92-149.9, porción distal de un metapodio III izquierdo; FV92-128.3, astrágalo derecho; FV92-136, porción anteroproximal de un calcáneo derecho; FV94-199H, porción distal de una tibia derecha. Loc. Las Ánimas: FV96-60 M1-2D. Loc. El Cordoncillo: FV92-137.1 M1-2D.

**Alcance Geocronológico.**- Barstoviano Medio-Clarendoniano Temprano.

**Distribución Geográfica.**- Barstoviano Medio de la porción suroriental del Valle de Oaxaca y región occidental del Istmo de Tehuantepec, Estado de Oaxaca, Sureste de México; Barstoviano Tardío-Clarendoniano Temprano de la región centroseptentrional de Nebraska (Webb, 1969); Clarendoniano Temprano de la región oriental de Texas (Quinn, 1955), Clarendoniano Temprano de Dakota del Sur, EE UU (Gregory, 1942).

**Descripción.**

*Dentadura superior* (Lámina V, Figs. 1-12): Premolares ligeramente desgastados con una AC que va de los 45 a 50 mm, mesohipsodontes (IH = 1.95), fuertemente curvos (Tabla 11). Parastilo y mesostilo redondeados moderadamente desarrollados a prominentes. Plicación de las fosetas relativamente simples, las que desarrolla se presentan como meras crenulaciones; en los

premolares sólo presentan un pliegue en el borde posterior de la prefoseta, ocasionalmente en el borde anterior de la postfoseta se llega a desarrollar un pequeño pliegue. En dientes con un grado de desgaste mayor las fosetas no presentan plicaciones y presentan una configuración de media luna en sección transversal. El surco postprotoconal es profundo y es tan ancho como el protocono, en dientes fuertemente desgastados forma una fosa rellena de cemento que se encuentra dirigida anterolingualmente.

Protocono estrechamente unido al protolobo a lo largo del elemento dental hasta un grado de desgaste moderado (*ca.* 30 mm AC). En dientes fuertemente desgastados el protocono se une con el hipocono para formar el borde del esmalte lingual del diente.

Protocono presenta una configuración ovoidal-elongada a elongada, un istmo poco profundo en posición lingual lo separa del protolobo. El extremo posterior de esta estructura va de redondeado a subaguzado. El borde lingual es paralelo al eje anteroposterior del diente, en dientes con un grado de desgaste moderado el borde lingual del protocono es ligeramente cóncavo. Plicaballín pobremente desarrollado en los premolares, mientras que en los molares esta ausente.

El hipocono es aproximadamente de igual tamaño que el protocono. La terminación hipoconal va de subaguzada en dientes ligeramente desgastados a subredondeada en elementos con un grado de desgaste moderado.

El surco hipoconal es abierto y profundo en dientes ligeramente desgastados. Esta estructura se cierra rápidamente y desaparece en elementos dentales con un grado de desgaste moderado a fuerte.

*Dentadura inferior* (Lámina VI, Figs. 1-8): p2 moderadamente desgastados, con una altura de la corona de 22 mm en promedio. Paracónido de configuración subvoidal. Protocónido e hipocónido de configuración redondeada, el primero más pequeño que el segundo. Complejo metacónido-metastilido de configuración redondeada, el primero esta representado por una pequeña proyección dirigida anteroposteriormente, mientras que el segundo es lobulado dirigido posterolingualmente y duplica en tamaño al primero. Entocónido de configuración redondeada que se continua con el hipoconúlido. Metafléxico moderadamente profundo, ancho de configuración rectangular dirigido anterolabialmente, bordes anterior y posterior subaguzados. Entofléxico profundo, ancho elongado anteroposteriormente con una configuración semejante a una "T"



invertida, borde posterior estrecho con forma de “V” y el anterior más amplio y subredondeado. Ectofléxido poco profundo.

Tabla 11. Medidas de los parámetros métricos de la dentadura superior de *Plihippus* aff. *pernix*, Faunas Matatlán y Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.

No. Cat.	Posc.	AC	LAP	AT	R1	LAPPrt	ATPr	R2	RC
FV94-200A1	P3-4	49.7	25.6	22.0	1.16	8.9	4.6	1.93	40
FV96-13	P3-4	45.4	21.6	18.3	1.18	-	3.6	-	35
FV96-28	P4	47.8	24.8	25.0	0.99	9.5	4.8	1.97	50
FV88-656A	M1	39.1	23.2	22.4	1.03	7.0	4.2	1.66	40
FV94-316.2	M1-2	39.6	22.0e	21.8	1.00	-	-	-	30
FV88-667A	M1-2	39.7	23.2	17.5	1.32	6.0	3.9	1.53	40
FV94-337	M1-2	38.2	24.0e	20.0e	1.20	8.9	4.3	2.06	30
FV94-337.2	M3?	39.6	-	-	-	8.0	3.5	2.28	35

FV96-22 corresponde a un p4 ligeramente desgastado con una altura de la corona de 35.7 mm. Protocónido e hipocónido de configuración redondeada el primero más pequeño que el segundo que se encuentra elongado anteroposteriormente. Entocónido de configuración redondeada con una proyección vestigial sobre el borde anterior. Metafléxido profundo que se dobla posteriormente, bordes anterior y posterior redondeados. Entofléxido profundo con una configuración semejante a una “T” invertida, se dobla anterior y posteriormente, el borde posterior es estrecho y subaguzado mientras que el anterior es más amplio transversalmente y redondeado. Complejo metacónido-metastilido pobremente separado de configuración redondeada, comisura entre estas estructuras con forma de “V”. Ectofléxido poco profundo, hipoconúlido de base ancha dirigido lingualmente y de ápice subaguzado. Paralófidio de base ancha que se estrecha hacia el ápice con una configuración semejante a la de un triángulo rectángulo.

FV94-200A2 corresponde a un molar moderadamente desgastado, con una altura de la corona de 27 mm, en los rasgos mayores del patrón del esmalte es semejante a p4 (FV96-42). A diferencia de los premolares este ejemplar se caracteriza por los siguientes rasgos: diente muy estrecho transversalmente, metafléxido angosto y menos profundo, así como ectofléxido moderadamente profundo. Este ejemplar fue seccionado de manera seriada a intervalos regulares,

para valorar la variación del patrón del esmalte debida al efecto del desgaste natural. En un mayor grado de desgaste, las modificaciones observadas son las siguientes: borde lingual del entocónido recto mientras que el borde anterior es redondeado, complejo metacónido-metastilido se expande anteroposteriormente formando una sola columna de esmalte, metastilido en posición menos lingual con respecto al metacónido, metafléxico y entofléxico disminuyen en profundidad, el metafléxico se reduce drásticamente es poco profundo y adquiere una configuración semejante a una “U”, la base del entofléxico se reduce casi a la mitad, su borde anterior es subredondeado y se estrecha transversalmente.

FV96-23, 24 y 25 se encuentran fuertemente desgastados, la configuración del patrón del esmalte es en esencia la que se observa en sección. Cabe señalar, que en estos ejemplares el entofléxico es poco profundo, se encuentra dirigido anterolabialmente, el borde posterior es redondeado y continua con el borde anterior del entocónido. Los parámetros métricos de FV96-23 son ligeramente menores a los de FV94-200A2, pero proporcionalmente semejantes, lo que sugiere que FV96-23 junto con los otros que forman la serie dental, se encuentran en un mayor grado de desgaste (Tabla 12). De esto se sigue, que la diferencia en la morfología del entofléxico puede explicarse aduciendo a variación ontogenética.

Tabla 12. Medidas de los parámetros métricos de la dentadura inferior de *Pliohippus* aff. *P. pernix*, Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.

No. Cat.	Posc.	ac	lap	at	r1	Imm
FV88-666	p2	22.0	22.0e	12.0	1.83	7.5
FV94-200A3	p2	21.5	22.4	12.2	1.83	7.7
FV96-22	p4	36.5	27.0	14.6	1.84	11.4
FV96-42	p4	35.7	24.8	14.6	1.69	11.5
FV96-25	p4	15e	21.4	15.3	1.39	8.2
FV96-24	m1	---	18.3	13.6	1.34	8.0
FV94-200A2	m2	27.0	21.4	12.0	1.87	10.6
FV94-200A2*	m2	---	19.6	12.0	1.63	8.4
FV96-23	m2	---	18.8	11.8	1.59	8.0

\* Sección del ejemplar.

*Elementos postcraneales.* Incluyen la porción distal de una tibia, dos astrágalos, el extremo distal de un calcáneo y tres fragmentos metapodiales.

**Tibia:** FV94-199H (Lámina VI, Figs. 9-10) corresponde a la porción distal de una tibia derecha. Las paredes mesial y lateral de la base de la diáfisis son cuasiparalelas lo que sugiere un hueso grueso de un individuo con extremidades relativamente robustas.

Los elementos podiales *s.l.* de *Pliohippus* se distinguen de los de *Neohipparion* por su mayor grado de robustez (Lance, 1950; Webb, 1969), esta condición se presenta en el ejemplar oaxaqueño. Cabe señalar, que la anchura distal del ejemplar es muy semejante a la de tibias de *Pliohippus* del Clarendoniano de las Grandes Planicies (Webb, 1969, Tab. 20, p. 90).

**Calcáneo:** FV92-136 (Lámina VII, Figs. 1-2) incluye la porción anteroproximal de un calcáneo derecho, la pared anterior es redondeada (convexa) y amplia transversalmente, el cuerpo principal del calcáneo es robusto (algo semejante se observa en *Equus*). A diferencia de los calcáneos merychippines e hipparionines que son estrechos y esbeltos, este elemento muestra una mayor robustez relativa, por lo que este ejemplar se incluye en el conjunto de elementos postcraneales de *Pliohippus*.

**Astrágalo:** FV94-319.6 (Lámina VII, Figs. 3-4) muestra una configuración estrechamente cercana a la de un astrágalo de *Equus*. Este elemento es amplio transversalmente con las trocleas medial y distal de configuración redondeada, robustas y gruesas; su tamaño es semejante al de FV96-57 un astrágalo de *Neohipparion*, pero se distingue de este último por su mayor robustez relativa.

FV92-128.3 (Lámina VII, Figs. 5-6) es configuracionalmente idéntico a FV94-319.6, pero en promedio un 10% más pequeño. Esta ligera diferencia en tamaño puede atribuirse a variación intraespecífica relacionada con la edad del individuo, por lo que este elemento probablemente representa a un individuo joven.

**Metapodio III:** Los ejemplares FV92-149.9, FV94-328 y FV96-3 incluyen el extremo distal y parte de la diáfisis de este elemento. Se caracterizan por presentar superficies articulares para los metapodios II y IV bien desarrolladas, y se continúan hasta el extremo distal, cresta sagital prominente que se desarrolla en la pared dorsal y se continúa ventralmente, procesos laterales distales desplazados posteriormente hacia la pared ventral de la diáfisis, condición típica de los metapodios centrales de *Pliohippus* (Lance, 1950).

La presencia de superficies articulares para los metapodios laterales constituye un rasgo anatómico que refleja la tridactilia (*op. cit.*). Por otra parte, Matthew y Stirton (1930) señalan que los hipparionines presentan una cresta sagital prominente. Estos rasgos se reconocen también en los metapodios III de la población oaxaqueña.

Investigadores como Hulbert (1989) y MacFadden (1992), muestran que los pliohippines barstovianos eran organismos tridáctilos que conservaron los metapodios laterales, posteriormente especies pliohippines más avanzadas del Clarendoniano y Henfiliano, presentaron una marcada tendencia hacia la monodactilia, condición que eventualmente se fijó en el genoma (MacFadden, 1992). En consecuencia, parece razonable que esta condición se haya presentado en los pliohippines del Barstoviano Medio de Oaxaca.

FV96-3 (no ilustrado debido a su mala hollada) es en promedio un 17% más grande en comparación a FV94-328A (Lámina VII, Figs. 7-9), esta amplia diferencia en tamaño puede explicarse aduciendo a variación intraespecífica relacionada con la edad, donde este elemento probablemente represente a un individuo adulto de gran talla. Por otra parte, cabe la posibilidad de que los ejemplares pudiesen formar parte de poblaciones diferentes, empero, proponer la existencia de especies distintas exclusivamente con base en este hecho es poco objetivo.

La anchura distal de FV94-328A es estrechamente cercana a la de metapodios de *Pliohippus* de la Fauna Burge, Barstoviano Tardío-Clarendoniano Temprano de Nebraska (Webb, 1969, Tab. 20, p. 90). FV96-3 para esta misma dimensión es en promedio un 10% más grande en comparación a los ejemplares de la población de Nebraska, esta ligera diferencia bien puede atribuirse a variación intraespecífica y/o geográfica

**Discusión.**- Detectar la identidad taxonómica de este conjunto de elementos dentales fue difícil, dado que la odontografía que desarrollan los diferentes géneros de la Tribu Equini [*Protohippus*, *Calippus*, *Pliohippus*, *Astrohippus*, *Dinohippus* y *Equus* ], es muy similar (Hulbert, 1988).

Se considera que la diferencia más marcada en estos géneros, se encuentra en la morfología de la fosa dorsal preorbital, rasgo que permite discriminar con mayor precisión a cada uno de ellos (MacFadden, 1984a; Hulbert, 1988). En ausencia de elementos craneales, la caracterización de la población oaxaqueña es esencialmente odontográfica. Empero, un análisis y

comparación de rasgos dentales tanto configuracionales como métricos, permitió diferenciar a cada uno de los géneros pliohippines (Hulbert, 1988, Tabla 18, pp. 338-339).

Tabla 13. Medidas de los elementos postcraneales de *Pliohippus*, Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.

Tibia		FV94-199H		
Longitud distal		32.8		
Anchura distal		50.8		
Astrágalo	FV94-319.6	FV92-128.3	Calcáneo	FV92-136
Longitud máxima	39.4	43.6	Longitud máxima	---
Anchura troclear	30.0	37.0	Longitud proximal	---
Anchura distal	33.0	37.2	Anchura proximal	17.0
			Anchura máxima	---
			LAP máxima	---
Metapodio III	FV94-328 <sup>a</sup>	FV96-3	FV92-149.9	
LAP	16.4	---	---	
Anchura transversa	16.2	---	---	
Altura	21.7	25.7	22.8	
Anchura distal	25.0	30.6	---	

La configuración del patrón del esmalte de los dientes superiores oaxaqueños, es comparable a la desarrollada en *Pliohippus*. La altura de la corona, grado de curvatura, plicación de las fosetas, así como forma y disposición del protocono de los ejemplares estudiados, apoyan esta asignación (Tabla 14).

*Protohippus* a diferencia de la población oaxaqueña, incluye elementos con una altura de la corona un 17% más pequeña, presentar protocono aislado del protolofo en las primeras fases de desgaste y el borde lingual es oblicuo con respecto a la LAP del diente.

En *Calippus*, a diferencia de la población oaxaqueña, los dientes son rectos a moderadamente curvos. Al igual que en *Protohippus*, la orientación del protocono es oblicua.

*Dinohippus* y *Astrohippus* se caracterizan por presentar dientes con una altura de la corona un 41% más grande y protoconos de configuración ovoidal.

En el caso de la dentadura inferior, FV94-200A2 se utilizó para determinar la identidad taxonómica de los ejemplares considerados, por las siguientes razones: (1) La odontografía de p2 es altamente variable debido a la posición que ocupa en la serie dental [un caso semejante ocurre para m3 y los correspondientes elementos superiores (Downs, 1961)]; (2) El resto de los elementos dentales, se encuentran de moderada a fuertemente desgastados.

FV94-200A2, presenta cónidos (protocónido e hipocónido), y complejo metacónido-metastilido, cuya configuración es típica de los dientes inferiores de *Pliohippus* (Hulbert, 1988, Tab. 17, p. 337, Tab. 18, pp. 338-340). En atención a la estrecha semejanza odontográfica (en la dentadura superior e inferior) de la población oaxaqueña con *Pliohippus*, es que se asigna a este género.

**Asignación Taxonómica.**- La odontografía observada en los ejemplares oaxaqueños, es significativamente semejante a parte de las poblaciones de *Pliohippus supremus* de la Fauna Burge, Barstoviano Tardío-Clarendoniano Temprano de Nebraska (Webb, 1969); a la de la Fauna Lapara Creek, Clarendoniano Tardío de Texas (Quinn, 1955); así como a la de *Pliohippus pernix* de la Fauna Big Spring Canyon, Clarendoniano Medio de Dakota del Sur (Gregory, 1942). Cabe señalar que esta última población, incluye elementos dentales con una estrecha semejanza a los reconocidos en Nebraska y Texas, lo que condujo a poner en sinonimia a *Pliohippus pernix* con *Pliohippus supremus*. (Webb, 1969, p. 95).

Esta gran similitud previamente reconocida por Osborn (1918), y Matthew (1924), indicaba que los pliohippines clarendonianos de las Grandes Planicies (Nebraska y Dakota del Sur), y de la Planicie Costera del Golfo (Texas), fueron odontográficamente muy semejantes y probablemente constituían una misma especie. Sin embargo, Hulbert (1988) detectó que las poblaciones equines de Nebraska y Texas, en realidad incluían elementos dentales que representan a dos géneros (*Protohippus* y *Pliohippus*), y especies diferentes (*Protohippus supremus* y *Pliohippus pernix*). Las evidencias al respecto, se describen sucintamente a continuación.

*Protohippus supremus* fue descrito por primera vez por Leidy (1869) con base en tres dientes superiores aislados de diferentes individuos, procedentes del Barstoviano Tardío-Clarendoniano Temprano de Nebraska. Posteriormente, Gidley (1907) examinó una mayor cantidad de material tanto dental como craneal de esta misma población, y consideró que *Protohippus supremus* representaba apropiadamente a *Pliohippus*. Cabe señalar, que Gidley

Tabla 14. Comparación de estados de caracter entre la población pliohippine oaxaqueña y los diferentes géneros de la Tribu Equini.

Estado de caracter	Población oaxaqueña	<i>Protohippus</i>	<i>Pliohippus</i>	<i>Calippus</i>	<i>Dinohippus</i>	<i>Astrohippus</i>
<b>Dentadura superior</b>						
Altura de la corona	45-50 mm	ca. 35 mm	ca. 50 mm	38-48 mm	ca. 60 mm	ca. 60 mm
Configuración del protocono	Ovoidal elongada a elongada	Ovoidal elongada	Ovoidal elongada a elongada	Ovoidal elongada a elongada	Ovoidal	Ovoidal
Conección del protocono	Muy temprana	Aislado en las primeras fases	Muy temprana	Muy temprana	Muy Temprana	Muy temprana
Orientación del protocono	Recta	Oblicua	Recta	Oblicua	Recta	Recta
Grado de plicación	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple
Curvatura	Fuertemente curvos	Moderadamente curvos	Fuertemente curvos	Rectos a moderadamente curvos	Fuertemente curvos	Rectos
<b>Dentadura inferior</b>						
Protostilido	Ausente	Fuertemente desarrollado	Ausente	Fuertemente desarrollado	Ausente	Ausente
Separación del complejo mt-mtl	Pobremente separado	Separado en las primeras fases	Pobremente separado	Separado en las primeras fases	Ampliamente separado	Ampliamente separado
Profundidad del ectofléxido sobre los premolares	Moderadamente profundo	Poco profundo	Profundo	Poco profundo	Moderadamente profundo	

Los datos para cada uno de los géneros tomados son de Hulbert, 1988, Tab. 18, pp. 338-340.

(1907) definió taxonómicamente a la población de Nebraska, con base en varios sintipos que constituyeron un solo tipo (*i.e.* lectotipo) [Leidy 1869, Lám. 27, Fig. 4]. Estos ejemplares presentaban el patrón del esmalte característico de *Protohippus*, empero, el neotipo (AMNH, No. 10844) correspondiente a una porción de cráneo con serie PD2-PD4 y M1 de un individuo juvenil, mostraba los rasgos típicos de *Pliohippus* (Hulbert, 1988 pg. 291).

La elección errónea del lectotipo para diagnosticar a *Pliohippus supremus* (Gidley, 1907), condujo a la descripción incorrecta de esta especie, definida por caracteres propios de dos géneros (*Protohippus* y *Pliohippus*); el lectotipo un protohippine, mientras que el paratipo (ANSP, No. 11280.2, probablemente un M2) y neotipo, un pliohippine.

La población de *Pliohippus supremus* de la Fauna Lapara Creek, muestra un caso semejante (Quinn, 1955; Forsten, 1975), varios de los ejemplares asignados a esta especie, en realidad corresponden a *Protohippus supremus* [*v. gr.* B.E.G. 31132-541, 542; correspondientes a M1-2 (Quinn, 1955)].

Hulbert (1988) sugiere que el nombre específico *Protohippus supremus*, se conserve para identificar a los ejemplares protohippines de las poblaciones clarendonianas de Dakota del Sur, Nebraska y Texas; mientras que para identificar a los elementos pliohippines, el nombre más adecuado es el de la especie genotípica *Pliohippus pernix*.

La población oaxaqueña es odontográficamente muy semejante a los ejemplares pliohippines (= *Pliohippus pernix*), del Barstoviano Tardío-Clarendoniano Temprano de Nebraska, y Clarendoniano de Dakota del Sur y Texas. En la dentadura superior, las semejanzas observadas se encuentran en los siguientes rasgos [Tabla 14, (Gregory, 1942, Fig. 42b, p. 409; Quinn, 1955, Lám. 8, Figs. 1-4)]:

- P4 ligeramente desgastados con una altura de la corona promedioca. 50 mm.
- Dientes fuertemente curvos.
- Plicación de los bordes internos de las fosetas simple.
- Protocono unido al protolofa a lo largo de la altura de la corona, en dientes fuertemente desgastados se une con el hipocono.
- Protocono de configuración ovoidal-elongada a elongada.
- Borde lingual del protocono paralelo a la LAP del diente.



- Plicaballín de asa simple bien desarrollado sobre los premolares, y ausente o poco desarrollado en los molares.
- Surco postprotoconal profundo dirigido anterolabialmente.
- Surco hipoconal que se cierra rápidamente durante las primeras fases de desgaste.
- Hipocono similar en tamaño y morfología al protocono.

FV94-200A1 fue seccionado de manera seriada a intervalos regulares, para evaluar la variación en el patrón oclusal debida al efecto del desgaste natural. La comparación de este ejemplar con elementos dentales de *P. pernix*, moderada a fuertemente desgastados (Osborn, 1918, Fig. 120, p. 152); reveló una estrecha semejanza odontográfica entre la población oaxaqueña y *Pliohippus pernix* a diferentes grados de desgaste.

Ferrusquía-Villafranca (1990a) describió de la Localidad El Camarón, un conjunto de dientes aislados que asignó a *Merychippus (sensu lato)* sp. La revisión de este material reveló que los ejemplares IGM-3993 e IGM-3995, muestran un patrón odontográfico que indica una clara afinidad pliohippine, por lo cual así se les considera aquí. Cabe señalar que este autor reconoció que a diferencia de IGM-3993 e IGM-3995, el elemento dental de la localidad El Gramal IGM-3971 (molariforme superior derecho), presentaba un patrón del esmalte que indicaba su condición hipparionine; lo cual lo llevó a postular que probablemente en el Área Nejapa se encontraban representados miembros de las Tribus Hipparionini y Equini. El análisis de material adicional, objeto de este estudio, corroboran dicha postulación.

IGM-3993 corresponde al fragmento de un molariforme superior moderadamente desgastado que incluye una de las fosetas, la cuál no desarrolla pliegues y en sección transversal presenta una configuración semejante a una media luna (Ferrusquía-Villafranca, 1990a, Lámina 4, Fig. 17, p. 105). Estos mismos rasgos se presentan en las fosetas de los molariformes de *Pliohippus* aff. *P. pernix* en un grado de desgaste semejante.

IGM-3995 corresponde a un P4/M1 izquierdo fuertemente desgastado, las fosetas son simples sin desarrollar pliegues, el protocono forma una pequeña fosa rellena de cemento dirigida posterolingualmente, así mismo el borde posterior del protocono se une con el borde anterior del hipocono para formar el borde lingual de esmalte del diente (*op. cit.*). Como se mencionó, FV94-200A1 fue seccionado de manera seriada para evaluar la variación de las estructuras dentales; en las últimas fases de desgaste las características del patrón del esmalte son en esencia las mismas

que se observan en IGM-3995. Con base en la estrecha semejanza odontográfica de IGM-3993 e IGM-3995 con elementos dentales de *P. aff. P. pernix* en el mismo grado de desgaste, es que se incluyen en este conjunto dental.

Tabla 15. Comparación de parámetros métricos seleccionados de la dentadura superior entre (A) *Pliohippus aff. pernix*, Faunas Matatlán y Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca; y elementos seleccionados de las poblaciones pliohippines de la (B) Fauna Big Spring Canyon, Clarendoniano Medio de Dakota del Sur (Gregory, 1942); (C) Fauna Burge, Barstoviano Tardío-Clarendoniano Temprano de Nebraska (Webb, 1969); y (D) Fauna Lapara Creek, Clarendoniano Temprano de Texas (Quinn, 1955; Forsten, 1975).

	No. Cat.	AC	LAP	AT	R1
<b>P3-4</b>					
<b>A</b>	FV94-200A1	49.7	25.6	22.0	1.16
	FV96-13	45.4	21.6	18.3	1.18
	FV96-28	47.8	24.8	24.8	1.00
<b>B</b>	UCMP 32306	---	26.1	26.5	0.98
		---	26.9	25.7	1.04
	UCMP 32203	---	26.0	27.5	0.94
	UCMP 32321	---	25.1	25.2	0.94
<b>C</b>	UCMP 32253 <sup>a</sup>	48.0	24.6	20.6	1.19
	UCMP 32253C	46.0	25.9	23.8	1.08
	UCMP 35454A	50.0	26.0	25.1	1.03
	UCMP 35252	42.0	24.7	23.2	1.06
<b>D</b>	BEG 31081-329*	48.0	24.5	23.2	1.05
	BEG 31132-285D	37.0	24.0	23.2	1.03
	BEG 31312-190*	56.7	26.1	26.1	1.00
<b>M1-2</b>					
<b>A</b>	FV88-656 <sup>a</sup>	39.1	23.2	22.4	1.03
	FV94-316.2	39.6	22.0	21.8	1.00
<b>B</b>	UCMP 32306	---	23.5	24.6	0.95
		---	24.9	25.5	0.97
<b>C</b>	UCMP 32253B	40.0	22.8	23.7	0.96
	UCMP 35454B	20.0	21.2	25.5	0.83
<b>D</b>	BEG 31132-541*	40.0	22.9	22.0	1.04
	BEG 30936-158*	47.5	27.0	26.5	1.01
	BEG 31081-625*	53.0	26.7	26.0	1.02

\* Estos ejemplares fueron asignados en un principio a *Dinohippus subvenus* (Quinn, 1955).

FV96-24 fue comparado con la ilustración de una serie dental inferior ligeramente desgastada con p2-m1 (UCMP 33455) de *P. pernix*, de la Fauna Big Spring Canyon, Clarendoniano Medio de Dakota del Sur. Este ejemplar muestra una estrecha semejanza odontográfica con FV96-24, en la configuración de los cónidos y flexidos, morfología y disposición del complejo metaconido-metastilido (Quinn, 1955, Lám. 4, Fig. 5), así como en los parámetros métricos evaluados (Tabla 16).

Tabla 16. Comparación de parámetros métricos seleccionados de p4 para (A) *Pliohippus* aff. *pernix* de la Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca, y (B) *P. cf. pernix* de La Fauna Big Spring Canyon, Clarendoniano Temprano de Dakota del Sur (Gregory, 1942).

No. Cat.	ac	lap	at	r1	lmm
FV96-42	35.7	24.8	14.6	1.69	11.5
UCMP 33455	38±	24.2	15.0	1.61	10.5

Por otra parte, las dimensiones dentales de los molariformes superiores de los ejemplares pliohippines reconocidos para las Faunas Matatlán y Nejapa, son en promedio un 20% más pequeños en comparación a la población clarendoniana de Dakota del Sur, un 18% en comparación a la de Texas, y sólo un 10% para la de Nebraska.

La amplia diferencia observada para las dos primeras poblaciones (en el caso de Big Spring Canyon tanto en los dientes superiores como en los inferiores), sugiere que la población oaxaqueña podría representar una especie diferente. Sin embargo, la diferencia para la población de Nebraska no es tan significativa y bien puede ser explicada aduciendo a variación intraespecífica, ontogenética y/o geográfica.

Diversos autores detectaron con anterioridad (McGrew, 1938; Gregory, 1942; Quinn, 1955), que la población pliohippine de la Fauna Burge, incluye formas más pequeñas que las representadas en otras partes de las Grandes Planicies y la Planicie Costera del Golfo. Esta condición se considera primitiva, lo cual parece razonable, dado que la población de Nebraska es 0.5 a 1.0 Ma más antigua (Barstoviano Tardío), que las de Dakota del Sur y Texas (Tedford *et al*, 1987). Este hecho es un claro ejemplo de la Ley de Cope en équidos (MacFadden, 1986), que postula la tendencia al incremento en el tamaño corporal, en diversos grupos de mamíferos.

De lo anterior, se tiene que la presencia de una población estrechamente cercana a *Pliohippus pernix* en el Barstoviano Medio de Oaxaca, refuerza el argumento antes mencionado, y sugiere un incremento en la talla (aparentemente gradual) de esta especie durante el Mioceno Medio.

El reconocimiento de una población pliohippine en el Barstoviano Medio de Oaxaca, separada temporalmente por aproximadamente 3 Ma y espacialmente por unos 13° a 18° LatN, de aquellas reconocidas en las Grandes Planicies y Planicie Costera del Golfo; puede representar la presencia de una especie diferente. Empero, los datos con los que se cuenta son insuficientes para proponer un nuevo taxón. Así mismo, la población oaxaqueña es odontográficamente más cercana a la de *P. pernix* de Nebraska, y ésta a las de Dakota del Sur y Texas de la misma especie (Hulbert, 1989, p. 188).

Sin descartar las alternativas antes planteadas, se considera más objetivo y parsimonioso adscribir estos ejemplares a *Pliohippus* aff. *P. pernix*.

*Pliohippus mirabilis* del Barstoviano Medio-Tardío de Nebraska y Colorado, y Barstoviano Tardío de Florida (Hulbert, 1988, 1989; Hulbert & MacFadden, 1991), difiere de la población oaxaqueña, en presentar protocono de configuración redondeada a ovoidal y que se encuentra aislado del protocono durante las primeras fases de desgaste (Hulbert, 1988, Tab. 17, p. 337).

**Consideraciones sobre la Distribución Paleogeográfica y Edad Geológica.-** La distribución paleogeográfica de *Pliohippus* se restringe exclusivamente a la región septentrional de las Grandes Planicies y la Planicie Costera del Golfo en los Estados Unidos de América (Quinn, 1955; Webb, 1969). El reconocimiento de este género para el Estado de Oaxaca, permite extender su distribución paleogeográfica hasta el Sureste de México, y también constituye el registro más austral para Norteamérica.

Geocronológicamente, los reportes de *P. pernix* proceden principalmente de estratos con una edad que corresponde al Clarendoniano Temprano (10-12 Ma). La existencia de una población estrechamente semejante a dicha especie en estratos más antiguos, indica un incremento en su alcance geocronológico del Barstoviano Medio al Clarendoniano Temprano.

Lance (1950) presentó una descripción detallada de los équidos de la Fauna Yepómera del Henfiliano Tardío de Chihuahua; en su reporte reconoce la existencia de dos nuevas especies

*Pliohippus (Astrohippus) stocki* y *Pliohippus (Pliohippus) mexicanus*. El análisis posterior de diversos rasgos cráneodentales de estas poblaciones, reveló que no son pliohippines sino que representan dos géneros avanzados diferentes de equines del Terciario Tardío (MacFadden, 1984a), denominadas respectivamente *Astrohippus stocki* y *Dinohippus mexicanus*. Por lo tanto, la presencia de *Pliohippus* aff. *P. pernix* en el Barstoviano Medio de Oaxaca representa el primer registro de este género para el Terciario de México.

**Consideraciones evolutivas.-** La odontografía que presentan los ejemplares oaxaqueños es estrechamente cercana a la de *P. pernix* del Clarendoniano de las Grandes Planicies y Planicie Costera del Golfo, EE UU. Una población referible a esta especie en estratos más antiguos del Barstoviano Medio de Oaxaca, probablemente representa parte del grupo ancestral que conduce a las formas clarendonianas norteamericanas.

Cabe señalar, que se tienen registros de *Astrohippus stocki* y *A. Ansaе* del Henfiliano Tardío de Chihuahua y Guanajuato (Lance, 1950; Miller & Carranza-Castañeda, 1984); especies equines que se propone derivan de *Pliohippus* (MacFadden, 1984a). El registro barstoviano oaxaqueño constituye una evidencia objetiva de la probable diferenciación de los équidos pliohippines en el Sureste Mexicano, empero, solamente el hallazgo y estudio de material adicional idóneo (cronológica y anatómicamente considerado), permitirá demostrar si efectivamente ocurrió en dicha región.

**Consideraciones ecológicas.-** *Pliohippus* es miembro de uno de los principales linajes de équidos pacedores (Tribu Equini), que desarrolló un eficiente aparato masticador que le permitió procesar materia vegetal fibrosa con partículas de sílice en sus paredes celulares *i.e* pastos (Janis, 1988, 1989; Janis & Fortelius, 1988). La ingesta de este tipo de recurso alimenticio altamente abrasivo, conduce a un incremento en el desgaste dental (MacFadden, 1992), problema que fue resuelto de diversas maneras (Janis & Fortelius, 1988), (1) desarrollo de un mayor tamaño de la altura de la corona, (2) incremento del área de la superficie masticatoria, y/o (3) un aumento en la durabilidad del tejido dental.

En *Pliohippus* las dos primeras estrategias son claramente aparentes, evidenciadas por un alto grado de hipsodoncia y premolares molarizados. Estos rasgos también se observan en el conjunto dental oaxaqueño.

En los équidos hipparionines, la durabilidad dental se incrementó al exponer una mayor cantidad de esmalte sobre la superficie oclusal, al través del plegamiento de este material múltiples veces. Un caso contrario ocurrió en los equines, que presentan dientes con bordes del esmalte de las fosetas simples y en algunas ocasiones sin desarrollar pliegues (Hulbert, 1988). En este aspecto los hippariones aparentemente presentarían una odontografía más eficiente para procesar el alimento. Empero, en la mayoría de los miembros de la Tribu Equini se presentó una estrategia diferente relacionada con el tamaño real de la altura de la corona, que involucró el desarrollo de dientes con un mayor grado de curvatura (en hippariones los dientes son rectos). Esto permitió acomodar molariformes relativamente más hipsodontes (MacFadden, 1992).

El grado de curvatura calculado para los ejemplares oaxaqueños es en promedio de 37.5 mm, esto es, fuertemente curvos. De aquí que la alternativa antes planteada y desarrollada en los equines (entre ellos *Pliohippus*), se presentó en los individuos que integraban la población oaxaqueña.

La masa corporal está correlacionada con un conjunto de variables metabólicas y fisiológicas (Damuth & MacFadden, 1990), tales como aquellas relacionadas con la dieta, estrategias digestivas y área de forrajeo (Geist, 1974; Janis, 1976, 1986; McNab, 1963).

Se estimó la masa corporal de los individuos oaxaqueños, usando las ecuaciones de regresión lineal simple de MacFadden (1986), para la LAPM1, ATM1 y ÁREAM1, que en promedio fue de 164.41 kg, semejante a la reportada para *Pliohippus pernix* de 155.3 kg (*op. cit.*). El valor estimado sugiere organismos de talla mediana, que tendrían un mayor consumo de alimento y área de forrajeo, a diferencia de las especies merychippines reconocidas para las faunas barstovianas oaxaqueñas, las cuales son en promedio un 20% (*M. cf. M. sejunctus* y *M. cf. M. californicus*) a 70% (*M. cf. M. primus*) más pequeñas.



1



4



7



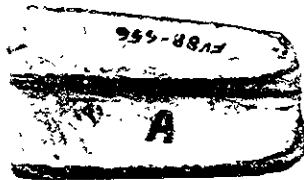
10



2



5



8



11



3



6



9



12



1



3



5



6



2



4



7



9

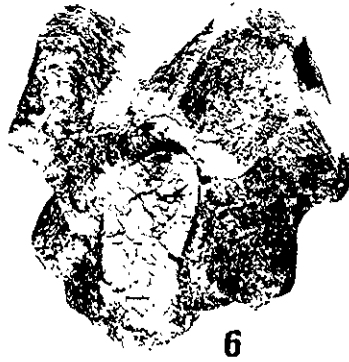
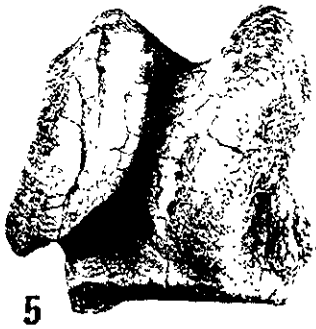
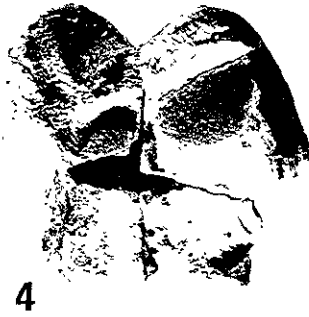


10



8





Tribu Hipparionini Quinn, 1955  
Género *Neohipparion* Gidley, 1903  
*Neohipparion trampasense* Edwards, 1982  
*Neohipparion* aff. *N. trampasense*  
(Láminas VIII-XI, Tablas 17-23)

**Material referido.**- Fauna Nejapa. Loc. La Mancornada: FV92-127.8 P2I; FV92-127.9 P2D; FV88-669A P3D; FV88-664 P3-4D; FV87-167A, FV88-669C dos P4D; FV96-14, FV94-199E1 dos P4I; FV92-149.4 PI; FV96-12, FV92-127.3, FV88-669B tres M1D; FV96-37 M2D; FV94-226G1 M2I; FV96-45, FV92-127.7, FV96-42 tres M1-2I; FV88-696A5, FV88-697A dos M3I; FV97-31A m1D; FV92-149.6, FV92-149.3 dos m1-2D; FV88-631, FV92-149.5 dos m1-m2I; FV88-674.4 m3D; FV88-680D, metapodio III izquierdo; FV96-57, astrágalo derecho. Loc. El Camarón: FV96-20 P2I; FV97-46P2D; FV96-30 M2I; FV96-2, porción proximal de un calcáneo derecho; FV96-10, fragmento distal de un metapodio III derecho; FV96-11, falange proximal del dígito III; FV97-47, porción distal de una tibia derecha. Loc. Soledad Salinas: FV97-31.1A, FV97-31.2 dos m1I; FV97-31.3 m2D; FV94-208.1, FV97-33, fragmentos distales de metapodios III derechos. Loc. Piedras Negras: FV97-24.3 p4I; FV96-19 p4D; FV96-47 m2D.

**Alcance Geocronológico.**- Barstoviano Medio-Henfiliano Temprano.

**Distribución Geográfica.**- Barstoviano Medio de la región occidental del Istmo de Tehuantepec, Estado de Oaxaca, Sureste de México; Clarendoniano Tardío de California, Nebraska y Kansas; Henfiliano Temprano de Florida, EE UU (Edwards, 1982; MacFadden, 1984b).

**Descripción.**

*Dentadura superior* (Lámina VIII, Figs. 1-8): Dientes mesohipsodontes (IH = 1.9), moderadamente curvos. Parastilo y mesostilo bien desarrollados. Bordes del esmalte de las fosetas moderadamente complicados. Protocono aislado del protolofa de configuración elongada con borde lingual que varía de recto, cóncavo y/o convexo. Surco hipoconal profundo.

P2 ligeramente desgastados con una altura de la corona de 40 mm en promedio, ligera a moderadamente curvos. Mesostilo bien desarrollado; sólo en FV92-127.8 se conservó el anterostilo, el cual es prominente, bien desarrollado y de configuración ovoidal. En estos elementos, las fosetas se encuentran moderadamente plegadas y comprimidas transversalmente, el

número total de plicaciones es 6.5 en promedio, sobre los bordes internos de las fosetas se desarrollan de 2 a 3 pliegues profundos, pliprotolofo y plihipostilo bien desarrollados. Protocono aislado del protolofo, de configuración ovoidal elongada a elongada, borde lingual ligeramente convexo (sólo en FV97-46 es cóncavo). Plicaballín bien desarrollado de doble asa. Hipocono subigual en tamaño al protocono, constreñido en su base por un surco lingual y un profundo surco hipoconal, borde lingual paralelo a la LAP del diente, terminación hipoconal subaguzada.

P4 ligeramente desgastados con una altura de la corona *ca.* 50 mm, moderadamente curvos (Tabla 17), parastilo y mesostilo redondeados y prominentes. Fosetas moderadamente plegadas, los pliegues son profundos persisten a lo largo de la altura de la corona y disminuyen en profundidad a medida que el diente se desgasta, el número total de plicaciones es en promedio de 9, sobre los márgenes internos de las fosetas se desarrollan 6 pliegues en promedio, el borde posterior de la prefoseta desarrolla de 3 a 5 pliegues, es ligeramente más complicado en comparación al borde anterior de la postfoseta que presenta de 2-4. Pliprotolofo y plihipostilo profundos, dirigidos anteroposteriormente o ligeramente oblicuos. En FV88-669C, FV88-167A, FV96-14, y FV94-226G1, se presentan de 2 a 3 pliegues pequeños sobre el borde anterior de la prefoseta, en posición labial al pliprotolofo. Pliprotocónulo bien desarrollado, profundo y dirigido transversalmente hasta el borde lingual de la prefoseta. En FV96-14, FV88-664 y FV94-226G1 el pliprotocónulo se encuentra secundariamente plegado, en las primeras fases de desgaste esta estructura se presenta aislada, mientras que en un mayor grado de desgaste se une sobre el borde posterolingual de la prefoseta.

Protocono aislado, de configuración muy elongada con el diámetro anteroposterior dos veces más grande que el transverso, borde labial convexo y el lingual varía de convexo a recto; bordes anterior y posterior van de redondeados a angulares. En FV96-14 la orientación del protocono es marcadamente oblicua.

Plicaballín bien desarrollado, de doble asa y casi en contacto con la región media del borde labial del protocono; sólo en FV88-669C es simple y de base ancha. A medida que el diente se desgasta esta estructura disminuye de tamaño.

Tabla 17. Medidas de los parámetros métricos de *Neohipparion* aff. *N. trampasense*, Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.

No. Cat.	Posc.	AC	LAP	AT	R1	LAPPrt	ATPrt	R2	RC	# Pli.
FV97-46	P2	45.0	28.0	19.0	1.47	7.5	3.5	2.14	80	6
FV92-127.8	P2	39.5	30.5	21.3	1.43	7.0	4.9	1.42	75	5
FV92-127.9	P2	40.0	---	21.5	---	7.5	4.5	1.66	95	6
FV96.20	P2	30.9	28.3	18.9	1.49	7.4	4.5	1.64	65	9
FV88-664	P3-4	36.4	22.7	24.1	0.94	9.0	5.0	1.8	65	8
FV88-669A	P3	40.5	24.0	25.3	0.94	8.3	4.5	1.8	75	9
FV87-167A	P4	46.6	25.1	22.3	1.12	9.5	4.5	2.1	100	7
FV88-669C	P4	42.5	24.8	23.0	1.07	8.8	4.4	2.0	70	9
FV96-14	P4	50.4	26.6	23.8	1.11	10.0	3.9	2.5	90	10
FV94-199E1	P4	42.4	22.7	19.5	1.16	8.0	4.0	2.0	85	---
FV92-149.4	---	40.5	---	---	---	---	---	---	30	---
FV96-12	M1	38.7	22.3	21.3	1.04	7.6	3.5	2.1	90	11
FV92-127.3	M1	37.0	23.0	22.5	1.02	8.4	4.0	2.1	70	10
FV88-669B	M1	37.0	21.3	21.3	1.00	8.0	4.0	2.0	85	9
FV96-30	M2	34.2	23.4	18.5	1.26	8.0	2.7	2.9	80	10
FV96-37	M2	36.6	22.0	20.3	1.08	8.3	3.2	2.5	50	9
FV94-226G1	M2	36.3	22.3	19.7	1.13	7.9	3.0	2.6	60	8
FV88-686A	M1-2	38.0	23.2	---	---	---	---	---	---	---
FV96-45	M1-2	37.6	18.0	---	---	6.2	---	---	50	7
FV92-127.4	M1-2	33.7	20.5	---	---	---	---	---	---	---
FV92-127.7	M1-2	32.4	23.6	---	---	---	---	---	40	---
FV96-42	M1-2	29.8	23.2	---	---	---	---	---	60	8
FV88-675D	M1-2	32.3	---	---	---	8.0	3.0	2.6	50	---
FV88-696A5	M3	19.4	23.0	18.3	1.25	6.7	3.6	1.86	50	
FV88-697A	M3	26.4	21.0	17.0	1.23	7.8	3.0	2.6	30	

Hipocono elongado anteroposteriormente, más pequeño que el protocono, constreñido en su base por un pequeño istmo lingual y un profundo y amplio surco hipoconal que permanece abierto hasta las últimas fases de desgaste, borde lingual paralelo al eje anteroposterior del diente o ligeramente oblicuo.

Molares submoderadamente desgastados con una altura de la corona *ca.* 39 mm, los rasgos del patrón del esmalte son en esencia los que caracterizan a P4. A diferencia de los premolares, estos elementos presentan parastilo y mesostilo menos desarrollados, raramente con pliegues poco profundos sobre el borde anterior de la prefoseta en posición labial al pliprotolofo; sólo en FV96-30 y FV92-127.2 se observa esta condición. Plicaballín simple y bien desarrollado.

*Dentadura inferior* (Lámina IX, Figs. 1-6): Molariformes ligera a submoderadamente desgastados, altura de la corona de 50 mm. Protocónido e hipocónido con los bordes labiales rectos, a medida que el diente se desgasta estos son redondeados. Complejo metacónido-metastilido de configuración subovoidal a ovoidal, ampliamente separado. Entocónido de configuración trapezoidal, borde lingual recto y con una proyección sobre la pared anterior, en un mayor grado de desgaste esta estructura adquiere una configuración subovoidal.

Linguaflexido profundo con forma de “U” abierta. Entoflexido profundo que se pliega anterior y posteriormente, de configuración semejante a una “T” invertida, los bordes anterior y posterior son redondeados, presenta una evaginación en su porción medial. Metaflexido profundo que se pliega posteriormente, presenta una configuración semejante a una “bota”, su borde anterior es estrecho, subredondeado y dirigido hacia el protostilido, mientras que el borde posterior es ancho y con una plicación moderadamente profunda. Ectoflexido profundo que penetra el istmo.

Plicaballínido vestigial, paralófidio de base ancha que se estrecha ligeramente hacia el ápice, protostilido estrecho fuertemente desarrollado. Hipoconúlido bien diferenciado del entocónido, constreñido en su base, de configuración burdamente triangular y dirigido posterolingualmente, a medida que el diente se desgasta disminuye de tamaño.

*Elementos postcraneales:* Incluyen el fragmento distal de un radio, un fragmento de una tibia, un astrágalo, un extremo proximal de un calcáneo, cuatro fragmentos metapodiales y una falange proximal.

Tabla 18. Medidas de los parámetros métricos de la dentadura inferior de *N. aff. N. trampasense*, Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.

No.Cat.	Posc.	ac	lap	at	rl	Imm
FV97-24.3	p4	36.0	21.4e	12.7	1.68	12.3
FV96-19	p4	27.7	22.0	13.0	1.69	12.0
FV97-31.2	m1	50.5	27.2	8.7	3.12	12.8
FV97-31.1A	m1	39.3	24.0	10.3	2.33	14.0
FV94-199E2	m2	42.5	25.9	9.4	2.75	11.8
FV97-31.3	m2	36.3	23.0	8.7	2.64	12.0
FV96-47	m2	34.0	20.0	7.8	2.56	11.6
FV92-149.6	m1-2	26.6	20.8	9.5	2.18	11.0
FV88-631	m1-2	20.0	20.7	9.0	2.30	11.8
FV92-149.3	m1-2	29.0	21.4	10.4	2.05	11.6
FV92-149.5	m1-2	30.3	22.5	9.7	2.31	12.4
FV88-674.4	m3	22.0	26.4	8.6	3.06	10.4

**Radio:** FV96-1 (Lámina IX, Figs. 7-8) incluye el extremo distal del elemento y parte de la diáfisis. Las paredes lateral y mesial son ligeramente convergentes, la cara dorsal es convexa mientras que la palmar muestra una evidente compresión en su porción media, de ahí que sea cóncava. En sección transversal, el cuerpo del elemento tiene una configuración semejante a una media luna, la región distal de la diáfisis es ancha en sentido anteroposterior y tiende a estrecharse ligeramente hacia el extremo proximal.

El extremo distal carece de la faceta medial (para uno de los huesos carpianos) y de la tuberosidad lateral. Por otra parte, la base de la diáfisis muestra un desgaste semejante al que resulta de la masticación y o trituración de las cabezas de huesos largos, cuyo tejido esponjoso (poroso) los hace más ricos en materia orgánica. Este patrón tan peculiar probablemente represente una marca de depredación (Lámina IX, Figs. 7-8).

El evidente estrechamiento anteroposterior de la diáfisis sugiere un hueso esbelto de un individuo de extremidades gráciles. Así mismo, la anchura distal del ejemplar es estrechamente cercana a la de elementos de *Neohipparion* del Clarendoniano de Nebraska (Webb, 1969, Tab. 31, p. 107).

**Tibia:** FV97-47 (Lámina IX, Figs. 9-10) corresponde al extremo distal y parte de la base de la diáfisis del elemento, las paredes mesial y lateral convergen hacia el extremo proximal, lo que sugiere a un individuo de extremidades gráciles. Esta condición es característica de elementos podiales *s.l.* de *Neohipparion* (Lance, 1950; Webb, 1969).

**Calcáneo:** FV96-2 (Lámina X, Figs. 1-2) corresponde a un fragmento proximal de este elemento, el cuerpo es estrecho transversalmente, la tuberosidad es globosa ligeramente inclinada y dirigida hacia atrás con un diámetro anteroposterior (35.7 mm), similar al que se presenta en calcáneos de *Neohipparion* del Clarendoniano de las Grandes Planicies (Webb, 1969, Tab. 31, p. 107).

**Astrágalo:** FV96-57 (Lámina X, Fig. 3) presenta una configuración que en esencia es la misma que se observa en el astrágalo merychippine FV92-138.6 pero es un 20% más grande. Las dimensiones de este elemento son similares a las de astrágalos de *Neohipparion* de la Fauna Minnechaduzza del Clarendoniano Temprano de Nebraska (Webb, 1969, Tab. 31, p. 107).

**Metapodio III:** Los ejemplares FV88-680D, FV94-208.1, FV96-10 y FV97-33 (Lámina X, Figs. 4-6; Lámina XI, Figs. 1-6), incluyen el extremo distal y parte de la diáfisis de este elemento. Se caracterizan por presentar superficies articulares para los metapodios II y IV fuertemente desarrolladas, amplias transversalmente y se continúan hasta el extremo distal por arriba de los condilo laterales. Los procesos laterales distales se encuentran desplazados anteriormente hasta el borde dorsal de la base de la diáfisis; se observa también una cresta sagital prominente sobre la cara posterior, y disminuye de tamaño hacia la anterior. Este conjunto de rasgos caracterizan a los équidos tridáctilos hipparionines, entre ellos *Neohipparion* (Lance, 1950; Matthew & Stirton, 1930).

La anchura distal de FV94-208.1, FV88-680D y FV97-33 es estrechamente cercana a la de metapodios de *Neohipparion* del Clarendoniano de Nebraska (Webb, 1969; Tab. 31, p. 107).

FV96-10 es aproximadamente un 10% más pequeño en comparación al resto de los elementos. Esta diferencia en tamaño puede atribuirse a variación intraespecífica relacionada con la edad, donde este ejemplar probablemente representa un individuo juvenil.

**Falange proximal:** FV96-11 (Lámina X, Figs. 7-9), se caracteriza por presentar una diáfisis estrecha transversalmente, la cara palmar está inclinada hacia abajo y hacia adelante, es ligeramente convexa en la región proximal y cóncava en la porción distal. En el extremo proximal

del elemento, el área triangular rugosa es profunda y amplia, mientras que distalmente se estrecha y adquiere una configuración semejante a una "V". Las cavidades glenoideas son poco profundas, al igual que el surco sagital que las separa.

FV96-11 (falange) fue recuperado junto con el ejemplar FV96-10 (metapodio III). Las superficies articulares de estos elementos se corresponden adecuadamente, lo que sugiere que probablemente son de un mismo individuo.

**Discusión.-** La disposición del protocono se utiliza frecuentemente para distinguir a las tribus de équidos pacedores Equini e Hipparionini (MacFadden, 1992), en la primera el protocono se encuentra generalmente unido al protolofo, mientras que en la segunda se presenta un caso contrario. Los ejemplares estudiados presentan esta última condición, con base en este argumento son asignados a la Tribu Hipparionini.

Para Norteamérica se reconocen a cuatro géneros de hipparionines: *Hipparion*, *Neohipparion*, *Nannipus* y *Cormohipparion* (MacFadden, 1984b). La odontografía de la población oaxaqueña, es estrechamente cercana a la desarrollada en *Neohipparion* (Tabla 20).

*Neohipparion* y *Cormohipparion* son estrechamente semejantes en odontografía, de hecho, la especie genotípica del segundo género (*C. occidentale*), frecuentemente es asignada al primero (Skinner & MacFadden, 1977). La comparación de la morfología protoconal (expresada de manera geométrica al través de la relación  $LAPPr/ATPr$ ), y el grado de plicación promedio de las fosetas entre estos géneros muestra que: (1) *Neohipparion* desarrolla en promedio protoconos más elongados y (2) el desarrollo de pliegues sobre los bordes de las fosetas es en promedio mayor en *Cormohipparion*. Con base en lo anterior, el conjunto dental oaxaqueño presenta una morfología dental que es más semejante a la desarrollada en *Neohipparion*, la presencia de protoconos muy elongados y un menor grado de complicación de las fosetas, apoyan esta decisión (Tabla 21).



Tabla 19. Medida de los elementos postcraneales de *Neohipparion*, Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca.

<b>Radio</b>	<b>FV96-1</b>	<b>Tibia</b>	<b>FV97-47</b>	
Anchura distal	47e	LAP máxima	30.5	
		Anchura transversa	42.3	
<b>Astrágalo</b>	<b>FV96-57</b>	<b>Calcáneo</b>	<b>FV96-2</b>	
Longitud máxima	45.3	Longitud máxima	---	
Anchura troclear	33.5	Longitud proximal	30.0	
Anchura distal	34.3	Anchura proximal	14.0	
		Anchura máxima	---	
		LAP máxima	---	
<b>Metapodio III</b>	<b>FV94-208.1</b>	<b>FV88-680D</b>	<b>FV96-10</b>	<b>FV97-33</b>
LAP	18.1	18.6e	15.0	---
Anchura transversa	24.2	20.0e	---	---
Altura	22.1	23.9	20.7	---
Anchura distal	25.0	25.4	24.8	29.5
<b>Falange proximal</b>	<b>FV96-11</b>			
Longitud máxima	47.3			
Altura	25.8			
Anchura distal	22.6			

Tabla 20. Comparación de estados de carácter entre la población hipparionine oaxaqueña e *Hipparion*, *Neohipparion*, *Cormohipparion* y *Nannipus*.

Estado de carácter	Población oaxaqueña	<i>Hipparion</i>	<i>Neohipparion</i>	<i>Cormohipparion</i>	<i>Nannipus</i>
<b>Dentadura superior</b>					
Altura de la corona	45-50 mm	25-50 mm	35-71 mm	22-43 mm	37-66 mm
Configuración del protocono	Muy elongado	Redondeado a ovoidal	Muy elongado	Ovoidal a elongado	Subovoidal a ovoidal
Grado de plicación	Moderado	Simple a moderado	Simple a complejo	Moderado a complejo	Simple a moderado
<b>Dentadura inferior</b>					
Protostílido	Fuertemente desarrollado	Moderadamente desarrollado	Fuertemente desarrollado	Moderada a fuertemente desarrollado	Pobre a moderadamente desarrollado
Complejo mt-mtl	Ampliamente separado	Moderadamente separado	Ampliamente separado	Moderadamente separado	Moderadamente separado
Plicaballínido	Rudimentario	Pobre a moderadamente desarrollado	Moderada a fuertemente desarrollado	Pobre a moderadamente desarrollado	Pobre a moderadamente desarrollado
Grado de plicación	Moderado	Simple	Simple a moderado	Simple	Simple

Los datos para cada uno de los géneros fueron tomados de MacFadden, 1984b, Tabla 1, pp 7-9.

Tabla 21. Estadística univariada para el grado de elongación protoconal (A, B) y número total de plicaciones sobre el esmalte de las fosetas (C, D), entre *Neohipparion* aff. *N. trampasense*, Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca y los géneros *Neohipparion* y *Cormohipparion*, para todas las clases de desgaste (A, C), y en dientes moderadamente desgastados (B, D). El primer número corresponde a  $x$  y el segundo a  $s$ .

	A	B	C	D
<b>Pob. Oaxaqueña</b>	2.23, 0.34	2.40, 0.33	8.84, 1.21	8.62, 1.06
<i>Neohipparion</i>	2.34, 0.31	2.35, 0.30	7.45, 2.78	7.72, 2.85
<i>Cormohipparion</i>	1.75, 0.18	1.75, 0.14	9.72, 2.89	9.73, 3.49

El conjunto dental oaxaqueño difiere de *Hipparion* y *Nannipus*, en la presencia de protoconos más elongados y un mayor grado de complicación de las fosetas.

En lo que respecta a la dentadura inferior, la población oaxaqueña es semejante a *Neohipparion* en la configuración y disposición del complejo metacónido-metastílido, plicaciones sobre el istmo, entocónido grande y bien diferenciado del hipoconúlido, y protostílido fuertemente desarrollado [Tabla 20; (MacFadden, 1984b, Tab. 1, p. 8-9)].

**Asignación Taxonómica.** - El género *Neohipparion* está representado en Norteamérica por 5 especies: *N. affine*, *N. trampasense*, *N. leptode*, *N. eurystyle* y *N. gidleyi* (Hulbert, 1989). MacFadden (1984b) revisó la sistemática y filogenia de los équidos hipparionines de Norteamérica, y consideró también a *N. coloradense*, sin embargo, el estudio y análisis de muestras adicionales de esta población, muestran que corresponde más apropiadamente a "*Merychippus*" *coloradense* (Webb & Hulbert, 1986; Hulbert, 1987; Hulbert & MacFadden, 1991).

La comparación de una serie de estados de carácter de la dentadura superior, entre las diferentes especies de *Neohipparion* y el conjunto dental oaxaqueño, muestra que existe una gran similitud con la odontografía desarrollada en elementos asignados a *N. trampasense* (Edwards, 1982; MacFadden, 1984b; Hulbert, 1987), en los siguientes rasgos:

- P2 ligeramente desgastados con una altura de la corona ca. 40 mm en promedio.
- P2 con anterostilo bien desarrollado y borde del esmalte de las fosetas menos complicados en comparación a P3-4.

- P4 ligeramente desgastados con una altura de la corona *ca.* 50 mm. En *N. trampasense* para el mismo premolar sin desgastar, ésta dimensión va de 52-55 mm, equivalente a lo que se esperaría en la población oaxaqueña para elementos dentales con ésta última condición.
- En los premolares, desarrollo sobre el borde anterior de la prefoseta de 2 a 3 pliegues pequeños, poco profundos y en posición labial al protolofo.
- Fosetas moderadamente complicadas, el borde posterior de la prefoseta es generalmente más complicado que el borde anterior de la postfoseta .
- Pliprotolofo y plihipostilo bien desarrollados.
- Pliprotocónulo bien desarrollado que se extiende transversalmente hasta el borde lingual de la prefoseta, y se pliega secundariamente en los premolares.
- Protocono aislado del protolofo y de configuración elongada.
- Borde lingual del protocono que varía de recto, cóncavo o convexo.
- Surco hipoconal abierto en dientes moderada a fuertemente desgastados.

En lo que respecta a los parámetros métricos LAP, AT, LAPrt, ATPrt, se tiene que que las medidas promedio para P2 y M1 de los ejemplares oaxaqueños, son ligeramente mayores a las de *N. trampasense*, mientras que para el número total de plicaciones *N. trampasense* presenta fosetas con un mayor número de pliegues (Tabla 22).

La comparación de medias (Prueba de t-student,  $P > 0.05$ ) para cada uno de los parámetros métricos, indica que las diferencias observadas no son estadísticamente significativas, este análisis sugiere una estrecha semejanza odontográfica, entre la población oaxaqueña y *N. trampasense*. Las diferencias observadas pueden atribuirse a variación intraespecífica geográfica y/o sexual.

A diferencia de los ejemplares oaxaqueños, *N. eurystyle* y *N. gidleyi* incluyen dientes con un mayor grado de hipsodoncia, fosetas fuertemente complicadas y protoconos más elongados. Por su parte, *N. leptode* es semejante al conjunto oaxaqueño en el grado de complicación de las fosetas, pero difiere de ésta por presentar protoconos más elongados. Finalmente, *N. affine* presenta protoconos más elongados y los bordes del esmalte de las fosetas son menos complicados

Tabla 22. Estadística univariada para la dentadura superior (P2 y M1) de **A.** *Neohipparion* aff. *N. trampasense* Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca; **B.** *Neohipparion trampasense* (Datos tomados de MacFadden, 1984b, Tab. 22, p. 99).

	A				B			
	n	x	s	RO	n	x	s	RO
LAPP2	4	27.65	2.79	23.8-30.5	9	24.92	1.87	21.5-26.6
ATP2	4	20.17	1.41	18.9-21.5	8	17.80	0.87	16.8-19.0
LAPPrtP2	4	7.3	0.23	7.0-7.5	8	7.10	0.66	5.9-7.7
ATPrtP2	4	4.35	0.59	3.5-4.9	8	3.63	0.27	3.3-4.0
#Tot.Pli.P2	4	6.5	1.73	6-9	7	7.86	3.44	3-12
LAPM1	6	21.9	2.07	18.0-23.6	10	20.02	1.64	17.9-22.8
ATM1	4	19.65	4.13	13.5-22.5	10	17.73	1.30	14.4-19.0
LAPPrtM1	5	7.64	0.85	6.2-8.0	10	7.53	1.14	5.0-9.1
ATPrtM1	4	3.62	0.47	3.0-4.0	10	3.29	0.31	2.9-3.7
#Tot.Pli.M1	5	9.0	1.58	7-11	10	10.50	1.96	8-14

Ferrusquia-Villafranca (1990a) describió de la Localidad El Gramal, Área Nejapa, un fragmento de un M1-2 moderadamente desgastado (IGM-3971), que incluye prefoseta y postfoseta; este ejemplar se asignó a *Merychippus* sp. junto con UCMF 42293 (Stirton, 1954) e IGM-6845 (Wilson, 1967). En el presente reporte, estos dos últimos elementos se asignan a *Merychippus* cf. *M. sejunctus*.

IGM-3971 es estrechamente cercano en el grado de complicación de las fosetas, configuración y desarrollo del pliprotocónulo, a *Neohipparion* aff. *N. trampasense* (Ferrusquia-Villafranca, 1990a, Fig. 5, p. 88). La longitud anteroposterior de IGM-3971 es semejante a la de FV96-45, empero, con una altura de la corona un 25% más pequeña, esta diferencia en tamaño puede explicarse aduciendo a variación ontogenética, dado que IGM-3971 se encuentra en un mayor grado de desgaste. Con base en la similitud odontográfica de este ejemplar y *N.* aff. *N. trampasense*, es que se incluye en este taxón.

La configuración del patrón del esmalte de la dentadura inferior del conjunto oaxaqueño es estrechamente cercana a la de *N. trampasense* (Edwards, 1982; MacFadden, 1984b, Fig. 74, p. 101), en los siguientes rasgos:

- Protocónido e hipocónido con bordes del esmalte rectos en dientes ligeramente desgastados.
- Complejo metacónido-metastilido de configuración subovoidal a ovoidal, ampliamente separado.
- Linguafléxido profundo con forma de “U” abierta.
- Entocónido grande bien diferenciado del hipoconúlido.
- Ectofléxido profundo que penetra el istmo.
- Desarrollo de plicaciones sobre el istmo.
- Plicaballínido vestigial.

En lo que respecta a los parámetros métricos, se tiene que los valores promedio calculados para la población oaxaqueña, son estrechamente cercanos a los de *N. trampasense* del Clarendoniano Tardío de California (Tabla 23), las diferencias observadas no son estadísticamente significativas ( $P > 0.05$ ). Cabe señalar, que para la longitud anteroposterior ocurre el caso contrario ( $P < 0.05$ ), lo cual indica la presencia de poblaciones diferentes. El conjunto oaxaqueño se caracterizaría por presentar molariformes inferiores más elongados anteroposteriormente en comparación a los de *N. trampasense* del Clarendoniano Tardío de California. Empero, el uso exclusivo de este rasgo para proponer a una especie diferente es poco válido, aunado a esto, en el resto de los caracteres dentales (configuracionales y métricos), la población oaxaqueña es estrechamente cercana a *N. trampasense*. Se considera más parsimonioso atribuir las diferencias observadas a variación intraespecífica y/o geográfica, sólo el análisis de un mayor tamaño de muestra permitirá establecer la existencia de dos especies diferentes.

*N. trampasense* procede del Clarendoniano Tardío y Henfiliano Temprano (ca. 9-10 Ma), de California, Nebraska, Kansas y Florida (Hulbert, 1987). Los ejemplares oaxaqueños muestran un patrón del esmalte muy cercano al que se observa para la muestra topotípica de *N. trampasense* de la Localidad Kendall Mallory, Grupo Contra Costa Indiferenciado, parte más temprana del Clarendoniano Tardío de California (Edwards, 1982, Fig. 1, p. 174; Fig. 2, p. 176), esta última población representa el registro más antiguo de la especie y se considera la más primitiva (Hulbert,

1987). De lo anterior, parece lógica la estrecha semejanza de la población californiana con la reconocida en Oaxaca.

Tabla 23. Estadística univariada de la dentadura inferior (m1-2) de **A.** *Neohipparion* aff. *N. trampasense*, Fauna Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca y **B.** *N. trampasense*, Fauna Kendall Mallory, Clarendoniano Tardío de California (datos tomados de Hulbert, 1987, Tab. 4, p. 818).

	<b>A</b>				<b>B</b>			
	n	x	s	RO	n	x	s	RO
<b>lap</b>	9	22.8	2.46	20.0-27.2	6	20.2	1.58	18-22.1
<b>at</b>	9	9.27	0.82	7.8-10.4	4	9.2	0.64	8.3-9.7
<b>lmm</b>	9	12.11	0.87	11.0-14.0	6	11.9	0.91	10.9-12.8
<b>le</b>	9	8.18	1.32	6.5-10.6	6	8.4	0.65	7.4-9.1

Con base en el rango geocronológico de *N. trampasense* (Clarendoniano Tardío-Henfiliano Temprano), la presencia de ejemplares odontográficamente muy similares a esta especie en el Barstoviano Medio del Oaxaca, sugiere la extensión de su alcance biocronológico del Barstoviano Medio al Henfiliano Temprano. Esto refleja una longevidad elevada de 4-5 Ma, semejante a la de *Cormohipparion occidentale*, *Nannipus minor*, *Neohipparion affine* y *N. eurystyle* (MacFadden, 1984b, Fig. 150, p. 186), sin embargo, se estima que la longevidad promedio en *N. trampasense* es inferior a los 2 Ma (MacFadden, 1985, 1992). El reconocimiento de una población referible a *N. trampasense* para el Barstoviano Medio de Oaxaca, constituye un dato objetivo del probable amplio rango de longevidad de esta especie, semejante al que se estima para linajes hipparionines estrechamente relacionados (v. gr. *N. affine* y *N. eurystyle*).

En atención a la incertidumbre existente para adscribir de manera definitiva el conjunto oaxaqueño a *N. trampasense*, se prefirió expresar su asignación taxonómica formal como *N. aff. N. trampasense*.

#### Consideraciones sobre Distribución Paleogeográfica y Edad Geológica.-

*Neohipparion* se encuentra ampliamente distribuido en EE UU y en las regiones noroccidental y centro de México (Lindsay, 1984; Carranza-Castañeda, 1991, 1992; 1994; MacFadden, 1984b, 1985). El reconocimiento de este género en el Estado de Oaxaca, establece su continuidad geográfica, desde la porción septentrional de las Grandes Planicies en Estados Unidos hasta el Sureste de México, así mismo, constituye el registro más austral para Norteamérica.

Como se mencionó en la asignación taxonómica, la población oaxaqueña muestra una estrecha semejanza con *N. trampasense* del Clarendoniano Tardío de California, Nebraska, Kansas y Florida. La probable presencia de esta especie en estratos más antiguos, sugiere una extensión en su alcance geocronológico, del Barstoviano Medio al Clarendoniano Tardío.

#### **Consideraciones Evolutivas.**

El alcance geocronológico de *N. trampasense* va del Clarendoniano Tardío al Henfiliano Temprano (Hulbert, 1987), así mismo, diversos autores reconocen a esta especie como el probable linaje ancestral que conduce a las especies hermanas *N. leptode*-*N. eurystyle* (Edwards, 1982; MacFadden, 1984b; Hulbert, 1987).

La presencia de una población estrechamente cercana en odontografía a *N. trampasense* en estratos más antiguos del Barstoviano Medio de Oaxaca, obliga a reinterpretar el tiempo y el lugar donde pudo ocurrir la diferenciación de las especies más avanzadas del Género *Neohipparion*. El registro oaxaqueño sugiere que sucedió más tempranamente y en regiones tropicales de Mesoamérica.

El reconocimiento de *N. eurystyle* del Henfiliano de Chihuahua, Guanajuato e Hidalgo (Lindsay, 1984; Carranza-Castañeda, 1992, 1994), refuerza la hipótesis planteada, sin embargo, sólo estudios posteriores al respecto y la disposición de un mayor tamaño de muestra, permitirán corroborarla de manera definitiva.

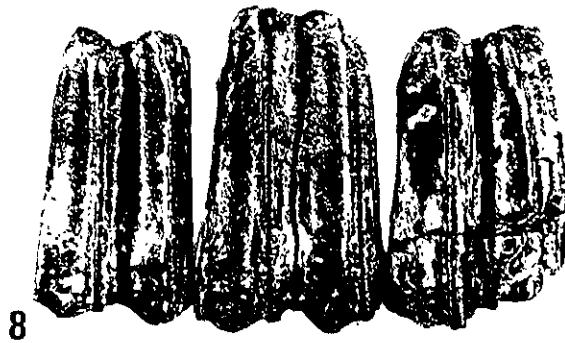
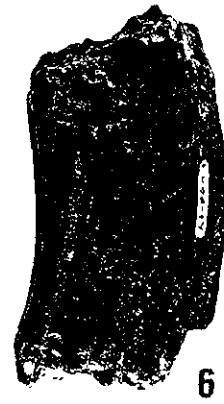
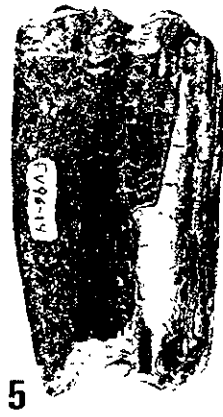
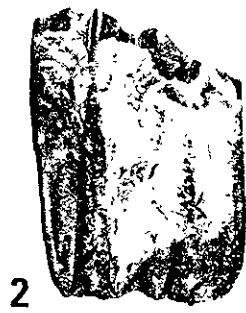
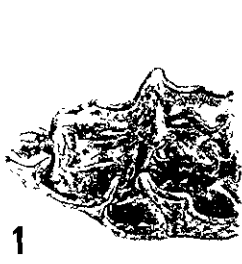
**Consideraciones ecológicas.-** Se ha considerado que *Neohipparion* incluye miembros estrictamente pasedores (Hulbert & MacFadden, 1991). Una alimentación integrada principalmente por pastos implica un marcado desgaste dental; para disminuir este desgaste, los hipparionines (incluido *Neohipparion*), desarrollaron las siguientes estrategias: (1) dientes con una altura de la corona grande, (2) incremento en el grado de plicación de las fosetas (VanValen, 1960; Hulbert, 1982), y (3) molarización de los premolares. Estas características se reconocen en *Neohipparion* aff. *N. trampasense* de la Fauna Nejapa; dientes moderadamente hipsodontes (IH=1.9), con fosetas moderadamente plegadas y molarización completa de los premolares de P2 a P4, lo corroboran. Cabe destacar, que los ejemplares oaxaqueños son moderadamente curvos (RC=60 mm), se señalo con anterioridad (cf. Apartado de Consideraciones Ecológicas de *Pliohippus* aff. *P. pernix*), que incrementar el grado de curvatura de los dientes, constituyó un cambio morfológico importante relacionado con los hábitos alimenticios (MacFadden, 1992). De

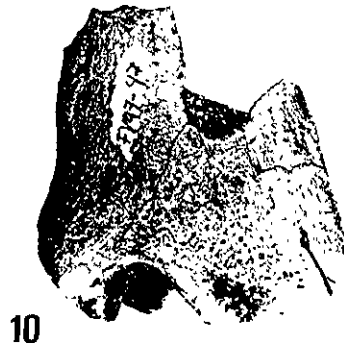
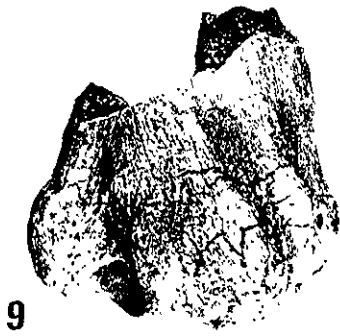
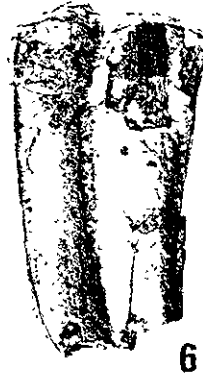
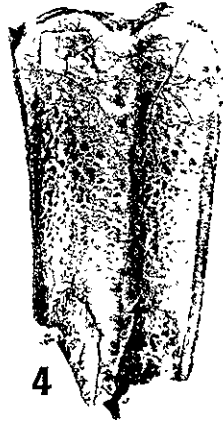


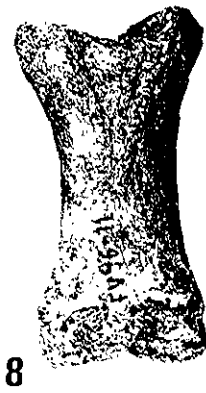
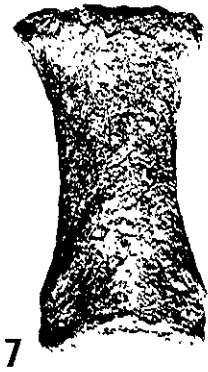
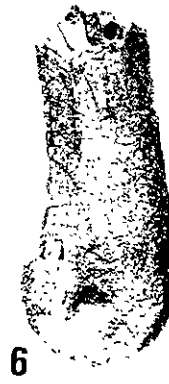
lo anterior, se tiene que la odontografía de *N. aff. N. trampasense*, se encuentra bien diseñada para procesar materia vegetal con un alto contenido de sílice (pastos).

El peso corporal estimado para *N. aff. N. trampasense* es de 163 kg, este dato es estrechamente cercano al de *P. aff. P. pernix* de la Fauna Nejapa (Tabla 25), lo cual refleja poblaciones de équidos integradas por individuos de talla, necesidades alimenticias y área de forrajeo similares, por lo que existiría una elevada competencia entre ellas.

Con base en la odontografía de *N. aff. N. trampasense*, es probable que los individuos que integraban esta población, eran capaces de procesar pastos más abrasivos, en comparación a los que consumían los de *P. aff. P. pernix*, esto explicaría parsimoniosamente la coexistencia de este par de especies.









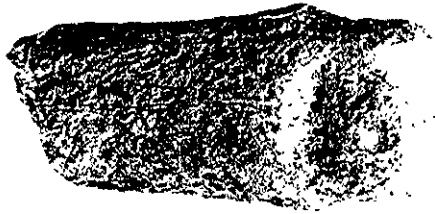
1



2



3



4



5



6

## Elementos esqueléticos apendiculares referibles a Equidae.

(Lámina XII, Tabla 24)

**Material referido.-** Fauna Nejapa. Loc. El Camarón: FV97-52, hueso central del tarso derecho; FV96-6, FV94-319.2, tercer hueso central del tarso izquierdo y derecho respectivamente; FV94-319.1, metatarso II izquierdo; FV97-51, metatarso IV izquierdo; FV94-326A, tercera falange; Loc. La Mancornada: FV88-693.3, porción anterior del tercer hueso tarsal izquierdo; Loc. Soledad Salinas: FV97-38, tercer hueso tarsal derecho; FV94-223.2, segunda falange.

En general, la morfología de los ejemplares que se describen en este apartado es muy semejante en los diversos linajes de équidos, por lo que son insuficientemente diagnósticos como para precisar de manera inequívoca su adscripción a un taxón en particular más allá del nivel de familia. Aunado a esto, los trabajos sobre sistemática de caballos fósiles que traten a los elementos postcraneales para caracterizar a un grupo en particular, son escasos (v. gr. Osborn, 1918; Lance, 1950).

### Descripción.

**Hueso central del tarso:** FV97-52 (Lámina XII, Figs. 1-2) presenta en la cara proximal una pequeña área rugosa desplazada hacia el extremo posterior del elemento, el resto de la superficie constituye la faceta articular para el astrágalo. La cara distal presenta un surco no articular estrecho y pequeño, flanqueado por las facetas articulares para el tercer, y el primero y segundo tarsianos, este surco se inicia en la porción medial y se continua hacia el extremo posterior.

**Discusión:** FV97-52 es un 50% más pequeño en comparación a un tarso central de *Equus*, esta misma diferencia en tamaño se reconoce para los astrágalos de *Neohipparion* y *Pliohippus* con este último. Por silogismo y correlación de las partes, este elemento puede representar con la misma probabilidad alguna de estas dos poblaciones de équidos, empero, dadas las características del material y la información disponible, no es posible precisar a cuál de ellas.

El ejemplar oaxaqueño muestra superficies articulares continuas que ocupan la mayor parte del área de los bordes plantar y palmar. Probablemente este hecho se encuentre relacionado con algún aspecto de anatomía funcional, especular sobre ello queda fuera de los objetivos del presente estudio.

**Tercer tarsiano:** Este elemento se encuentra representado por los ejemplares FV88-693.3, FV94-319.2, FV96-6 y FV97-38 (Lámina XII, Figs. 3-6). Se caracterizan por presentar en la cara proximal una sola faceta articular, a diferencia de *Equus*, en el que esta superficie, se encuentra cruzada por una depresión no articular que divide a la cara proximal en dos facetas desiguales (Sisson, 1959). En la cara distal, la superficie rugosa no articular es pequeña y poco profunda, mientras que el resto del área corresponde a la faceta para el metatarsiano III.

**Discusión:** Con base en el tamaño de los ejemplares que integran este conjunto de elementos apendiculares, es posible reconocer dos grupos: el Grupo A incluye a los tarsianos de tamaño pequeño FV94-319.2 y FV88-693.3, y el Grupo B contiene a los tarsianos FV96-6 y FV97-38, que son un 16% más grandes en comparación a los del Grupo A (Tabla 24). De lo anterior, es posible establecer la existencia de dos poblaciones diferentes de équidos, una representada por individuos de tamaño pequeño (Grupo A), que podrían pertenecer a *Merychippus* o *Calippus*, y otra por individuos de talla mayor (Grupo B), tal vez referibles a *Neohipparion* o *Pliohippus*.

**Metatarsianos II y IV:** FV94-319.1 (Lámina XII, Figs. 7-8) corresponde a la porción proximal del segundo metatarsiano. La cabeza del elemento es estrecha transversalmente, el cuerpo es recto comprimido lateromedialmente con las paredes anterior y posterior cuasiparalelas, el extremo posterior es ancho mientras que hacia el anterior se estrecha considerablemente, sobre su cara medial la superficie rugosa no articular es estrecha y recorre al cuerpo a través del borde anteromedial, el resto del área corresponde a la superficie de unión con el tercer metatarsiano la cuál es amplia y bien desarrollada.

FV95-51 (Lámina XII, Figs. 9-10) representa la porción proximal del cuarto metatarsiano. La cabeza en su extremo anterior es redondeada y se encuentra dirigida hacia arriba y hacia adelante, en la región posterior se inclina considerablemente hacia abajo y hacia atrás, el área rugosa no articular es más amplia a diferencia de FV94-319.1, por implicación la superficie articular para el tercer metatarsiano es ligeramente más estrecha.

**Discusión:** El tamaño de los metatarsianos sugiere individuos de talla mediana que pueden pertenecer con la misma probabilidad a *Neohipparion* o *Pliohippus*. Se descarta la posibilidad de que estos elementos pertenezcan a *Merychippus*, dado que, la longitud anteroposterior de los

metatarsianos FV95-51 y FV94-319.1, es muy cercana a la anchura distal de los metapodios III de este género.

**Segunda falange:** FV94-223.2 (Lámina XII, Figs. 11-12) muestra la configuración de una falange II de *Equus*, empero, es un 60% más pequeña. Cabe señalar, que los extremos laterales se encuentran perdidos, por lo que sólo uno de los cóndilos se encuentra presente.

**Discusión:** Las dimensiones de FV94-223.2 (Tabla 24), sugieren a un individuo de pequeña talla, que puede representar con la misma probabilidad a *Merychippus* o *Calippus*.

**Tercera falange:** FV94-326 (Lámina XII, Figs. 13-14) incluye la mayor parte del casco, su contorno es triangular y estrecho transversalmente, el borde distal en su porción media presenta una escotadura profunda con forma de “V” que en vista dorsal es más corta y tiene una configuración semejante a una “U”.

**Discusión:** El tamaño de este elemento sugiere a un individuo de talla pequeña, que puede pertenecer a *Merychippus* o *Calippus*, *Merychippus* ambos taxa reconocidos para la Fauna Nejapa.



Tabla 24. Medidas de los elementos esqueléticos apendiculares, referibles a Equidae.

<b>Tarso Central</b>	FV97-52			
Longitud máxima	25.6			
Anchura máxima	30.0			
<b>Tercer Tarsiano</b>	FV96-6	FV97-38	FV94-319.2	FV88-693.3
Longitud máxima	29.0	31.5	25.4	---
Anchura máxima	31.6	34.4	26.7	28.0
<b>Metatarso II</b>		<b>Metatarso IV</b>	FV97-51	
Longitud proximal	17.4	Longitud proximal	19.5	
Anchura proximal	11.3	Anchura proximal	13.0	
<b>Falange II</b>	FV94-223.2	<b>Falange III</b>	FV94-326A	
Longitud	24.3	Longitud	34.5	
Longitud proximal	21.8			
Altura	14.3			



1



3



5



11



2



4



6



12



7



8



9



10



13



14

## SIGNIFICACION PALEOBIOLOGICA DE LOS EQUIDOS MESOMIOCENICOS DEL ESTADO DE OAXACA.

Las especies de équidos reconocidas, forman parte de las siguientes faunas mesomiocénicas del Estado de Oaxaca: (1) Fauna Matatlán que incluye a *Merychippus* cf. *M. primus*, *M.* aff. *M. sejunctus* y *Pliohippus* aff. *P. pernix*, y (2) Fauna Nejapa, integrada por las tres especies antes mencionadas, así como por *M.* cf. *M. californicus*, *Calippus* sp. y *Neohipparion* aff. *N. trampasense*.

La interpretación de la información que se deriva de estos conjuntos faunísticos, permite reconocer ciertos aspectos paleobiológicos (biogeográficos, evolutivos y ecológicos), los cuales se tratan y discuten a continuación.

En atención a su mayor tamaño de muestra y diversidad, se considera en principio a la Fauna Nejapa.

### CONSIDERACIONES PALEOGEOGRAFICAS Y DE EDAD GEOLOGICA.

#### Fauna Nejapa.

Las afinidades biogeográficas de los équidos que integran la Fauna Nejapa son estrictamente norteamericanas, así mismo, para el Barstoviano, cada una de las poblaciones reconocidas constituyen los registros más meridionales para el Subcontinente Norteamericano, por implicación permiten establecer la continuidad geográfica de la Familia Equidae para dicho intervalo de tiempo, desde la región centroseptentrional de los Estados Unidos hasta el Sureste de México, específicamente a la porción subístmica del Estado de Oaxaca.

La presencia de poblaciones referibles a *M. primus*, *M. californicus*, *N. trampasense* y *P. pernix* para la fauna barstoviana oaxaqueña (ca. 15 Ma), indica un incremento en el alcance geocronológico previamente reconocido para cada uno de estos taxa (Figura 13).

*M.* cf. *M. primus* representa una población sobreviviente relacionada con esta especie. El resto de las especies reconocidas constituyen los registros más antiguos de poblaciones estrechamente cercanas a *M. californicus*, *N. trampasense* y *P. pernix* (Figura 13).

Ma	EDAD	SURESTE DE MEXICO			REG.COST. CALIF.		GRANDES PLANICIES			PLAN. COST.GOLFO	
		Such.	Matatlán	Nejapa	B.Sn.Fr.	V.Sn.Joa.	Nebraska	NE Co.	Dakota S	Texas	Florida
9	HEN										
10	CLARENDON										
11											
12	BARSTOVIANO				<i>N. trampasense</i> —						
13											
14											
15											
16	HEMINGFORDIANO		<i>M. cf. M. primus</i> —								
17			<i>M. cf. M. sejunctus</i> —								
18			<i>Pliochippus</i> aff. <i>P. pernix</i> —								
19			<i>M. cf. M. primus</i> — <i>M. cf. M. sejunctus</i> — <i>M. cf. M. californicus</i> — <i>Calippus</i> sp. — <i>Pliochippus</i> aff. <i>P. pernix</i> — <i>Neohipparion</i> aff. <i>N. trampasense</i> —								
20	ARI	<i>Merychippus</i> sp. —									
						<i>M. californicus</i> —					
							<i>M. primus</i> —				
								<i>M. sejunctus</i> —			
									<i>P. pernix</i> —		
										<i>P. pernix</i> —	
											<i>N. trampasense</i> —

Figura 13. Alcance geocronológico y distribución paleogeográfica de los taxa considerados en el estudio. Abreviaturas. Edad: ARI= Arikareano, HEN= Henfiliano; Región: REG. COST. CALIF.= Región Costera de California, PLAN. COST. GOLFO= Planicie Costera del Golfo; Area: Such.= Suchilquitongo, B. Sn. Fr.= Area de la Bahía de San Francisco, V. Sn. Joa.= Area del Valle de San Joaquín (Las regiones y áreas de Estados Unidos *sensu* Tedford *et al.*, 1987).

El conjunto taxonómico oaxaqueño evidencia en parte una mayor duración geocronológica de los linajes considerados, semejante a la que se observa en *M. gunteri*, *M. coloradense*, *N. affine* y *N. eurystyle* (MacFadden, 1984b; Hulbert & MacFadden, 1991).

*M. aff. M. sejunctus* y *Calippus* sp. no presentan cambios con relación a su alcance geocronológico, ya que estas especies habían sido reportadas con anterioridad para el Barstoviano Medio de los Estados Unidos. Por lo anterior, sus implicaciones se restringen a aquellas relacionadas con su distribución paleogeográfica, las cuales fueron discutidas en párrafos precedentes.

#### **Fauna Matatlán.**

La Fauna Matatlán se encuentra ubicada en la porción suroriental del Valle de Oaxaca, separada por unos 60 kilómetros de distancia de la coetánea Fauna Nejapa. El conjunto faunístico que se reconoce para esta área, incluye a las especies de équidos: *M. cf. M. primus*, *M. aff. M. sejunctus* y *P. aff. P. pernix*.

Las implicaciones sobre distribución paleogeográfica y de edad geológica de estos taxa fueron previamente discutidas para la Fauna Nejapa, por lo que es innecesario repetir las aquí.

### **CONSIDERACIONES EVOLUTIVAS.**

#### **Fauna Nejapa.**

*Merychippus* se considera el ancestro putativo de los dos principales grupos de équidos pacesores: Tribus Hipparionini y Equini (MacFadden, 1988; Hulbert, 1989; Hulbert & MacFadden, 1991). El registro fósil de la Familia Equidae para los Estados Unidos, muestra que estas tribus se diferenciaron de manera independiente durante el Mioceno hace aproximadamente 17-18 Ma, los hipparionines en la región de las Grandes Planicies, y los equines en la Zona Costera de California (Hulbert & MacFadden, 1991, p. 52).

*M. primus* representa una de las especies más primitivas del género y se considera el taxón hermano de todos los équidos avanzados (Hulbert, 1989, Fig. 11.2, p. 182; Hulbert & MacFadden, 1991, Fig. 13, p. 52); para el Hemingfordiano Tardío de Nebraska este linaje coexiste con las especies *M. isonesus* y *M. insignis* (Skinner *et al.*, 1977). Una asociación semejante se reconoce para la fauna oaxaqueña, en este caso en particular integrada por poblaciones referibles a *M. primus*, *M. sejunctus* y *M. californicus*, así mismo coexisten con éstas, representantes de las

Tribus Hipparionini y Equini cuyo diseño morfológico dental es semejante al de las especies *N. trampasense* y *Pliohippus pernix* del Clarendoniano de Estados Unidos.

De lo anterior, se tiene que el conjunto taxonómico de équidos representado para la Fauna Nejapa, incluye un complejo de especies compuesto por individuos referibles a *Merychippus* y a las Tribus Hipparionini (*Neohipparion*) y Equini (*Pliohippus* y *Calippus*), lo cual refleja la coexistencia de taxa primitivos y avanzados, dicha asociación es única para el Barstoviano de Norteamérica. Esta coexistencia ya había sido postulada por Ferrusquía-Villafranca (1990a), para explicar la diversidad de rasgos odontográficos que tenían los ejemplares procedentes de esta área.

Como se mencionó en párrafos precedentes, los dos principales linajes de équidos pacesores se diferenciaron de manera independiente durante el Hemingfordiano Tardío, a partir de ancestros merychippines (Hulbert & MacFadden, 1991, Hulbert, 1989). El reconocimiento de este complejo de especies para el Barstoviano Medio de Oaxaca requiere de una explicación, la cual puede plantearse aduciendo a las siguientes hipótesis:

(1) Probablemente a principios del Mioceno se presentó una migración de formas merychippines ancestrales (v. gr. *Merychippus gunteri*, *M. primus*), desde las regiones centroseptentrional y occidental de los Estados Unidos hacia el Sureste de México. Si se considera que el evento cladogenético de formación de las Tribus Hipparionini y Equini ocurrió hace aproximadamente 17 a 18 Ma (Hemingfordiano Tardío), y que las localidades oaxaqueñas son de edad barstoviana media ca. 15 Ma, dicho desplazamiento debió haber ocurrido en un lapso no mayor a los 2 Ma (Figura 14A). Una vez establecidas las poblaciones inmigrantes en lo que ahora es parte de la región subistmica del Estado de Oaxaca, eventualmente se diferenciaron y diversificaron para dar lugar a la aparición de taxa avanzados como *Neohipparion* y *Pliohippus*.

(2) Otra posibilidad es que el conjunto taxonómico oaxaqueño se haya originado a partir de un ancestro merychippine durante el Hemingfordiano Tardío, en regiones neotropicales de Mesoamérica Septentrional (incluido el Sureste Mexicano) [Figura 14B]. Con relación a esto, es importante destacar que la Fauna Suchilquitongo, ubicada en la porción noroccidental del Valle de Oaxaca, y con una edad de ca. 20 Ma, incluye fragmentos dentales referibles al Género *Merychippus* (Ferrusquía-Villafranca, 1990a). Lo que constituye una evidencia objetiva de la presencia de este taxón durante el Hemingfordiano Tardío de Oaxaca, y del Sureste de México en conjunto.

Eventualmente, parte del grupo ancestral (poblaciones merychippines), persistió hasta el Barstoviano Medio, coexistiendo con especies resultantes de la diferenciación de linajes de équidos pacedores más avanzados como *Neohipparion* y *Pliohippus*.

Si se considera que la diferenciación de las formas pacedoras ocurrió de manera independiente en localidades separadas por unos 1 700 kilómetros de distancia y ubicadas geográficamente por arriba de los 28° Lat. N. La coexistencia del grupo ancestral putativo *Merychippus* con representantes hipparionines (*Neohipparion*) y equines (*Calippus* y *Pliohippus*), en la Fauna Nejapa, colocan a la segunda alternativa como la más plausible.

Por otro lado, la mayor diversidad biológica actual se encuentra en la región tropical (Pough *et al.*, 1990), y la aplicación del Principio del Actualismo conlleva a considerar que así hubiese ocurrido en el pasado geológico. La base factual conocida del registro fósil tanto marino como terrestre así lo demuestra [v. *gr.* invertebrados marinos (Moore, 1969)], lo cual a su vez sugiere que gran parte de la evolución y diversificación de la biota ha ocurrido en el ámbito tropical, o por lo menos ésta correspondería a la interpretación más parsimoniosa. Esta evidencia robustece aún más, la segunda hipótesis planteada.

Solamente el hallazgo y estudio de material idóneo (cronológica y anatómicamente considerado), en Mesoamérica Septentrional, permitirá demostrar si el origen y diferenciación de los linajes de équidos pacedores, efectivamente ocurrió en esta región.

#### **Fauna Matatlán.**

Tomando en consideración la cercanía y coetaneidad de las faunas estudiadas, así como la similitud parcial de los taxa reconocidos, es probable que las poblaciones de équidos de la Fauna Matatlán formen parte del complejo de especies reconocido en la Fauna Nejapa. Esto extiende su presencia hasta la región suroriental del Valle de Oaxaca.

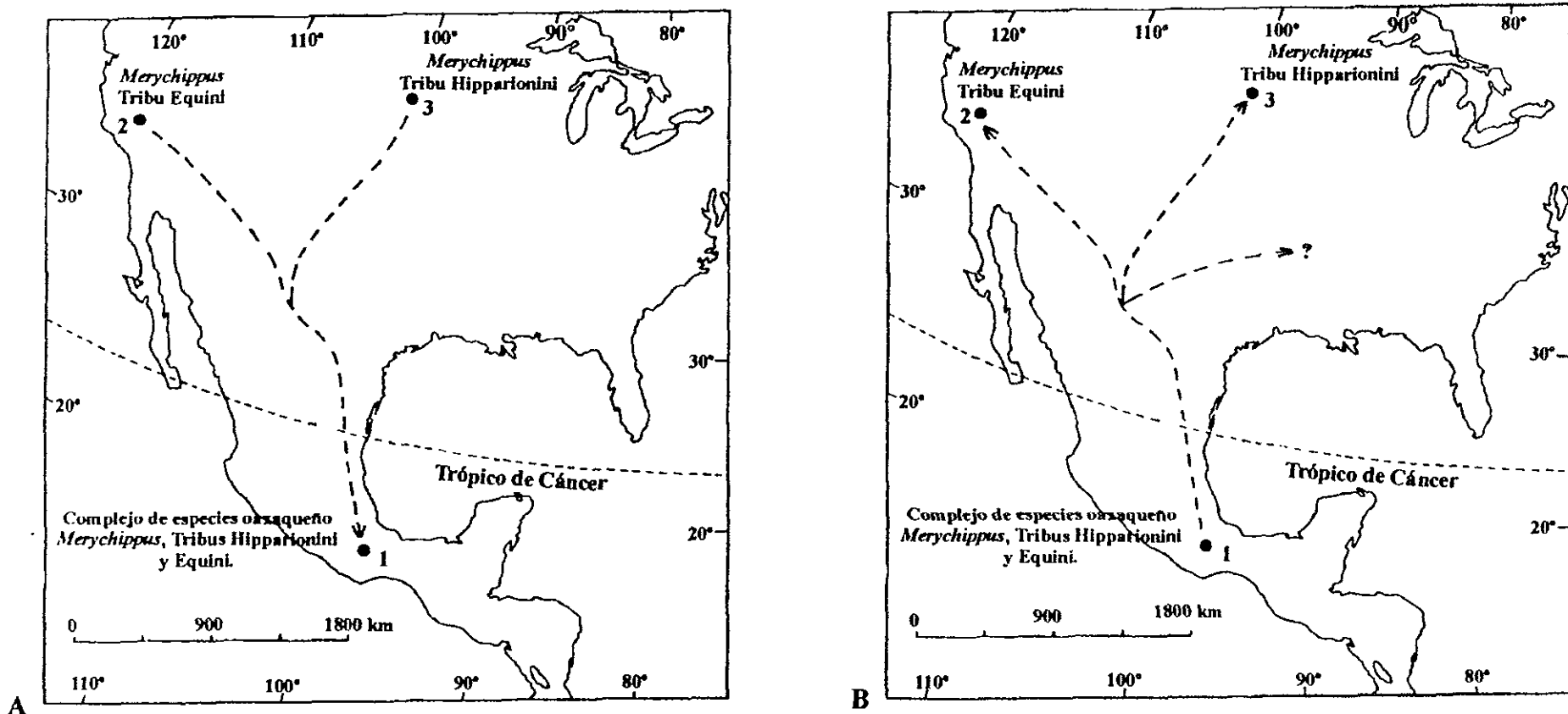


Figura 14. Patrón probable de diferenciación y dispersión de Equidae durante el Mioceno Medio, entre Mesoamérica y Norteamérica. A. Diferenciación y subsecuente dispersión de linajes, de regiones templadas de Norteamérica a regiones tropicales de Mesoamérica Septentrional. B. Diferenciación y subsecuente dispersión de linajes, de regiones tropicales de Mesoamérica Septentrional (Sureste de México) a regiones templadas de Norteamérica. 1. Hemingfordiano Temprano-Barstoviano Medio de Oaxaca, 2. Hemingfordiano Tardío de California, Región Costera de California, y 3. Hemingfordiano Tardío de Nebraska, Grandes Planicies (Para discusión ver texto).



## CONSIDERACIONES ECOLOGICAS.

### Fauna Nejapa.

El registro de équidos previamente reconocido para la Fauna Nejapa muestra la presencia de dos especies merychippines, una de la Localidad El Gramal y otra de la Localidad El Camarón (Ferrusquía-Villafranca, 1990a). La comparación de estas poblaciones con elementos de los taxa reconocidos en el presente estudio, permitió precisar su identidad taxonómica.

El fragmento maxilar descrito por Stirton (1954), junto con un M3 (IGM-6845) reportado por Wilson (1967), ambos de la localidad El Gramal, se consideraron parte de la población de *Merychippus* cf. *M. sejunctus*. Por su parte, IGM-3971 se asignó a *Neohipparion* aff. *N. trampasense*; mientras que los ejemplares IGM-3993 e IGM-3995, de la localidad El Camarón, a *Pliohippus* aff. *P. pernix*.

El reconocimiento de seis especies de équidos en la Fauna Nejapa (*Merychippus* cf. *M. primus*, *M.* cf. *M. sejunctus*, *M.* cf. *M. californicus*, *Calippus* sp., *Neohipparion* aff. *N. Trampasense* y *Pliohippus* aff. *P. pernix*), triplica la diversidad previamente conocida de este grupo de vertebrados para la región subítmica del Estado de Oaxaca. Esta diversidad, es semejante a la de las faunas clarendonianas de las Grandes Planicies y Planicie Costera del Golfo (Quinn, 1955; Webb, 1969).

La presencia de équidos y otros grupos de mamíferos de hábitos pacedores y mixtos (proboscideos, rinocerontes y artiodáctilos), también reconocidos en la Fauna Nejapa (Ferrusquía-Villafranca, 1990a; Jiménez-Hidalgo, 1999), indicaría una elevada competencia por los mismos recursos. Esto implicaría que los distintos taxa competidores desarrollaron diversas estrategias de utilización de los recursos. Al respecto se postula para la Fauna Nejapa lo siguiente:

Con base en la masa corporal estimada para cada uno de los taxa (Tabla 25), es posible distinguir poblaciones integradas por individuos de tamaños distintos. *Merychippus* cf. *M. primus* representaría una población de équidos de talla pequeña, *M.* aff. *M. sejunctus*, *M.* cf. *M. californicus* y *Calippus* sp. representarían a los équidos de talla mediana, y *Neohipparion* aff. *N. trampasense* y *Pliohippus* aff. *P. pernix*, a los de mayor talla (Figura 15). Esta diferenciación en tamaños, expresa necesidades alimenticias y áreas de forrajeo

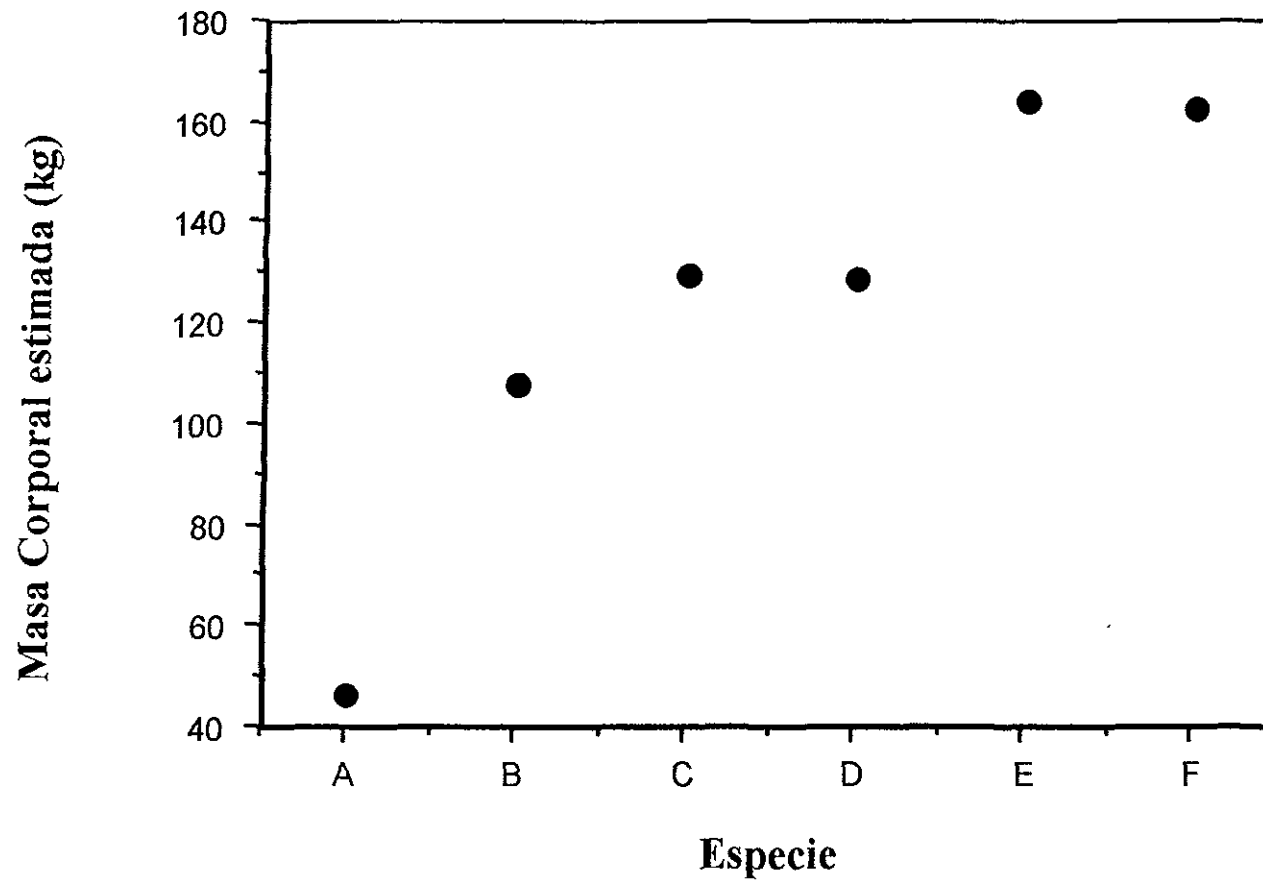


Figura 15. Relación de la masa corporal estimada para cada uno de los taxa descritos en el estudio. A. *Merychippus* cf. *M. primus*, B. *Calippus* sp., C. *M.* cf. *M. sejunctus*, D. *M.* cf. *M. californicus*, E. *Pliohippus* aff. *P. pernix*, F. *Neohipparion* aff. *N. trampasense*.

diferentes, lo cual permitiría parcialmente una cierta subdivisión de nichos. Empero, aun quedaría por resolver de que manera se distribuirían los recursos, poblaciones de individuos que desarrollaron una talla semejante (v.gr. *Neohipparion* y *Pliohippus*).

Tabla 25. Estimación de la masa corporal (kg) para cada uno de los taxa reconocidos en las faunas barstovianas.

Taxa	LAPM1	ATM1	ÁREAM1	x	N
Merychippus cf. <i>M. sejunctus</i>	110.25	170.36	107.38	129.33	1
Merychippus cf. <i>M. californicus</i>	164.72	112.23	108.03	128.59	1
<i>Calippus</i> sp.	121.89	121.89	91.37	107.98	1
<i>Pliohippus</i> aff. <i>P. pernix</i>	260.63	102.52	130.09	164.41	2
<i>Neohipparion</i> aff. <i>N. trampasense</i>	201.35	146.19	141.48	163.00	2
	<b>lapm1</b>	<b>atm1</b>	<b>Área m1</b>	<b>x</b>	<b>N</b>
* Merychippus cf. <i>M. primus</i>	50.34	43.35	---	46.84	1

Ecuaciones de regresión utilizadas de MacFaden, 1986, Tabla 3, p. 362; \* excepto para *M. cf. M. primus* de Janis (1990) para la dentadura inferior.

En diversas faunas del Mioceno de EE UU, coexisten dos o más especies de équidos pacedores (v. gr. Fauna Cold Spring, Barstoviano Tardío de Texas; Fauna Burge, Barstoviano Tardío-Clarendoniano Temprano de Nebraska). Un caso semejante ocurre en Nejapa.

El incremento en el grado de hipsodoncia [correlacionado en parte con el tamaño corporal (MacFadden, 1986)], se constituyó como un factor ampliamente desarrollado en équidos para la adquisición de una dieta integrada principalmente por pastos (Janis, 1988). *N. aff. N. trampasense* y *P. aff. P. pernix*, incluyen elementos dentales con una altura de la corona ca. 50 mm, de lo anterior, distinguir algún tipo de especialización alimenticia entre estas dos poblaciones, con base en este rasgo únicamente, no es posible. Por lo que se requiere del análisis de otros caracteres dentales relacionados con los hábitos alimenticios (v. gr. complicación de las fosetas), para explicar la repartición de nichos.

En adición a un incremento en la altura de la corona, otra forma de desarrollar dientes aptos para procesar materia vegetal fibrosa, es a través del incremento en el grado de complicación del esmalte sobre la superficie oclusal (VanValen, 1960; Janis & Fortelius, 1988).

Con base en este rasgo, se tiene que *N. aff. N. trampasense* (incluye dientes con fosetas moderada a fuertemente plegadas), es probable que se alimentara de pastos más abrasivos, y *P. aff. P. pernix* (incluye dientes con fosetas simples), de pastos con una menor cantidad de sílice. Un patrón del esmalte moderadamente complicado como el que desarrollan *M. aff. M. sejunctus* y *M. cf. M. californicus*, podría reflejar una dieta más generalizada que incluiría pastos moderadamente abrasivos.

En lo que respecta a *Calippus* sp., su bajo índice de hipsodoncia y fosetas simples, sugieren hábitos alimenticios relativamente semejantes a los que probablemente presentaron las poblaciones merychippines, pero a diferencia de estas, incluiría pastos que fuesen menos abrasivos. La competencia establecida entre ellas por otros recursos que no fuesen pastos, es probable que se redujese si se considera la diferencia en tamaño de los individuos que las integran, donde *Calippus* sp. incluiría aquellos con una talla un 15% menor.

La diversidad específica de la Fauna Nejapa es semejante a la de Lapara Creek del Clarendoniano de Texas (Quinn, 1955), un 25% menor a las de Burge y Minnechaduzza del Clarendoniano de Nebraska (Webb, 1969), y un 40% mayor a la de Burkeville del Barstoviano Medio de Texas (Quinn, 1955) y Niobrara River del Barstoviano Tardío de Nebraska (Stirton & McGrew, 1935). La diversidad específica de la fauna barstoviana oaxaqueña, comparable a la de las faunas clarendonianas de las Grandes Planicies y Planicie Costera del Golfo (Figura 16), sugiere una diversificación temprana de formas pacedoras para el Estado de Oaxaca y Sureste de México en conjunto.

Es probable que la gran diversidad específica registrada en la Fauna Nejapa, se deba a la existencia de nichos suficientes, que permitieron el establecimiento de las diferentes poblaciones reconocidas para esta fauna; la complicada geología y geografía física del Estado de Oaxaca reflejan este hecho, aunado a esto, es importante destacar aquí, que en la actualidad, las regiones tropicales albergan una mayor diversidad de formas (Pough *et al.*, 1990).

La coexistencia de formas estrictamente pacedoras como *Pliohippus* y *Neohipparion*, junto con formas de menor talla y hábitos alimenticios más generalizados (*Merychippus* y *Calippus*), sugiere un mosaico de vegetación caracterizado por amplias

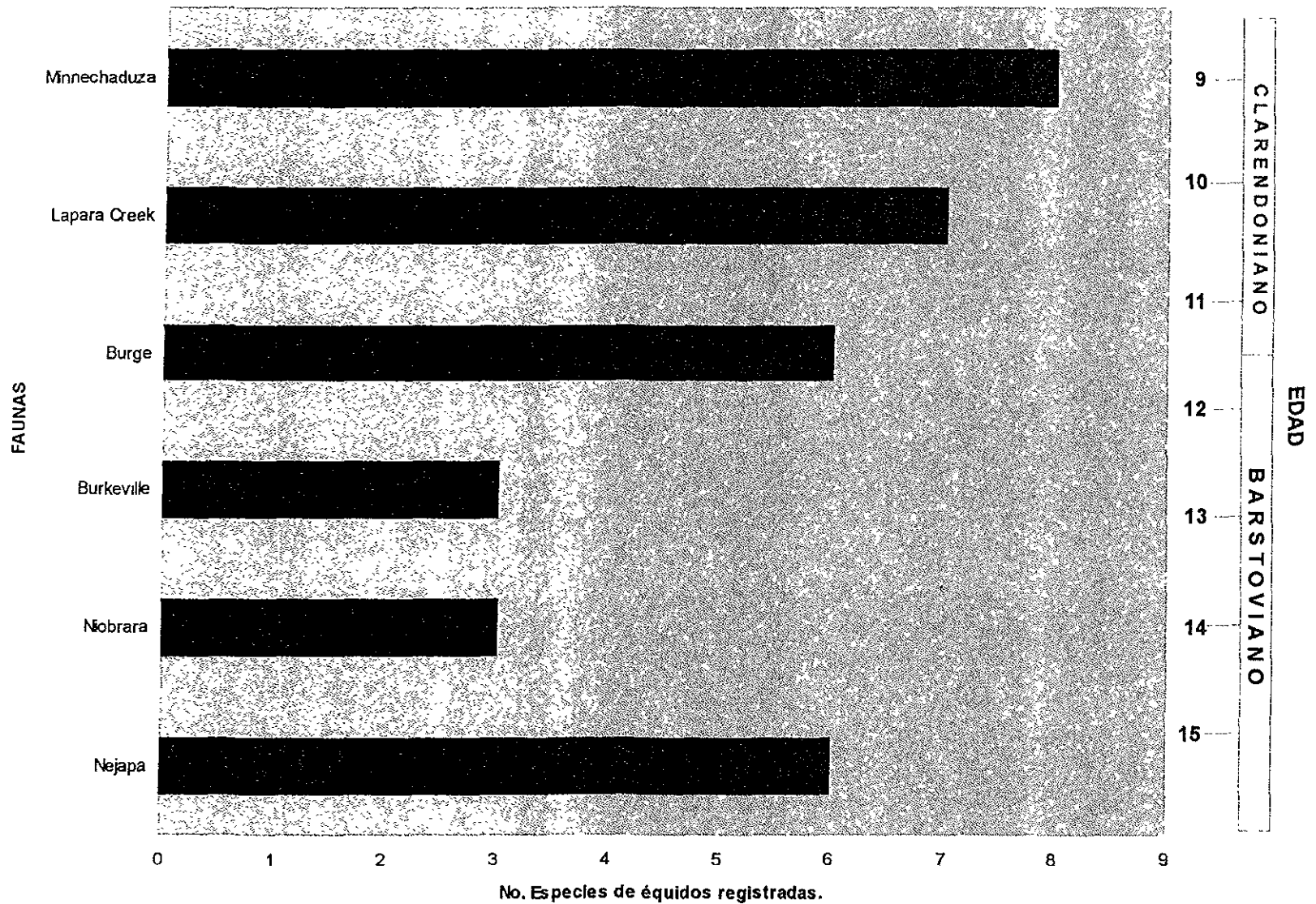


Figura 16. Diversidad taxonómica registrada de especies de équidos, para las faunas mesomiocénicas del Sureste de México (Fauna Nejapa), las Grandes Planicies (Faunas Niobrara, Burge y Minnechaduzza), y Planicie Costera del Golfo (Faunas Burkeville y Lapara Creek).

extensiones abiertas cubiertas por pastos, así como pequeños parches de zonas arboladas esparcidos a lo largo de la región occidental del Istmo de Tehuantepec, semejante a lo que se reconoce como sabana boscosa (Ferrusquía-Villafranca 1990a; Pott & Behrensmeyer, 1992).

### **Fauna Matatlán.**

Previo a este estudio, sólo se habían reconocido para la Fauna Matatlán elementos postcraneales referibles a *Merychippus primus* (Ferrusquía-Villafranca, 1990a), la presente investigación reveló la existencia de dos taxa adicionales: *M. cf. M. sejunctus* y *Pliohippus aff. P. pernix*, este registro, triplica la diversidad de équidos mesomiocénicos previamente reconocida para la región suroriental del Valle de Oaxaca. Cabe señalar, que esta diversidad representa el 50% de la que se reconoció para la Fauna Nejapa.

Un menor número de taxa coexistiendo en la Fauna Matatlán, en comparación al que se reconoce para Nejapa, sugiere que la posible competencia entre las poblaciones de équidos hubiese sido menor.

La repartición de los recursos puede explicarse adecuadamente a través de una diferenciación en tamaño de los individuos que integraban a cada una de ellas. *M. cf. M. primus* incluye a los talla pequeña, *M. cf. M. sejunctus* a los de talla mediana y *P. aff. P. pernix* a los de mayor tamaño (Tabla 25).

Finalmente, la menor diversidad de équidos registrada para la Fauna Matatlán sugiere que en la porción suroriental del Valle de Oaxaca no se hubiesen desarrollado diferentes nichos ecológicos que permitiesen el establecimiento de una mayor cantidad de especies, y/o que exista en realidad un sesgo en el muestreo. Si se considera que el Área Nejapa ha sido prospectada con mayor detalle, es probable que la segunda alternativa explique la menor diversidad observada.

## SUMARIO Y CONCLUSIONES.

La presente investigación permitió reconocer los siguientes hechos:

1. La presencia de seis especies de équidos mesomiocénicos para el Estado de Oaxaca, incrementándose en un 40% la diversidad de la Familia Equidae para el Terciario de México.

2. El presente estudio permitió precisar la identidad taxonómica de algunos de los ejemplares de équidos previamente descritos para las faunas barstovianas oaxaqueñas.

3. Las afinidades biogeográficas de los équidos mesomiocénicos del Barstoviano Medio de Oaxaca son estrictamente norteamericanas.

4. Los registros oaxaqueños constituyen los más australes para el Subcontinente Norteamericano, estableciéndose con ello la posible continuidad geográfica del área de distribución de la Familia Equidae durante el Barstoviano Medio, desde la región centroseptentrional de los Estados Unidos hasta el Sureste de México.

5. La presencia de poblaciones referibles a *Merychippus* cf. *M. californicus*, *Neohipparion* aff. *N. trampasense* y *Pliohippus* aff. *P. pernix*, constituyen los registros más antiguos de estos taxa, lo cual extiende el alcance y duración geocronológica de los linajes considerados. Por su parte *Merychippus* cf. *M. primus* representaría a los últimos miembros sobrevivientes de una población estrechamente relacionada con esta especie.

6. El conjunto taxonómico reconocido para la Fauna Nejapa incluye un complejo de especies compuesto por individuos referibles a *Merychippus* y a las Tribus Hipparionini (*Neohipparion*) y Equini (*Calippus* y *Pliohippus*), parte de esta asociación se encuentra representada para la Fauna Matatlán, lo cual extendería su presencia desde la región suroriental del Valle de Oaxaca hasta la porción occidental del Istmo de Tehuantepec.

7. El complejo de especies registrado, probablemente se originó en zonas neotropicales de Mesoamérica Septentrional (específicamente en lo que ahora corresponde a parte del Sureste de México), y evidencia una radiación de équidos pacedores en Norteamérica Meridional (Sureste de México, Centroamérica Septentrional), cuyo registro es geocronológicamente más tardío del obtenido en Norteamérica Templada.

La naturaleza de este registro puede explicarse plausiblemente en términos de sobrevivencia, lo cual implica la postulación de una diferenciación temprana de los linajes

hipparionines y equines en Mesoamérica; cuyo registro todavía es incompleto, empero, evidencias ecológicas apoyan esta interpretación.

8. El reconocimiento de especies referibles a *Neohipparion trampasense* y *Pliohippus pernix* en estratos barstovianos del Estado de Oaxaca, las cuales muestran un diseño odontográfico característico de poblaciones clarendonianas estadounidenses (Norteamérica Templada), sugiere que estos équidos oaxaqueños formaban parte del grupo ancestral del cuál proceden las poblaciones norteamericanas. Esto conlleva a reinterpretar el tiempo y lugar de diferenciación de estos linajes de équidos pacedores.

9. La diversidad específica de équidos registrada para el Área Nejapa es semejante a la que se observa para las faunas clarendonianas estadounidenses, y en promedio un 40% mayor a la de las barstovianas, lo que sugiere una diversificación temprana de formas pacedoras en zonas neotropicales que ahora son parte del Estado de Oaxaca.

10. Los équidos reconocidos para las faunas barstovianas oaxaqueñas incluyen formas de talla grande (*Neohipparion* y *Pliohippus*) estrictamente pacedoras, coexistiendo con otras de menor talla (*Merychippus* y *Calippus*) con hábitos alimenticios generalizados que incluirían en sus dietas algo de pastos y materia vegetal más suculenta como hojas y/o brotes.

11. La repartición de nichos entre las poblaciones de équidos establecidas en el Sureste de México, se explica a través de una diferenciación en tamaño de los individuos que integraban a cada una de ellas, y de la modificación de ciertos rasgos del patrón del esmalte relacionados con la durabilidad dental (aumento en la altura de la corona, curvatura de los dientes e incremento en la plicación de los bordes de esmalte de las fosetas).

12. Con base en los hábitos alimenticios de los équidos mesomiocénicos oaxaqueños fue posible reconstruir de manera general e indirecta el escenario ecológico donde se desarrollaron estas comunidades, que correspondería adecuadamente a una sabana boscosa, o al ecotono entre sabana y bosque tropical, en un escenario geográfico montañoso con planicies locales. Actualmente, esta fisiografía es claramente reconocible en el Sureste de México, como la Meseta de Ixtapa en el Estado de Chiapas.

13. La información disponible constituye el primer conjunto de datos objetivos que permiten reinterpretar la evolución y paleobiogeografía de la Familia Equidae en regiones tropicales.



## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.

- Barrera, T. 1946. Guía Geológica de Oaxaca. Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología, 101 pp.
- Batschelet, E. 1978. Matemáticas básicas para biocientíficos (biólogos, médicos, veterinarios, bioquímicos, etc.). Dossat. Madrid, España. 645 pp.
- Bennett, D. K. 1980. Stripes do not a zebra make. Part I: A cladistic analysis of *Equus*. Syst. Zool., 29: 272-288.
- Bode, F. D. 1935. The fauna of the *Merychippus* zone, North Coalinga district, California. Carn. Inst. Wash. Pub., 435: 65-96.
- Bredon, R. M. & Wilson, J. 1963. The chemical composition and nutritive value of grasses from semi-arid Areas of Karamoja as related to ecology and types of soil, E. Afr. Agr. Forestry J., 29: 134-142.
- Carranza-Castañeda, O. 1991. Faunas de vertebrados fósiles del Terciario Tardío del Centro de México, Sociedad Mexicana de Paleontología, Congreso Nacional de Paleontología 3, Memoria, México, D.F., p. 20-26.
- \_\_\_\_\_ . 1992. Una nueva localidad del Henfiliano Tardío en la Mesa Central de México, Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología Rev., 10:179-196.
- \_\_\_\_\_ . 1994. Mastofauna del Mioceno Tardío de la cuenca carbonífera de Zacualtipán, Hidalgo, México: Pachuca, Hidalgo, Univ. Autón. del Estado de Hidalgo, Revista de Investigación, Pancromo 23, 1: 40-49.
- Carranza-Castañeda, O. & Espinosa Arrubarrena, L. 1994. Late Tertiary equids from the State of Hidalgo, Mexico: Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología, Revista, 11: 182-192.
- \_\_\_\_\_ & Ferrusquía-Villafranca, I. 1979a. El Género *Neohipparion* (Mammalia-Perissodactyla) de la Fauna Local Rancho el Ocote, Plioceno Medio de Guanajuato, México: Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología, Revista, 3: 29-38.
- Cooke, H. B. J. 1950. A critical revision of the Quaternary Perissodactyla of southern Africa, Ann. So. Afr. Mus., 31(4): 34-479.
- Dalquest, W. W. & Mooser, O. 1980. Late Hemphillian mammals of the Ocote local fauna, Guanajuato, México, The Pearce-Sellards Series, (32): 1-25.

- Damuth, J. D. & MacFadden, B. J. 1990. Introduction: body size and its estimation. *In*: Damuth, J. D. & MacFadden, B. J. (editors). *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*, Cambridge Univ. Press, p. 1-10.
- Dorr, J. A. 1956. AGENCY local mammal fauna, latest Miocene, Madison Valley Formation, Montana, *Journal Paleontology*, 30(1): 62-74.
- Dougherty, J. F. 1940. A new Miocene mammalian fauna from Caliente Mountain, California. *Carn. Inst. Wash. Pub., Contributions to paleontology*, 8(514): 109-143.
- Downs, T. 1956. The Mascall Fauna from the Miocene of Oregon. *Univ. Calif. Pub. in Geological Sciences*, 31(5): 199-354.
- \_\_\_\_\_ 1961. A study of variation and evolution in Miocene *Merychippus*. Los Angeles County Museum, *Contributions of Science*. Nbr. 45, 75 pp.
- Edwards, S. W. 1982. A new species of *Hipparion* (Mammalia, Equidae) from the Clarendonian (Miocene) of California. *Jour. Vert. Paleontol.*, 2(2): 173-183.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1975. Mamíferos miocénicos de México, contribución al conocimiento de la paleozoogeografía del continente. *Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología, Revista*, 1: 12-18.
- \_\_\_\_\_ 1978. Distribution of Cenozoic vertebrate faunas in Middle America and problems of migration between North and South America: *In* Ferrusquía-Villafranca, I. (editor), *Conexiones terrestres entre Norte y Sudamérica*, Univ. Nal. Autón. México, *Inst. Geología, Bol.*, Mo. 101, p. 193-221.
- \_\_\_\_\_ 1990a. Biostratigraphy of the Mexican Continental Miocene: Part I, Introduction and the Northwestern and Central Faunas; Part II, The Southeastern (Oaxacan) faunas; Part III, the Southernmost (Chiapasan) fauna and concluding remarks on the discussed vertebrate record. *Paleontología Mexicana*, No. 56, 149 pp.
- \_\_\_\_\_ 1990b. *Geología Cenozoica del Área Tlacolula-Mitla-Matatlán, Estado de Oaxaca. Informe Técnico final del Proyecto CONACyT Núm. 50992 titulado "Contribución a la diferenciación del Terciario Continental de México: estudios geológico-paleontológico-geocronométrico-magnetoestratigráficos en los Estados de Aguascalientes, Guanajuato, Oaxaca y Chiapas"*. Parte IV. 182 pp.

- \_\_\_\_\_ . 1990c. Geología Cenozoica del Área Nejapa, Estado de Oaxaca. *idem*. Parte V. 237 pp.
- \_\_\_\_\_ . 1993. Geology of Mexico. A synopsis. *In*: Ramamoorthy, T. P.; Bye, R. A. & Loct. A. (edits.). Biological Diversity of Mexico-Origins and Distribution. New York, Oxford Univ. Press, chapt. 1, pp. 3-107.
- Ferrusquía-Villafranca, I. & Carranza-Castañeda, O. 1979. Revision del género *Neohipparion* (Mammalia-Perisidactyla) en México. Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología, Revista., 3: 126-137.
- \_\_\_\_\_ & Torrés-Roldán, V. 1980. El registro de mamíferos terrestres del Mesozoico y Cenozoico de Baja California. Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología Rev., 4(1): 56-62.
- \_\_\_\_\_ & McDowell, F. W. 1996 (en prensa). The Cenozoic magmatic and sedimentary record of seven selected Áreas across Southeastern Mexico. Its bearing to better understand the geologic evolution of this region.
- \_\_\_\_\_ ; Galindo-Hernández, C. & Barrios-Rivera, H. 1997. Los mamíferos oligocénicos de México: Revisión y adición a la Fauna Local Rancho Gaitán, Formación Prietos, Chadroniano de Chihuahua Nororiental. Inst. Nal. Antropol. Hist., Subdirec. Serv. Academ., Volumen en Honor a Ticúl Alvarez., p. 97-134.
- Forsten, A. 1975. The fossil horses of the Texas Gulf Coastal Plain: A revision. The Pearce-Sellards Series, No. 22, 86 pp.
- Geist, V. 1974. On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. *Am. Zool.*, 14: 205-220.
- Gidley, J. W. 1901. Tooth characters and revision of the North American species of the genus *Equus*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 15(9): 91-142.
- \_\_\_\_\_ 1903. A new three-toed horse. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 19:465-476.
- \_\_\_\_\_ 1907. Revision of the Miocene and Pliocene Equidae of North America. *idem*, 23(35): 865-934.
- Gray, J. E. 1821. On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Med. Repository Rev.* 15: 296-310.

- Gregory, J. T. 1942. Pliocene vertebrates from Big Spring Canyon, South Dakota. Bull. Dept. Geol. Sci., Univ. California, 26: 307-446.
- Hulbert, R.C. Jr. 1982. Population dynamics of the three-toed horse *Neohipparion* from the Late Miocene of Florida. Paleobiology, 8: 159-167.
- \_\_\_\_\_ 1987. Late Neogene *Neohipparion* (Mammalia, Equidae) from the Gulf Coastal Plain of Florida and Texas. Jour. Paleontol., 61(4): 809-830.
- \_\_\_\_\_ 1988. *Calippus* and *Protohippus* (Mammalia, Perissodactyla, Equidae) from the Miocene (Barstovian-Early Hemphillian) of the Gulf Coastal Plain. Florida State Museum Biological Sciences, Bull. v. 32, p. 221-340.
- \_\_\_\_\_ 1989. Phylogenetic interrelationships and evolution of North American Late Neogene Equinae. In: Prothero, D. R. & Schoch, R. M. (editors) The Evolution of Perissodactyla, Oxford Univ. Press., New York, p. 176-193.
- Hulbert, R. C. Jr. & MacFadden, B. J. 1991. Morphological transformation and cladogenesis at the base of the adaptive radiation of Miocene Hypsodont horses. Am. Mus. Novitates. No. 3000, 61 pp.
- INEGI e INSTITUTO DE GEOGRAFIA 1970a. Hoja Oaxaca, 14Q-VIII, Carta de Climas, esc. 1: 500 000, Serie Carta de México, Inst. Nal. de Estad. Geogr. e Inform., Sria. de Progr. y Presup., e Inst. Geogr. UNAM, México, D. F.
- \_\_\_\_\_ 1970b. Hoja Tuxtla Gutierrez, 15Q-VIII, Carta de Climas, esc. 1: 500 000, Serie Carta de México, *idem*.
- INEGI, 1982a. Hoja Zachila E14-12 Carta Geológica Esc. 1: 250 000: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Secretaría de Programación y Presupuesto, México, D.F.
- \_\_\_\_\_, 1982b. Hoja Juchitán E15-10 Carta Geológica Esc. 1: 250 000. *idem*.
- \_\_\_\_\_, 1985. Hoja Oaxaca, E14-9, Carta de Uso de suelo y vegetación, esc. 1: 250 000, Serie Carta de México, *idem*.
- Janis, C. M. 1976. The evolutionary strategy of the Equidae and the origins of rumen and cecal digestion. Evolution, 30: 757-774.
- \_\_\_\_\_ 1982. Evolution of horns in ungulates. Ecology and Paleoecology, Biol. Rev., 57: 261-318.

- \_\_\_\_\_ 1986. Evolution of horns and related structures in hoofed mammals. *Discovery*, 19: 8-17.
- \_\_\_\_\_ 1988. An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preferences. *In*: Rusell, D. E.; Santoro, S. P. & Sigogneau-Rusell, D. (editors). *Teeth revisited: Proceedings VIIIth Int. Symposium Dental Morphology*, Paris, Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris. Sér. C, 53, pp. 367-387.
- \_\_\_\_\_ 1989. A climatic explanation for patterns of evolutionary diversity in ungulate mammals. *Paleontology*, 32: 463-481.
- \_\_\_\_\_ 1990. Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodoids. *In*: Damuth, J. & MacFadden, B. J. (editors) *Body size in mammalian paleobiology*. Cambridge Univ. Press., pp. 255-299.
- Janis, C. M. & Fortelius, M. 1988. On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. *Biol. Rev.*, 63: 197-230.
- Jiménez-Hidalgo, E. 1999. Las mastofaunas mesomiocénicas del Sureste de México. Univ. Nal. Autón. México. Fac. Ciencias. Tesis de Maestría (inédita)
- Juko, C. D. & Bredon, M. R. 1961. The chemical composition of leaves and whole plant as an indicator of the range available nutrient for selective grazing by cattle. *Trop. Agr. Trinidad.*, 38: 179-187.
- Lance, J. F. 1950. Paleontología y estratigrafía del Plioceno de Yepómera Estado de Chihuahua. Parte 1: Equidos, excepto *Neohipparion*. Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología, Bol. Núm. 54, 81 pp.
- Leidy, J. 1857. Notices of extinct Vertebrata discovered by Dr. F. V. Hayden, during the expedition to the Sioux County under the command of Lieut. G. K. Warren. *Proc. Acad. Nat. Sci.* 8: 311-312.
- \_\_\_\_\_. 1869. The extinct mammalian fauna of Dakota and Nebraska, including an account of some allied forms from other localities, together with synopsis of the mammalian remains of North America., *J. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, ser. 2, 7: 1-472.
- Lindsay, H. E. 1984. Late Cenozoic mammals from Northwestern Mexico. *Jour. Vert. Paleontology*, 4(2): 208-215.

- López-Ramos, E. 1974. Carta Geológica del Estado de Oaxaca Esc. 1: 500 000: Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología. Serie Cartas Estatales.
- MacFadden, B. J. 1984a. *Astrohippus* and *Dinohippus* form the Yepómera local fauna (Hemphillian, Mexico) and implications for the phylogeny of one-toed horses. Jour. Vert. Paleontol., 4(2): 273-283.
- \_\_\_\_\_ 1984b. Systematics and Phylogeny of *Hipparion*, *Neohipparion*, *Nannipus* and *Cormohipparion* (Mammalia Equidae) from the Miocene and Pliocene of the New World. Am. Mus. Nat. Hist., Bull., v. 179, 196 pp.
- \_\_\_\_\_ 1985. Patterns of phylogeny and rates of evolution in fossil horses: hipparions from the Miocene and Pliocene of North America, Paleobiology, 11(3): 245-257.
- \_\_\_\_\_ 1986. Fossil horses from "Eohippus" (*Hyracotherium*) to *Equus*: scaling Cope's Law and the evolution of body size. Paleobiology, 12(4): 355-369.
- \_\_\_\_\_ 1988a. Fossil horses from "Eohippus" (*Hyracotherium*) to *Equus*, 2: rates of dental evolution revisited. Biological Journal of the Linnean Society, 35: 37-48.
- \_\_\_\_\_ 1988b. Horses, the fossil record, and evolution. A current perspective. Evolutionary Biology, 22: 131-158.
- \_\_\_\_\_ 1992. Fossil Horses. Systematics, Paleobiology and Evolution of the Family Equidae. Cambridge Univ. Press., Canada., 369 pp.
- MacFadden, B. J. & Hulbert, R. C., Jr. 1988. Explosive speciation at the base of the adaptive radiation of Miocene grazing horses. Nature, 336: 466-468.
- \_\_\_\_\_; Bryant, J. D. & Mueller, P. A. 1991. Sr-isotopic, paleomagnetic, and biostratigraphic calibration of horse evolution: Evidence from the Miocene of Florida, Geology, 19: 242-245.
- Marsh, O. C. 1874. Notice of new equine mammals from the Tertiary Formation. Amer. Jour. Sci., 3d ser., v. 7, pp. 247-258.
- Matthew, W. D. 1924. Third contribution to the Snake Creek Fauna. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 50: 59-210.
- Matthew, W. D. & Stirton, R. A. 1930. Equidae from the Pliocene of Texas. Univ. Calif. Pub. Bull. Dept. Geol. Sci. 19: 349-396.

- McGrew, P. O. 1938. The Burge Fauna, a lower Pliocene mammalian assemblage from Nebraska. Bull. Dept. Geol. Sci., Univ. Calif. 24: 309-328.
- \_\_\_\_\_ 1944. An early Pleistocen (Blancan) fauna from Nebraska. Field Mus Nat. Hist. Geol. Ser. 9: 33-66.
- McNab, B. K. 1963. Bioenergetics and determination of home range size. Am. Nat., 97: 133-140.
- Merriam, J. C. 1915. Tertiary vertebrate faunas of the North Coalinga region of California; a contribution to the study of paleontologic correlation in the Great Basin and Pacific Coast Provinces. Trans. Amer. Philos. Soc., new ser., v. 22, pp. 191-234.
- Miller, W. E. & Carranza-Castañeda, O. 1984. Late Cenozoic mammals from Central Mexico. J. Vert. Paleontol. 4(2): 216-236.
- Moore, R. C. (editor). 1969. Treatise on Invertebrate Paleontology. Univ. Kansas Press and Geol. Soc. America.
- Mooser, O. 1959. Un équido fósil del género *Neohipparion* de la Mesa Central de México. Anales Inst. Biol., Núms. 1-2, p. 375-388.
- \_\_\_\_\_ 1963. *Neohipparion monias* n. sp. équido fósil del Plioceno de la Mesa Central de México. Anales Inst. Biol., Núms. 1-2, p. 393-396.
- \_\_\_\_\_ 1964. Una nueva especie de équido del género *Protohippus* del Plioceno Medio de la Mesa Central de México. Anales Inst. Biol., Núms. 1-2, p. 157-158.
- Morris, W. J. 1968. A new early Tertiary perissodactyl, *Hyracotherium seekinsi*, from Baja California. Los Angeles County Museum. Contributions of Science Nbr. 151, p.1-11.
- Novaceck, J.B.; Ferrusquía-Villafranca, I.; Flynn, J.J. ; Wyss, R. A.; & Norell, M. 1991. Wasatchian (Early Eocene) mammals and other vertebrates from Baja California, Mexico: Lomas Las Tetas de Cabra Fauna. Am. Mus. Nat. Hist., Bull., Nbr. 208, 88 pp.
- Olivas/Olivares-Ramírez, M. 1956. Geología a lo largo de la Carretera entre Tuxtla Gutierrez, Chis. y México, D. F.: Ruta Tuxtla-Gutierrez, Chis.-Oaxaca, Oax., XX Congr. Geol. Internal., México, D. F., Libroto-Guía, Excursión C15B, p. 27-40 y Fig. 5
- Osborn, H. F. 1918. Equidae of the Oligocene, Miocene and Pliocene of North America, iconographic type revision. Am. Mus. Nat. Hist., Memoir, v. 2, p. 1-217.

- Owen, R. 1848. Description of teeth and portions of jaws of two extinct anthracotherid quadrupeds... with an attempt to develop Cuvier's idea of the classification of pachyderms by the number of their toes. *Quart. J. Geol. Soc. London.* 4:104-141.
- Pesquera-Velásquez, R. & Martínez-Bermúdez, J. J. 1956. Geología a lo largo de la Carretera Panamericana entre México, D. F. y Tehuantepec, Oax., Ruta: Oaxaca, Oax.-Tehuantepec, Oax., XX Congr. Geol. Internal., México, D. F., Libreto-guía, Excursión A-6, p. 35-40 y Fig. 11.
- Pirlot, P. L. 1952. Les canines chez *Hipparion* et l' apparition d' un caractère sexual secondaire des mammifères. *Bull. Mus. Nat. Hist., 2nd Sér.* 24:419-422.
- Pough, F. H.; Heiser, J. B. & McFarland, W. N. 1990. *Vertebrate Life.* Maxwell MacMillan International Editions. 904 pp.
- Pott, R. & Behrensmeyer, A. K. (in collaboration with Taggart, R. E.; Spaulding, W. G.; Harris, J. A.; Valkenburg, B. V.; Martin, L. D.; Damuth, J. D. & Foley, R.) 1992. Late Cenozoic terrestrial ecosystems. *In* Behrensmeyer, A. K.; Damuth, J. D.; DiMichele, W. A.; Potts, R.; Sues, Hans-Dieter & Wing, J. L. (edits.) *Terrestrial ecosystems through time. Evolutionary Paleocology of terrestrial plants and animals.* Univ. Chicago Press. p. 419-519.
- Quinn, J. H. 1955. Miocene Equidae of the Texas Gulf Coastal Plain. *Bur. Econ. Geol. Univ. Texas Pub.* 5516: 102 pp.
- Ridley, M. 1993. *Evolution.* Blackwell Scientific Publications, Cambridge, Mass. Chap. 14, pp. 355-381.
- Romer, A. S. 1949. Time series and trends in animal evolution. *In:* Sepsen, G. L.; Simpson, G. G. & Mayr, E. (editors). *Genetics, Paleontology and Evolution.* Princeton Uni. Press, Princeton, New Jersey, pp. 103-120.
- Salas, G. P. 1949. Bosquejo geológico de la cuenca sedimentaria de Oaxaca. *Asoc. Mexicana Geol. Petrol.* 1: 79-156.
- Schmid, E. 1972 *Atlas of animal bones for Prehistorian, archaeologists and Quaternary Geologists,* Elsevier Pub. Co., Amsterdam-London-New York, 159 pp.
- Scott-Ram, N. R. 1990. *Transformed cladistics, Taxonomy and Evolution.* Cambridge Univ. Press, Cambridge, 238 pp.



- Simpson, G. G. 1930. Tertiary land mammals from Florida. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 59(3): 149-211.
- \_\_\_\_\_ 1932. Miocene land mammals from Florida. Florida State Geological Survey Bull, No. 10, pp. 7-41.
- \_\_\_\_\_ 1951. Horses. Oxford Univ. Press, New York, 245 pp.
- Skinner, M. F. & Taylor, B. E. 1967. A revision of the geology and paleontology of the Bijou Hills, South Dakota. Am. Mus. Novitates 2300: 53 pp.
- Skinner, M. F.; Skinner, S. M. & Gooris, R. J. 1977. Stratigraphy and biostratigraphy of Late Cenozoic deposits in central Sioux County, western Nebraska. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 158: 263-370.
- Skinner, M. F. & MacFadden, B. J. 1977. *Cormohipparion* n. gen. (Mammalia, Equidae) from the North American Miocene (Barstovian-Clarendonian). J. Paleontol. 51: 912-926.
- Sisson, S. 1959. Anatomía de los animales domesticos. Salvat. México, 147 pp.
- Stirton, R. A. 1939. The Nevada Miocene and Pliocene mammalian faunas as faunal units. Proc. Sixth Pac. Sci. Congr., pp. 627-640.
- \_\_\_\_\_ 1940. Phylogeny of North American Equidae. Bull. Dept. Geol. Sci., Univ. California, 25(4): 165-198.
- \_\_\_\_\_ 1941. Development of characters in horse teeth and dental nomenclature. Jour. Mam., Nbr. 22, p. 165-198.
- \_\_\_\_\_ 1954. Late Miocene mammals from Oaxaca, México. American Jour. Sci., v. 252, p. 634-638.
- Stirton, R. A. & McGrew, P. O. A preliminary notice on the Miocene and Pliocene Mammalian faunas near Valentine, Nebraska. Amer. Jour. Sci., 29:125-132
- Tedford, R. H.; Skinner, M. F.; Fields, R. W.; Rensberg, J. M.; Whitler, D. P.; Galusha, T.; Taylor, B. E.; MacDonald, J. R. & Webb, S. D. 1987. Faunal succession and biochronology of the Arijarrearan through Hemphillian interval (Late Oligocene through earliest Pliocene epochs) in North America. In: Woodburne, M. (editor). Cenozoic mammals of North America: Geochronology and bistratigraphy, Uni. California, pp. 153-210.
- VanValen, L. 1960. A functional index of hypsodonty. Evolution, 14: 531-532.

- Webb, S. D. 1969. The Burge and Minnechaduzza Clarendonian mammalian faunas of North-Central Nebraska, Univ. California Pub. Geol. Sci., V. 78, 191 pp.
- Webb, S. D. & Perrigo, S. C. 1984. Late Cenozoic vertebrates from Honduras and El Salvador. J. Vert. Paleontol. 4(2): 237-254.
- \_\_\_\_\_ & Hulbert, R. C., Jr. 1986. Systematics and evolution of *Pseudhipparion* (Mammalia, Equidae) from the Late Neogene of the Gulf Coastal Plain and the Great Plains. In: Flanagan, K. M. & Lillegraven, J. A. (editors) Vertebrates phylogeny and philosophy. Contrib. Geol. Univ. Wyoming, Spec. Pep. 3: 237-285.
- Wood, H. E. II. 1937. Perissodactyl suborders. J. Mammal, 18:106.
- Woodburne, M. 1990. *Merychippus* is a clade! J. Vert. Paleontol., Abstracts with Programs, Suppl. Nbr. 3, v. 10, p. 50A-51A.
- Wilson, J. A. 1967. Additions to El Gramal local fauna, Nejapa, Oaxaca, México. Soc. Geol. Mexicana, Bol., Núm. 30, p. 1-4.
- Wilson, J. A. & Clabaugh, S. E. 1970. A new Miocene formation and description of volcanic rocks, northern Valley of Oaxaca, State of Oaxaca: Soc. Geol. Mexicana, Libro Guía Excursión México-Oaxaca, p. 120-1.