

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE
MEXICO**

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO DE LA
EVOLUION DE LA FAMILIA EQUIDAE
(PERISSODACTYLA: MAMMALIA) EN
MESOAMERICA, DURANTE EL NEOGENO**

**PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
DACTOR EN CIENCIAS**

**PRESENTA:
VICTOR MANUEL BRAVO CUEVAS**

**ASESOR:
FERRUSCUIA VILAFRANCA ISMAEL**



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

**CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO DE LA EVOLUCIÓN DE LA FAMILIA
EQUIDAE (PERISSODACTYLA: MAMMALIA) EN MESOAMÉRICA, DURANTE EL
NEÓGENO**

Contenido

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
Panorámica y estudios previos	3
Discriminación biogeográfica y morfotectónica de Mesoamérica	5
Justificación del estudio	7
HIPÓTESIS	8
OBJETIVO	8
MÉTODO Y MATERIAL	8
Revisión taxonómica	8
Análisis filogenético	10
Muestreo taxonómico	10
Selección y codificación de caracteres	12
Análisis de máxima parsimonia	14
Análisis biogeográfico	15
Evolución taxonómica	16
Abreviaturas y definición de terminos	17
MARCO GEOLÓGICO DE MESOAMÉRICA DURANTE EL NEÓGENO	19
Sector Centro-Sur de México	19
Sector América Central Septentrional	20
Sector América Central Meridional	21
ÁREAS DEL NEÓGENO DE MESOAMÉRICA CON RESTOS DE EQUIDAE	22
Áreas del Centro y Sureste de México	22
Área San Miguel de Allende, Hemphilliano - Blanco de Guanajuato	22
Área La Goleta, Blanco de Michoacán	23
Área Zacualtipán, Hemphilliano-Blanco de Hidalgo	24
Área Suchilquitongo, Hemingfordiano Temprano de Oaxaca	24

Área Matatlán, Barstoviano medio de Oaxaca	25
Área Nejapa, Barstoviano medio de Oaxaca	25
Área Ixtapa - Soyaló, Barstoviano medio de Chiapas	26
Áreas de América Central	27
Área Gracias, Hemphilliano Temprano de Honduras	27
Área Corinto, Hemphilliano Temprano de El Salvador	27
Área del Canal de Panamá, Hemingfordiano Temprano de Panamá	28
REGISTRO DE LA FAMILIA EQUIDAE DEL NEÓGENO DE MESOAMÉRICA	28
Caracterización taxonómica de los équidos de Mesoamérica	30
Paleontología sistemática	30
<i>Anchitherium</i> sp.	30
Material referido	30
Alcance geocronológico	30
Distribución geográfica	30
Descripción	30
Discusión	30
<i>Archaeohippus</i> sp.	31
Material referido	31
Alcance geocronológico	31
Distribución geográfica	31
Descripción	31
Discusión	31
“ <i>Merychippus</i> ” sp.	32
Material referido	32
Alcance geocronológico	32
Distribución geográfica	32
Descripción	32
Discusión	32
“ <i>Merychippus</i> ” cf. “ <i>M.</i> ” <i>primus</i>	33
Material referido	33
Alcance geocronológico	33

Distribución geográfica	33
Descripción	33
Discusión	33
<i>“Merychippus”</i> cf. <i>“M.” sejunctus</i>	35
Material referido	35
Alcance geocronológico	35
Distribución geográfica	35
Descripción	36
Discusión	36
<i>Neohipparion trampasense</i>	39
Material referido	39
Alcance geocronológico	39
Distribución geográfica	40
Descripción	40
Discusión	40
<i>Neohipparion eurystyle</i>	42
Material referido	43
Alcance geocronológico	43
Distribución geográfica	43
Descripción	44
Discusión	44
<i>Nannipus minor</i>	47
Material referido	47
Alcance geocronológico	47
Distribución geográfica	47
Descripción	47
Discusión	48
<i>Nannipus peninsulatus</i>	50
Material referido	50
Alcance geocronológico	50
Distribución geográfica	50

Descripción	50
Discusión	51
<i>Cormohipparion</i> sp.	52
Material referido	52
Alcance geocronológico	53
Distribución geográfica	53
Descripción	53
Discusión	53
<i>Cormohipparion ingenuum</i>	54
Material referido	54
Alcance geocronológico	55
Distribución geográfica	55
Descripción	55
Discusión	56
<i>Cormohipparion</i> cf. <i>C. occidentale</i>	57
Material referido	57
Alcance geocronológico	57
Distribución geográfica	57
Descripción	57
Discusión	57
<i>Calippus</i> sp.	59
Material referido	59
Alcance geocronológico	59
Distribución geográfica	59
Descripción	59
Discusión	60
<i>Calippus</i> (<i>Grammohippus</i>) <i>hondurensis</i>	61
Material referido	61
Alcance geocronológico	62
Distribución geográfica	62
Descripción	62

Discusión	62
<i>Pliohippus</i> sp.	65
Material referido	65
Alcance geocronológico	65
Distribución geográfica	65
Descripción	65
Discusión	66
<i>Pliohippus pernix</i>	67
Material referido	67
Alcance geocronológico	68
Distribución geográfica	68
Descripción	68
Discusión	69
<i>Astrohippus stockii</i>	70
Material referido	70
Alcance geocronológico	71
Distribución geográfica	71
Descripción	71
Discusión	72
<i>“Dinohippus” interpolatus</i>	74
Material referido	74
Alcance geocronológico	74
Distribución geográfica	74
Descripción	74
Discusión	74
<i>“Dinohippus” mexicanus</i>	76
Material referido	76
Alcance geocronológico	77
Distribución geográfica	77
Descripción	77
Discusión	77

<i>Equus (Dolichohippus) simplicidens</i>	79
Material referido	79
Alcance geocronológico	79
Distribución geográfica	79
Descripción	80
Discusión	80
FILOGENIA DE LOS EQUINAE DE NORTEAMÉRICA	82
Hipótesis filogenéticas previas	82
Posición taxonómica y filogenética de algunos Equinae	86
Posición taxonómica y filogenética de <i>Merychippus</i>	86
Posición taxonómica y filogenética de <i>Dinohippus</i>	87
Consideraciones previas sobre la filogenia de los Equinae de Norteamérica	88
Filogenia revisada de los Equinae del Neógeno de Norteamérica	90
Relaciones filogenéticas de algunos Equinae de Norteamérica	97
Paralelismo evolutivo en los Equinae de Norteamérica	101
Clasificación de los Equinae del Neógeno de Norteamérica	102
FILOGENIA DE LOS EQUINAE DE NORTEAMÉRICA Y MESOAMÉRICA	104
Análisis cladístico de los Equinae de Norteamérica y Mesoamérica	104
Clasificación de los Equinae del Neógeno de Norteamérica y Mesoamérica	114
Árbol filogenético de los Equinae de Norteamérica y Mesoamérica	116
Determinación cronológica de la radiación de los Equinae	123
EVOLUCIÓN TAXONÓMICA DE LOS EQUINAE DE MESOAMÉRICA	124
Patrón de diversidad específica	125
Tasas de especiación y extinción	129
Consideraciones ecológicas	133
SUMARIO	137
CONCLUSIONES	139
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	140

ILUSTRACIONES

Tablas

1. Registro de la Familia Equidae del Neógeno de Mesoamérica	6
2. Matriz de caracteres del registro de Equinae del Neógeno de Norteamérica	90
3. Descripción de caracteres del análisis de Equinae del Neógeno de Norteamérica	96
4. Clasificación filogenética de Equinae del Neógeno de Norteamérica	103
5. Matriz de caracteres del registro de Equinae del Neógeno de Norteamérica y especies seleccionadas de Mesoamérica	106
6. Descripción de caracteres seleccionados del análisis de Equinae del Neógeno de Norteamérica y especies seleccionadas de Mesoamérica	113
7. Clasificación filogenética de Equinae del Neógeno de Norteamérica y especies seleccionadas de Mesoamérica	115
8. Matriz de datos de la distribución conocida de los Equinae del Neógeno de Norteamérica y especies seleccionadas de Mesoamérica	117
9. Tasas de diversidad específica, especiación y extinción de Equinae del Neógeno de Mesoamérica	131
10. Tasas de diversidad específica, especiación y extinción de Hipparionini del Neógeno de Mesoamérica	131
11. Tasas de diversidad específica, especiación y extinción de Equini del Neógeno de Mesoamérica	131

Figuras

Figura 1. Mapa índice que muestra la ubicación de las principales localidades portadoras de restos fósiles pertenientes a Equidae del Neógeno de Mesoamérica	7
Figura 2. Nomenclatura dental utilizada en el presente estudio	10
Figura 3. Parámetros métricos de la dentadura superior e inferior	11
Figura 4. Representación esquemática de " <i>Merychippus</i> " sp., Fauna Suchilquitongo, Hemingfordiano de Oaxaca, Sureste de México	32
Figura 5. Material referido a " <i>Merychippus</i> " cf. " <i>M.</i> " <i>primus</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano medio de Oaxaca, Sureste de México	34

Figura 6. Material de la dentadura superior referido a “ <i>M.erychippus</i> ” cf. “ <i>M.</i> ” <i>sejunctus</i> , Fauna Matatlán, Barstoviano medio de Oaxaca, Sureste de México	37
Figura 7. Material de la dentadura inferior referido a “ <i>M.</i> ” cf. “ <i>M.</i> ” <i>sejunctus</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano medio de Oaxaca, Sureste de México	38
Figura 8. Material de la dentadura superior perteneciente a <i>Neohipparion trampasense</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano medio de Oaxaca, Sureste de México	41
Figura 9. Material de la dentadura inferior perteneciente a <i>Neohipparion trampasense</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano medio de Oaxaca, Sureste de México	41
Figura 10. Material de la dentadura superior perteneciente a <i>Neohipparion eurystyle</i> , Fauna Rancho El Ocote, Hemphilliano de Guanajuato, Centro de México	45
Figura 11. Material de la dentadura inferior perteneciente a <i>Neohipparion eurystyle</i> , Fauna Rancho El Ocote, Hemphilliano de Guanajuato, Centro de México	46
Figura 12. Representaciones esquemáticas de la vista oclusal de ejemplares pertenecientes a <i>Nannipus minor</i> , Rancho El Ocote, Hemphilliano de Guanajuato, Centro de México ...	48
Figura 13. Material de la dentadura inferior perteneciente a <i>Nannipus minor</i> , Fauna Rancho El Ocote, Hemphilliano de Guanajuato, Centro de México	49
Figura 14. Material de la dentadura superior perteneciente a <i>Nannipus peninsulatus</i> , Fauna Tehuichila, Blanco del Estado de Hidalgo, Centro de México	51
Figura 15. Representaciones esquemáticas del material referido a <i>Cormohipparion</i> sp., Fauna Ixtapa, Barstoviano medio de Chiapas, Sureste de México	53
Figura 16. Representaciones esquemáticas de la vista oclusal de la dentadura superior e inferior de <i>Cormohipparion ingenuum</i> , Fauna Gracias, Hemphilliano Temprano de Honduras ..	55
Figura 17. Representación esquemática del material de <i>Cormohipparion</i> cf. <i>C. occidentale</i> , Fauna Corinto, Hemphilliano Temprano de El Salvador	58
Figura 18. Material de la dentadura superior referido a <i>Calippus</i> sp., Fauna Nejapa, Barstoviano medio de Oaxaca, Sureste de México	59
Figura 19. Material de la dentadura superior perteneciente a <i>Calippus (Grammohippus) hondurensis</i>	63
Figura 20. Material de la dentadura inferior perteneciente a <i>Calippus (Grammohippus) hondurensis</i>	64

Figura 21. Material de la dentadura superior e inferior de <i>Pliohippus</i> sp., Fauna Corinto, Hemphilliano Temprano de El Salvador	66
Figura 22. Material de la dentadura superior de <i>Pliohippus pernix</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano medio de Oaxaca, Sureste de México	68
Figura 23. Material de la dentadura inferior de <i>Pliohippus pernix</i> , Fauna Nejapa, Barstoviano medio de Oaxaca, Sureste de México	69
Figura 24. Material de la dentadura superior de <i>Astrohippus stockii</i> , Fauna Rancho El Ocote, Hemphilliano Tardío de Guanajuato, Centro de México	71
Figura 25. Material de la dentadura inferior de <i>Astrohippus stockii</i> , Fauna Rancho El Ocote, Hemphilliano tardío de Guanajuato, Centro de México.	72
Figura 26. Material de la dentadura superior de “ <i>Dinohippus</i> ” <i>interpolatus</i> , Fauna Tehuichila, Hemphilliano de Hidalgo, Centro de México	75
Figura 27. Material de la dentadura superior e inferior de “ <i>Dinohippus</i> ” <i>mexicanus</i> , Fauna Rancho El Ocote, Hemphilliano Tardío de Guanajuato, Centro de México	78
Figura 28. Dentadura superior de <i>Equus (Dolichohippus) simplicidens</i> , Fauna Innominada, Blancano de Hidalgo, Centro de México	81
Figura 29. Esquemas evolutivos de Matthew (1926), Stirton(1940) y Quinn (1955)	83
Figura 30. Patrón filogenético seleccionado por Hulbert (1989) para explicar la historia evolutiva de los Equinae del Neógeno de Norteamérica	85
Figura 31. Árbol de consenso estricto derivado del análisis de los Equinae del Neógeno de Norteamérica.	91
Figura 32. Arreglos igualmente parsimoniosos de algunos Equinae del Neógeno de Norteamérica	99
Figura 33. Árbol de consenso estricto derivado del análisis de los Equinae del Neógeno de Norteamérica y Mesoamérica	107
Figura 34. Árbol filogenético de los Equinae de Norteamérica y Mesoamérica	119
Figura 35. Distribución de los equines e hiparionines en Norteamérica y Mesoamérica durante el Hemingfordiano – Barstoviano	121
Figura 36. Distribución de los equines e hiparionines en Norteamérica y Mesoamérica durante el Clarendoniano – Hemphilliano	123

Figura 37. Diversidad específica registrada de los Equinae del Neógeno de Mesoamérica y Norteamérica	127
Figura 38. Distribución geográfica y alcance geocronológico de los linajes considerados en el estudio para Norteamérica y Mesoamérica	132
Figura 39. Distribución de tasas estimadas de especiación y extinción de los Equinae del Neógeno de Mesoamérica y Norteamérica	134

APÉNDICES

I. Medidas de la dentadura superior determinadas en cada uno de los taxa considerados en el estudio	161
II. Medidas de la dentadura inferior determinadas en cada uno de los taxa considerados en el estudio	168
III. Descripción de caracteres y estados de caracter considerados en el análisis cladístico	175
IV. Esquemas igualmente parsimoniosos derivados del análisis del registro de Equinae del Neógeno de Norteamérica	177
V. Esquemas igualmente parsimoniosos derivados del análisis del registro de Equinae del Neógeno de Norteamérica y especies seleccionadas de Mesoamérica	182

RESUMEN

La base de la sistemática y evolución de los caballos en Norteamérica, se deriva fundamentalmente del estudio de material fósil recuperado de localidades templadas ubicadas en Estados Unidos; sin embargo, poco se sabe al respecto de regiones tropicales de Norteamérica meridional y América Central septentrional, es decir, Mesoamérica.

La región mesoamericana alberga numerosas localidades terciarias de las cuales se ha recuperado una significativa muestra de ejemplares pertenecientes a équidos. El material representa 19 especies de 11 géneros diferentes, que equivalen al 54% de los géneros conocidos en Norteamérica. La mayor parte de este registro está integrado por miembros de la Subfamilia Equinae e incluye formas merychippines, hiparionines y equines. Este conjunto permite documentar taxa existentes desde el Mioceno Medio (Hemingfordiano) hasta el Plioceno (Blancano).

La revisión de la filogenia de los Equinae de Norteamérica soporta muchos de los resultados de hipótesis evolutivas previas; asimismo, condujo a establecer la posición filogenética de algunas especies subhypsodontes tradicionalmente incluidas en el Género *Merychippus*. El análisis cladístico combinado del registro norteamericano y mesoamericano robustece las relaciones filogenéticas de los principales linajes que integran la Subfamilia Equinae, esclarece aquellas de los equines y corrobora la existencia de un alto grado de paralelismo evolutivo.

Los resultados obtenidos evidencian que los Equinae exhibieron una radiación importante durante el intervalo de los 18 a 14 Ma. Este proceso se suscitó ampliamente en Estados Unidos y parte de Mesoamérica (específicamente en el Sureste de México). Aunado a ello, la evolución taxonómica del grupo continuó de manera semejante en ambas regiones y tiene una estrecha correlación con la historia climática y de vegetación de Norteamérica “templada” y Norteamérica “tropical” durante el Neógeno.

El presente estudio proporciona información adicional de la filogenia de Equidae durante los últimos 18 Ma y constituye la base de datos inicial que permite documentar y delinear la historia evolutiva de este grupo de perisodáctilos en Mesoamérica.

ABSTRACT

Knowledge on the systematics and evolution of the Equidae in North America derives from the study of fossil material mainly recovered from temperate localities in the United States. However, the horse record from southern tropical regions in Middle America has largely been overlooked.

Middle America bears Neogene localities which paleontological study has revealed the presence of numerous horse specimens. The material includes at least 19 species of 11 genera, which corresponds to ~ 54% of the known North American equid genera. The fossil record is represented by members of the Subfamily Equinae, including merychippines, hipparionines, and equines. This assemblage borne taxa from the Middle Miocene [(Hemingfordian) to Pliocene (Blancan)].

The cladistic review of North American Equinae phylogeny supports many of the results of previous evolutionary hypothesis and leads to establish the phylogenetic position of several species traditionally included in *Merychippus*. The combined cladistic analysis of the North American and Middle American Neogene horses, gives additional support to the phylogenetic relationships of advanced hypsodont lineages within the Equinae, and clarify those of the equines, also it is observed a high degree of evolutionary parallelism.

The results show that horses exhibited an important adaptive radiation between 18 – 14 Ma. This evolutionary process occurred in the United States and in some regions of Middle America (particularly Southeastern Mexico). The taxonomic evolution of horses took place similarly in both regions and was correlated with climatic and vegetation history in “temperate” and “tropical” North America.

The present study gives additional information about the phylogeny of Neogene Equinae during the last 18 Ma and documents the evolutionary history of this group in Middle America.

INTRODUCCIÓN

Panorámica y estudios previos

Los équidos representan uno de los componentes principales de las faunas de mamíferos del Terciario de Norteamérica. El material perteneciente a este grupo de vertebrados es sumamente abundante, incluye cráneos, mandíbulas, maxilas, series dentales, dientes aislados, elementos postcraneales y esqueletos completos. La representación significativa de la Familia Equidae en el registro fósil, ha permitido delinear diversos aspectos relacionados con su evolución (*v. gr.* Simpson, 1944; Stirton, 1947; Romer, 1949), biogeografía (*v. gr.* Colbert, 1935; Bernor *et al.*, 1980; Woodburne *et al.*, 1981), paleoecología (*v. gr.* Shotwell, 1961; Janis, 1984), bioestratigrafía y biocronología (*v. gr.* McGrew y Meade, 1938; Stirton, 1939, 1952).

Los équidos han jugado un papel importante en el desarrollo de la teoría evolutiva y su estudio paleontológico ha contribuido significativamente al mejor entendimiento de diversos procesos macroevolutivos, tales como, radiación adaptativa, especiación y extinción (Matthew, 1926; Simpson, 1944; MacFadden, 1988, 1992; MacFadden y Hulbert, 1988; Hulbert y MacFadden, 1991; Hulbert, 1993, Ridley, 1993; Carroll, 1998).

Durante el Siglo XIX y principios del siglo pasado diversos paleontólogos concibieron la evolución de la Familia Equidae como una secuencia ortogenética unidireccional hacia la forma más especializada, avanzada o perfecta (Leidy, 1869; Marsh, 1879; Gidley, 1901, 1907; Osborn, 1918); sin embargo, la disponibilidad de material fósil adicional condujo a formular esquemas evolutivos más complejos de este grupo de perisodáctilos.

Gidley (1907) consideró que el arreglo secuencial propuesto en Equidae estaba incompleto dada la naturaleza del registro e innecesariamente debía aducirse a una serie filética única, con base en esto propuso un patrón de ramificación de cuatro grupos principales (Hyracotherinae, Anchitheriinae, Protohippinae y Equinae). Matthew (1926), detalló esta concepción para explicar la evolución de los caballos fósiles y generó la primera filogenia de Equinae. Las ideas de este último influyeron en su alumno R. A. Stirton, que presentó un esquema de las relaciones de géneros y especies hasta ese momento conocidos en Norteamérica (Stirton, 1940). Unos años más tarde Simpson (1951) sintetizó y simplificó la información acumulada en su trabajo clásico "*Horses*". Por su parte, Quinn (1955) generó una filogenia que incluía únicamente al registro de los équidos del Mioceno de Norteamérica, basándose en colecciones de la Planicie Costera del Golfo.

A partir de los años setentas las relaciones evolutivas de los integrantes de Equidae se comenzaron a interpretar mediante el uso de la metodología cladística, aunado a la evaluación de un mayor número de caracteres craneales, dentales y postcraneales (Skinner y MacFadden, 1977; Bennett, 1980; MacFadden, 1976, 1984a, 1992, 1998; Hulbert, 1988a, 1988b, 1989; Evander, 1989; Hulbert y MacFadden, 1991; Kelly, 1995, 1998).

En resumen, los estudios realizados han contribuido a mejorar el conocimiento sobre las relaciones filogenéticas de la Familia Equidae y reconocer que este grupo presentó una importante radiación durante el Mioceno Medio, que condujo a la diferenciación de las formas hipsodontes más avanzadas y representantes actuales (MacFadden, 1992, 1998).

La información disponible constituye la base de la taxonomía y sistemática de Equidae en Norteamérica desde su origen hasta sus formas actuales. El conocimiento hasta ahora acumulado se deriva esencialmente del análisis de restos fósiles que proceden de localidades “templadas” (un caso semejante ocurre para los vertebrados en conjunto) en Estados Unidos, las cuales se encuentran en secuencias continentales que abarcan prácticamente todo el Terciario. Los principales depósitos se tienen en la Costa del Pacífico (Dougherty, 1940; Downs, 1956; Kelly y Lander, 1988, 1992), Grandes Planicies (Gregory, 1942; Skinner *et al.*, 1977; Webb, 1969) y Planicie Costera del Golfo (Quinn, 1955; Forsten, 1975; Hulbert, 1988a, 1988b).

En la República Mexicana y América Central se conocen numerosas faunas terrestres terciarias, las cuales incluyen restos fósiles que en su mayoría proceden de localidades ubicadas en el Centro [Estado de Guanajuato: Faunas Rancho El Ocote y Rancho Viejo; Estado de Hidalgo: Fauna Tehuchila (Carranza-Castañeda, 1991; 1992; 1994; Miller y Carranza-Castañeda, 1984; Carranza-Castañeda y Espinosa-Arrubarrena, 1994)] y Sureste de México [Estado de Michoacán: Fauna Goleta (Miller y Carranza-Castañeda, 1984); Estado de Oaxaca: Faunas Suchilquitongo, Matatlán y Nejapa; Estado de Chiapas: Fauna Ixtapa (Stirton, 1954; Wilson 1967; Wilson y Clabaugh, 1970; Ferrusquía-Villafranca, 1990a)], así como en El Salvador [Fauna Corinto (Webb y Perrigo, 1984)], Honduras [Fauna Gracias (*op. cit.*, 1984)] y Panamá [Fauna Gaillard Cut (Whitmore y Stewart, 1965)] (Figura 1).

El material perteneciente a équidos recuperado de esta gran extensión territorial es el más diverso y abundante, incluye 19 especies de 11 géneros diferentes (Tabla 1). El registro en conjunto permite documentar taxa existentes desde el Mioceno Medio (Hemingfordiano) hasta el Plioceno (Blancano). Esto evidencia por lo menos 18 Ma de evolución de la Familia Equidae

(Tedford *et al.*, 2004), que a su vez proporciona datos objetivos acerca de la paleobiología de este grupo. Sin embargo, el conocimiento al respecto en Norteamérica meridional y América Central es mucho menor, lo que implica un amplio vacío informativo acerca de sus relaciones filogenéticas y otros procesos paleobiológicos en regiones tropicales.

En Sudamérica la Familia Equidae se encuentra representada por los Géneros *Hippidion* y *Equus (Amerhippus)* del Plioceno muy tardío y Pleistoceno de Bolivia, Ecuador, Brasil, Argentina y Chile (Alberdi *et al.*, 2003); asimismo, se conoce material escaso y fragmentario asignado a *Equus* del Pleistoceno de Costa Rica (Laurito *et al.*, 1993; Spencer *et al.*, 1997). Empero, este registro en conjunto está fuera del contexto espacial y/o temporal que se considera en el presente estudio.

Discriminación biogeográfica y morfotectónica de Mesoamérica

Ferrusquía-Villafranca (1978) delimitó a Mesoamérica como la región geográfica que incluía la parte meridional de los Estados Unidos a partir del paralelo 35° Lat. N, México, América Central y el norte de América del Sur hasta el Ecuador. Posteriormente, Janis (1998) restringió y discriminó la región mesoamericana desde el sector principal del Centro de México aproximadamente del paralelo 19° Lat. N hasta Panamá. Esta extensión territorial se denominó formalmente América Central; sin embargo, el término utilizado se presta a confusión con la región geográfica homónima que incluye Guatemala, Belice, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá (Hammond, 1982).

En el presente estudio, Mesoamérica involucra a todas las localidades del Neógeno con restos pertenecientes a équidos, que se ubican geográficamente entre los 07°10'-21°10' Lat. N y 77°10'-105°20' Long. O. Biogeográficamente, constituye la parte más meridional del Dominio Neártico y la septentrional del Dominio Neotropical (Figura 1). Morfotectónicamente se encuentra delimitada por las Provincias Meseta Central, Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre del Sur y Sierra Madre de Chiapas, Plataforma de Yucatán y sector sur de la Planicie Costera del Golfo, es decir, las regiones centro, sur, sureste y este de la República Mexicana; asimismo, incluye América Central.

Tabla 1. Registro de la Familia Equidae del Neógeno de Mesoamérica

TAXON	MIOCENO									PLIOCENO		
	Hemingfordiano		Barstoviano			Hemphilliano				Blancano		
	SU	GC	MA	NEJ	IX	RO	TCH	GR	COR	TCH	RV	GO
Subfamilia Anchiteriinae												
<i>Archaeohippus</i> sp.		®										
<i>Anchitherium</i> sp.		®										
Subfamilia Equinae												
<i>Merychippus</i> sp.	®											
" <i>Merychippus</i> " cf. " <i>M.</i> " <i>primus</i>			®	®								
Tribu Hipparionini												
" <i>Merychippus</i> " cf. " <i>M.</i> " <i>sejunctus</i>			®	®								
<i>Cormohipparion</i> sp.					®							
<i>Cormohipparion</i> cf. <i>C. occidentale</i>									®			
<i>Cormohipparion ingenum</i>												
<i>Nannipus minor</i>						®						
<i>Nannipus peninsulatus</i>						®				®	®	®
<i>Neohipparion trampasense</i>				®								
<i>Neohipparion eurystyle</i>						®				®		
Tribu Equini												
<i>Calippus</i> sp.				®								
<i>Calippus (Grammohippus) hondurensis</i>						®	®	®	®			
<i>Pliohippus pernix</i>			®	®								
<i>Pliohippus</i> sp.												
" <i>Dinohippus</i> " <i>mexicanus</i>						®						
" <i>Dinohippus</i> " <i>interpolatus</i>						®	®					
<i>Astrohippus astockii</i>						®						
<i>Equus (Dolichohippus) simplicidens</i>										®	®	®

Faunas del Centro de México: **RO**. Rancho El Ocote, Hemphilliano de Guanajuato; **RV**. Rancho Viejo, Blancano de Guanajuato; **GO**. La Goleta, Blancano de Michoacán; **TCH**. Tehuichila, Hemphilliano - Blancano de Hidalgo. *Faunas del Sureste de México*: **SU**. Suchilquitongo, Hemingfordiano de Oaxaca; **MA**. Matatlán, Barstoviano medio de Oaxaca; **NEJ**. Nejapa, Barstoviano medio de Oaxaca; **IX**. Ixtapa, Barstoviano medio de Chiapas. *Faunas de América Central*: **GC**. Gaillard Cut, Hemingfordiano de la Zona del Canal de Panamá; **COR**. Corintio, Hemphilliano Temprano de El Salvador; **GR**. Gracias, Hemphilliano Temprano de Honduras.



Figura 1. Mapa que muestra la ubicación de las principales localidades portadoras de restos fósiles pertenecientes a Equidae del Neógeno de Mesoamérica y la adyacente Provincia Faja Volcánica Transmexicana (FVTM); asimismo, se destacan aquéllas de la República Mexicana que se circunscriben al Dominio Neártico.

Desde el punto de vista geográfico, la región discriminada es bastante compleja. En la Meseta Central y Faja Volcánica Transmexicana, al presente, las condiciones varían de templadas a xéricas. Al sur de esta última provincia morfotectónica, existe un amplio espectro de cinturones climáticos estrechamente relacionado con la gran diversidad fisiográfica del sureste mexicano y América Central, aunado a un extenso gradiente latitudinal y altitudinal caracterizado por una intrincada red de zonas montañosas y tierras bajas (Ferrusquía-Villafranca, 2003).

De lo anterior, se sigue que Mesoamérica refleja una historia geológica y tectónica complicada influida por la interacción de las placas Norteamericana, Caribeña y Cocos (Anderson y Schmidt, 1983; Ross y Scotese, 1988; Sedlock *et al.*, 1993).

Justificación del estudio

La mayor parte del conocimiento acerca de la evolución de los équidos se ha establecido a partir de la evaluación y análisis de ejemplares procedentes de localidades “templadas” en los

Estados Unidos y biogeográficamente ubicadas en el Dominio Holártico. En contraste, el conocimiento es mucho menor para Mesoamérica, la cual yace parcialmente en el Dominio Neotropical y el límite entre ambos dominios.

La mayor diversidad biológica actual se encuentra en el Dominio Neotropical (Pough *et al.*, 1990; Gaston y Spicer, 1998) y, por lo tanto, la aplicación del Principio del Actualismo, conduciría a considerar que así hubiese ocurrido en el pasado geológico. El registro fósil conocido tanto marino como terrestre así lo demuestra [*v.gr.* invertebrados marinos (Moore, 1969)], lo cual a su vez sugiere que por lo menos, parte de la evolución y diversificación de la biota ha ocurrido en el ámbito tropical.

HIPÓTESIS

La base de la sistemática actual de la Familia Equidae en Norteamérica se sustenta en el análisis filogenético de material fósil procedente de localidades ubicadas en los Estados Unidos. Dado lo anterior, se postula que la aplicación del esquema evolutivo de esta familia podría soportarse al incorporar el registro conocido del Neógeno de Mesoamérica.

OBJETIVO

- Robustecer las relaciones evolutivas de los équidos del Neógeno de Norteamérica propuestas anteriormente, mediante la aplicación estricta de la metodología cladística y tomando en cuenta el registro conocido de Mesoamérica.

MATERIAL Y MÉTODO

Revisión taxonómica

Se examinó el material de équidos del Neógeno de Mesoamérica albergado en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Colección del Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo y Colección de Paleontología de Vertebrados del Museo de Historia Natural de Gainesville, Florida. El material disponible consistió fundamentalmente de elementos dentales pertenecientes a las especies "*Merychippus*" sp., "*Merychippus*" cf. "*M.*" *primus*, "*M.*" cf. "*M.*" *sejunctus*, *Cormohipparion* sp., *Cormohipparion ingenuum*, *Cormohipparion* cf. *C. occidentale*, *Neohipparion trampasense*, *N. eurystyle*, *Nannipus minor*, *Calippus* sp., *Calippus*

(*Grammohippus hondurensis*, *Pliohippus pernix*, *Pliohippus* sp., “*Dinohippus*” *mexicanus*, “*Dinohippus*” *interpolatus* y *Astrohippus stockii*. Desafortunadamente, no fue posible revisar el material perteneciente a *Nannipus peninsulatus* y *Equus (Dolichohippus) simplicidens*. En consecuencia, la caracterización de estas especies se fundamentó en ilustraciones y descripciones originales disponibles en reportes previamente publicados (Osborn, 1918; MacFadden, 1984a, 1984b; Carranza-Castañeda y Espinosa-Arrubarrena, 1994; Carranza-Castañeda, 1997; Castillo-Cerón *et al.*, 1996).

El conjunto de ejemplares incluyó 237 dientes aislados, seis series dentales asociadas incompletas, un fragmento maxilar con ambas series dentales completas y seis fragmentos mandibulares con series dentales incompletas.

En cada uno de los elementos estudiados se evaluó un conjunto de atributos cualitativos y métricos (Apéndices I-II). Esto permitió discriminar objetivamente los estados de carácter de una buena parte de los rasgos dentales considerados en el análisis cladístico.

La nomenclatura utilizada de la dentadura superior e inferior corresponde a MacFadden (1984a) y Hulbert (1988a, 1988b) [Figura 2]. Las medidas pertinentes se tomaron con un calibrador digital electrónico con resolución de 0.01 mm y precisión de ± 0.03 mm.

En el caso de la dentadura superior, los rasgos cualitativos evaluados incluyeron el grado de curvatura, forma del protocono, grado de complicación de las fosetas y forma del plicaballín. Los parámetros métricos valorados fueron la altura de la corona (AC), longitud anteroposterior (LAP), anchura transversa (AT), longitud del protocono (LPr) y anchura del protocono (APr) [Figura 3A, C, D].

En lo que respecta a la dentadura inferior, los rasgos cualitativos incluyeron el desarrollo del protostílido, la separación del complejo metacónido-metastílido y forma del plicaballínido. Asimismo, se determinó la altura de la corona (ac), longitud anteroposterior (lap), anchura transversa (at), longitud del metacónido (lmet), longitud del metastílido (lmts) y la longitud del complejo metacónido-metastílido (lmet-lmts) [Figura 3B].

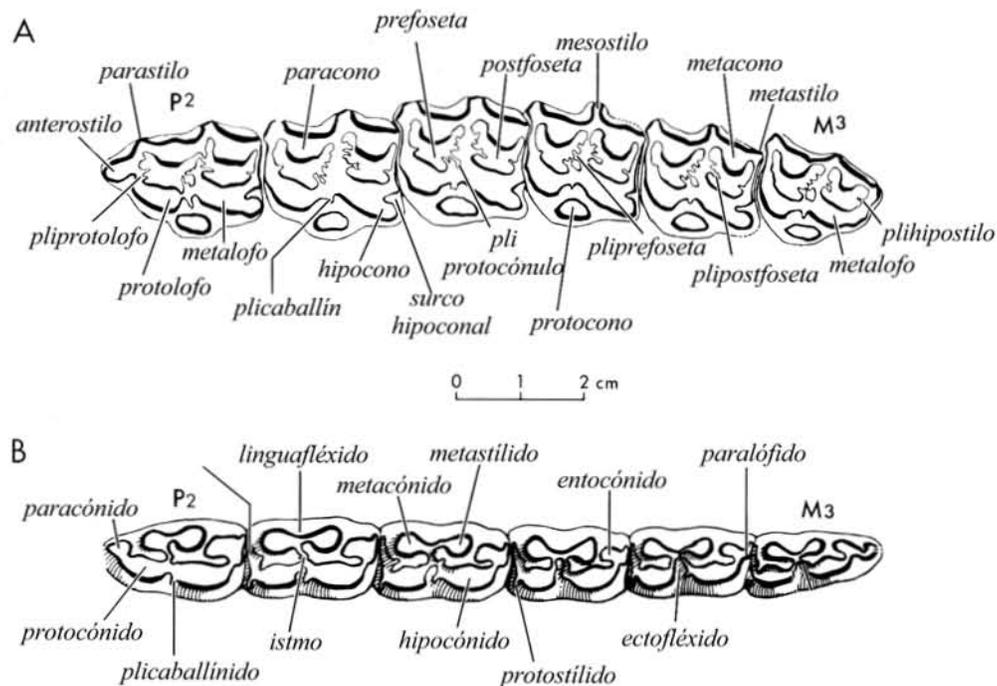


Figura 2. Nomenclatura dental utilizada en el presente estudio. A. Dentadura superior izquierda P2 – M3. B. Dentadura inferior izquierda p2 – m3 (Modificado de MacFadden, 1984a; Hulbert, 1988a, 1988b).

Con la finalidad de homogenizar la valoración de cada uno de los caracteres dentales considerados, se determinó el grado de desgaste de los ejemplares correspondientes. Para esto, se utilizó como indicador de la altura inicial o sin desgastar aquellos ejemplares con una mayor altura de la corona, mediante este procedimiento, se establecieron cuatro categorías individuales correlacionadas con un estado ontogenético en particular: joven (J), joven adulto (JA), adulto (A) y viejo (V).

Análisis Filogenético

Esta parte del trabajo involucró el muestreo taxonómico, selección y codificación de caracteres, así como el análisis de máxima parsimonia.

Muestreo taxonómico. El 90% de los taxa que integran el registro de Equidae del Neógeno de Mesoamérica corresponde a representantes de la Subfamilia Equinae, mientras que el 10% restante es parte de la Subfamilia Anchitheriinae (Tabla 1).

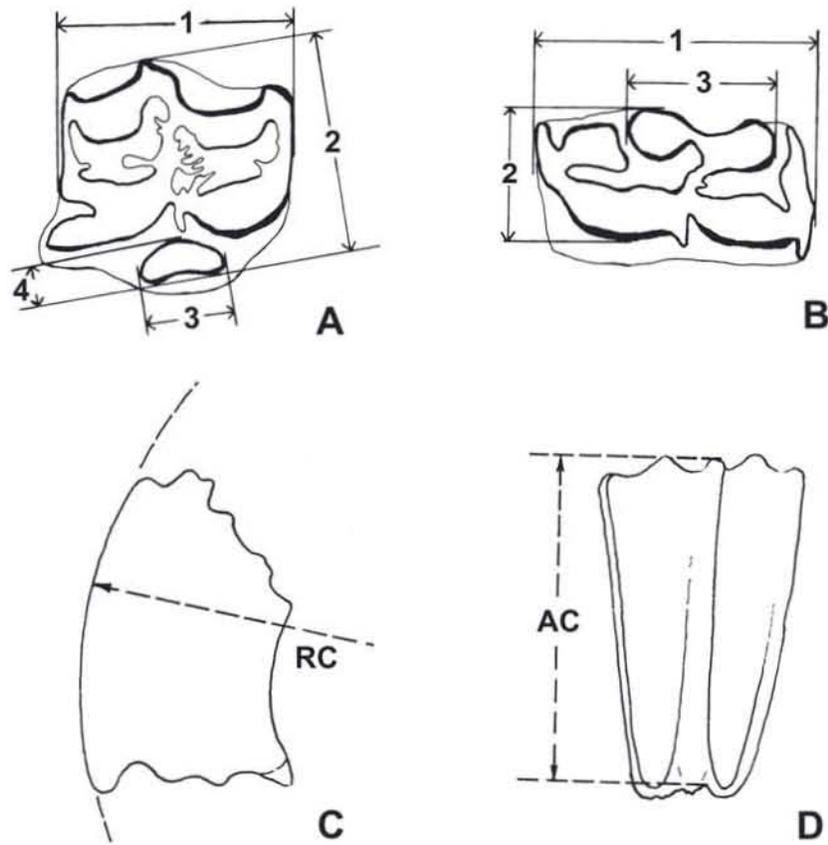


Figura 3. Párametros métricos de la dentadura superior (A, C, D) e inferior (B). A. P4D, anterior derecha, lingual inferior: 1. Longitud anteroposterior (LAP), 2. Anchura transversa (AT), 3. Longitud del protocono (LPr), 4. Anchura del protocono (APr); B. p4D, anterior derecha, lingual superior: 1. Longitud anteroposterior (lap), 2. Anchura transversa (at), 3. Longitud del metacónido-metastílido (lmt-lmts). C-D. P4D vista lateral y externa respectivamente. RC. Radio de Curvatura. AC. Altura de la corona (A-B modificado de Hulbert, 1988a; C-D modificado de Downs, 1961).

Los anquiterios incluyen un conjunto de caballos braquidontes ramoneadores, cuya taxonomía y relaciones evolutivas son poco conocidas (MacFadden, 1992). En Mesoamérica, se encuentran representados únicamente por dos elementos dentales referidos a *Anchitherium* sp. y *Archaeohippus* sp. del Hemingfordiano Temprano de Panamá (Whitmore y Stewart, 1965). Con base en esto, se decidió eliminar a este grupo de équidos del análisis filogenético.

La mayoría de los Equinae mesoamericanos se encuentran representados por elementos dentales aislados, series dentales, fragmentos mandibulares y maxilares, así como mandíbulas y maxilas completas. Por su parte, los elementos postcraneales son menos abundantes y en la mayoría de los casos fragmentarios, mientras que la evidencia craneal es sumamente escasa.

Con base en los hechos antes expuestos, el análisis filogenético se basó fundamentalmente en la evaluación de caracteres dentales y de tamaño. En el caso particular de las especies *Calippus (Grammohippus) hondurensis* y “*Dinohippus*” *mexicanus*, fue posible discriminar algunos rasgos de la morfología craneal a partir de ilustraciones y fotografías de una parte del material conocido de la región mesoamericana.

Dada la calidad y representatividad de las muestras de cada una de las especies mesoamericanas, en el presente estudio sólo se seleccionaron aquellas que cumplieran con al menos dos de los siguientes requisitos: (1) que estuviesen representadas por elementos de la dentadura superior e inferior, (2) que se pudiese discriminar la morfología del patrón oclusal de los molariformes en todos los estados ontogenéticos y, (3) que el tamaño de muestra permitiese valorar al menos el 50% de los caracteres dentales seleccionados. Con base en esto, las especies incorporadas al análisis filogenético fueron “*M.*” cf. “*M.*” *sejunctus*, *Cormohipparion ingenum*, *Neohipparion trampasense*, *N. eurystyle*, *Nannipus minor*, *Calippus (Grammohippus) hondurensis*, *Pliohippus* sp., *Pliohippus pernix*, *Astrohippus stockii* y “*Dinohippus*” *mexicanus*; el conjunto incluye representantes merychippines, hiparionines y equines.

Selección y codificación de caracteres. Los caracteres utilizados son de Hulbert (1989) [Apéndice III]. En la mayoría de las especies mesoamericanas seleccionadas, solamente se evaluaron los rasgos correspondientes a la configuración del patrón oclusal, los cuales suman en conjunto un total de 26, de éstos 16 son de la dentadura superior, 10 de la dentadura inferior y uno de la dentadura en general. En el caso de *Calippus (Grammohippus) hondurensis* y “*Dinohippus*” *mexicanus* fue posible discriminar parte de los rasgos faciales, los cuales incluyen morfología de la fosa dorsal preorbital, anchura del hocico y disposición de los incisivos (caracteres 3-7, 10, 12-15).

La codificación de Hulbert (1989, p. 195-196) con respecto a los caracteres dentales 17, 23, 24, 25, 31, 32, 33 y 42 es sumamente ambigua. En los párrafos siguientes se explicita como se determinaron en este estudio las condiciones pertinentes a estos rasgos.

- **Forma del protocono (carácter 17):** corresponde a la proporción LPr/APr en dientes de ligera a submoderadamente desgastados. Protocono redondeado = LPr/APr < 1.2. Protocono ovoidal a ovoidal elongado = LPr/APr de 1.2 a 2.0 y LPr/APr de 2.0 a 3.0 respectivamente.

- **Grado de complicación de los bordes internos de las fosetas (caracteres 23 y 24):** corresponde al promedio de la suma total de plicaciones desarrolladas sobre la mitad posterior de

la prefoseta y mitad anterior de la postfoseta en todos los estados ontogenéticos. El conteo incluye plicaciones de anchura semejante o superior a la anchura máxima del esmalte presente en cualquier parte de la foseta y se excluyeron plicaciones secundarias desarrolladas en los extremos de una plicación principal (MacFadden, 1984a). Fosetas pobremente plegadas = menos de cinco pliegues. Fosetas moderadamente plegadas = cinco a siete pliegues. Fosetas fuertemente plegadas = más de siete plicaciones.

- ***Grado de complicación de los bordes externos de las fosetas (carácter 25)***: se determinó con base en la presencia y persistencia del pliprotolofa y plihipostilo a lo largo de la altura de la corona. Los bordes externos de las fosetas están pobremente plegados cuando el pliprotolofa y plihipostilo tienen una longitud < 2 mm y desaparecen en un grado de desgaste moderado. Por el contrario, cuando el pliprotolofa y plihipostilo tienen una longitud > 2 mm y son persistentes hasta la base del diente, los bordes externos de las fosetas se consideran que están bien plegados.

- ***Grado de curvatura (carácter 31)***: se determinó con base en una modificación del método propuesto por Downs (1961). En este caso se trazó sobre papel bond una serie de círculos concéntricos de radio conocido y separados cada 10 mm. El radio de curvatura (RC) corresponde al círculo de la plantilla que se ajusta al margen del parastilo/mesostilo. Los elementos rectos a moderadamente curvos presentan RC ≥ 50 mm. Los elementos fuertemente curvos presentan RC < 40 mm.

- ***Complejo metacónido-metastílido (carácter 32)***: el complejo metacónido-metastílido es pequeño cuando su longitud es $< 45\%$ de la longitud anteroposterior del elemento dental, expandido cuando se encuentra entre el $45\% - 50\%$ y elongado cuando es $> 50\%$ (Hulbert y MacFadden, 1991).

- ***Separación del metacónido y metastílido (carácter 33)***: se consideró que estas estructuras se encuentran bien separadas cuando las áreas de dentina expuesta del metacónido y metastílido están delimitadas una de otra por el linguafléxico, ectofléxico, metafléxico y entofléxico, con un pasaje angosto de dentina que los conecta (Hulbert y MacFadden, 1991).

- ***Cobertura de cemento sobre los molariformes permanentes (carácter 42)***: una capa delgada de cemento se consideró aquella con un grosor ≤ 1 mm y amplia ≤ 1.5 mm.

Los caracteres de la dentadura superior de *Nannipus minor* se discriminaron a partir de ilustraciones del holotipo y una serie dental completa moderadamente desgastada (MacFadden,

1984a, fig. 94, p. 125). La determinación de una parte de los caracteres dentales de *Astrohippus stockii* y “*Dinohippus*” *mexicanus*, se apoyó en fotografías de algunos ejemplares del Hemphilliano de Guanajuato (Carranza-Castañeda, 1992, figs. 6-9, p. 187-190).

Análisis de Máxima Parsimonia.

La sistemática filogenética tiene como objetivo recuperar la historia genealógica de la diversidad biológica, mediante el análisis de caracteres apomórficos que conducen al reconocimiento de grupos monofiléticos o naturales. Las hipótesis resultantes son la base para generar sistemas de clasificación que reflejan la historia de grupos; asimismo, contribuyan a descifrar otros aspectos de la Biología Evolutiva, tales como la biogeografía y coevolución. La ventaja más sólida del análisis filogenético se debe a que se basa en datos que se examinan al través de un método consistente (cladístico) repetible y falseable (Wiley, 1991; Wiley *et al.*, 1991).

Se realizaron dos análisis cladísticos independientes, el primero involucró exclusivamente el registro de los Equinae de Norteamérica, mientras que el segundo incluyó este último registro junto con especies seleccionadas del Neógeno de Mesoamérica. Las matrices de caracteres se elaboraron con el programa MacClade 4: Analysis of Phylogeny and Character Evolution (Maddison y Maddison, 2001).

Los datos se analizaron en el programa PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony vr. 4.0b10 (Swofford, 1998), bajo las siguientes condiciones:

- Los caracteres multiestado estuvieron desordenados según el criterio de Fitch (1971), en el que cualquier cambio de un estado de carácter a otro es posible sin la imposición de pasos adicionales.

- A todos los caracteres se les otorgó el mismo peso.

- El criterio de optimización de caracteres se realizó por transformación acelerada (ACCTRAN) (Kitching *et al.*, 1998).

- La polarización de los caracteres se determinó con base en el criterio del grupo externo, en este caso *Parahippus leonensis* del Hemingfordiano Temprano de las Grandes Planicies y de la Planicie Costera del Golfo, especie utilizada de manera consistente en análisis filogenéticos previos (Hulbert, 1987, 1989; Hulbert y MacFadden, 1991; Kelly, 1995, 1998).

Los cladogramas se obtuvieron mediante una búsqueda heurística con 1000 réplicas. En cada uno de los análisis se construyó el consenso estricto y valoró el soporte de ramas por

Bootstrap e índice de decaimiento de Bremer (1994). Asimismo, se compararon y describieron los patrones seleccionados, incluyendo la lista de cambios, descripción de caracteres y lista de apomorfias.

Los siguientes términos fueron utilizados para referirse a los diferentes grupos de équidos: Anquiterine.- grupo parafilético de formas ramoneadoras braquidontes que en Norteamérica incluye a los géneros *Anchitherium*, *Hypohippus*, *Megahippus* y *Archaeohippus*.

Parahipine.- grupo parafilético de especies tradicionalmente referidas al Género *Parahippus s.l.*; también incluye a *Desmatippus* de algunos autores.

Merychipine.- grupo parafilético de especies tradicionalmente referidas al Género *Merychippus s.l.*

“*Merychippus*”.- especies merychipines que no pueden referirse a alguno de los géneros monofiléticos de équidos hipsodontes más avanzados.

Merychippus.- grupo monofilético de especies merychipines que incluye a la especie genotípica *M. insignis* y provisionalmente *M. calamarius*, *M. californicus* y *M. brevidontus*.

Acritohipine.- grupo parafilético de especies que incluye a los integrantes del Género *Acritohippus* y “*Merychippus*” *sejunctus*.

Hiparionine.- grupo monofilético que en Norteamérica se encuentra representado por algunas especies merychipines, *Merychippus*, *Hipparion*, *Cormohipparion*, *Nannipus*, *Neohipparion* y *Pseudhipparion*.

Protohipine.- grupo monofilético que incluye a los géneros *Protohippus* y *Calippus*.

Equine.- grupo monofilético que incluye algunas especies merychipines, *Parapliohippus*, *Pliohippus*, *Astrohippus*, *Dinohippus s.s.*, “*Dinohippus*”, *Equus*, *Hippidion* y *Onohippidion*.

Análisis Biogeográfico

Se realizó utilizando como base el árbol filogenético derivado del análisis combinado y alcance geocronológico conocido de los linajes involucrados (dato de primera y última aparición). Las áreas biogeográficas representan las variables independientes y corresponden a Janis (1998, fig. I.1, p.3), mientras que la filogenia de las especies las variables dependientes. La codificación implica presencia/ausencia de un taxón en un área determinada y se asume que los rangos de los ancestros corresponden a los rangos acumulados de sus descendientes (Wiley *et al.*, 1991).

La matriz de caracteres de la distribución inferida de los linajes considerados se elaboró en el programa MacClade 4: Analysis of Phylogeny and Character Evolution (Maddison & Maddison, 2001).

Evolución taxonómica

Se estimaron las tasas de diversidad específica (R), especiación (S) y extinción (E) del registro hasta ahora conocido de los Equinae del Neógeno de Mesoamérica. Los resultados obtenidos se compararon con aquéllos previamente establecidos a partir del registro norteamericano.

La tasa de diversidad específica se cuantificó con base en el algoritmo estándar de crecimiento exponencial (Stanley, 1979):

$$R = (\ln N_1 - \ln N_0) / t \quad (1)$$

En la ecuación (1) N_0 corresponde al número inicial de especies en el tiempo t_0 , N_1 es el número de especies en el tiempo t_1 y t representa la duración del intervalo $t_1 - t_0$.

El valor resultante se encuentra en función de la tasa de origen/especiación (S) y la de pérdida/extinción (E), de tal suerte que el cambio neto en diversidad es:

$$R = S - E \quad (2)$$

La tasa de especiación se calculó a partir de la ecuación de Hulbert (1993, p. 221) como sigue:

$$S = [\ln (N_0 + o_0) - \ln N_0] / t \quad (3)$$

Finalmente, la tasa de extinción se determinó mediante la ecuación de Maurer (1989) utilizando la notación de Hulbert (1993, p. 221)

$$E = [\ln (N_0 + x_0) - \ln N_0] / t \quad (4)$$

En la ecuación (3) o_0 es el número de nuevos linajes que se registran para t y en la (4) x_0 corresponde al número de linajes que ya no se reconocen durante t .

Los resultados derivados del análisis se compararon con los previamente establecidos a partir del registro norteamericano. La interpretación de los mismos permitió delinear la historia evolutiva del registro mesoamericano.

Abreviaturas y definición de términos

Institucionales

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

F: AM.- Frick Collection albergada en AMNH.

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

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

IGCU.- Instituto de Geología en Ciudad Universitaria, UNAM.

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

UAHMP.- Museo de Paleontología, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

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

UF.- Vertebrate Paleontology Collection, Florida State Museum, University of Florida, Gainesville (Colección de Paleontología de Vertebrados, Museo Estatal de Florida, Universidad de Florida, Gainesville).

USNM.- National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D. C. (Museo Nacional de Historia Natural, Instituto Smithsonian, Washington, D.C.).

W.M.- Walker Museum Collection, ahora albergada en el Field Museum of Natural History, Chicago.

Generales

C.- canino

In.- incisivo

P/p.- premolar superior/inferior

M/m.- molar superior/inferior

D.- elemento dental derecho

I.- elemento dental izquierdo

d.- elemento dental deciduo

CI.- categoría individual

EO.- estado ontogenético

FDPO.- fosa dorsal preorbital

Ma.- millones de años

s.l.- sensu lato

s.s.- sensu stricto

Filogenéticas

IC.- índice de consistencia: la proporción del número mínimo de pasos posibles de cada uno de los caracteres considerados, dividido entre el número de pasos observados en el árbol.

IH.- índice de homoplasia: $1 - IC$.

IR.- índice de retención: la fracción de sinapomorfia potencial que otorgan los caracteres sobre un cladograma.

LA.- longitud del árbol: la suma total del número de pasos que exhiben los caracteres sobre un cladograma.

m.- número mínimo de pasos posibles que tiene un carácter.

s.- número de pasos observado que exhibe un carácter sobre un cladograma.

g.- número máximo de pasos posibles que puede tener un carácter.

ti.- índice de soporte total: proporción de la suma total de los valores de Bremer sobre el cladograma y la longitud del esquema más parsimonioso.

Medidas dentales. En mayúsculas se indican las correspondientes a la dentadura superior y en minúsculas las de la dentadura inferior.

AC.- altura de la corona medida a lo largo del mesostilo desde el ápice del mismo hasta donde termina el esmalte, excluyendo a la raíz.

LAP.- longitud anteroposterior máxima, excluyendo el ectolofio y el hipocono.

AT.- anchura transversa medida desde la parte más labial del mesostilo a la más lingual del protocono.

LPr.- longitud anteroposterior máxima del protocono excluyendo el espolón anterior protoconal.

APr.- anchura máxima del protocono perpendicular a LPr.

LSD.- longitud de la serie dental medida de P2-M3 en un grado de desgaste moderado.

ac.- altura de la corona medida de la superficie oclusal a la base de la corona a lo largo del metacónido.

lap.- longitud anteroposterior máxima medida del paralófidio al hipoconúlido

at.- anchura transversa medida al través del protocónido y metacónido.

Imet-mts.- longitud del complejo metacónido-metastílido, tomada del punto más anterior del metacónido al punto más posterior del metastílido.

J.- categoría individual joven, corresponde a elementos dentales sin desgastar o ligeramente desgastados que presentan más del 75% de la AC/ac original.

JA.- categoría individual joven adulto, corresponde a elementos dentales submoderadamente desgastados que presentan menos del 75% y más del 50% de la AC/ac original.

A.- categoría individual adulto, corresponde a elementos dentales moderadamente desgastados que presentan menos del 50% y más del 25% de la AC/ac original.

V.- categoría individual viejo, corresponde a elementos fuertemente desgastados que presentan menos del 25% de la AC/ac original.

MARCO GEOLÓGICO GENERALIZADO DE MESOAMÉRICA DURANTE EL NEÓGENO

El marco geológico se deriva fundamentalmente del trabajo sinóptico de Ferrusquía-Villafranca (1993) sobre la geología de México y de los artículos recopilados en Dengo y Case (1990) pertinentes a la geología de América Central.

Para la descripción geológica de Mesoamérica, ésta se dividió arbitrariamente en tres sectores: (1) Sector Centro-Sur de México, (2) Sector América Central septentrional y (3) Sector América Central meridional.

Sector Centro-Sur de México

Esta región representa la extensión territorial de la República Mexicana que define el tercio más septentrional de Mesoamérica. En esta zona, la secuencia litoestratigráfica del Neógeno se encuentra representada por un conjunto de unidades volcánicas y volcanosedimentarias; asimismo, por cuerpos de roca de origen sedimentario que representan ambientes de depósito marinos someros y transicionales.

En el Centro de México, las unidades volcánicas incluyen ignimbritas silíceas, otras rocas piroclásticas y lavas dacíticas del Oligoceno-Mioceno, las cuales afloran principalmente al occidente de Jalisco y la región centro-meridional de Michoacán. Continúan la secuencia paquetes plio-pleistocénicos de lavas andesíticas a basálticas y piroclastos de composición variable (andesítica a riódacítica), que se encuentran formando típicamente grandes estratovolcanes (Ferrusquía-Villafranca, 1993). Por su parte, las unidades sedimentarias forman

el relleno de las tierras bajas de la región y consisten en sedimentos altamente fosilíferos de origen fluviolacustre, compuestos por areniscas arkósicas, limolitas y arcillas del Plioceno y Pleistoceno. Depósitos con una composición litológica y edad semejante, también se reconocen al sur de Jalisco y suroeste de Michoacán (Ferrusquía-Villafranca, 1993; Carranza-Castañeda *et al.*, 1994; Carranza-Castañeda, 1997).

Al sur de Michoacán y a lo largo de la franja costera del Pacífico hacia la Sierra Madre del Sur, se reconocen diversos cuerpos volcanosedimentarios continentales con piroclastos silíceos, que representan un intervalo de tiempo Paleoceno-Plioceno (Ortega-Gutiérrez *et al.*, 1992; Ferrusquía-Villafranca, 1993).

En el Sureste de México la secuencia del Neógeno se encuentra bien representada en la región de los Valles Centrales de Oaxaca, la región occidental del Istmo de Tehuantepec y la gran depresión Central de Chiapas. Los cuerpos de roca de origen volcánico incluyen sucesiones piroclásticas félsicas y cuerpos lávicos e hipabisales de composición que varía de félsica a latítica, con una edad del Mioceno Medio. Asimismo, se reconocen unidades volcanosedimentarias que consisten en areniscas tobáceas de origen fluviolacustre, altamente fosilíferas y con una edad del Mioceno Medio (Ferrusquía-Villafranca, 1990a, 1990b, 1990c, 1993, 1996, 1999, 2002).

En el oeste de Guerrero, la región central y nororiental de Chiapas, a lo largo del sur de la Planicie Costera del Golfo y en la parte septentrional y occidental de la Plataforma de Yucatán se reconocen diversas unidades sedimentarias de origen marino. Estos cuerpos de roca representan depósitos clásticos de grano fino a mediano, sedimentos terrígenos y escasas calizas del Mioceno-Plioceno (Ortega-Gutiérrez *et al.*, 1992; Ferrusquía-Villafranca, 1993, 1996).

Sector América Central Septentrional

Esta región incluye a los países de América Central, Belice, Guatemala, El Salvador, Honduras y Nicaragua. La geología del Neógeno consiste en depósitos sedimentarios continentales y de origen marino de aguas poco profundas, sobre los cuales descansan discordantemente diversas unidades volcánicas y volcanosedimentarias de origen fluviolacustre (Reynolds, 1980; Donnelly *et al.*, 1990).

Las unidades sedimentarias afloran en Belice, el norte de Guatemala, al este de Honduras y Nicaragua. Consisten en pizarras, areniscas y escasas calizas de origen marino, que tienen una

edad del Oligoceno-Mioceno. Completan la secuencia sedimentaria depósitos plio-pleistocénicos que incluyen areniscas, gravas, escasas calizas y arcillas intercaladas (Donnelly *et al.*, 1990).

Las unidades volcánicas y volcanosedimentarias se reconocen al sureste de Guatemala, la región nororiental de El Salvador y la porción occidental y central de Honduras. Los cuerpos de roca de origen volcánico consisten en ignimbritas, andesitas, tobas y brechas volcánicas del Mioceno-Plioceno. Por su parte, las unidades volcanosedimentarias incluyen areniscas de origen fluvial, con intercalaciones de piroclastos de composición variable y con una edad que representa el intervalo Mioceno Tardío-Pleistoceno Temprano (Donnelly *et al.*, 1990). De estratos con esta composición litológica, localizados al occidente de Honduras y al nororiente de El Salvador, se han recuperado numerosos restos de vertebrados del Terciario Tardío (Olson y McGrew, 1941; Webb y Perrigo, 1984)

Sector América Central Meridional

Esta región incluye al resto de los países que integran América Central, es decir, Costa Rica y Panamá. En esta zona, el Neógeno se encuentra representado por un conjunto de diversas unidades volcánicas y volcanosedimentarias que testifican una intensa actividad volcánica explosiva. De igual forma, incluye depósitos sedimentarios de origen continental y marino (Woodring, 1957; Escalante, 1990).

En Costa Rica, la secuencia sedimentaria se encuentra representada por depósitos arrecifales y clásticos heterogéneos altamente fosilíferos del Mioceno Temprano. En Panamá incluye brechas, conglomerados, areniscas, limolitas y arcillas de edad semejante; asimismo, se reconocen estratos compuestos por arcilla y limolita bentonítica, de los cuales se ha recuperado la fauna de vertebrados más austral y antigua del Neógeno de Mesoamérica (Woodring, 1957; Whitmore y Stewart, 1965). Completan la secuencia sedimentaria unidades compuestas de material clástico heterogéneo, que incluye arcillas, limolitas, areniscas, escasos conglomerados y calizas del Mioceno-Plioceno (Escalante, 1990).

Las unidades volcanosedimentarias y volcánicas se reconocen al norte, noroeste y región centro-meridional de Costa Rica. Las primeras consisten en arcillas tobáceas, areniscas tobáceas, con interstratificaciones escasas de arcillas y conglomerados con una edad que va del Mioceno Tardío al Plioceno. Por su parte, las unidades de origen estrictamente volcánico incluyen un conjunto de cuerpos de roca plio-pleistocénicos, que consisten en tobas, andesitas, aglomerados, ignimbritas, granito, granodiorita, dacitas, flujos de lava y brechas volcánicas (Escalante, 1990).

ÁREAS DEL NEÓGENO DE MESOAMÉRICA CON RESTOS DE EQUIDAE

El material objeto de este estudio procede de depósitos volcanosedimentarios de origen fluviolacustre, que afloran en la región central y sureste de México, así como en la porción central de Honduras, nororiental de El Salvador y Zona del Canal de Panamá (Figura 1).

Áreas del centro y sureste de México

Las áreas del Centro de México se circunscriben a la Provincia Morfotectónica Faja Volcánica Transmexicana, en los estados de Michoacán (La Goleta), Guanajuato (San Miguel de Allende) e Hidalgo (Zacualtipán). En el sureste del país se encuentran en la Provincia Morfotectónica Sierra Madre del Sur, en los estados de Oaxaca (Suchilquitongo, Matatlán y Nejapa) y Chiapas (Ixtapa Soyaló) [Figura 1].

Área San Miguel de Allende, Hemphilliano-Blancano de Guanajuato. Se encuentra en la porción centro-septentrional del Estado de Guanajuato entre los 20°55'-21°10' Lat.N y 100°40'-100°50' Long. O. Desde un punto de vista paleontológico, representa una de las áreas más importantes del país, dado que alberga más de 40 localidades de las cuales se ha recuperado una gran cantidad de restos de vertebrados fósiles.

Los sedimentos fosilíferos de la región fueron descritos por primera vez por Arellano (1951), su definición es sumamente escueta y carece de sentido litoestratigráfico. Posteriormente, Carranza-Castañeda *et al.* (1994) describieron de manera detallada el marco geológico del área San Miguel de Allende y denominaron informalmente a la unidad portadora Estratos Rancho Viejo.

Los Estratos Rancho Viejo representan un intervalo de tiempo que va del Mioceno tardío al Plioceno Tardío; hacia la base, consisten en sedimentos fluviales que incluyen arcillas, arcillas arenosas y limosas con lentes de ceniza volcánica y cantidades menores de arena y grava; de sedimentos con esta composición se ha recolectado un diverso conjunto de vertebrados fósiles que integra la Fauna Rancho El Ocote (Miller y Carranza-Castañeda, 1984; Ferrusquía-Villafranca, 1990a; Carranza-Castañeda *et al.*, 1994).

El registro de équidos de la Fauna Rancho El Ocote es el más diverso de toda la región mesoamericana, incluye a las especies *Neohipparion eurystyle*, *Nannipus minor*, *Calippus (Grammohippus) castilli*, *Astrohippus stockii*, “*Dinohippus*” *interpolatus* y “*Dinohippus*” *mexicanus*. Completan el conjunto faunístico félidos (*Machairodus* sp.), cánidos (*Osteoborus* cf. *cyonoides*), úrsidos (*Agriotherium* cf. *schneideri*), gonfoterios (?*Rhyncotherium* sp.), rinocerontes

(*Teleoceras fossiger*), tayasúidos (*Prosthenops* sp.) y camélidos (*Hemiauchenia* sp., *Megatylopus* sp., *Paleolama* sp. y *Pliauchenia* sp.) [Carranza-Castañeda, 1989, 1992, 1997; Carranza-Castañeda y Ferrusquía-Villafranca, 1979; Montellano-Ballesteros, 1989].

Los Estratos Rancho Viejo presentan hacia la cima un alto contenido de CaCO₃, una mayor cantidad de arena y menos ceniza volcánica; de esta parte de la sección se ha recuperado la Fauna Rancho Viejo, cuya asociación taxonómica evidencia una edad equivalente al Blancano. En esta asociación faunística los équidos se encuentran representados por las especies *Nannipus peninsulatus* y *Equus (Dolichohippus) simplicidens*; asimismo, se tienen registros de félidos (*Felis* cf. *studer*), cánidos (*Borophagus diversidens*), mustélidos (cf. *Mustela* y cf. *Trigonictis*), tayasúidos (*Platygonus* sp.), camélidos (*Camelops* sp. y *Hemiauchenia* sp.), perezosos (*Glossotherium garbanii*), roedores (*Spermophilus* sp., *Paenemarmota barbouri*, *Nechoerus cordobai*, *N. holmes*) y lagomorfos (*Hypolagus mexicanus*, *Paranotolagus complicatus*, *Pratilepus ?kansasensis*) (Carranza-Castañeda, 1997; Miller y Carranza-Castañeda, 1984, 1997).

El registro en conjunto y el fechamiento de los estratos portadores indican una edad de 4.0 a 5.5 Ma, lo cual es equivalente al Hemphilliano y la parte más temprana del Blancano (Carranza-Castañeda *et al.*, 1994).

Área la Goleta, Blancano de Michoacán. Se encuentra en la Cuenca del Lago de Morelia, porción nororiental de Michoacán. Arellano y Azcón (1949) reportaron de esta región fosilífera restos de los équidos *Nannipus peninsulatus* y *Equus (Dolichohippus) simplicidens*, recuperados de sedimentos tobáceos y arcillosos que representan depósitos lacustres y de planicies de inundación.

Trabajo paleontológico subsecuente realizado por Repenning (1962) y Carranza-Castañeda (1976) reveló que, además de équidos, también existen evidencias del gonfoterio *Rhynchotherium falconeri* y el sciúrido *Paenemarmota barbouri*. Miller y Carranza-Castañeda (1984) mencionan que material adicional recuperado de la región michoacana y que aún no se encuentra completamente estudiado evidencia la presencia de otros grupos de roedores, lagomorfos, mastodontes, carnívoros, tayasúidos, camélidos y antilocápridos (*op. cit.*, 1984: p. 224).

El conjunto taxonómico hasta ahora conocido de La Goleta es indicativo del Blancano. Esta asignación se confirma por evidencia independiente a través de fechamientos radiométricos por K/Ar que revelaron una edad de 3.6 Ma (Carranza-Castañeda 1989).

Área Zacualtipán, Hemphilliano-Blancano de Hidalgo. Se encuentra en la porción nororiental del Estado de Hidalgo, entre los 20°35'-20°42' Lat.N y 98°35'-98°40' Long.O. Esta región aloja importantes recursos naturales y tiene una gran complejidad geológica, en consecuencia, ha sido objeto de diversos estudios relacionados fundamentalmente con la explotación de grandes yacimientos de hierro y carbón (Anderson, 1884; Cope, 1886; Almanza, 1956), de manera incidental, estas investigaciones revelaron la presencia de restos de vertebrados del Terciario tardío.

El material fósil conocido del Área Zacualtipán (Leidy, 1882[1883]; Cope, 1886; Miller y Carranza-Castañeda, 1984; Carranza-Castañeda, 1991, 1994; Carranza-Castañeda y Espinosa-Arrubarrena, 1994; Castillo-Cerón *et al.*, 1996), procede de una secuencia volcanosedimentaria fluvioacustre, intercalada por derrames basálticos que representan dos pulsos de actividad volcánica. Almanza (1956) denominó informalmente a los estratos fosilíferos Capa Tehuizila y Capa Tlatoxca, de los cuales se ha recuperado la Fauna Local Tehuichila que representa un intervalo de tiempo del Hemphilliano-Blancano (Carranza-Castañeda, 1994).

La Capa Tehuizila consiste en tobas de ligera a fuertemente consolidadas, lutitas, limolitas y algunas intercalaciones de filamentos de carbón. Los estratos con esta composición contienen restos pertenecientes a los équidos *Neohipparion eurystyle*, *Calippus (Grammohippus) hondurensis* y "*Dinohippus*" *interpolatus* (Hulbert, 1988a; Carranza-Castañeda y Espinosa-Arrubarrena, 1994); asimismo, existen evidencias de úrsidos (*Agriotherium cf. schneideri*), rinocerontes (*Teleoceras cf. fossiger*), tayasúidos (*Prosthenops* sp.), camélidos (*Procamelus* sp.) y roedores (*?Neotoma* sp., *?Baiomys* sp., *?Calomys* sp.) (Freudenberg, 1922; Castillo-Cerón *et al.*, 1996, 1997).

La Capa Tlatoxca se caracteriza por presentar lutitas y aglomerados interestratificados con mantos de carbón; de este tipo de sedimentos se han recolectado únicamente restos de los équidos *Nannipus peninsulatus* y *Equus (Dolichohippus) simplicidens*, los cuales son fósiles índice del Blancano (Carranza-Castañeda, 1997).

Área Suchilquitongo, Hemingfordiano Temprano de Oaxaca. Se encuentra en la porción centro-occidental del Estado de Oaxaca, al noroeste del Valle de Oaxaca, entre los 17°10'-17°20' Lat.N y los 96°45'-97°00' Long.O. El conocimiento geológico y paleontológico de la región se deriva fundamentalmente de los estudios realizados por Ferrusquía-Villafranca (1990a, 1990b). La Formación Suchilquitongo corresponde a la unidad portadora de restos de

vertebrados fósiles y consiste en sedimentos volcanoclásticos (limolitas, arcillitas y limolitas tobáceas) de origen fluviolacustre, calizas, limolitas silicificadas y tobas vítricas.

El registro fósil recuperado de estratos correspondientes a la Formación Suchilquitongo, representa la fauna local homónima. El material perteneciente a équidos incluye únicamente el fragmento de un molariforme referido a *Merychippus* sp., asociado con este ejemplar se encuentran restos de rinocerontes (Gen. et sp. indet.), oreodontes (*Merychyus* aff. *minimus*) y protocerátidos (cf. *Paratoceras* sp.) (Ferrusquía-Villafranca, 1990a; Jiménez-Hidalgo, 2000).

El fechamiento radiométrico por K/Ar de la base de la Formación Suchilquitongo (aproximadamente unos 80 m por debajo de los estratos portadores), reveló una edad promedio de 20 Ma (Ferrusquía-Villafranca, 1992), la cual se extrapola como la máxima del conjunto fósil conocido en el área, es decir, Hemingfordiano Temprano.

Área Matatlán, parte más tardía del Barstoviano Temprano de Oaxaca. Se ubica en la porción suroriental del Valle de Oaxaca entre los 16°50'-17°00' Lat. N y los 96°15'-96°30' Long. O. En esta región se conocen sedimentos fosilíferos que consisten en areniscas tobáceas de origen fluviolacustre con escasas tobas interestratificadas, los cuales fueron denominados formalmente Formación Matatlán (Ferrusquía-Villafranca, 1990a, 1990b).

La Formación Matatlán contiene a la fauna homónima, la cual incluye a los équidos "*Merychippus*" cf. "*M.*" *primus*, "*M.*" cf. "*M.*" *sejunctus* y *Pliohippus* aff. *P. pernix* (Ferrusquía-Villafranca, 1990a, 2003; Bravo-Cuevas, 2000). Completan el conjunto taxonómico félidos (Gen. et sp. indet), mustélidos (cf. *Leptarctus* sp.), rinocerontes (Gen. et sp. indet), camélidos (Gen. et sp. indet), leptoméricidos (?*Pseudoparablastomeryx* sp.), al menos dos especies diferentes de pécora y roedores (Ferrusquía-Villafranca, 1990a, 2003; Jiménez-Hidalgo, 2000).

El fechamiento radiométrico por K/Ar de muestras procedentes de la Toba Mitla reveló edades de 14 a 15 Ma, este cuerpo de roca subyace en concordancia a la Formación Matatlán y se encuentra parcialmente interestratificado por ésta (Ferrusquía-Villafranca, 1992). El intervalo de tiempo discriminado es equivalente en la Mastocronología Provincial Norteamericana a la parte más tardía del Barstoviano Temprano y parte más temprana del Barstoviano Tardío (Tedford *et al.*, 2004), el cual se extrapola congruentemente para la edad de la Fauna Matatlán.

Área Nejapa, parte más tardía del Barstoviano Temprano de Oaxaca. Se encuentra ubicada en la región occidental del Istmo de Tehuantepec entre los 16°30'-16°40' Lat. N y los 95°55'-96°10' Long. O. Stirton (1954) reportó por primera vez la presencia de restos fósiles

recuperados del área Nejapa. Trabajo paleontológico adicional en esta región y zonas aledañas, ha revelado la existencia del conjunto más diverso de vertebrados miocénicos del sureste mexicano (Wilson, 1967; Ferrusquía-Villafranca, 1990a; Bravo-Cuevas, 2000; Jiménez-Hidalgo, 2000).

Los sedimentos fosilíferos corresponden a la Formación El Camarón, la cual consiste en volcanoclastitas limoarenosas de origen fluviolacustre, intercaladas por conglomerados integrados por fragmentos de tobas derivadas de la Toba Yautepec (Ferrusquía-Villafranca, 1990a, 1990c, 2002).

El registro fósil conocido se denomina formalmente Fauna Nejapa y en cuanto a los équidos, éstos se encuentran representados por las especies "*Merychippus*" cf. "*M.*" *primus*, "*M.*" cf. "*M.*" *sejunctus*, *Calippus* sp., *Pliohippus* aff. *pernix* y *Neohipparion* aff. *trampasense* (Bravo-Cuevas, 2000). Completan el conjunto faunístico, cánidos (Gen. et sp. indet.), mustélidos (*Plionictis oaxaquensis*), gonfoterios (*Gomphotherium* sp.), rinocerontes (Gen. et sp. indet.), tayasúidos (cf. *Prosthenops* sp.), protocerátidos, camélidos (cf. *Procamelus* sp., cf. *Pliauchenia* sp., cf. *Protolabis* sp.), al menos dos taxa de pécora, antilocápridos (*Merycodus sabulonis*) y roedores (Ferrusquía-Villafranca, 1990a, Jiménez-Hidalgo, 2000).

El fechamiento radiométrico por K/Ar de muestras procedentes de la Toba Yautepec, reveló edades de 15 a 16 Ma (Ferrusquía-Villafranca, 1992). Este intervalo de tiempo se extrapola para la edad de la Fauna Nejapa, la cual sería equivalente en la Mastocronología Provincial Norteamericana a la parte más tardía del Barstoviano Temprano (Tedford *et al.*, 2004).

Área Ixtapa-Soyaló, parte más tardía del Barstoviano Temprano de Chiapas. Se encuentra en la porción nororiental del Estado de Chiapas, entre los 16°45'-16°55' Lat.N y los 92°50'-93°00' Long.O. Ferrusquía-Villafranca [1990a, 1996(1997)] describió de la región estratos fosilíferos correspondientes a la Formación Ixtapa, los cuales consisten en tobas interestratificadas por areniscas, limolitas y arcillas tobáceas; asimismo, incluye una variedad conglomerática compuesta por gravas y guijarros (Ferrusquía-Villafranca, 1996 [1997]).

Los depósitos pertenecientes a la Formación Ixtapa albergan la fauna local homónima, la cual incluye algunos elementos dentales pertenecientes al Género *Cormohipparion*, restos de gonfoterios (*Gomphotherium* sp) y rinocerontes (cf. *Teleoceras* sp.) (Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

El fechamiento radiométrico de tobas correspondientes a la Formación Ixtapa, ha revelado edades de 11.93 Ma y 16.55 Ma. Esto coloca al cuerpo de roca y a la fauna portadora en el lapso del Mioceno medio, equivalente en la mastocronología provincial norteamericana a la parte más tardía del Barstoviano Temprano (Tedford *et al.*, 2004; Ferrusquía-Villafranca, 1996).

Áreas de América Central

En América Central se conocen depósitos sedimentarios con restos de équidos del Cenozoico tardío, en el centro de Honduras, noroeste de El Salvador y Zona del Canal de Panamá (Figura 1).

Área Gracias, Hemphilliano Temprano de Honduras. Se ubica en la región central de Honduras en el Departamento de Lempira, aproximadamente entre los 14°30'-14°45' Lat. N y 88°30'-88°40' Long. O. Frick (1933) reportó por primera vez la presencia de restos fósiles recuperados en las inmediaciones de la población Gracias. Trabajo paleontológico subsecuente, realizado por Olson y McGrew (1942) y Webb y Perrigo (1984), reveló la existencia de una fauna variada de vertebrados del Mioceno Tardío, que se conoce con el nombre de Fauna Gracias.

La unidad portadora es la Formación Gracias consiste en areniscas gruesas y gravas, interestratificadas ocasionalmente por margas y lentículos de arcilla; asimismo, incluye fragmentos de origen volcánico (Webb y Perrigo, 1984). El registro fósil recolectado de este tipo de sedimentos incluye a los équidos *Cormohipparion ingennum* y *Calippus (Grammohippus) hondurensis* (Hulbert, 1988a, 1988b); asimismo, se tienen evidencias de cánidos (*Osteoborus cynoides*), gonfoterios (*Rhyncotherium blicki*), rinocerontes (*Teleoceras cf. fossiger*), tayasúidos (*Prosthenops cf. serus*), camélidos (*Protolabis cf. heterodontus*, *Procamelus cf. grandis*) y gelócidos (*Pseudoceras skinneri*) (Webb y Perrigo, 1984). Este conjunto taxonómico evidencia una edad del Hemphilliano Temprano.

Área Corinto, Hemphilliano Temprano de El Salvador. Se encuentra en la porción nororiental de El Salvador al este del Río Torolla, aproximadamente entre los 13°30'-13°45' Lat. N y 88°00'-88°10' Long. O. En El Salvador, los primeros sitios con restos de vertebrados fueron reportados por Stirton y Gealey (1943, 1949). Posteriormente, Webb y Perrigo (1984) describieron las faunas salvadoreñas del Cenozoico tardío.

En el área Corinto se encuentra expuesta una secuencia de derrames de lava e ignimbritas del Mioceno - Plioceno (Williams y McBirney, 1969), que se encuentra interrumpida por depósitos aluviales que incluyen areniscas tobáceas, pizarras y ocasionalmente lentes de

conglomerados del tamaño de guijarros. De este tipo de sedimentos se ha recuperado un conjunto faunístico estrechamente semejante al que se conoce del área Gracias en Honduras, el cual se denomina Fauna Corinto (Webb y Perrigo, 1984).

En la Fauna Corinto, el registro de équidos incluye a las especies *Cormohipparion* cf. *occidentale* y *Pliohippus* sp. Asimismo, se tienen representados los mismos taxa de cánidos, gonfoterios y camélidos conocidos de la Fauna Gracias. Con base en el principio de homotaxis, se considera que la fauna salvadoreña tiene una edad equivalente a la Fauna Gracias de Honduras, es decir, del Hemphilliano Temprano (Webb y Perrigo, 1984).

Área del Canal de Panamá, Hemingfordiano Temprano de Panamá. Se encuentra en la Zona del Canal de Panamá, aproximadamente entre los 09°20'-09°30' Lat. N y 79°30'-79°40' Long. O. En esta región se conocen sedimentos fosilíferos referibles a la Formación Cucaracha, los cuales consisten en arcillas ligníticas, limolitas bentónicas, limolitas arcillosas con concreciones calcáreas, areniscas tobáceas y conglomerados (Woodring, 1957; Whitmore y Stewart, 1965).

De estratos pertenecientes a la Formación Cucaracha se han recuperado fragmentos de molariformes de los équidos ramoneadores *Anchitherium* sp. y *Archaeohippus* sp. Asociado a este material también se encuentran restos de rinocerontes (*Diceratherium* sp), oreodontes (*Merychochoerus* sp.) y protocerátidos (*Paratoceras* sp.). Este conjunto taxonómico se denomina formalmente Fauna Gaillard Cut y evidencia una edad equivalente al Hemingfordiano Temprano (Whitmore y Stewart, 1965; Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

REGISTRO DE LA FAMILIA EQUIDAE DEL NEÓGENO DE MESOAMÉRICA

En el Neógeno de Mesoamérica, la Familia Equidae tiene representantes de las subfamilias Anchitheriinae y Equinae. El registro hasta ahora conocido incluye 19 especies que representan 11 géneros diferentes de équidos (Tabla 1) y permite documentar taxa existentes desde el Mioceno medio (Hemingfordiano) hasta el Plioceno (Blancano). Asimismo, evidencia por lo menos 18 Ma de evolución de este grupo de perisodáctilos.

La Subfamilia Anchitheriinae se constituye como el taxón de Equidae más pobremente conocido. El análisis filogenético de estas formas coloca a los anchiterios como un grupo parafilético de équidos braquidontes tridáctilares (MacFadden, 1976). En Mesoamérica, el

registro de esta subfamilia se restringe al Hemingfordiano de Panamá y se encuentra representado únicamente por dos molariformes superiores aislados (Whitmore y Stewart, 1968).

La Subfamilia Equinae es un grupo monofilético que incluye a las Tribus Hipparionini y Equini (Hulbert, 1989). En Norteamérica consiste de 18 géneros, de los cuales el 50% se conocen del Neógeno de Mesoamérica; asimismo, este grupo de équidos testifica la radiación de los principales linajes de équidos hipsodontes más avanzados que conducen a la línea evolutiva de los representantes actuales (MacFadden, 1992, 1998).

El registro merychippine mesoamericano se restringe al Hemingfordiano – Barstoviano del Sureste de México, específicamente en los estados de Oaxaca y Chiapas. Está representado por “*Merychippus*” cf. “*M.*” *primus* y las especies de grado hiparionine “*Merychippus*” sp. y “*M.*” cf. “*M.*” *sejunctus* (Ferrusquía-Villafranca, 1990a; Bravo-Cuevas, 2000)

El registro mesoamericano hiparionine incluye siete especies que representan el 26% del total de taxa hasta ahora conocidos en Norteamérica (Hulbert, 1993; MacFadden, 1998), con un alcance geocronológico del Barstoviano al Blancano. Las especies *Neohipparion trampasense* y *Cormohipparion* sp. son los linajes más antiguos del Barstoviano del Sureste de México, mientras que *Nannipus peninsulatus* es el más reciente del Blancano del Centro de México.

Los Hipparionini fueron más diversos y abundantes durante el Hemphilliano, e incluían a *Cormohipparion* cf. *occidentale*, *C. ingenum*, *Neohipparion eurystyle* y *Nannipus minor*. A finales del Hemphilliano su diversidad disminuyó drásticamente, de tal suerte que en el Blancano solamente se conoce a la especie *Nannipus peninsulatus*.

Los Equini presentaron una diversidad y alcance geocronológico semejantes a los Hipparionini, su registro incluye ocho especies diferentes que representan aproximadamente el 42% del total de equinos descritos en Norteamérica (Hulbert, 1993; MacFadden, 1998). Las especies *Calippus* sp. y *Pliohippus pernix* del Barstoviano del Sureste de México son los linajes más antiguos y *Equus (Dolichohippus) simplicidens* del Blancano del Centro de México es el más reciente. Durante el Hemphilliano este grupo de équidos fue más diverso, estuvo representado por las especies *Pliohippus* sp., *Astrohippus stockii*, “*Dinohippus*” *interpolatus*, “*D.*” *mexicanus* y *Calippus (Grammohippus) hondurensis*, cuya presencia se circunscribe a la región central de México y América Central.

Caracterización taxonómica de los Equidae del Neógeno de Mesoamérica

El registro fósil de Equidae del Neógeno de Mesoamérica es mucho mayor que el de cualquier otro grupo de mamíferos. El material procede principalmente de las regiones central y suroriental de México, Honduras, El Salvador y Panamá. A continuación se presenta una caracterización generalizada de los taxa de équidos hasta ahora conocidos de la región mesoamericana; discutiéndose además la identidad y posición taxonómica de cada uno de ellos.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Familia Equidae Gray, 1821

Subfamilia Anchitheriinae Osborn, 1918

Género *Anchitherium* von Meyer, 1844

Anchitherium sp.

Kalobatippus Osborn, 1915 sinónimo “*senior*”

Material referido.- No fue posible valorar el material conocido de Mesoamérica, su descripción se basa en Whitmore y Stewart (1965).

Alcance geocronológico.- Arikareano Tardío-Hemingfordiano Temprano (22 – 20 Ma).

Distribución geográfica.- Arikareano Tardío de Nebraska, Arikareano Tardío-Hemingfordiano Temprano de Texas, Hemingfordiano Temprano de Oregon y Hemingfordiano de Florida, Estados Unidos (Osborn, 1918; Stirton, 1940); Hemingfordiano Temprano de Panamá (Whitmore y Stewart, 1965).

Descripción.- Molariforme extremadamente braquidonte (AC *ca.* 20 mm), metalofo unido al ectolofo. Costillas ligeramente desarrolladas. Cíngulo interno ausente. Croche ausente y protolofo incompleto.

Discusión.- Whitmore y Stewart (1965) reconocieron la presencia del género *Anchitherium* de la Fauna Gaillard Cut del Hemingfordiano Temprano de Panamá. El material incluye un molariforme superior aislado braquidonte ligeramente desgastado, cuya altura de la corona, grado de desarrollo de las costillas y ausencia de croche, son características dentales que en conjunto permiten asignarlo al Género *Anchitherium* (MacFadden, 1998). Aunado a esto, el patrón oclusal es semejante al de *Anchitherium agatensis* del Hemingfordiano Temprano de Oregon y más primitivo en comparación con el de *A. clarenci* del Hemingfordiano de Florida y *A. navasotae* del Arikareano Tardío-Hemingfordiano Temprano de Texas (Whitmore y Stewart,

1965, p. 182); sin embargo, el tamaño de muestra impide precisar su identidad taxonómica específica.

La presencia de *Anchitherium* en Panamá representa uno de los pocos équidos ramoneadores conocidos del Neógeno de Mesoamérica; asimismo, su reconocimiento en la Zona del Canal lo coloca como el registro más austral del género en América.

Género *Archaeohippus* Gidley, 1906

Archaeohippus sp.

Material referido.- No fue posible evaluar el material perteneciente a este taxón, al igual que en *Anchitherium* su descripción se basa en Whitmore y Stewart (1965).

Alcance geocronológico.- Hemingfordiano-Barstoviano Temprano (20 – 16 Ma).

Distribución geográfica.- Hemingfordiano Temprano de Florida y Texas, Hemingfordiano Tardío-Barstoviano Temprano de Nebraska, Barstoviano Temprano de Oregon y Barstoviano de California, Estados Unidos (Osborn, 1918; Stirton, 1940); Hemingfordiano Temprano de Panamá (Whitmore & Stewart, 1965).

Descripción.- Molariforme lofodonte y extremadamente braquidonte (AC ca. 15 mm), protolofo y metalofo continuos. Costillas fuertemente desarrolladas. Cíngulo interno vestigial. Croche presente e hipostilo pobremente desarrollado.

Discusión.- Whitmore y Stewart (1965) reportaron la presencia de *Archaeohippus* en la Fauna Gaillard Cut del Hemingfordiano Temprano de Panamá. El patrón oclusal del ejemplar es típico de los anquiterios y, en particular, la altura de la corona conduce a incluirlo en el Género *Archaeohippus* (MacFadden, 1992, 1998). El desarrollo de las costillas y cíngulo interno son semejantes a *A. blackbergi* del Hemingfordiano de Florida; empero, su asignación definitiva a esta especie es subjetiva y fútil dada la naturaleza limitada de la muestra.

El registro panameño complementa el correspondiente a los équidos ramoneadores del Neógeno de Mesoamérica; asimismo, es el más austral del género en América.

Subfamilia Equinae Gray, 1821
Género "*Merychippus*" Leidy, 1857
"*Merychippus*" sp.

Figura 4

Material referido.- El único ejemplar recuperado de la Formación Suchilquitongo, Hemingfordiano del Estado de Oaxaca, Sureste de México. Fauna Suchilquitongo: IGM-4307, fragmento de un molariforme superior derecho con la mayor parte de la postfoseta.

Alcance geocronológico.- Hemingfordiano Temprano (ca. 18 - 17 Ma).

Distribución geográfica.- Hemingfordiano Temprano de la región noroccidental del Valle de Oaxaca, Estado de Oaxaca, Sureste de México (Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

Descripción.- Elemento dental subhypsodonte (AC = 26 mm), moderadamente curvo. El hipostilo es grande y se encuentra fuertemente desarrollado. El plihipostilo y plipostfoseta son profundos. Borde interno de la postfoseta relativamente simple (Figura 4).



Figura 4. Representación esquemática de la vista oclusal de IGM-4307, fragmento de un molariforme superior derecho referido a "*Merychippus*" sp. de la Fauna Suchilquitongo, Hemingfordiano de Oaxaca, Sureste de México (anterior derecha, lingual inferior). El achurado indica el ejemplar y la línea discontinua la restauración inferida del diente. Barra de escala 1 cm (Modificado de Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

Discusión.- A. Wilson y Ferrusquía-Villafranca prospectaron la zona del Valle de Oaxaca y en las inmediaciones de la población Suchilquitongo recolectaron de la formación homónima el fragmento de un molariforme referido a *Merychippus* sp. (Wilson y Clabaugh, 1970).

Ferrusquía-Villafranca (1990a, p. 66) describió el ejemplar IGM-4307 y reconoció que su altura de la corona y grado de complicación de la postfoleta, son semejantes al de las especies *Acritohippus tertius* (= *Merychippus severus* Downs, 1956) y *M. californicus* del Barstoviano Medio de California y Oregon respectivamente (MacFadden, 1998).

La altura de la corona del fragmento dental oaxaqueño efectivamente es comparable a la de especies tradicionalmente referidas a *Merychippus* s.l. y las plicaciones de la postfoleta son profundas como en los hiparionines, lo cual conduce a considerarlo un merychippine de grado hiparionine (Hulbert y MacFadden, 1991). En Norteamérica, formas de este tipo se conocen del Barstoviano de Estados Unidos, tal es el caso de "*Merychippus*" *sejunctus* de las Grandes Planicies (MacFadden, 1998). Por lo tanto, su reconocimiento en el Hemingfodiano del Sureste de México representa el registro más antiguo y austral del Subcontinente Norteamericano.

"Merychippus" primus Osborn, 1918

"*M.*" cf. "*M.*" *primus*

Figura 5

Material referido.- Los ejemplares dentales de la Formación El Camarón, parte más tardía del Barstoviano Temprano del Estado de Oaxaca, Sureste de México. Fauna Nejapa: IGM-7971, fragmento mandibular derecho con p3-m2 y fragmento mandibular izquierdo con p4-m2.

Alcance geocronológico.- Parte más tardía del Barstoviano Temprano (*ca.* 15 – 14 Ma)

Distribución geográfica.- Parte más tardía del Barstoviano Temprano de la porción suroriental del Valle de Oaxaca y región occidental del Istmo de Tehuantepec, Estado de Oaxaca, Sureste de México (Ferrusquía-Villafranca, 1990a, Bravo-Cuevas, 2000).

Descripción.- Elementos dentales subhypsodontes (ac = 25 mm). Los molariformes se caracterizan por presentar metacónido y metastílido subiguales en tamaño y ampliamente separados. El complejo metacónido-metastílido es pequeño y no expandido. El protostílido se encuentra pobremente desarrollado y es más evidente cerca de la base del diente. El ectofléxido es profundo y disminuye en profundidad en un estado de desgaste moderado a fuerte (Figura 5).

Discusión.- Ferrusquía-Villafranca (1990a) describió de la Fauna Matatlán un conjunto de fragmentos esqueléticos apendiculares que asignó a *Merychippus* sp., los cuales comparó con diversos ejemplares merychippines albergados en la colección del Museo Americano de Historia Natural en Nueva York. El trabajo reveló que los elementos oaxaqueños son estrechamente

cercanos en tamaño, morfología y proporciones a “*Merychippus*” *primus* de la Fauna Sheep Creek, Hemingfordiano Tardío de Nebraska (*op. cit.*, tab. 5, p. 78).

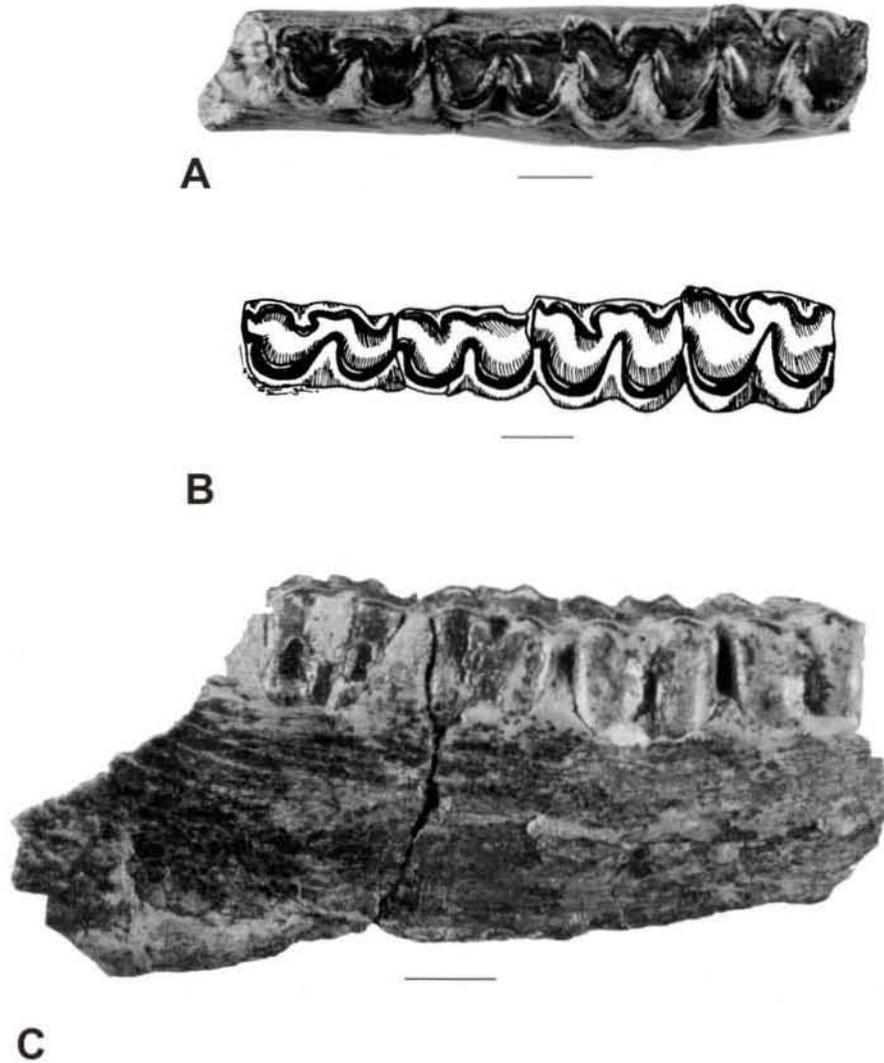


Figura 5. Material referido a “*Merychippus*” cf. “*M.*” *primus* de la Fauna Nejapa, parte más tardía del Barstoviano Temprano de Oaxaca, Sureste de México. IGM-7971, serie dental derecha con p3-m2: A. vista oclusal, B. representación esquemática de la vista oclusal, C. vista externa. Barras de escala 1 cm.

Bravo-Cuevas (2000) en su estudio sobre los équidos del Mioceno Medio del Estado de Oaxaca, describió de la Fauna Nejapa dos fragmentos mandibulares estrechamente cercanos en odontografía a “*M.*” *primus* de las Grandes Planicies. El reconocimiento de estos elementos

recuperados de estratos contemporáneos pertenecientes a la Formación El Camarón, sugiere que tanto éstos como el material postcraneal de Matatlán forman parte de una misma especie.

La revisión y comparación de IGM-7971 reveló efectivamente que su morfología oclusal y parámetros métricos son más cercanos a los de “*M.*” *primus*. El limitado tamaño de muestra disponible y ausencia de material diagnóstico craneal restringen su identidad específica y, por lo tanto, la población oaxaqueña se designa formalmente “*Merychippus*” cf. “*M.*” *primus*.

La especie “*Merychippus*” *primus* es uno de los linajes basales de los Equinae de Norteamérica (Hulbert, 1989; Hulbert y MacFadden, 1991). Se conoce del Hemingfordiano tardío de Florida y Nebraska (Osborn, 1918; Skinner *et al.*, 1977; Hulbert y MacFadden, 1991), así como del Barstoviano Temprano de Florida (Bryant, 1991). La presencia de “*M.*” cf. “*M.*” *primus* de la parte más tardía del Barstoviano Temprano de Oaxaca, evidencia la existencia de équidos subhypsodontes primitivos en Norteamérica tropical, específicamente en el Sureste de México.

“*Merychippus*” *sejunctus* Cope, 1874

“*M.*” cf. “*M.*” *sejunctus*

Figuras 6-7

Material referido.- El conjunto de ejemplares dentales recuperados de las formaciones Matatlán y El Camarón, parte más tardía del Barstoviano Temprano del Estado de Oaxaca, Sureste de México. Fauna Matatlán: IGM-7965, fragmento maxilar con serie dental izquierda P2-M2 y serie dental derecha con P2-M2 y la mitad anterior de M3. Fauna Nejapa: IGM-3971, M1/2D; IGM-8399, M2I; IGM-8400, M2I; IGM-8401, M1I; IGM-8403, M1D; IGM-8404, M3D; IGM-8405, M3I; IGM-3997, p3I; IGM-3998, m3I; IGM-8406, m3I; IGM-8407, p4D; IGM-8408, m1/2I; IGM-8402, m3I; UCMP-42293, fragmento de paladar con la mayor parte de la maxila derecha y ambos premaxilares, incluye I1-3, C, P1-M3 derechos y C, P1-P3 izquierdos (Stirton, 1954: fig. 2, p. 637).

Alcance Geocronológico.- Parte más tardía del Barstoviano Temprano (*ca.* 15 – 14 Ma)

Distribución Geográfica.- Parte más tardía del Barstoviano Temprano de la porción suroriental del Valle de Oaxaca y región occidental del Istmo de Tehuantepec, Estado de Oaxaca, Sureste de México (Bravo-Cuevas, 2000).

Descripción.- Elementos dentales subhypsodontes (AC = 30 mm). Los molariformes superiores son moderadamente curvos. El protocono es de configuración ovoidal en los premolares y ovoidal-elongada en los molares, esta estructura se une al hipocono cerca de la base del diente. En los premolares el protocono se une al protolofo durante las primeras fases de desgaste y en los molares en un grado de desgaste moderado. Las fosetas se encuentran moderadamente plegadas, desarrollan de 3 a 5 plicaciones sobre los bordes internos. El plicaballín es simple, moderadamente desarrollado y persistente hasta un grado de desgaste moderado. El surco hipoconal permanece abierto cerca de la base del diente (Figura 6).

En los molariformes inferiores el metacónido y metastílido presentan bordes que varían de redondeados a ovoidales y se encuentran ampliamente separados. El complejo metacónido-metastílido está expandido. El plientofléxido se encuentra generalmente presente. El protostílido está fuertemente desarrollado y el ectofléxido es profundo sobre los premolares (Figura 7).

Discusión.- En 1954 R. A. Stirton describió el paladar incompleto de un équido adulto con el maxilar derecho y ambos premaxilares (UCMP-42293), del Area Nejapa. Este elemento presenta una marcada similitud en tamaño y morfología al ejemplar tipo de "*Merychippus*" *sejunctus*, localidad Pawnee Creek, parte más tardía del Barstoviano Temprano y más temprana del Barstoviano Tardío de Colorado (Osborn, 1918, fig. 86.3, p. 113). Sin embargo no precisó su identidad específica, debido a que el marcado desgaste de los elementos dentales impedía reconocer la condición promedio de la morfología del patrón oclusal.

Bravo-Cuevas (2000) describió un fragmento maxilar (IGM-7965) y algunos molariformes superiores aislados (IGM-8399, IGM-8400, IGM-8401), recuperados de diversas localidades ubicadas en las regiones de Matatlán y Nejapa del Barstoviano de Oaxaca. El material se identificó como "*Merychippus*" cf. "*M.*" *sejunctus* y *M.* cf. *M. californicus*. La discriminación de estas poblaciones se basó en la configuración del protocono y tiempo de conexión del protocono al protolofo, mientras que en el resto de los caracteres que definen el patrón oclusal y parámetros métricos ambos conjuntos dentales son prácticamente indistinguibles.

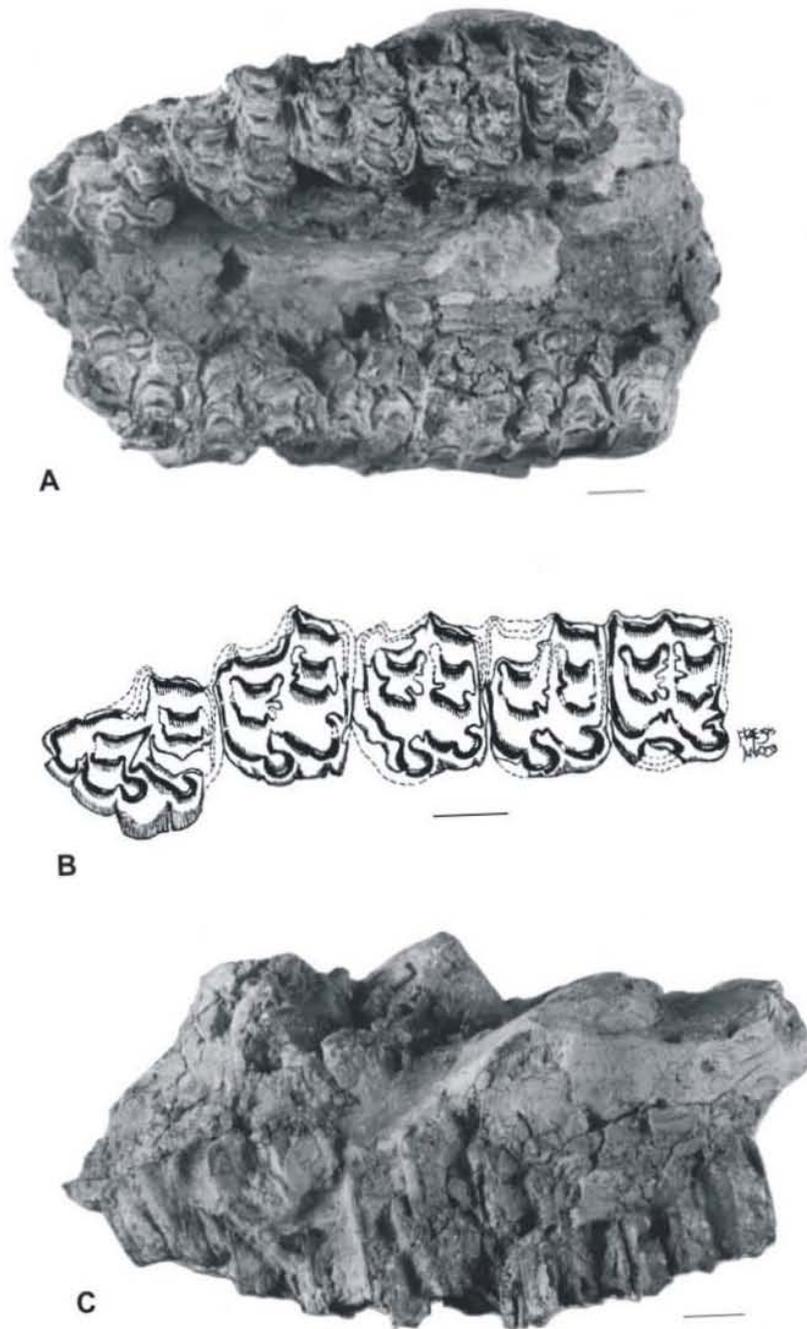


Figura 6. Material de la dentadura superior referido a “*M.*” cf. “*M.*” *sejunctus* de la Fauna Matatlán, parte más tardía del Barstoviano temprano de Oaxaca, Sureste de México. IGM-7965, fragmento maxilar con serie dental izquierda P2-M2 y serie dental derecha con P2-M2 y la mitad anterior de M3: A. vista oclusal de la serie dental izquierda, B. representación esquemática de la serie dental izquierda, C. vista lateral de la serie dental izquierda. Barras de escala 1 cm.

Al revisar y comparar nuevamente los ejemplares oaxaqueños, se reconoció que UCMF-42293 e IGM-7965 representan individuos de edades diferentes que pertenecen a una población estrechamente cercana a “*M.*” *sejunctus* del Barstoviano de Colorado. Asimismo, la configuración de los elementos de *M.* cf. *californicus* es comparable a la de “*M.*” cf. “*M.*” *sejunctus*.

El análisis taxonómico de material adicional reveló la presencia de molariformes inferiores cuya morfología del patrón oclusal es semejante a “*M.*” *sejunctus*. Los caracteres incluyen: metacónido y metastílido expandidos, complejo metacónido-metastílido ampliamente separado, plientofléxido usualmente presente y protostílido bien desarrollado (Hulbert, 1989; Hulbert y MacFadden, 1991).

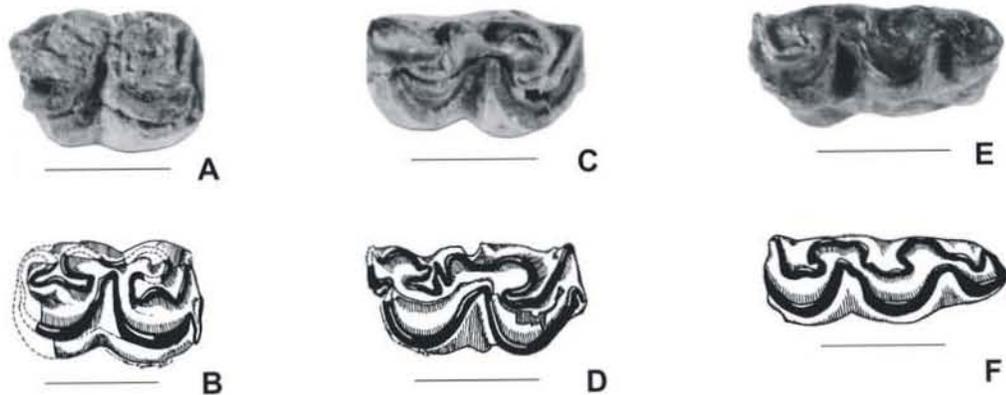


Figura 7. Material de la dentadura inferior referido a “*Merychippus*” cf. “*M.*” *sejunctus* de la Fauna Nejapa, parte más tardía del Barstoviano Temprano de Oaxaca, Sureste de México. IGM-8401, p4D: A. vista oclusal, B. representación esquemática de la vista oclusal; IGM-8407, m1D: C. vista oclusal, D. representación esquemática de la vista oclusal; IGM-8402, m3I: E. vista oclusal, F. representación esquemática de la vista oclusal (en todos los casos anterior derecha, lingual superior). Barras de escala 1 cm.

De lo anterior, se sigue que UCMF 42293 así como los conjuntos dentales previamente asignados a *M.* cf. *californicus* y “*M.*” cf. *sejunctus*, son parte de una misma especie. Si bien es cierto que la odontografía de la muestra oaxaqueña es semejante a “*M.*” *sejunctus*, el tamaño de muestra y ausencia de material diagnóstico craneal impiden asignarla de manera definitiva a esta última y, por lo tanto, se asigna formalmente “*M.*” cf. “*M.*” *sejunctus*.

La especie “*M.*” *sejunctus* exhibe una interesante combinación de caracteres propios de los Hipparionini y Equini. Hulbert (1989) y Hulbert y MacFadden (1991) sugieren que se

encuentra más relacionada con los hiparionines que con los equines, debido a que presenta fosetas moderadamente plegadas, plicaballín bien desarrollado y complejo metacónido-metastílido ampliamente separados. Estas condiciones también se encuentran presentes en la muestra dental oaxaqueña, lo cual indica su afinidad hiparionine.

El reconocimiento de “*M.*” cf. “*M.*” *sejunctus* en la parte más tardía del Barstoviano Temprano de Oaxaca evidencia que parte de la radiación que condujo a la diferenciación de los hiparionines ocurrió en la región austral del Subcontinente Norteamericano. Este argumento recibe apoyo adicional por la presencia del fragmento de un molariforme superior de grado hiparionine en el Hemingfordiano Temprano de Oaxaca (= “*Merychippus*” sp. de la Fauna Suchilquitongo) (Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

Tribu Hipparionini Quinn, 1955

Género *Neohipparion* Gidley, 1903

Neohipparion trampasense (Edwards), 1982

Figuras 8-9

Material referido.- La muestra dental recuperada de la Formación El Camarón, parte más tardía del Barstoviano Temprano de Oaxaca. Fauna Nejapa: FV96-37, M2D; FV96-12, M1D; FV94-226G1, M2I; FV92-127.9, P2D; FV96-14, P4I; FV96-30, M2I; FV88-696A4, M1/2I; FV88-696A5, M3I; FV88-674.2, P4/M1D; FV88-664, P4D; FV88-697A, M3I; FV88-695A2, M3D; FV96-49, P2D; FV92-127.8, P2D; FV97-46, P2I; FV87-167A, P4D; FV96-20, P2I; FV92-127.3, M1I; FV96-29, M1I; FV94-232.5, M3I; FV96-45, M1/2I; FV88-696A1, ?M2D; FV88-667B, P4I; FV92-127.5, M2D; FV94-226B, P2D; FV88-167D, M2I; FV88-696A3, M1/2I; FV88-669, serie dental asociada que incluye P3-M1D; FV87-167, ?M1D; FV96-42, P3D; FV92-127.7, P4D; FV96-31, fragmento de un molariforme superior; FV92-149.4, fragmento de un molariforme superior; FV92-127.4, ?P4D; FV94-204, M2D; FV88-689, P4D; FV88-674.4, m3D; FV94-337, p4I; FV94-232.2, m1I; FV96-19, p4I; FV97-31.4, p4D; FV97-24.3, p4I; FV97-31.1, m1D; FV97-31.2, m1/2D; FV97-31.3, m2I; FV88-631, m1/2D; FV92-149.5, m1D; FV92-149.3, m1I; FV88-690, p4D; FV92-149.6, p4/m1D; FV96-47, m2D; FV88-665, m3D; FV97-40, m3I; FV94-199E2, m2I; FV88-641, ?m1D; FV88-648, ?p4D; FV96-36, m1D; FV97-313, p4D.

Alcance Geocronológico.- Barstoviano Medio - ?Hemphilliano Temprano (ca. 15 – 9 Ma).

Distribución Geográfica.- Parte más tardía del Barstoviano Temprano de la región occidental del Istmo de Tehuantepec, Estado de Oaxaca, Sureste de México (Bravo-Cuevas, 2000); Clarendoniano Tardío de California, Nebraska, Kansas y Florida, ?Hemphilliano Temprano de Florida, Estados Unidos (Edwards, 1982; MacFadden, 1984a).

Descripción.- Elementos dentales hipsodontes (AC *ca.* 50 mm). Los molariformes superiores son de moderada a ligeramente curvos. El protocono es elongado y se encuentra separado del protofofo a todo lo largo de la altura de la corona. Las fosetas se encuentran de moderada a fuertemente plegadas, el pliprotolofo y plihipostilo usualmente desarrollan plicaciones secundarias. El plicaballín se encuentra fuertemente desarrollado, es bífido en los premolares y simple en los molares. El surco hipoconal se encuentra ampliamente abierto y es persistente cerca de la base del diente (Figura 8).

En los molariformes inferiores el metacónido y metastílido presentan bordes que varían de redondeados a angulares, se encuentran ampliamente separados cerca de la base del diente. El complejo metacónido-metastílido está expandido. El plicaballínido es rudimentario en las poblaciones barstovianas y de moderada a bien desarrollado en las clarendonianas. El protostílido se encuentra fuertemente desarrollado. El istmo generalmente presenta plicaciones sobre los bordes anterior y posterior. El ectofléxido es poco profundo en los premolares y profundo en los molares (Figura 9).

Discusión.- Edwards (1982) describió originalmente a *Hipparion trampasense* del Clarendoniano Tardío de California. Posteriormente, MacFadden (1984a) revisó la muestra topotípica y con base en la presencia de protoconos de configuración elongada, cónidos, estílicos e hipoconúlidos expandidos, plicaballínido fuertemente desarrollado y fosetas moderadamente plegadas, la transfirió al Género *Neohipparion*.

Bravo-Cuevas (2000, p. 125-127) describió del Barstoviano de Oaxaca un conjunto de molariformes superiores e inferiores aislados, estrechamente cercanos en configuración dental y parámetros métricos a *Neohipparion trampasense*. Sin embargo, consideró que el tamaño de muestra disponible era insuficiente para precisar su identidad específica y expresó su asignación taxonómica formal como *N. aff. trampasense*.

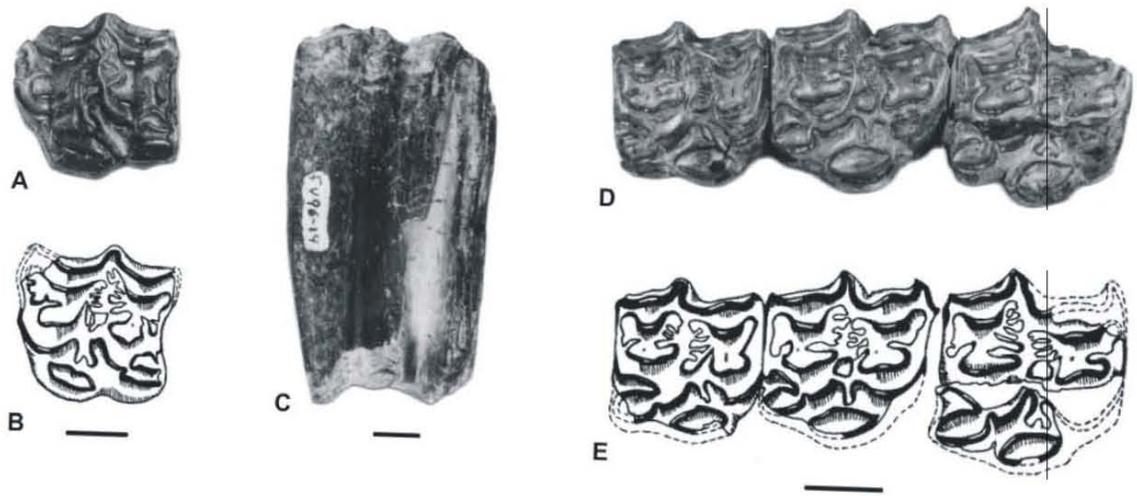


Figura 8. Material de la dentadura superior perteneciente a *Neohipparion trampasense* de la Fauna Nejapa, parte más tardía del Barstoviano Temprano de Oaxaca, Sureste de México. FV96-14, P4I: A, vista oclusal, B, representación esquemática de la vista oclusal, C, vista externa; FV88-669, serie dental compuesta derecha con P3-M1: D, vista oclusal, E, representación esquemática de la vista oclusal. Barras de escala 1.5 cm

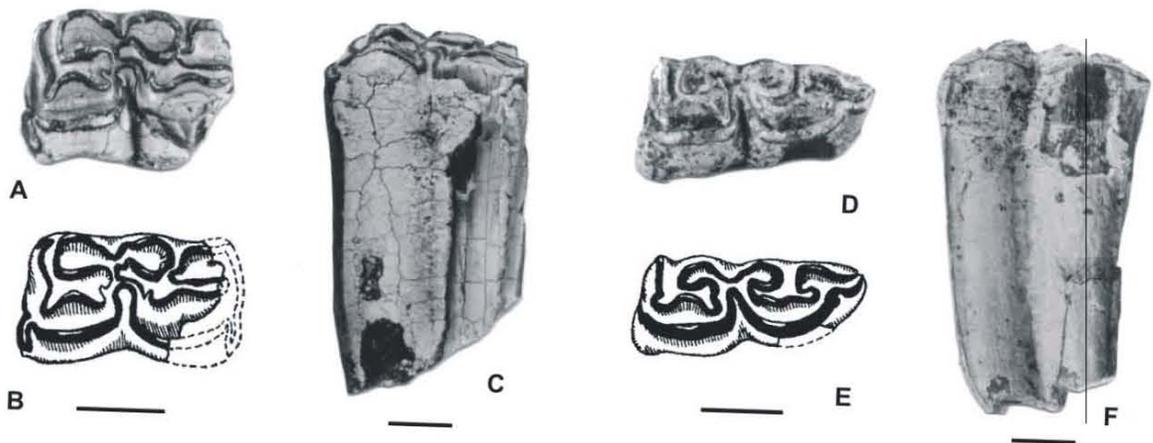


Figura 9. Material de la dentadura inferior perteneciente a *Neohipparion trampasense* de la Fauna Nejapa, parte más tardía del Barstoviano Temprano de Oaxaca, Sureste de México. FV97-24.3, p4I: A, vista oclusal, B, representación esquemática de la vista oclusal, C, vista externa; FV94-199E2, m2I: D, vista oclusal, E, representación esquemática de la vista oclusal, F, vista externa. Barras de escala 2.5 cm.

Este material se revisó y comparó con la colección de *N. trampasense* del Clarendoniano Tardío de Florida (Localidad Love Bone Bed, Formación Alachua). El trabajo reveló que ambas

poblaciones son estrechamente cercanas en la morfología del patrón oclusal. La única diferencia notable es que los molariformes inferiores de la muestra clarendoniana presentan un plicaballínido fuertemente desarrollado, mientras que en el conjunto barstoviano se presenta como una somera inflexión en el borde posterior del ectofléxido (v.gr. FV88-631, FV92-149.5, FV97-31.2, FV97-31.4 y FV94-40). Esta variación en el grado de desarrollo del plicaballínido refleja objetivamente la presencia de una cronoclina, en la cual la población barstoviana mesoamericana, se encuentra en la parte inicial de una serie de transformación morfológica que conduce a la condición derivada que se observa en los elementos clarendonianos norteamericanos.

La evaluación adicional del conjunto dental oaxaqueño y comparación con material de otras localidades norteamericanas de la Planicie Costera del Golfo, establecen objetivamente que se trata de una población primitiva de *Neohipparion trampasense*.

En Norteamérica *N. trampasense* se conoce del Clarendoniano al Hemphilliano Temprano (MacFadden, 1984a; Hulbert, 1987). El reconocimiento de esta especie en el Barstoviano Medio de Oaxaca extiende significativamente su alcance geocronológico, lo cual confiere al linaje una amplia duración (ca. 5 Ma), semejante a la que se registra en *Cormohipparion plicatile* y *C. ingenuum* (Hulbert, 1993). Aunado a esto, el registro oaxaqueño es el más antiguo del Género *Neohipparion*, dado que, previo a este estudio su dato de primera aparición corresponde al de *N. affine* del Barstoviano Tardío de las Grandes Planicies (MacFadden, 1984a, 1998). Esto conduce a reinterpretar el tiempo y lugar donde ocurrió la diferenciación de una parte de los hiparionines. La información disponible sugiere que sucedió más tempranamente y en regiones tropicales de Mesoamérica.

Desde un punto de vista biogeográfico, la población oaxaqueña extiende el alcance de distribución de *N. trampasense* desde las Grandes Planicies hasta el Sureste de México.

Neohipparion eurystyle Cope, 1893

Hipparion rectidens (Cope, 1886) Osborn, 1918: 199 (= *Neohipparion rectidens*).

Neohipparion floresii Stirton, 1955: 886-902.

Neohipparion arellanoi Stirton, 1955: 886-902.

Neohipparion otomii Mooser, 1960: 376-388.

Neohipparion monias Mooser, 1964: 393-396.

Figuras 10-11

Material referido.- El conjunto de ejemplares dentales de la Fauna Rancho El Ocote, Hemphilliano de Guanajuato, albergados en la Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM; el material del Hemphilliano de Hidalgo que forma parte de la colección de referencia del Museo de Paleontología, UAEH; las ilustraciones del paratipo de *Neohipparion monias* y lectotipo de *N. otomii* (MacFadden, 1984a, Figs. 82 y 84, p. 110-111); asimismo, del holotipo de *Hippotherium rectidens* (Cope, 1886, Fig. 164, p. 199). Fauna Local Rancho El Ocote: IGM-5443 (antes IGCU-2829), M3D; IGM-5428 (antes IGCU-866), P4; IGM-5400 (antes IGCU-220), P4/M1D; IGM-5402 (antes IGCU-247), M1I; IGM-5458 (antes IGCU-3165), M3D; IGM-5412 (antes IGCU-577), P2D; IGM-5462 (antes IGCU-3277), P4; IGM-5461 (antes IGCU-3172), P3I; IGM-5460 (antes IGCU-3171), M3I; IGM-5406 (antes IGCU-437), M1D; IGM-5551 (antes IGCU-3366), M2I; IGM-5561 (antes IGCU-3564), M1D; IGM-5427 (antes IGCU-856), P3D; IGM-5430 (antes IGCU-995), P4I; IGM-5449 (antes IGCU-3000), M1I; IGM-5411 (antes IGCU-564), M3I; IGM-5421 (antes IGCU-814), M3D; TMM 41685-79 (=F.O. 887 de Mooser, 1964), M1D; TMM 41685-78 (=F.O. 886 de Mooser, 1964), M2D; IGCU-855, p4I; IGCU-583, p4D; IGCU-3167, p2D; IGCU-955, p2D; IGCU-533, m2I; IGCU-2707, m1D; IGCU-830, m2D; IGCU-851, m2I; IGCU-813, p4D; IGCU-580, p2I; IGCU-439, m3; IGCU-336, p4/m1I; IGCU-2837, m2I; IGCU-510, m2D; IGCU-589, p2D; IGCU-306, m1/2I; IGCU-827, p3D; IGCU-826, m3I; IGCU-2715, m1/2D; IGCU-3153, m2I; IGCU-436, m2D; IGCU-3160, m1D; IGCU-503, p4D; IGCU-3155, m1D; IGCU-3145, p2I; IGCU-2717, m3I; IGCU-2745, p4/m1D; IGCU-2932, m3?D; IGCU-2720, m2D; IGCU-2754, m1D; IGCU-825, m3I; IGCU-2836, p3I; IGCU-3143, p2D; IGCU-3144, p2I; IGCU-2882, m3D; IGCU-3373, m1/2D; IGCU-2708, m3D; IGCU-2771, p2D; IGCU-3096, m1I; IGCU-2694, m2I; TMM 41685-47 (=MSU 11378 =F.O. 10 de Mooser, 1960), serie dental derecha con p2-m3. Fauna Local Tehuichila: AMNH-8346, P3/4D; IGM-6590, M1D; UAHMP-204, M3D; UAHMP-206, p3D.

Alcance geocronológico.- ?Clarendoniano Tardío-Hemphilliano (ca. 10 – 5 Ma).

Distribución geográfica.- ?Clarendoniano Tardío-Hemphilliano de California, Hemphilliano de Nebraska, Hemphilliano Tardío de Florida, Estados Unidos (MacFadden, 1984a); Hemphilliano Tardío de Chihuahua, Norte de México (Lance, 1950) y Hemphilliano Tardío de Guanajuato e Hidalgo, Centro de México (Carranza-Castañeda, 1989; Carranza-Castañeda y Espinosa-Arrubarrena, 1994).

Descripción.- Elementos dentales extremadamente hipsodontes (AC de 65 a 71 mm). Los molariformes superiores son ligeramente curvos a rectos. El protocono se encuentra fuertemente elongado anteroposteriormente con los bordes anterior y posterior angulares, aislado del protocono a todo lo largo de la altura de la corona. El parastilo y mesostilo están expandidos anteroposteriormente y aplanados mediolateralmente. Las fosetas se encuentran de moderada a fuertemente plegadas hasta un grado de desgaste moderado. El plicaballín se encuentra bien desarrollado y frecuentemente desarrolla múltiples plicaciones. El surco hipoconal generalmente permanece abierto hasta las últimas fases de desgaste (Figura 10).

El patrón oclusal de los molariformes inferiores se caracteriza por presentar un metacónido y metastílido ampliamente separados, entocónidos e hipoconúlidos elongados, así como istmo prominente frecuentemente plegado. El plicaballínido se encuentra fuertemente desarrollado y a menudo desarrolla plicaciones secundarias. El ectofléxido es poco profundo sobre los premolares y molares (Figura 11).

Discusión.- La historia taxonómica de *Neohipparion eurystyle* es compleja. Desde su descripción original y durante aproximadamente un siglo se reconoció con diferentes nombres no válidos y condujo a establecer especies nominales definidas desde un punto de vista estrictamente tipologista (v.gr. Mooser, 1960, 1964).

Cope (1886) describió a *Hipotherium rectidens* de la región de Zacualtipán en el Estado de Hidalgo. Gidley (1907) revisó el holotipo (AMNH-8346) de esta especie y con base en el grado de hipsodoncia, configuración del protocono y grado de complicación de las fosetas la transfirió al Género *Neohipparion*. Osborn (1918) refirió el taxón hidalguense a *Hipparion rectidens* y posteriormente Stirton (1940), basándose en los argumentos de Gidley (1907) lo designó con la combinación *Neohipparion rectidens*.

Stirton (1955) reconoció a *Neohipparion floresi* y *N. arellanoi* de la Fauna Yepómera de Chihuahua, mientras que Mooser (1960, 1964) distinguió a *N. otomii* y *N. monias* de la Fauna Rancho El Ocote de Guanajuato. La definición taxonómica de cada una de estas especies, se fundamentó en aparentes diferencias observadas en ciertos rasgos dentales (v.gr. altura de la corona, configuración del protocono y grado de desarrollo del plicaballínido), sin tomar en consideración variación ontogenética e intraespecífica.

La información disponible indicaba la presencia de al menos cinco especies diferentes del Género *Neohipparion* en el Hemphilliano de México. Sin embargo, Ferrusquía-Villafranca y

Carranza-Castañeda (1979) realizaron una revisión taxonómica de las especies hasta ese momento descritas en el país y reconocieron que pertenecían a *N. floresi*, sinónimo *junior* de *N. eurystyle* (MacFadden, 1984a).

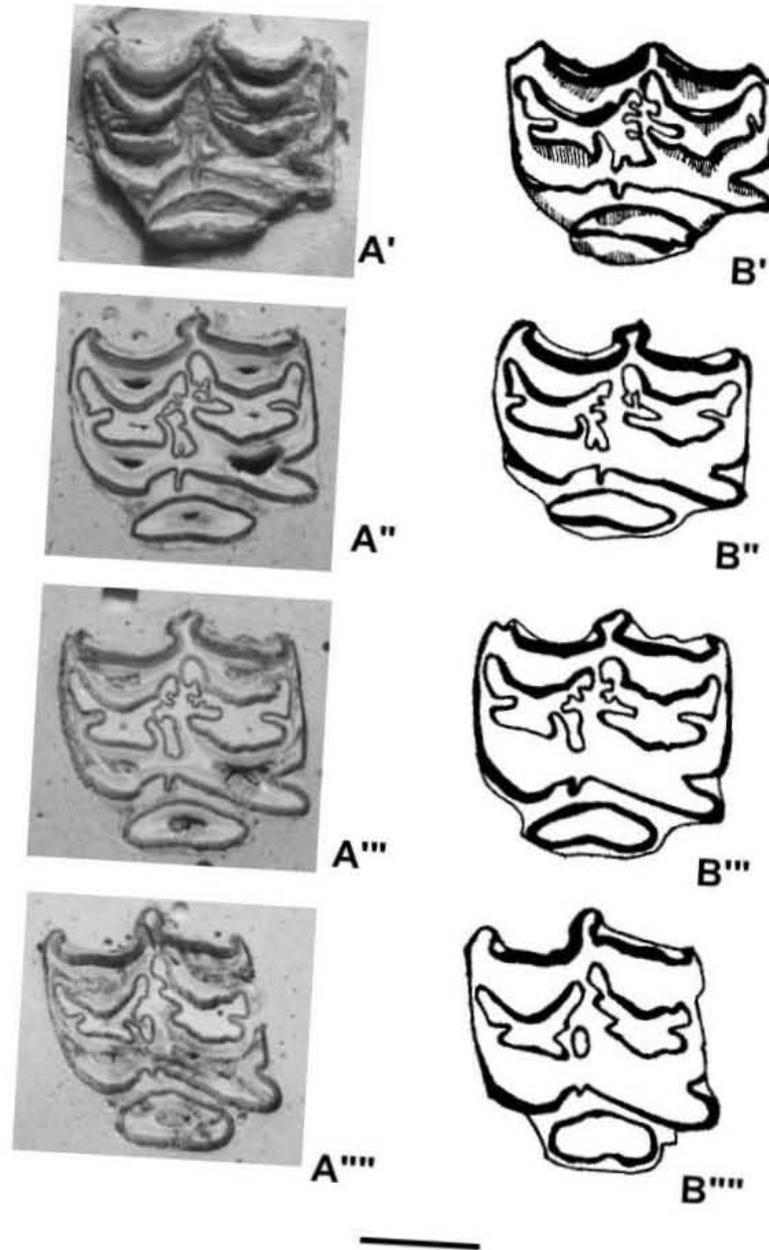


Figura 10. Material de la dentadura superior perteneciente a *Neohipparion eurystyle*, Fauna Rancho El Ocote, Hemphilliano de Guanajuato, Centro de México. IGM-5449 (antes IGCU-3000), MII: A'. vista oclusal en estado de desgaste ligero, A." vista oclusal en estado de desgaste submoderado, A.'" vista oclusal en estado de desgaste moderado, A.''' vista oclusal en estado de desgaste avanzado; B' – B.''' *idem*, representaciones esquemáticas. Barra de escala 1cm.

MacFadden (1984a, p. 175-176) mantuvo a *Hipotherium rectidens* como un *nomen dubium*, argumentando que el tamaño de muestra disponible impedía determinar la afinidad exacta de este taxón. Sin embargo, reconoció que ciertos caracteres, como el protocono elongado y los bordes del esmalte de las fosetas moderadamente plegados, sugerían una forma estrechamente cercana a *Neohipparion*.

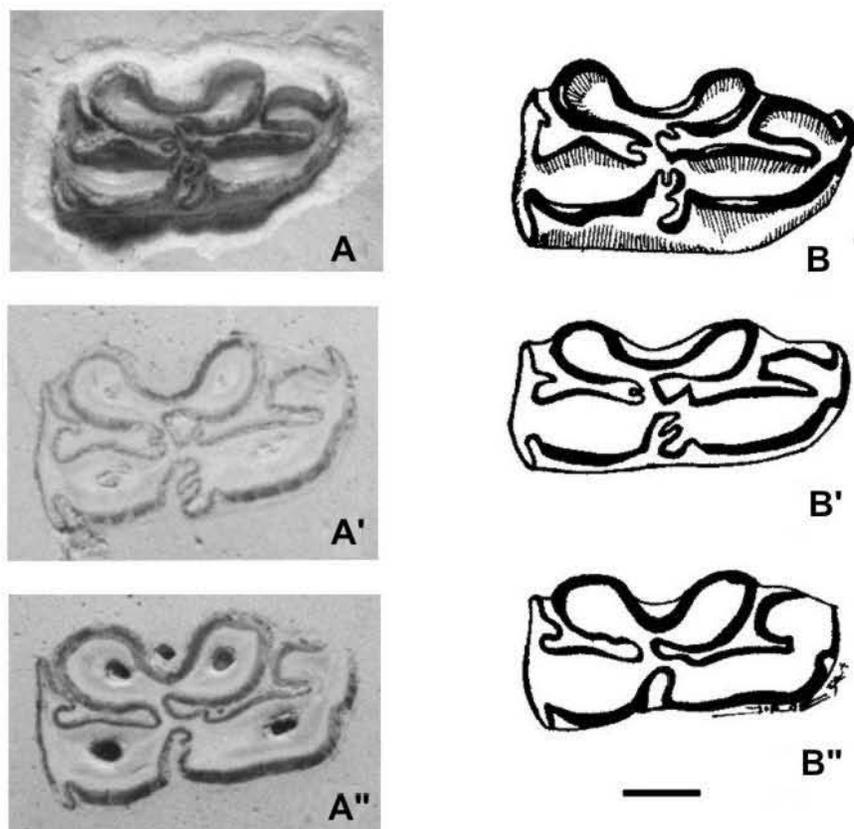


Figura 11. Material de la dentadura inferior perteneciente a *Neohipparion eurystyle*, Fauna Rancho El Ocote, Hemphilliano de Guanajuato, Centro de México. IGCU-3096, mII: A. vista oclusal en estado de desgaste ligero, A. ' vista oclusal en estado de desgaste moderado, A." vista oclusal en estado de desgaste avanzado; B' – B." *idem*, representaciones esquemáticas. Barra de escala 0.5 cm.

Carranza-Castañeda y Espinosa-Arrubarrena (1994) compararon el holotipo de *H. rectidens* con la extensa muestra dental de *N. eurystyle* del Hemphilliano de Guanajuato. El análisis mostró que el patrón oclusal del molariforme hidalguense era muy semejante a los elementos de *N. eurystyle*, en la forma y tamaño del protocono, desarrollo del pliprotocónulo, configuración del plicaballín, forma del hipocono, grado de curvatura y altura de la corona. Con

base en la evidencia disponible, establecieron que el nombre *H. rectidens* (= *N. rectidens*) debería invalidarse, favoreciendo el uso de *N. eurystyle* como sinónimo senior de este taxón.

Dada la información disponible y la interpretación que se ha hecho de ella, se considera que *N. eurystyle* es la única especie del género que se conoce hasta ahora del Hemphilliano de México. En la región mesoamericana el registro procede de localidades en los estados de Guanajuato e Hidalgo, lo cual extiende su rango de distribución geográfica desde las Grandes Planicies hasta el Centro de México.

Género *Nannippus* Matthew, 1926

Nannipus minor Sellards, 1916

Nannippus aztecus Mooser, 1968: 1, 7-12.

? *Nannipus hesperides* Mooser, 1968: 1, 10-12.

Figura 12-13

Material referido.- El material albergado en la Colección de referencia del Museo de Paleontología, Centro de Investigaciones Biológicas, UAEH; asimismo, ilustraciones de una parte del material conocido del Hemphilliano de Guanajuato (Mooser, 1968, figs. 9-12, p. 8-9; MacFadden, 1984a, fig. 94, p. 125). Fauna local Rancho el Ocote: UAHMP-31, fragmento mandibular derecho con p2-p4; TMM 41685-80 (= holotipo de *N. aztecus* = MSU 11125), serie compuesta dental derecha ligeramente desgastada; TMM 41685-81 (= MSU 11126), serie dental derecha completa fuertemente desgastada.

Alcance geocronológico.- Clarendoniano Tardío-Hemphilliano Tardío (10 – 6 Ma)

Distribución geográfica.- Clarendoniano Tardío al Hemphilliano Temprano de Florida, Hemphilliano Tardío de Texas, Estados Unidos (MacFadden, 1984a); Hemphilliano Tardío de Chihuahua, Norte de México (Lance, 1950); Hemphilliano Tardío del Estado de Guanajuato, Centro de México (Carranza-Castañeda, 1989).

Descripción.- Elementos dentales moderadamente hipsodontes (AC de 37 a 45 mm). Los molariformes superiores son ligeramente curvos en el plano transversal. El protocono es pequeño y presenta una configuración que varía de redondeada a ovoidal con los bordes redondeados. El P2 presenta un anterostilo marcadamente reducido. Los bordes de las fosetas se encuentran moderadamente plegados hasta un grado de desgaste moderado. El plicaballín es simple y está pobremente desarrollado (Figura 12).

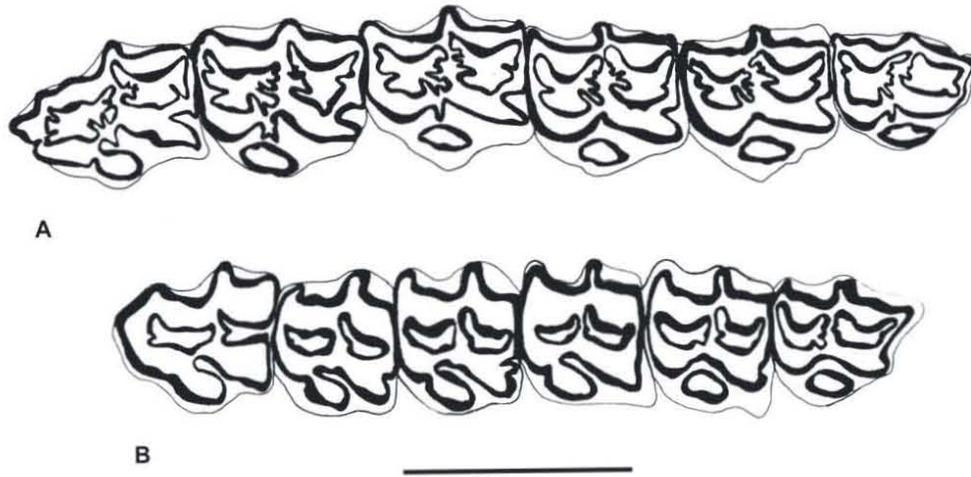


Figura 12. Representaciones esquemáticas de la vista oclusal de ejemplares pertenecientes a *Nannipus minor* de la Fauna Rancho El Ocote, Hemphilliano de Guanajuato, Centro de México. A. TMM 41685-80 (= holotipo de *Nannipus aztecus* = MSU 11125) serie dental derecha (negativo) ligeramente desgastada con P2-M3, B. TMM 41685-81 (=MSU 11126) serie dental derecha (negativo) moderadamente desgastada con P2-M3. Barra de escala 5 cm (Modificado de MacFadden, 1984a).

Los molariformes inferiores son ligeramente curvos en el plano transverso y relativamente curvos anteroposteriormente. El p2 presenta un paracónido pequeño. Los bordes del esmalte son simples. El protostílido se encuentra moderadamente desarrollado y tiende a ser persistente hasta las últimas fases de desgaste. El plicaballínido es simple, rudimentario a moderadamente desarrollado. El ectofléxido es moderadamente profundo y sólo penetra parcialmente el istmo (Figura 13).

Discusión.- Lance (1950) describió un conjunto de elementos dentales y metapodiales que asignó a *Nannipus* cf. *minor* de la Fauna Yepómera del Hemphilliano de Chihuahua. Posteriormente, Mooser (1968) reportó a *Nannipus aztecus* y *N. hesperides* del Hemphilliano de Guanajuato, la primera se distinguió con base en la presencia de protoconos elongados comprimidos lateromedialmente, mientras que la segunda se discriminó por su mayor altura de la corona.

MacFadden (1984a) revisó la muestra de *Nannipus* del Hemphilliano de Chihuahua y Guanajuato y, reconoció que el patrón oclusal y rango de variación de los caracteres dentales de las especies previamente descritas por Lance (1950) y Mooser (1968), son prácticamente

indistinguibles de la muestra topotípica de *Nannipus minor* del Hemphilliano de Florida. Posteriormente, Carranza-Castañeda (1989) corroboró la presencia de *N. minor* en el Hemphilliano de Guanajuato, mediante el análisis de material fósil adicional recuperado de los Estratos Rancho Viejo.

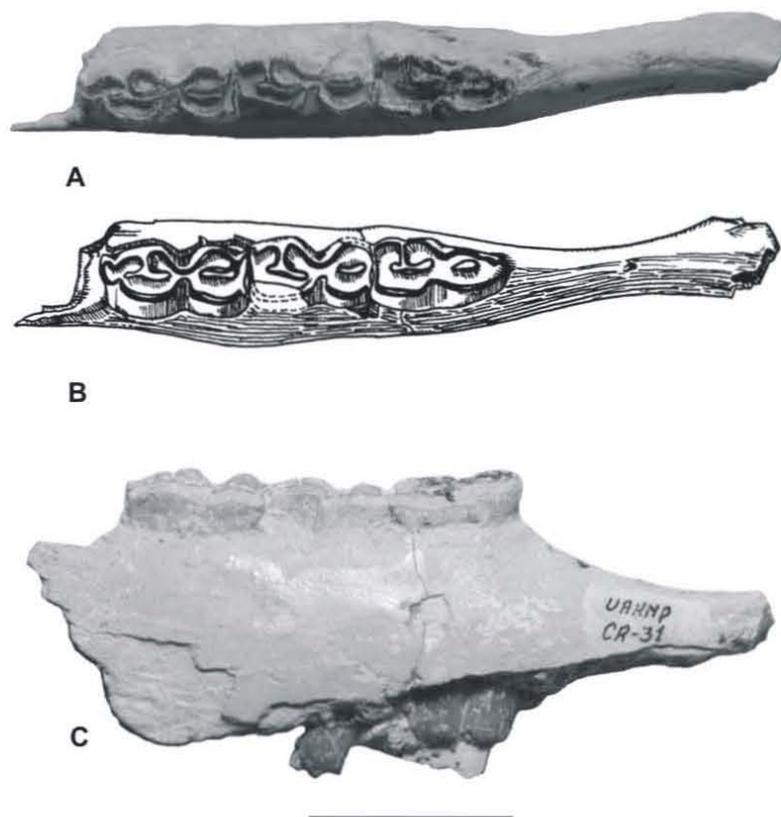


Figura 13. Material de la dentadura inferior perteneciente a *Nannipus minor* de la Fauna Rancho El Ocote, Hemphilliano de Guanajuato, Centro de México. UAHMP-CR31, fragmento mandibular derecho con p2-p4: A. vista oclusal, B. representación esquemática de la vista oclusal, C. vista externa. Barra de escala 2.5 cm.

La revisión de material dental de *Nannipus minor* de la Fauna Rancho El Ocote indica que su patrón oclusal efectivamente corresponde a dicha especie, la superficie oclusal extremadamente pequeña de los ejemplares, protoconos de configuración ovoidal, protostílido bien desarrollado y ectoflécido moderadamente profundo corroboran esta asignación (MacFadden, 1984a).

La presencia de *N. minor* en el Hemphilliano de Guanajuato permite establecer su continuidad geográfica desde la Planicie Costera del Golfo en Florida hasta el Centro de México y es el registro más austral de todo el Subcontinente Norteamericano.

Nannippus peninsulatus (Cope) 1885

Hipotherium montezuma Leidy, 1882(1883) Osborn, 1918: 197 (= *Hipparion montezuma*)

Nannipus montezuma Leidy, 1882(1883)

Hipotherium peninsulatum Cope, 1885: 1208-1209. Osborn, 1918: 198 (= *Hipparion peninsulatum*).

Figura 14

Material referido.- Las ilustraciones del holotipo de *Hipotherium montezuma* (Osborn, 1918, Fig. 162, p. 198; MacFadden, 1984a, Fig. 106, p. 137) y del material de *Nannipus peninsulatus* del Hemphilliano de Hidalgo (MacFadden, 1984a, fig. 106, p.137; Carranza-Castañeda y Espinosa-Arrubarrena, 1994, Figs. 5-6, p. 188 y 190). Fauna Local Tehuichila: USNM-3304 (= holotipo de *Hipotherium montezuma*), P3/4D; AMNH-8345 (= holotipo de *H. peninsulatum*), M1/2D; IGM-6596, P4I; IGM-6590, M1D.

Alcance geocronológico.- Blancano (4 – 1.9 Ma).

Distribución geográfica.- Blancano Tardío de Nebraska, Arizona, Texas y Florida, Estados Unidos (MacFadden, 1984a); Hemphilliano Tardío-Blancano del Estado de Hidalgo, Centro de México (Carranza-Castañeda y Espinosa-Arrubarrena, 1994); Blancano de Michoacán, Occidente de México (Arellano y Azcón, 1949), Blancano Temprano del Estado de Guanajuato, Centro de México (Carranza-Castañeda, 1989); Blancano del Estado de Chihuahua, Norte de México (Lance, 1950).

Descripción.- Elementos dentales fuertemente hipsodontes (AC de 55 a 66 mm). Los molariformes superiores son moderada a ligeramente curvos. El protocono se encuentra separado del protofofo, tiene una configuración que varía de ovoidal a elongada con los bordes redondeados o angulares. El anterostilo se encuentra pobremente desarrollado. Los bordes internos de las fosetas se encuentran de moderada a fuertemente plegados, el plihipostilo y pliprotolofo están bien desarrollados. El plicaballín es simple, rudimentario o ausente. El surco hipoconal se cierra en un grado de desgaste moderado (Figura 14).

En los molariformes inferiores el metacónido y metastílido se encuentran ampliamente separados, con los bordes redondeados. El complejo metacónido-metastílido está expandido. El patrón del esmalte es simple. El plicaballínido es simple, rudimentario o ausente. El ectofléxido es moderadamente profundo en los premolares y muy profundo en los molares.

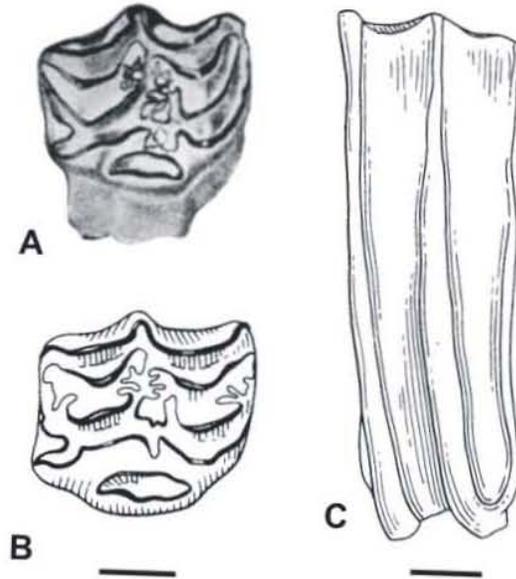


Figura 14. Material de la dentadura superior perteneciente a *Nannipus peninsulatus* de la Fauna Tehuichila, Blancano del Estado de Hidalgo, Centro de México. USNM-3304 (= holotipo de *Nannipus montezuma*), molariforme superior derecho: A. vista oclusal; AMNH 8345 (= holotipo de *Nannipus peninsulatus*): B. representación esquemática de la vista oclusal, C. representación esquemática de la vista externa. Barra de escala 2 cm (A modificado de Carranza-Castañeda y Espinosa-Arrubarrena, 1994; B-C modificado de MacFadden, 1984a).

Discusión.- Leidy [1882(1883)] describió a *Hippotherium montezuma* del área Zacualtipán en el Estado de Hidalgo. Posteriormente, Cope (1885) caracterizó a *Hippotherium peninsulatum* de la misma región hidalguense.

Los ejemplares de *H. montezuma* e *H. peninsulatum* fueron revisados por diversos investigadores, que en términos generales transfirieron a una u otra de estas especies a los géneros *Neohipparion* y/o *Nannipus* (Gidley, 1907; Osborn, 1918; Matthew y Stirton, 1930; Stirton, 1940; Ferrusquía-Villafranca y Carranza-Castañeda, 1979).

MacFadden (1984a) en su estudio taxonómico exhaustivo de los hiparionines de Norteamérica, mantuvo a *Hippotherium montezuma* como un *nomen dubium*, argumentando que

la evidencia disponible no podía utilizarse objetivamente para establecer la afinidad exacta de este ejemplar. Asimismo, detectó que el holotipo de *H. peninsulatum* es morfológicamente indistinguible de *Nannipus peninsulatus*, lo cual condujo a sinonimizar estos nombres.

Una vez que se estableció la posición taxonómica formal de *Nannipus peninsulatus*, Carranza-Castañeda (1991) reportó la presencia de numerosos elementos dentales pertenecientes a este especie, recuperados de diversas localidades del Blancano de Guanajuato.

Carranza-Castañeda y Espinosa-Arrubarrena (1994) reconocieron que el holotipo de *Hippotherium montezuma* y un molariforme superior aislado (IGM.6590) recuperado también de la región de Zacualtipán en el Estado de Hidalgo, presentan una altura de la corona, superficie oclusal y configuración protoconal estrechamente cercanas a *Nannipus*. Con base en esto, consideraron como un taxón válido a la especie descrita por Leidy [1882(1883)], la cual denominaron con la nueva combinación *Nannipus montezuma*. Sin embargo, cuando se compara este material con las poblaciones de *Nannipus peninsulatus* de Hidalgo y Guanajuato se establecen los siguientes hechos: (1) el patrón oclusal y parámetros métricos de *N. montezuma* son equivalentes a los de *N. peninsulatus*, (2) no se reconoce ningún carácter autapomórfico que permita distinguir objetivamente a *N. montezuma* de *N. peninsulatus*, (3) la supuesta morfología peculiar del holotipo de *N. montezuma* se explica aduciendo a variación ontogenética (como previamente lo habían detectado Carranza-Castañeda y Espinosa-Arrubarrena, 1994, p. 189). Con base en esta evidencia, se establece que *N. montezuma* es un sinónimo *senior* de *N. peninsulatus* (MacFadden, 1998).

Dada la información disponible y la interpretación de la misma, se establece que *Nannipus peninsulatus* es la única especie del género que se tiene registrada hasta ahora en el Blancano de Guanajuato e Hidalgo. Estas poblaciones son la evidencia más austral y determinan su rango de distribución desde las Grandes Planicies hasta el Centro de México.

Género *Cormohipparion* Skinner y MacFadden, 1977

Cormohipparion sp.

Figura 15

Gen. n. descr. aff *Cormohipparion* species non descripta Ferrusquía-Villafranca, 1990a: 124-129.

Material referido.- La muestra dental recuperada de los estratos correspondientes a la Formación Ixtapa, parte más tardía del Barstoviano Temprano de Chiapas. Fauna Local Ixtapa:

IGM-4576 (formalmente AMNH-56696), p4D; IGM-4577 (formalmente AMNH-56692), I1 e I3 derechos.

Alcance geocronológico.- Parte más tardía del Barstoviano Temprano (ca. 16 – 14 Ma)

Distribución geográfica.- Parte más tardía del Barstoviano Temprano del Estado de Chiapas, Sureste de México (Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

Descripción.- El único molariforme inferior que se conoce, se caracteriza por presentar un metacónido y metastílido expandidos, complejo metacónido-metastílido ampliamente separado, fléxidos e istmo fuertemente plegados y entocónido significativamente más grande que el hipoconúlido y claramente separado de éste último.

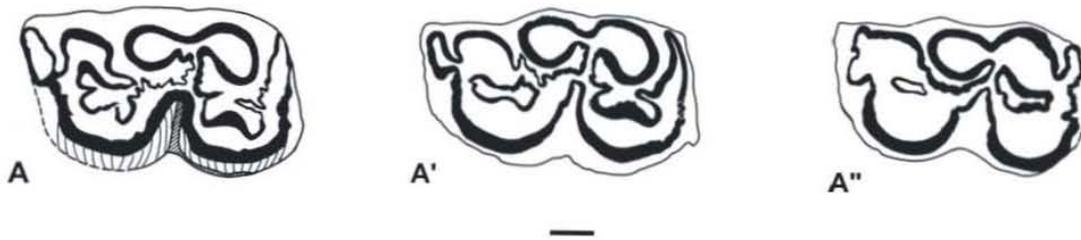


Figura 15. Representaciones esquemáticas del material referido a *Cormohipparion* sp. de la Fauna Ixtapa, parte más tardía del Barstoviano Temprano de Chiapas, Sureste de México. IGM-4576 (formalmente AMNH-56696), p4D: A. vista oclusal en un estado de desgaste ligero, A.' vista oclusal en un estado de desgaste moderado, A." vista oclusal en un estado de desgaste avanzado (anterior derecha, lingual superior). Barra de escala 1 cm (modificado de Ferrusquía-Villafranca, 1990a).

Discusión.- Ferrusquía-Villafranca (1990a) determinó la identidad taxonómica del hiparionine de Ixtapa con base en el ejemplar diagnóstico IGM-4576, el cual consideró un taxón no descrito estrechamente cercano en morfología a *Cormohipparion*. Este elemento se revisó y se detectó que su patrón oclusal presenta los caracteres diagnósticos de la dentadura inferior de *Cormohipparion*, los cuales incluyen metacónido y metastílido ampliamente separados, protostílido bien desarrollado, así como paralóflido, istmo y entofléxido fuertemente plegados (MacFadden, 1984a; Hulbert, 1988a).

El molariforme chiapaneco presenta un grado de complicación de los fléxidos, así como configuración y desarrollo del entocónido, semejantes a los premolares inferiores de *C. sphenodus* del Barstoviano Tardío-Clarendoniano Temprano de Nebraska y *C. ingenum* del

Clarendoniano Tardío de Florida (MacFadden, 1984a, figs. 123A y 130, p. 155 y 161; Hulbert, 1988, figs. 7-8, p. 254).

Ferrusquía-Villafranca (1990a) consideró como rasgo diagnóstico de IGM-4576, la formación de fosétidas a partir del cierre de los fléxidos en un grado de desgaste moderado a fuerte. Al revisar la colección de *C. ingenum* del Clarendoniano Tardío de Florida, se reconoció que en algunos de los molariformes inferiores fuertemente desgastados se forma una prefosétida, tal es el caso de UF32101 correspondiente a una serie dental izquierda con p2-m3, en la cual el p2, p4 y m1 presentan esta estructura. Por lo tanto, el desarrollo ocasional de fosétidas está relacionado con el desgaste diferencial al cual se sometió un elemento dental en particular, en consecuencia, la presencia de esta estructura puede explicarse objetivamente aduciendo variación ontogenética.

La información disponible conduce a considerar a IGM-4576 en el Género *Cormohipparion*; sin embargo, el escaso tamaño de muestra impide precisar su identidad específica.

En Norteamérica, *Cormohipparion* se conoce del Barstoviano al Hemphilliano Temprano (Hulbert, 1988a). El reconocimiento de este taxón de la parte más tardía del Barstoviano Temprano de Chiapas, coloca al registro como una de las ocurrencias más antiguas del género. Aunado a esto, el patrón oclusal que es semejante a las especies clarendonianas *C. sphenodus* y *C. ingenum* de las Grandes Planicies y la Planicie Costera del Golfo, sugiere que parte de la diferenciación de los hiparionines ocurrió en regiones australes del Subcontinente Norteamericano, específicamente en lo que ahora es parte del Sureste Mexicano.

Cormohipparion ingenum Leidy, 1885

Hippotherium ingenum Leidy, 1885: 33

Hippotherium plicatile Leidy, 1887:309-310. MacFadden 1984a: 170-174 (en parte)

Hipparion plicatile Osborn, 1918: 192. Webb y Perrigo 1984: 243-245 (en parte).

Figura 16

Material referido.- La muestra dental del Hemphilliano Temprano de Honduras, albergada en la Colección de Paleontología de Vertebrados, Museo de Historia Natural, Gainesville, Florida. Fauna Gracias: UF18034, dos P3/4D; UF46322, P4D; UF46324, P3I; UF46321, P3I; UF46323, P2I; UF46325, P3/4I; UF45986, M1D; UF45897, M3I; UF18127,

P3/4D; UF18125, dP3D.; UF18129, dos molariformes asociados que incluyen m1I y m2I; UF18126; dp4D; UF45899, p4D; UF46653, m2D; UF18135, m1/2D; UF45898, m2D; UF18036, fragmento mandibular izquierdo con p2-m3; UF46651, m3D; UF45900, m3D; UF46652, m2I; UF18035, conjunto de molariformes aislados que incluye dos p3I, m2I, m3I, p3/4I, dos p4I y m3D; UF18131, m3I [previamente incluido en *Calippus (Grammohippus) hondurensis*].

Alcance geocronológico.- Clarendoniano Temprano-Hemphilliano Tardío (11.5 – 6 Ma).

Distribución geográfica.- Clarendoniano Temprano-Hemphilliano Temprano de Florida, Clarendoniano Temprano de Texas, Estados Unidos; Hemphilliano Temprano de Honduras (Hulbert, 1988a).

Descripción.- Elementos dentales hipsodontes (AC ca. 50 mm). Los molariformes superiores son moderadamente curvos. El protocono es de configuración ovoidal-elongada, con el borde lingual recto a cóncavo, aislado del protolofa durante las últimas fases de desgaste y nunca se conecta al hipocono. Las fosetas están fuertemente plegadas con 5 a 7 plicaciones sobre los bordes internos, plioprotocono y plihipostilo bien desarrollados. El plicaballín es bífido en los premolares y simple en los molares. El surco hipoconal permanece abierto cerca de la base del diente (Figura 16A).

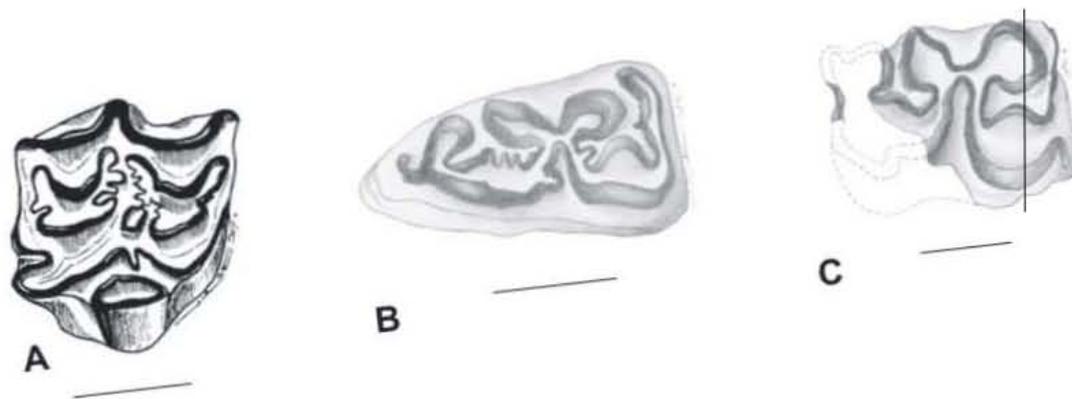


Figura 16. Representaciones esquemáticas de la vista oclusal de una parte del material de la dentadura superior (A) e inferior (B-C) perteneciente a *Cormohipparion ingenuum* de la Fauna Gracias, Hemphilliano Temprano de Honduras. A. UF18034, P4D (anterior derecha, lingual inferior); B. UF45900, m3D (anterior derecha, lingual superior); C. UF45898, m2D (anterior derecha, lingual superior). Barras de escala 2 cm (modificado de Webb y Perrigo, 1984).

En los molariformes inferiores el metacónido y metastílido presentan bordes que varían de redondeados a ovoidales, son subiguales en tamaño y se encuentran ampliamente separados cerca de la base del diente. El complejo metacónido-metastílido está expandido. El plicaballínido se

encuentra pobremente desarrollado y desaparece en un grado de desgaste moderado. El protostílido está bien desarrollado. El ectoflécido es moderadamente profundo en los premolares y profundo en los molares (Figura 16B-C)

Discusión.- Webb y Perrigo (1984) describieron del Hemphilliano Temprano de Honduras, un conjunto de aproximadamente 50 molariformes aislados con una morfología del patrón oclusal semejante a “*Hipparion*” *plicatile* de la Localidad Mixon’s Bed del Hemphilliano Temprano de Florida.

Leidy (1887) propuso a esta especie con base en un solo premolar superior aislado (AMNH 3292). Posteriormente, MacFadden (1984a) mediante la evaluación de un mayor tamaño de muestra, comentó que este taxón presenta ciertos rasgos dentales (la configuración del protocono y grado de complicación de las fosetas) que indican su afinidad con algunos de los miembros de *Neohipparion* y *Cormohipparion*. Sin embargo, en ausencia de material craneal diagnóstico asociado que permitiese precisar su identidad genérica, condujo a considerarla como un hiparionine *incertae sedis*.

Hulbert (1988a) en su estudio taxonómico sobre *Cormohipparion* e *Hipparion* del Neógeno de la Planicie Costera del Golfo, reconoció que la población hiparionine de Mixon’s Bed corresponde realmente a *Cormohipparion ingenuum*; asimismo, distinguió a *Cormohipparion plicatile* como una especie diferente de mayor tamaño, que se encuentra representada en otras localidades del Clarendoniano Tardío y Hemphilliano Temprano de Florida. De igual forma, notó que la muestra de “*Hipparion*” *plicatile* del Hemphilliano de Honduras se compara favorablemente en algunos rasgos dentales con *Cormohipparion plicatile*. Sin embargo, las dimensiones de la superficie oclusal de los ejemplares se encuentran en el rango de variación de *C. ingenuum*. Con base en esta evidencia, transfirió la población hondureña a esta última especie.

Al revisar el material de Honduras y compararlo con las poblaciones de *C. ingenuum* y *C. plicatile* de Florida, se reconoció que es similar a esta última especie en la configuración del protocono, grado de complicación de las fosetas y profundidad del ectoflécido. Por otra parte, al igual que en *C. ingenuum*, los ejemplares presentan la condición derivada correspondiente al borde lingual del protocono y configuración del entocónido; asimismo, una altura de la corona semejante que es significativamente más pequeña (en un 30%) a la de *C. plicatile*.

Si bien es cierto que *C. ingenuum* y *C. plicatile* presentan una morfología oclusal parecida (Hulbert, 1988a), la combinación de caracteres dentales y parámetros métricos de la muestra hondureña, indican objetivamente su referencia a *Cormohipparion ingenuum*. Una diferencia notable es que los molariformes inferiores de la población mesoamericana presentan un plicaballínido más desarrollado, esto evidencia un cambio clinal hacia la condición derivada entre el registro del Clarendoniano de Florida y el Hemphilliano de Honduras.

La distribución de *C. ingenuum* en Norteamérica se restringe a la región de la Planicie Costera del Golfo en Florida y en Texas (Hulbert, 1988a). En Mesoamérica esta especie solamente se conoce del Hemphilliano de Honduras, separada aproximadamente unos 3, 000 km de las poblaciones norteamericanas, lo cual coloca a este registro como el más austral. Esta gran distancia geográfica sugiere que su distribución pudo extenderse a regiones que bordean el Golfo de México; empero, hasta el momento no se conocen depósitos clarendonianos en la República Mexicana.

Cormohipparion occidentale Leidy, 1856

Cormohipparion cf. *C. occidentale*

Figura 17

Material referido.- El único elemento dental conocido del Hemphilliano Temprano de El Salvador, albergado en la Colección de Paleontología de Vertebrados del Museo de Historia Natural de Gainesville, Florida. Fauna Corinto: UF57487, P3D.

Alcance geocronológico.- Hemphilliano Temprano (6 – 9 Ma).

Distribución geográfica.- Hemphilliano Temprano de El Salvador (Webb y Perrigo, 1984).

Descripción.- Elemento dental hipsodonte (AC ca. 30 mm en un grado de desgaste moderado), ligeramente curvo. El protocono es muy elongado con los bordes anterior y posterior redondeados. Las fosetas se encuentran extremadamente plegadas, se reconocen más de 10 pliegues profundos, pliprotolofos y plihipostilos profundos. El plicaballín es bífido y se encuentra fuertemente desarrollado. El surco hipoconal se encuentra ampliamente abierto (Figura 17).

Discusión.- Webb y Perrigo (1984) describieron de la Fauna Corinto del Hemphilliano de El Salvador, un premolar superior que asignaron a *Cormohipparion* cf. *C. occidentale*. Este elemento se distingue de *C. ingenuum* del Hemphilliano de Honduras, por la mayor altura de su

corona, protocono más elongado y fosetas que se encuentran más plegadas. Estos rasgos en conjunto son semejantes a los que caracterizan a *C. occidentale* del Hemphilliano de Norteamérica templada (MacFadden, 1984a); sin embargo, el tamaño de muestra disponible no permite establecer el rango de variación existente en estos caracteres. Con base en esta limitación, se considera más objetivo establecer en la asignación taxonómica la incertidumbre planteada, la cual se expresa como *Cormohipparion* cf. *C. occidentale*.



Figura 17. Representación esquemática del material de *Cormohipparion* cf. *C. occidentale*, Fauna Corinto, Hemphilliano Temprano de El Salvador. UF57487, P3D\$ A. vista oclusal (anterior derecha, lingual inferior). Barra de escala 2 cm (Modificado de Webb y Perrigo, 1984).

La especie genotípica *C. occidentale* se conoce del Barstoviano Tardío-Hemphilliano Temprano de las Grandes Planicies, Clarendoniano-Hemphilliano Temprano de la Gran Cuenca, Columbia y California y Clarendoniano de Texas (Hulbert, 1988a). El reconocimiento de una población estrechamente cercana en morfología a esta especie, en el Hemphilliano de El Salvador, coloca a este registro junto con *C. ingenuum* del Hemphilliano de Honduras, como los más australes del género en América. Asimismo, permiten establecer la continuidad geográfica de *Cormohipparion* desde las Grandes Planicies hasta Centroamérica.

Tribu Equini Gray, 1821

Género *Calippus* Matthew & Stirton, 1930

Calippus sp.

Figura 18

Material referido.- Los ejemplares dentales recuperados de la Formación El Camarón, parte más tardía del Barstoviano Temprano de Oaxaca. Fauna Nejapa: FV94-232.3 P4; FV96-60 M1; FV92-137.1 M1I; FV97-67A, P4/M1I; FV92-137.3, M3I.

Alcance geocronológico.- Barstoviano Medio-Hemphilliano Tardío (ca. 15 – 14 Ma).

Distribución geográfica.- Parte más tardía del Barstoviano Temprano de la región occidental del Istmo de Tehuantepec, Estado de Oaxaca, Sureste de México.

Descripción.- Elementos dentales subhypsodontes a mesodontes (AC ca. 40 mm), con una cobertura de cemento moderada. Los molariformes superiores son moderadamente curvos a rectos. El protocono tiene una configuración que varía de ovoidal-elongada a elongada y se une al protolofo durante las primeras fases de desgaste. Las fosetas son simples con plicaciones que desaparecen en un grado de desgaste moderado o cerca de la base del diente. El plicaballín es simple, se encuentra más desarrollado en los premolares que en los molares. El surco hipoconal se cierra en un grado de desgaste moderado (Figura 18).

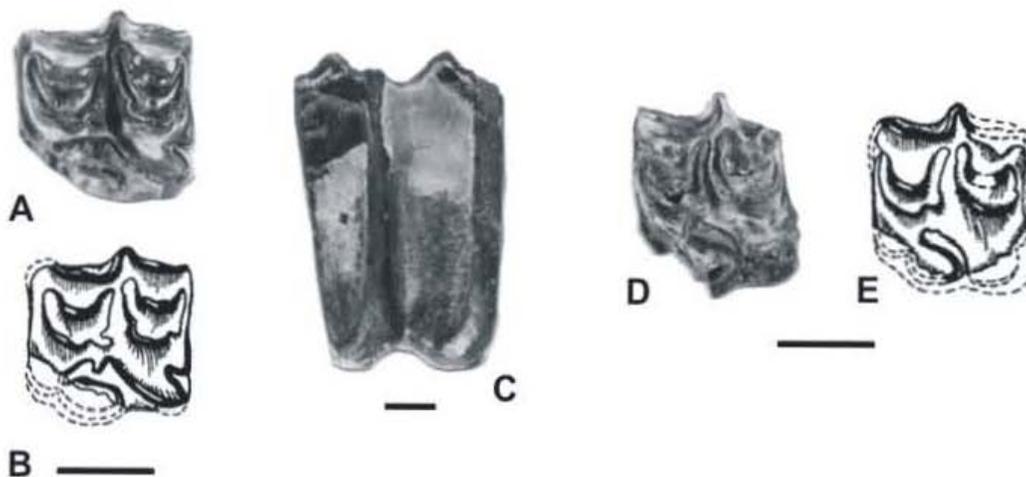


Figura 18. Material de la dentadura superior referido a *Calippus* sp. de la fauna Nejapa, parte más tardía del Barstoviano temprano de Oaxaca, Sureste de México. FV94-232.2, P4I: A. vista oclusal, B. representación esquemática de la vista oclusal, C. vista externa; FV96-60, M1I: D. vista oclusal, E. representación esquemática de la vista oclusal. Barras de escala A,B, D, E 1 cm en C 3.5 cm.

Discusión.- Bravo-Cuevas (2000) describió de la Fauna Nejapa del Barstoviano Medio de Oaxaca, un conjunto de molariformes superiores subhypsodontes que incluyó en *Calippus*. Asimismo, argumentó que la evidencia disponible permitía establecer confiablemente su asignación taxonómica a nivel de género

La revisión de esta muestra dental y material adicional recuperado de la misma región Oaxaqueña (FV97-67A y FV92-137.3), permitió corroborar la identidad genérica previamente establecida. El patrón oclusal de estos elementos corresponde al de *Calippus* en lo que respecta al grado de curvatura, desarrollo de los estilos, complicación de las fosetas, tiempo de cierre del surco hipoconal y grado de desarrollo del plicaballín. Aunado a esto, la altura de la corona que se estima en este conjunto es del 25% al 30% más pequeña en comparación al valor promedio que se conoce de cualquiera de las especies incluidas en el género (Hulbert, 1988b); sin embargo, establecer la presencia de un taxón diferente con base únicamente en este rasgo es poco objetivo.

La condición subhypsodonte que se reconoce en la población oaxaqueña, sugiere que las formas primitivas de *Calippus* a partir de las cuales se diferenciaron los linajes más avanzados, se caracterizaron por presentar una talla pequeña semejante a la de algunos merychipines. El incremento de tamaño en los grupos más hipsodontes no fue muy significativo, dado que, su historia evolutiva indica una tendencia hacia el enanismo (Romer, 1949; MacFadden, 1987; Hulbert, 1988b).

Las especies incluidas en *Calippus* presentan un alcance geocronológico que va del Barstoviano Tardío al Hemphilliano Temprano. Por lo tanto, el reconocimiento de una población calipine en estratos más antiguos de la parte más tardía del Barstoviano Temprano, conduce a postular que la diferenciación de este grupo de équidos ocurrió a principios del Barstoviano, como previamente sugirió Hulbert (1988b, p. 255). El registro oaxaqueño apoya sustancialmente este argumento y evidencia que parte del proceso evolutivo sucedió en regiones tropicales de Mesoamérica.

Desde un punto de vista biogeográfico, la población oaxaqueña posibilita extender la distribución de *Calippus* durante el Barstoviano, desde las Grandes Planicies hasta el Sureste de México. Posteriormente, estuvo ampliamente representado en una buena parte de la región mesoamericana, como lo testifican los registros conocidos del Hemphilliano del Centro de México y Centroamérica.

Subgénero *Calippus* (*Grammohippus*) Hulbert, 1988b
Calippus (*Grammohippus*) *hondurensis* (Olson & McGrew), 1941

Protohippus castilli (Cope, 1885) Osborn, 1918: 141

Calippus (*Grammohippus*) *castilli* Carranza-Castañeda & Espinosa-Arrubarrena, 1994: 185

Pliohippus hondurensis Olson & McGrew, 1941: 1232-1235; Webb & Perrigo, 1984: 245, 247-249 (en parte).

Figuras 19 - 20

Material referido.- La muestra dental de la Fauna Tehuichila, Hemphilliano del Estado de Hidalgo, albergada en la colección del Museo de Paleontología de la UAEH y de la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM; los ejemplares de la Fauna Gracias, Hemphilliano de Honduras, alojados en la Colección de Paleontología de Vertebrados del Museo de Historia Natural de Gainesville, Florida. Asimismo, las ilustraciones de la muestra topotípica hondureña, albergada en el Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois (Olson y McGrew, 1941, lámina 1, figuras A-D; lámina 2, figuras A-D, F y G; p. 1232-1233). Fauna Tehuichila: UAHMP-197, P4/M1D; UAHMP-205, M1I; UAHMP-203, M3I; UAHMP-201, P4/M1D; IGM-6563, P4D; IGM-6564, M1I; UAHMP-208, m1I; UAHMP-198, p4/m1D; UAHMP-202, p4I; UAHMP-207, m2D; UAHMP-196, m3D; IGM-6585, dp3D. Fauna Gracias: UF 92376, P3/P4I; UF 92377, P3/P4I; UF 92340, P3/P4D; UF 92358, P3/P4D; UF 92359, P4 I; UF 92360, P4 D; UF 92364, M1/2 D; UF 92357, P4 I; UF 92356, P4 I; UF 92355, P3/P4; UF 17767, M3I; UF 92354, M3I; UF 92353; M3I; UF 92352, M3I; UF 92344, P3/P4D; UF 92361, M1D; UF 92363, M1I; UF 92362, M2I; UF 92343, M3I; UF 92342, M3I; UF 92341, M3D; UF 92339, P2I; UF 17744, M3D; UF 17744, M1/2D; UF 17744, M2D; UF 92367, M3I; UF 92366, M3D; UF 92365, M3D; UF 17774, P4/M1D; UF 18010, ?M1I; UF 18010, ?M1I; UF 18010, ?M1D; UF 18010, ?M3I; UF 92351, M1/2I; UF92338, m2I; UF17782, m2I; UF92347, p3/4I; UF92348, p3/4I; UF17758, p2D; UF92334, m1D; UF17745, m2I; UF92345, m2D; UF92346, m2D; UF92327, p3D; UF92328, p4D; UF92329, p3D; UF92330, p4D; UF92331, p3D; UF92349, m3I; UF92326, serie dental derecha asociada con p2-m3D; UF92335, m3D; UF92336, m3D; UF92337, m3D; UF17768, m3D; UF92379, p4D; UF18017, p3/4I; UF92378, p3/4D; UF92350, p3/4D; UF92368, p3/4D; UF92369, p3/4D; UF92371, m2D; UF92372, m1/2D; UF92370, m3I; UF92373, p4I; UF92375, m1/2I; UF92374, p3I; UF17755, serie dental asociada

con M1-M3I; UF18018, fragmento mandibular izquierdo con p4-m2; UF18004, dos molariformes superiores aislados que incluyen P3I y M1/2D; UF17754, serie dental asociada con P3-M1D; UF18003, dos m1 aislados; S/N, fragmento mandibular derecho con m2; W.M. 1773, mandíbula con In1 y p2-m3 izquierdos; W.M. 1769 (= holotipo), cráneo parcial con P2-M3 izquierdos y P2-P4 derechos; W.M. 1771, sínfisis mandibular con la dentadura derecha completa excepto In1 y dentadura izquierda completa excepto In1 y m3; W.M. 1770, serie dental izquierda con P4-M3; W.M. 1770, par de mandíbulas con p2-m3.

Alcance geocronológico.- Hemphilliano Temprano (6 – 9 Ma).

Distribución geográfica.- Hemphilliano Temprano de Florida, Estados Unidos (Hulbert, 1988b); Hemphilliano Temprano de los estados de Guanajuato e Hidalgo, Centro de México (Hulbert, 1988b; Carranza-Castañeda, 1989; Carranza-Castañeda, 1994; Carranza-Castañeda y Espinosa-Arrubarrena, 1994); Hemphilliano Temprano de Honduras (Olson y McGrew, 1941; Webb y Perrigo, 1984; Hulbert, 1988b).

Descripción.- Équido de tamaño mediano, hipsodonte (AC *ca.* 55 mm), de hocico corto y ancho, así como incisivos dispuestos en línea recta. Los molariformes superiores son moderadamente curvos. El protocono se encuentra unido al protocono tempranamente durante las primeras fases de desgaste, es pequeño, ovoidal, con surco preprotoconal persistente y borde lingual recto. El protocono se conecta al hipocono en M1 y M2, en un estado de desgaste moderado. Los bordes de las fosetas se encuentran moderadamente plegados. El plicaballín es simple y persistente durante las primeras fases de desgaste. El surco hipoconal es poco profundo, en los molares permanece abierto cerca de la base del diente y en los premolares se cierra más tempranamente (Figura 19).

Los molariformes inferiores se caracterizan por presentar un metacónido y metastílido expandidos. El protostílido usualmente se encuentra presente. El ectofléxido es poco profundo (Figura 20).

Discusión.- Olson y McGrew (1941) describieron del Hemphilliano Temprano de Honduras un cráneo parcial, mandíbulas y fragmentos maxilares (W.M. 1769 – W.M. 1773), que asignaron a una nueva especie que denominaron *Plihippus hondurensis*. Posteriormente, Webb y Perrigo (1984) describieron material dental adicional que asignaron a la misma especie.

Hulbert (1988b) en su revisión taxonómica detallada de los equinos del Mioceno de la Planicie Costera del Golfo, determinó que la asignación taxonómica de la especie propuesta por

Olson y McGrew (1941) era errónea. Los molariformes de “*P.*” *hondurensis* difieren significativamente de los correspondientes a *Pliohippus*, en radio de curvatura, cierre del surco hipoconal, conexión del protocono al protolofo, profundidad del ectofléxido sobre los premolares y expansión del metacónido y metastílido; en estos caracteres, los ejemplares hondureños presentan la condición que se reconoce en *Calippus*. Con base en esta evidencia, transfirió la especie a este último género; asimismo, tomando en consideración su tamaño y grado de hipsodoncia la incluyó en el subgénero *Calippus* (*Grammohippus*), en consecuencia, la asignación taxonómica formal se expresó como *C. (G.) hondurensis*.

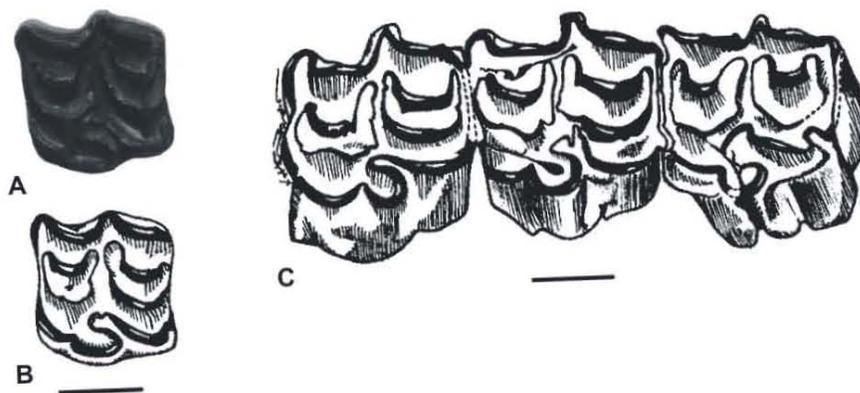


Figura 19. Material de la dentadura superior perteneciente a *Calippus* (*Grammohippus*) *hondurensis*. UAHMP-205, P4I de la Fauna Tehuichila, Hemphilliano de Hidalgo, Centro de México: A. vista oclusal, B. representación esquemática. UF17754, serie dental asociada fuertemente desgastada con P3-M1D de la Fauna Gracias, Hemphilliano Temprano de Honduras: C. representación esquemática de la vista oclusal. Barras de escala 1 cm.

Cope (1885) caracterizó a *Protohippus castilli* del Hemphilliano de Hidalgo. El material que utilizó para establecer su identidad taxonómica incluye un molariforme superior aislado (AMNH-8344), que discriminó con base en el grado de curvatura, conexión del protocono al protolofo y grado de complicación de las fosetas (Osborn, 1918, p. 142).

Carranza-Castañeda (1994) describió material dental del Hemphilliano de Guanajuato, cuya morfología oclusal es muy cercana a la de la muestra topotípica de *Calippus* (*Grammohippus*) *hondurensis*; sin embargo, identificó a la población como *Calippus* (*G.*) sp. cf. *C. (G.) hondurensis*. Aunado a esto, Carranza-Castañeda y Espinosa-Arrubarrena (1994) analizaron diversos molariformes superiores aislados recuperados de la región de Zacualtipán, los

cuales compararon con el ejemplar AMNH-8344 de *Protohippus castilli*, la muestra de *Calippus (Grammohippus) cf. hondurensis* de Rancho El Ocote y *C. (G.) hondurensis* de la Fauna Gracias, Honduras. Al través de este estudio reconocieron que las poblaciones comparadas son prácticamente indistinguibles en morfología y parámetros métricos. Con base en el Principio de Prioridad consideraron a *C. (G.) hondurensis* un sinónimo junior de la nueva combinación *C. (G.) castilli* (Cope 1885).

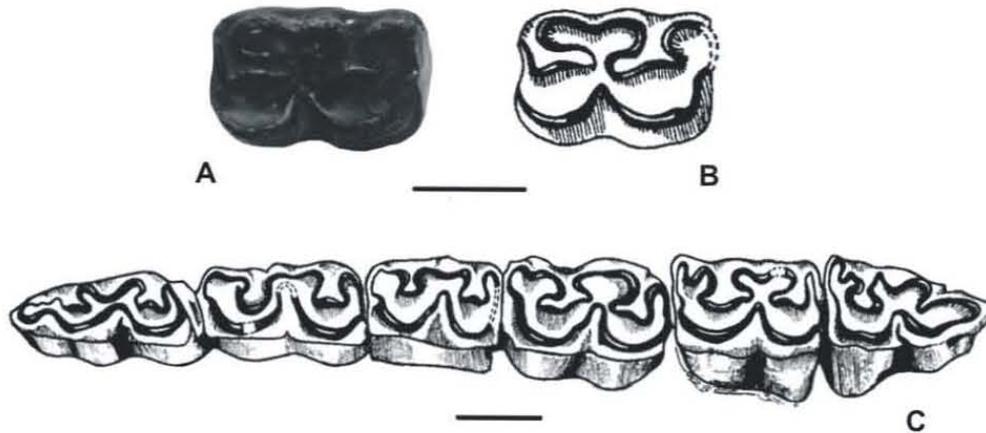


Figura 20. Material de la dentadura inferior perteneciente a *Calippus (Grammohippus) hondurensis*. UAHMP-202, p4I de la Fauna Tehuichila, Hemphilliano de Hidalgo, Centro de México: A. vista oclusal, B. representación esquemática. UF92326, serie dental derecha asociada con p2-m3 de la Fauna Gracias, Hemphilliano Temprano de Honduras: C. representación esquemática de la vista oclusal. Barras de escala 1 cm.

La población de *C. (G.) castilli* del Hemphilliano de Hidalgo se comparó con la de *Calippus (G.) hondurensis* de Honduras y adicionalmente con la conocida del Hemphilliano Temprano de Florida (Localidad Mixson's Bone Bed, Condado Levy). La revisión de este material reveló de nueva cuenta, que la muestra hidalguense presenta la combinación de caracteres diagnósticos que definen a *C. (G.) hondurensis*: protocono pequeño de configuración ovoidal, surco hipoconal poco profundo, molares con plicaballín simple en las primeras fases de desgaste y ectofléxido poco profundo en los premolares (Hulbert, 1988b).

De lo anterior, se sigue que las poblaciones del Hemphilliano Temprano de Guanajuato, Hidalgo y Honduras son parte de una misma especie. Con base en el Principio de Prioridad y

concediendo que la asignación correcta es *Calippus*, la identidad específica debería designarse utilizando el nombre disponible más antiguo (= *Protohippus castilli*) y distinguirse entonces como *Calippus (Grammohippus) castilli*, como previamente sugirieron Carranza-Castañeda y Espinosa-Arrubarrena (1994). Sin embargo, en el Artículo 24 sección (a) del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica se indica que cuando a un mismo taxón se le han otorgado diferentes nombres, ya sea en un mismo trabajo o en trabajos diferentes, su prioridad relativa quedará determinada por la acción del primer revisor (Jeffrey, 1976). En este caso en particular, Hulbert (1988b) es el primer revisor y mediante su análisis taxonómico argumentó sustancialmente que *Pliohippus hondurensis* y *Protohippus castilli* [= *Calippus (Grammohippus) castilli*] son sinónimos de la especie válida *Calippus (Grammohippus) hondurensis* (*op. cit.*, p. 271-274). En consecuencia, con este último nombre deben identificarse formalmente a las poblaciones del Hemphilliano de Guanajuato e Hidalgo.

En Norteamérica, la presencia de *C. (G.) hondurensis* se restringe al Hemphilliano de Florida (Hulbert, 1988b), mientras que su registro es más abundante y diverso en la región mesoamericana. El reconocimiento de esta especie en localidades ubicadas en el Centro de México y Honduras, permite establecer su continuidad geográfica desde la Planicie Costera del Golfo hasta Centroamérica.

Género *Pliohippus* Marsh, 1874

Pliohippus sp.

Pliohippus hondurensis Webb & Perrigo, 1984: 247-249 (en parte).

Figura 21

Material estudiado.- La muestra dental recuperada del Hemphilliano Temprano de El Salvador, que se encuentra albergada en la colección de Paleontología de Vertebrados del Museo de Historia Natural de Gainesville, Florida. Fauna Corinto: UF57489, P4I; UF57491, p3/4D.

Alcance Geocronológico.- Hemphilliano Temprano (6 - 9 Ma).

Distribución geográfica.- Hemphilliano Temprano de El Salvador (Webb y Perrigo, 1984; Hulbert, 1988b).

Descripción.- Molariforme superior hipsodonte (AC = 32.11) en un grado de desgaste moderado), fuertemente curvo. Estilos bien desarrollados, el parastilo es ancho y prominente mientras que el metastilo es incipiente. El protocono es de configuración redondeada y se

encuentra ampliamente unido al protofofo. El surco preprotoconal es profundo y marcadamente oblicuo. El plicaballín es simple y fuertemente desarrollado. Las fosetas son simples, pliprotolofo ausente y plihipostilo rudimentario. El surco hipoconal se cierra en un grado de desgaste moderado, lo cual conduce a la formación de una foseta hipoconal sobre el borde posterolingual del metalofo (Figura 21A-C).

El patrón oclusal del molariforme inferior es simple, el protocónido e hipocónido son redondeados. El metacónido y metastílido son subiguales en tamaño y de configuración redondeada. El complejo metacónido-metastílido se encuentra pobremente separado. El ectofléxido es profundo rebasa el istmo y casi se encuentra en contacto con el linguaflexido (Figura 21D).

Discusión.- Webb y Perrigo (1984) identificaron todo el material equine recuperado de las faunas Gracias y Corinto del Hemphilliano de Honduras y El Salvador respectivamente, con el nombre de *Calippus (Grammohippus) hondurensis* (= *Pliohippus hondurensis*). Hulbert (1988b) notó que los ejemplares de El Salvador son mucho más grandes y con un ectofléxido más profundo, por lo que consideró que muy probablemente representan un taxón equine diferente.

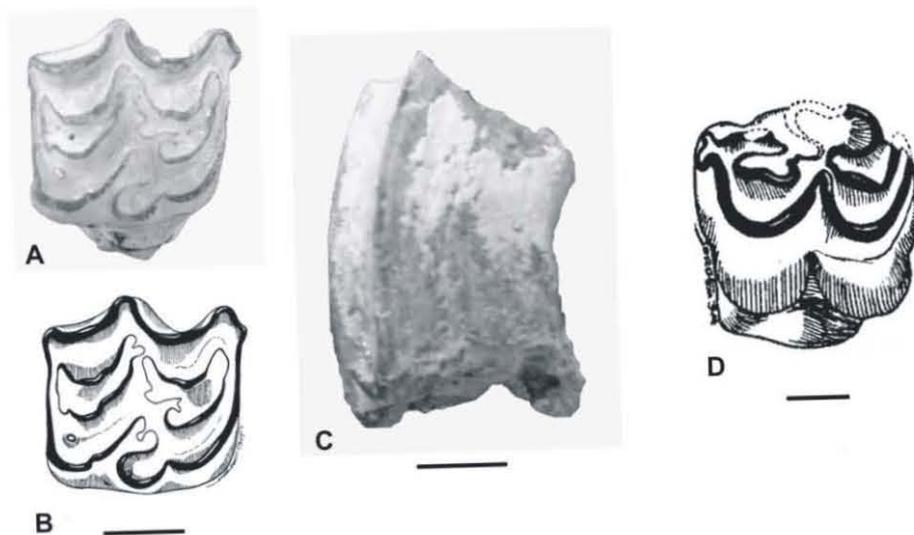


Figura 21. Material de la dentadura superior (A-C) e inferior (D) de *Pliohippus* sp. de la Fauna Corinto, Hemphilliano Temprano de El Salvador. UF57489, P4I: A. vista oclusal, B. representación esquemática de la vista oclusal, C. vista lateral; UF57491, p3/4D: D. representación esquemática de la vista oclusal. Barras de escala 1 cm.

El material equine de la Fauna Corinto incluye dos molariformes aislados uno superior (UF 57489) y otro inferior (UF 57491), los cuales exceden en más del 50% la altura de la corona y superficie oclusal de cualquiera de los ejemplares de *C. (G.) hondurensis* en un estado ontogénético semejante. El ejemplar UF 57489 es marcadamente curvo, su protocono es más redondeado, el surco hipoconal se cierra en un estado de desgaste moderado y se observa la formación de una foseta hipoconal. Por su parte, UF 57491 se distingue por presentar un complejo metacónido-metastílido pobremente separado y ectofléxido profundo. Estos caracteres en conjunto corresponden a los que distinguen al Género *Pliohippus* (Hulbert, 1988b).

El grado de hipsodoncia y la morfología del patrón oclusal de los molariformes salvadoreños son semejantes al de las poblaciones clarendonianas de *P. pernix* y henfilianas de *P. nobilis*; sin embargo, en ausencia de material diagnóstico craneal asociado y un mayor tamaño de muestra sólo se puede establecer confiablemente su identidad taxonómica a nivel de género.

La revisión y comparación de este material permitió distinguir, que en las faunas henfilianas de Centroamérica se encuentran representadas dos especies de equines de los géneros *Calippus* y *Pliohippus*. El registro de équidos de El Salvador incluye las formas de mayor tamaño *Cormohipparion* cf. *occidentale* y *Pliohippus* sp., ambos casos representan los registros más australes de estos géneros en América; asimismo, su reconocimiento en Mesoamérica evidencia la amplia distribución que exhibieron durante el Mioceno Tardío.

Pliohippus pernix Marsh, 1874

Pliohippus pernix

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).

Figuras 22 - 23

Material referido.- La muestra dental recuperada de los estratos correspondientes a las formaciones Matatlán y El Camarón, parte más tardía del Barstoviano Temprano y más temprana del Barstoviano Tardío de Oaxaca, Sureste de México. Fauna Matatlán: FV94-200A1 P3; FV88-656A M1; FV94-316.2 M2; FV88-667A M2; FV92-149.2 M. Fauna Nejapa: IGM-3993, ?P2; IGM-3995, P4/M1; FV96-28, FV96-13 dos P4; FV94-337 M1/2; FV94-337.2, molariforme superior; FV96-23-24, fragmento madibular derecho con m1-m2; FV96-25, p4; FV96-39,

molariforme superior; FV96-43, M1/M2; FV88-656B, M1/M2; FV94-200A3, p2; FV88-666, p2; FV94-200A2, m2; FV96-60, M1/2; FV92-137.1, M1/M2.

Alcance geocronológico.- Barstoviano Medio-Clarendoniano Temprano (*ca.* 15 – 10 Ma).

Distribución geográfica.- Barstoviano Tardío-Clarendoniano Temprano de Nebraska (Webb, 1969), Clarendoniano Temprano de Dakota del Sur (Gregory, 1942) y Texas (Quinn, 1955), Estados Unidos; parte más tardía del Barstoviano Temprano y más temprana del Barstoviano Tardío de Oaxaca, Sureste de México (Bravo-Cuevas, 2000).

Descripción.- Elementos dentales moderadamente hipsodonte (AC de 50 a 60 mm). Los molariformes superiores son fuertemente curvos. El protocono tiene una configuración ovoidal a ovoidal elongada y se encuentra unido al protolofa a todo lo largo de la altura de la corona; asimismo, se conecta al hipocono cerca de la base del diente y generalmente se forma una foseta hipoconal. Las fosetas son marcadamente simples, con plicaciones no persistentes que desaparecen en un grado de desgaste moderado. El plicaballín es simple pobremente desarrollado y desaparece en un grado de desgaste moderado. El surco hipoconal se cierra durante las primeras fases de desgaste (Figura 22).

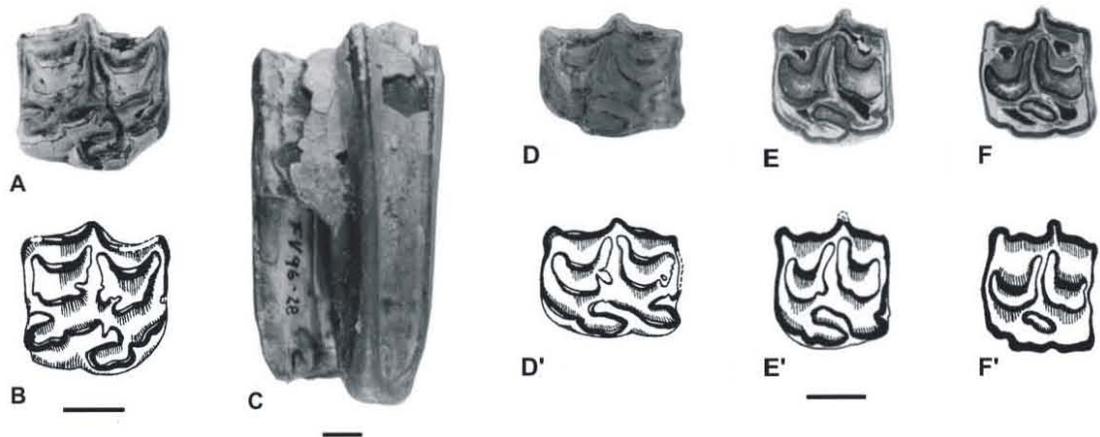


Figura 22. Material de la dentadura superior de *Pliohippus pernix* de la Fauna Nejapa, parte más tardía del Barstoviano Temprano de Oaxaca, Sureste de México. FV96-28, P4D: A. vista oclusal, B. representación esquemática de la vista oclusal, C. vista externa; FV94-200A1, P3I: D-D.' vista oclusal y representación esquemática en un estado de desgaste ligero, E-E.' vista oclusal y representación esquemática en un estado de desgaste moderado, F-F.' vista oclusal y representación esquemática en un estado de desgaste avanzado. Barras de escala A,B, D-F = 1 cm y barra de escala de C = 4 cm.

En los molariformes inferiores el metacónido y metastílido son redondeados, subiguales en tamaño y se encuentran pobremente separados. El metastílido es notablemente más pequeño que el metacónido y se sitúa en posición más labial. El complejo metacónido-metastílido está expandido. El ectofléxido es poco profundo y ocasionalmente llega a penetrar parcialmente al istmo (Figura 23).

Discusión.- Bravo-Cuevas (2000) describió del Barstoviano de Oaxaca, un conjunto de molariformes superiores e inferiores con un patrón oclusal estrechamente cercano a *P. pernix* del Barstoviano Tardío-Clarendoniano de las Grandes Planicies y Planicie Costera del Golfo (Gregory, 1942; Quinn, 1955; Webb, 1969). Sin embargo, no precisó su identidad específica aduciendo que la muestra estudiada presentaba una altura de la corona más pequeña en comparación a las poblaciones norteamericanas comparadas.

La revisión y comparación de los ejemplares oaxaqueños reveló los siguientes hechos: (1) su patrón oclusal es prácticamente indistinguible al de *P. pernix* y (2) la altura de la corona estimada en los elementos ligeramente desgastados (AC ~ 50 mm) corresponde a la de la población de *P. pernix* de la Fauna Burge, Barstoviano Tardío de Nebraska y es relativamente menor (en un 15%) a las del Clarendoniano de las Grandes Planicies y Planicie Costera del Golfo.

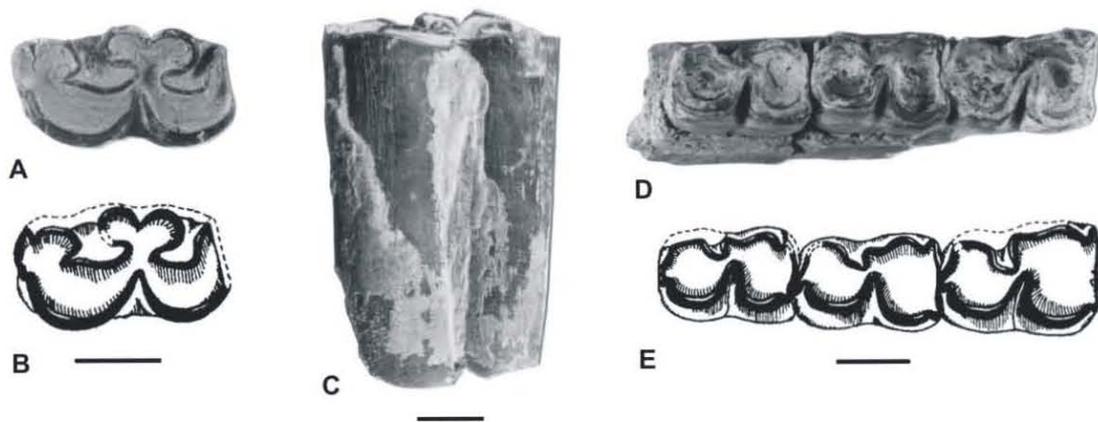


Figura 23. Material de la dentadura inferior de *Pliohippus pernix* de la Fauna Nejapa, parte más tardía del Barstoviano Temprano de Oaxaca, Sureste de México. FV96-22, p4D: A. vista oclusal, B. representación esquemática de la vista oclusal, C. vista externa; FV96-23, fragmento mandibular con p4-m2 fuertemente desgastados: D. vista oclusal, E. representación esquemática. Barras de escala A,B, D, E = 1 cm y barra de escala de C = 2 cm.

De lo anterior, se sigue que *P. pernix* exhibió una tendencia hacia el incremento en el tamaño corporal que culminó en el Mioceno Tardío. En consecuencia, las diferencias previamente observadas con respecto a la altura de la corona, se explican al través de un cambio clinal en el cual las poblaciones barstovianas de Oaxaca y Nebraska se encuentran en la parte inicial que condujo a la condición derivada que exhiben las clarendonianas de las Grandes Planicies y de la Planicie Costera del Golfo. Con base en esto, se establece que el conjunto dental oaxaqueño debe distinguirse formalmente como *P. pernix*.

Para Norteamérica, el alcance geocronológico conocido de *P. pernix* va del Barstoviano Tardío al Clarendoniano de la Gran Cuenca, las Grandes Planicies y Planicie Costera del Golfo (MacFadden, 1998). El reconocimiento de esta especie en estratos más antiguos del Barstoviano Medio del Sureste de México, coloca al registro mesoamericano como el más antiguo de todo el Subcontinente Norteamericano.

Género *Astrohippus* Stirton, 1940

Astrohippus stockii Lance, 1950

Astrohippus albidens Mooser, 1968: 2-5

Figuras 24 - 25

Material referido.- Los ejemplares dentales del Hemphilliano de Guanajuato, albergados en la Colección de referencia del Museo de Paleontología, Centro de Investigaciones Biológicas, UAEH; las ilustraciones presentadas en Mooser (1968, figs. 1-7, p. 2-6, 7) y Carranza-Castañeda (1992, figs. 6-7, p. 187-188) Fauna Local Rancho El Ocote: IGM-6424, serie dental derecha con M1-M3; IGM-6430, serie dental izquierda con P3-M3; IGM-6431, serie dental izquierda con P4-M3; UAHMP CR-1, M2I; UAHMP CR-2, P4/M1I; UAHMP CR-3, P3D; UAHMP CR-4, P4/M1I; UAHMP CR-5, M3I; UAHMP CR-6, M3D; UAHMP CR-7, M3I; UAHMP CR-8, P4/M1D; UAHMP CR-9, P4/M1I; UAHMP CR-10, M2D; UAHMP CR-11, P4I; UAHMP CR-12, P4/M1I; UAHMP CR-14, P4I; UAHMP CR-29, M3I; UAHMP CR-30, M3D; UAHMP CR-15, m1I; UAHMP CR-16, p4D; UAHMP CR-17, m1D; UAHMP CR-18, m2I; UAHMP CR-19, m3I; UAHMP CR-20, p4D; UAHMP CR-21, m2D; UAHMP CR-22, p3I; UAHMP CR-23, m1D; UAHMP CR-24, m2I; UAHMP CR-25, m1D; UAHMP CR-26, m1/2I; IGM-6425, fragmento mandibular derecho con la serie dental completa; IGM-6426, fragmento mandibular derecho con

la serie dental completa; IGM-6432, fragmento mandibular izquierdo con la serie dental completa; IGM-6433, fragmento mandibular derecho con p2-m2.

Alcance geocronológico.- Hemphilliano Tardío (6 – 4.5 Ma).

Distribución geográfica.- Hemphilliano Tardío de Florida (MacFadden, 1986) y Texas (Savage, 1955), Estados Unidos; Hemphilliano Tardío de Chihuahua, Norte de México (Lance, 1950); Hemphilliano Tardío de Guanajuato, Centro de México (Carranza-Castañeda, 1989, 1992).

Descripción.- Elementos dentales hipsodontes (AC *ca.* 60 mm). Los molariformes superiores son ligeramente curvos a rectos. El protocono tiene una configuración ovoidal-elongada, presenta una proyección anterior bien desarrollada y ocasionalmente una entrada lingual como en *Equus*; asimismo, se encuentra unido al protolofo a todo lo largo de la altura de la corona y se conecta al hipocono cerca de la base del diente. Las fosetas son simples con plicaciones no persistentes que desaparecen en un grado de desgaste moderado. Plicaballín ausente. El surco hipoconal se cierra durante las primeras fases de desgaste (Figura 24).

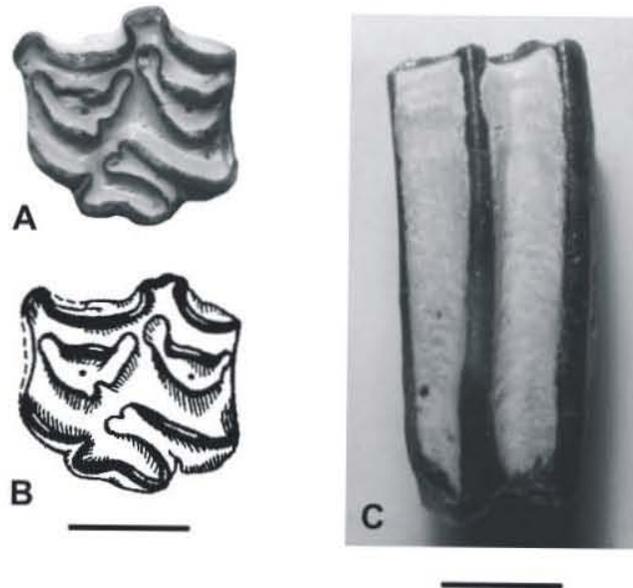


Figura 24. Material de la dentadura superior de *Astrohippus stockii* de la Fauna Rancho El Ocote, Hemphilliano tardío de Guanajuato, Centro de México. UAHMP-CR1, M2I: A. vista oclusal, B. representación esquemática, C. vista externa. Barras de escala 1 cm.

En los molariformes superiores el metacónido y metastílido son pequeños, subiguales en tamaño y ampliamente separados durante las primeras fases de desgaste. El complejo metacónido-metastílido está expandido. El linguaflexido presenta una configuración semejante a una “U” y el ectoflexido es poco profundo (Figura 25).

Discusión.- Lance (1950) describió originalmente a *Pliohippus (Astrohippus) stockii* del Hemphilliano de Chihuahua. Posteriormente, Quinn (1955, p. 40) en su estudio taxonómico sobre los équidos del Mioceno de Texas, detectó que la morfología del patrón oclusal de los astrohipines es suficientemente diagnóstica para considerarlos en un género aparte que incluye a las especies *Astrohippus ansae* y *A. stockii*.

Mooser (1968) describió *Astrohippus albidens* de la Fauna Rancho El Ocote del Hemphilliano de Guanajuato. El material en que basó su definición, incluía un fragmento mandibular (que utilizó como holotipo) y cientos de dientes aislados, los cuales separó de *A. stockii* con base en su menor tamaño, protocono más elongado y linguaflexido más profundo con una configuración semejante a una “U”. Dalquest (1988) consideró que esta combinación de caracteres era suficientemente diagnóstica para mantener la validez de la especie.

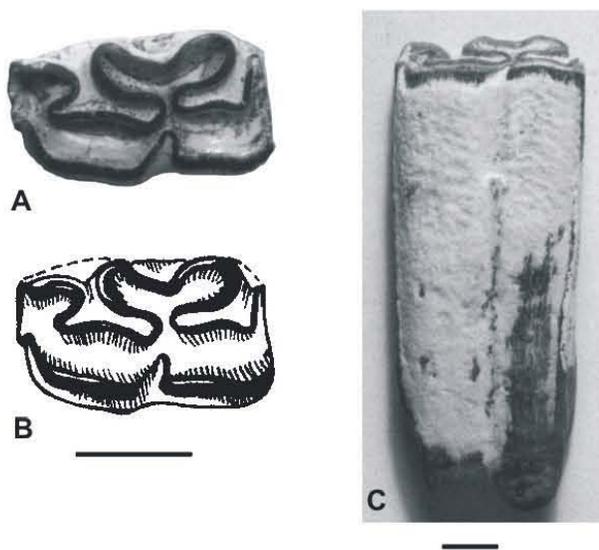


Figura 25. Material de la dentadura inferior de *Astrohippus stockii* de la Fauna Rancho El Ocote, Hemphilliano tardío de Guanajuato, Centro de México. UAHMP-CR20, p4D: A. vista oclusal, B. representación esquemática, C. vista externa. Barras de escala 1 cm.

Carranza-Castañeda (1992) describió material dental adicional de la Fauna Rancho El Ocote, el cual comparó con los ejemplares de *Astrohippus stockii* y *A. albidens*. Al través de su análisis taxonómico detallado, reconoció que las diferencias previamente reconocidas y de aparente valor diagnóstico para Mooser (1968) y Dalquest (1988), se deben a variación intraespecífica y, por lo tanto, colocó a *Astrohippus albidens* como sinónimo junior de *Astrohippus stockii*.

En la especie *A. stockii* ciertos rasgos del patrón oclusal se modifican con el estado ontogenético, tal es el caso de la configuración del protocono que varía de ovoidal elongado en las primeras fases de desgaste a ovoidal en un estado moderado, mientras que el linguaflexido es profundo en la cima de la superficie oclusal y disminuye hacia la base del diente (Lance, 1950). La interpretación parsimoniosa de la información disponible indica que el material del Hemphilliano de Guanajuato pertenece a dicha especie; asimismo, la configuración dental que distingue a la muestra correspondiente, caracterizada por desarrollar un patrón del esmalte simple, ausencia de surco hipoconal, complejo metacónido-metastílido bien desarrollado y ampliamente separados, así como ectoflexido poco profundo, corroboran su identidad específica (MacFadden, 1984b).

Stirton (1940) consideró a *Astrohippus* parte del grupo ancestral del cual se derivó *Equus*. Por su parte, Lance (1950, p. 72-73) reconoció que *A. stockii* no se encontraba en dicha línea evolutiva, aduciendo que la notable semejanza entre estas taxa en algunos caracteres dentales (la configuración del protocono y el linguaflexido), reflejaba cierto grado de paralelismo evolutivo. Aunado a esto, cuando se utilizan estos rasgos junto con los de la morfología preorbital, se tiene que *A. stockii* deriva de *Pliohippus* y se encuentra distanciadamente relacionada con *Equus* (MacFadden, 1984b). Esta conclusión basada en diferentes complejos de caracteres, apoya sustancialmente la tesis evolutiva de Lance (1950); asimismo, evidencia que los equinos avanzados (*Pliohippus*, *Astrohippus*, “*Dinohippus*” y *Equus*), desarrollaron un patrón oclusal relativamente homogéneo y sumamente exitoso, el cual exhibió ligeras modificaciones en cada uno de ellos.

En Mesoamérica *A. stockii* es el único representante del género, su reconocimiento en el Hemphilliano de Guanajuato permite extender el rango de distribución de la especie desde la Planicie Costera del Golfo hasta el Centro de México y corresponde al más austral de todo el Subcontinente Norteamericano.

Género “*Dinohippus*” Quinn, 1955

“*Dinohippus*” *interpolatus* (Cope), 1893

Hippidium interpolatum Cope, 1893

Pliohippus interpolatus (Cope, 1893) Osborn, 1918: 158.

Pliohippus bakeri Azzaroli, 1988: 64

Figura 26

Material referido.- Parte de los elementos dentales aislados recuperados del Hemphilliano de Guanajuato e Hidalgo. Fauna Rancho El Ocote: IGM-6582, M2I. Fauna Tehuchila: IGM-6584, P2I.

Alcance geocronológico.- Hemphilliano Temprano (9 – 6 Ma).

Distribución geográfica.- Hemphilliano Temprano de Texas, Estados Unidos (Matthew y Stirton, 1930; Quinn, 1955); Hemphilliano Temprano de Guanajuato e Hidalgo, Centro de México (Carranza-Castañeda, 1989, 1994; Carranza-Castañeda y Espinosa-Arrubarrena, 1994).

Descripción.- Elementos dentales de moderada a fuertemente hipsodontes (AC de 50 a 60 mm). Los molariformes superiores son moderadamente curvos. El protocono tiene una configuración ovoidal redondeada y se encuentra unido al protocono a todo lo largo de la altura de la corona; asimismo, se conecta al hipocono durante las últimas fases de desgaste. Las fosetas son simples y presentan pliegues moderadamente profundos que desaparecen en un grado de desgaste moderado o cerca de la base del diente. El plicaballín es simple, pobremente desarrollado y desaparece en un estado de desgaste moderado. El surco hipoconal permanece abierto cerca de la base del diente (Figura 26).

El patrón oclusal de los molariformes inferiores es simple. El complejo metacónido-metastílido está expandido; asimismo, estas estructuras se encuentran pobremente separadas. El metastílido es notablemente más pequeño que el metacónido y se sitúa en posición más labial. El ectofléxido en los premolares es poco profundo.

Discusión.- Cope (1893) describió dos molariformes superiores aislados del Hemphilliano de Texas, que identificó con el nombre de *Hippidium interpolatum*. Osborn (1918) revisó este material y transfirió la especie a *Pliohippus*, tomando en consideración la simplicidad del patrón oclusal, configuración del protocono y grado de curvatura. Posteriormente, Matthew y Stirton (1930) describieron material adicional que incluía un cráneo completo (= holotipo UCMP

30200), fragmentos craneales, diversos elementos dentales y postcraneales que identificaron como *Pliohippus interpolatus*.

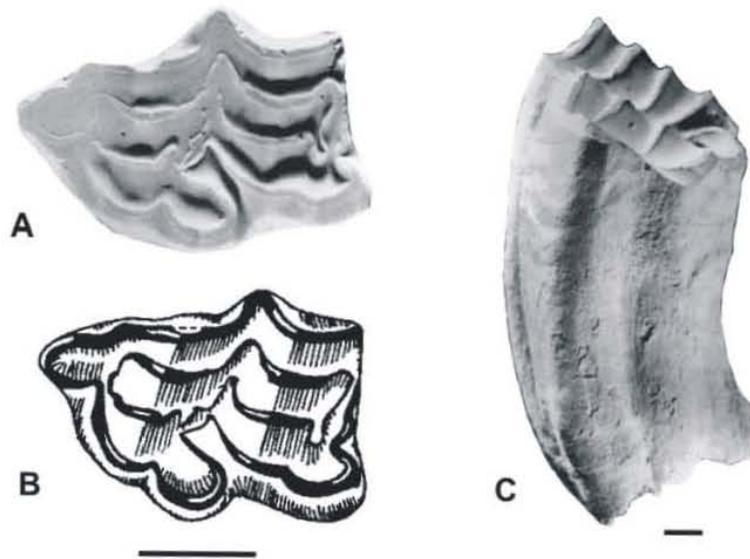


Figura 26. Material de la dentadura superior de “*Dinohippus*” *interpolatus* de la Fauna Tehuichila, Hemphilliano de Hidalgo, Centro de México. IGM6584, P2I: A. vista oclusal, B. representación esquemática, C. vista lateral. Barras de escala de A,B = 1cm, barra de escala de C = 3 cm (A y C modificados de Carranza-castañeda y Espinosa-Arrubarrena, 1994).

Quinn (1955) erigió el Género “*Dinohippus*,” en el cual incluyó a *Pliohippus interpolatus*. La diagnosis de este nuevo taxón se basó en caracteres de la especie genotípica *D. leidyanus* y *P. interpolatus*. MacFadden (1984b) detectó que la morfología facial de los ejemplares referidos a “*D.*” *interpolatus* es semejante a *Pliohippus* en el grado de desarrollo de la fosa malar, en consecuencia, consideró que la posición taxonómica de este material debería tomarse con cautela. Azzaroli (1988) consideró a “*Dinohippus*” *interpolatus* un taxón no válido inadecuadamente definido, argumentando que su morfología craneal presentaba una mayor afinidad con *Pliohippus*. Con base en esto, propuso que los ejemplares deberían identificarse con el nombre de la nueva especie *Pliohippus bakeri*. Posteriormente, Kelly (1998) notó que este último taxón se diferencia significativamente de *Pliohippus* en la posición y profundidad de la fosa malar; asimismo, al igual que *D. leidyanus*, *P. bakeri* presenta la condición apomórfica de estos caracteres, es decir, fosa malar pobremente delineada, poco profunda y dirigida posteriormente.

La información disponible conduce a considerar a "*Pliohippus*" *bakeri* sinónimo junior de "*Dinohippus*" *interpolatus*. La presencia de fosa malar en *Pliohippus*, *Dinohippus s.l.* y su taxón hermano *Parapliohippus carrizoensis*, evidencia que este rasgo se adquirió de manera independiente en diversos linajes equinos.

En la región mesoamericana, la especie "*D.*" *interpolatus* se conoce a partir de algunos molariformes aislados recuperados del Hemphilliano de Guanajuato e Hidalgo (Carranza-Castañeda, 1989, 1994; Carranza-Castañeda y Espinosa-Arrubarrena, 1994). La morfología del patrón oclusal de estos elementos permite asignarlos confiablemente a "*Dinohippus*" y se distingue de aquella de *Pliohippus* en el desarrollo de dientes masivos (con una mayor superficie oclusal) y menos curvos, así como protoconos que tienden a ser más redondeados. Asimismo, los ejemplares dentales del Centro de México son prácticamente indistinguibles en dichos rasgos, a los de la muestra topotípica de "*Dinohippus*" *interpolatus* del Hemphilliano de Texas (Matthew y Stirton, 1930, lám. 46, p. 372).

El reconocimiento de "*D.*" *interpolatus* en el Hemphilliano de Guanajuato e Hidalgo, extiende significativamente el rango de distribución de la especie desde la Planicie Costera del Golfo hasta el Centro de México y coloca a este registro como el más austral de todo el Subcontinente Norteamericano.

"Dinohippus" mexicanus Lance, 1950

Asinus mexicanus Quinn, 1955: 52-53

Dinohippus ocotensis Mooser, 1973

Figura 27

Material referido.- Los ejemplares del Hemphilliano de Guanajuato albergados en la Colección del Museo de Paleontología, Centro de Investigaciones Biológicas, UAEH; asimismo, ilustraciones y fotografías de una parte del material conocido para el Hemphilliano de Guanajuato (Carranza-Castañeda, 1992, figs, 8-9, p. 189-190; MacFadden y Carranza-Castañeda, 2002, figs. 2-4, p. 167-169). Fauna Rancho El Ocote: UAHMP CR-1, P3I; UAHMP CR-27, p4I; UAHMP CR-28, p4I; IGM-6456, fragmento maxilar derecho con P2-M3; IGM-6457, fragmento maxilar derecho con P3-M3; IGM-6458, fragmento de mandíbula derecha con p2-m3; IGM-6434, fragmento de mandíbula izquierda con p2-m3; IGM-7596, cráneo con Inc.3D, P2-M3D, Inc.2-3I y P2-M3I.

Alcance geocronológico.- Hemphilliano Tardío (6 – 4.5 Ma).

Distribución geográfica.- Hemphilliano Tardío de Texas (Johnston y Savage, 1955) y Florida (MacFadden, 1986), Estados Unidos; Hemphilliano Tardío de Chihuahua y Guanajuato, Norte y Centro de México respectivamente (Lance, 1950; Carranza-Castañeda, 1989; 1992).

Descripción.- Fosa dorsal preorbital moderadamente profunda, con los bordes dorsal, ventral y posterior bien delineados. Fosa malar rudimentaria. Hocico ancho y robusto. Elementos dentales extremadamente hipsodonte (AC *ca.* 70 mm). Los molariformes superiores son moderadamente curvos. El protocono se encuentra unido al protofofo a todo lo largo de la altura de la corona, usualmente es grande y elongado con una proyección anterior y lingual bien desarrolladas; asimismo, esta estructura nunca se conecta al hipocono. Las fosetas tienen una configuración semejante a una media luna y están moderadamente plegadas durante las primeras fases de desgaste. El plicaballín es simple bien desarrollado y desaparece en un grado de desgaste moderado o cerca de la base del diente. El surco hipoconal permanece abierto durante las últimas fases de desgaste (Figura 27A-B).

En los molariformes inferiores el metacónido es redondeado mientras que el metastílido varía de angular a redondeado, ambas estructuras permanecen ampliamente separadas hasta las últimas fases de desgaste. El complejo metacónido-metastílido está expandido. El linguaflexido tiene una configuración semejante a una “V” y el ectoflexido es poco profundo. El plicaballínido sobre los premolares es simple y pobremente desarrollado, mientras que en los molares no se encuentra presente (Figura 27C-D).

Discusión.- Lance (1950) describió por primera vez a *Pliohippus (Pliohippus) mexicanus* de la Fauna Yepómera del Hemphilliano Tardío de Chihuahua. El material en el que basó su descripción incluía varios fragmentos de cráneo y mandíbula, cientos de dientes aislados, así como elementos de las extremidades. Asimismo, propuso a este taxón como el ancestro probable de los caballos actuales incluyendo a las cebras (*op. cit.*, 1950 fig. 10, p. 73).

Quinn (1955) consideró que “*Pliohippus*” *mexicanus* presenta ciertos rasgos dentales (la profundidad y configuración de los flexidos), que indican una estrecha afinidad con los asnos y hemiones, en consecuencia, transfirió la especie al género *Asinus*. Posteriormente, MacFadden (1984b) revisó la extensa muestra de Yepómera y además caracterizó detalladamente la morfología craneal, lo cual condujo a identificar a la especie con el nombre de “*Dinohippus*” *mexicanus*. Aunado a esto, al combinar la información de los caracteres de la región preorbital y

dentadura, corroboró la posición filogenética de la especie previamente establecida por Lance (1950).

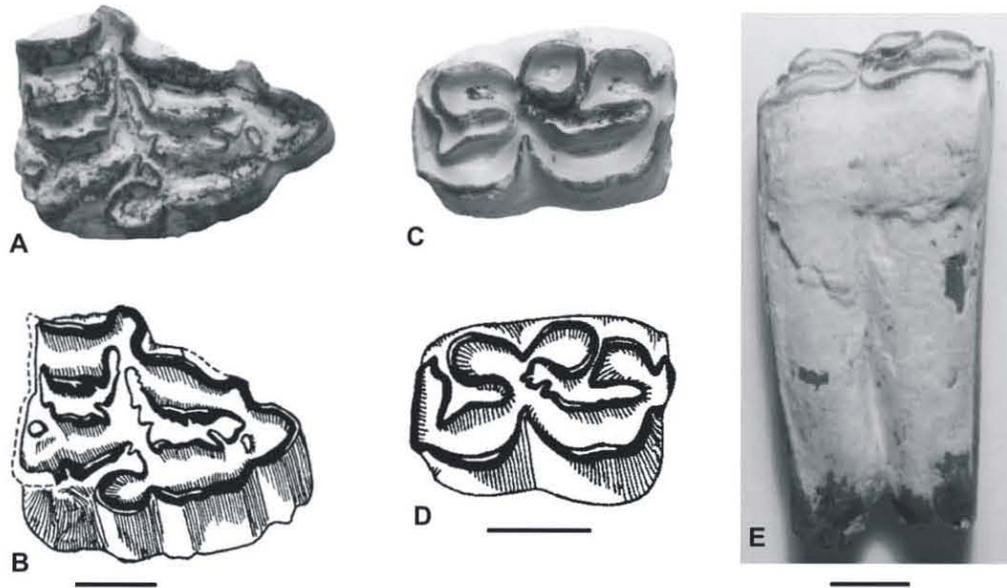


Figura 27. Material de la dentadura superior (A-B) e inferior (C-E) de “*Dinohippus*” *mexicanus* de la Fauna Rancho El Ocote, Hemphilliano Tardío de Guanajuato, Centro de México. UAHMP-CR0, P2D: A. vista oclusal, B. representación esquemática; UAHMP-CR28, p4I: C. vista oclusal, D. representación esquemática, vista externa. Barras de escala 1 cm.

Mooser (1973) reconoció a *Dinohippus ocotensis* en el Hemphilliano Tardío de Guanajuato, que distinguió de *D. mexicanus* por su configuración protoconal angular y mayor profundidad del surco hipoconal. Dalquest (1988) consideró que estos caracteres eran suficientemente diagnósticos para establecer la validez de la especie. Sin embargo, Carranza-Castañeda y Ferrusquía-Villafranca (1978), Miller y Carranza-Castañeda (1984) y Carranza-Castañeda (1992) reconocieron que el material del Centro de México, es prácticamente indistinguible de “*Dinohippus*” *mexicanus* y las diferencias observadas se encuentran en los rangos de variación morfológica y ontogenética establecidos por Lance (1950). Esta interpretación es satisfactoria si se toma en cuenta que en “*D.*” *mexicanus* el protocono varía de ovoidal a ovoidal elongado, mientras que el surco hipoconal es profundo en la cima de la superficie oclusal y se cierra en un estado de desgaste moderado a avanzado (MacFadden, 1984b;

Kelly, 1998). Por lo tanto, la especie *D. ocotensis* debe considerarse sinónimo junior de “*D.*” *mexicanus*.

La información filogenética disponible coloca a “*Dinohippus*” *mexicanus* como la especie hermana del Género *Equus* (Benett, 1980; MacFadden, 1984b, 1992; Azzaroli, 1988; Hulbert, 1989; Kelly, 1998). Con relación a esto, la coexistencia de ejemplares pertenecientes a “*D.*” *mexicanus* y *Equus* en el Blancano de Jalisco, conduce a postular que parte de la diferenciación de este último ocurrió en algunas regiones del centro de México (MacFadden y Carranza-Castañeda, 2002). Este argumento se soporta adicionalmente, si se toma en consideración que se conocen registros de *Equus (Dolichohippus) simplicidens* del Blancano de Michoacán, Guanajuato e Hidalgo (Miller y Carranza-Castañeda, 1984; Carranza-Castañeda, 1991, 1997).

Desde un punto de vista biogeográfico el registro mesoamericano de “*D.*” *mexicanus* es el más austral de todo el Subcontinente Norteamericano. Asimismo, posibilita extender su rango de distribución a todo lo largo de la Planicie Costera del Golfo, desde Florida hasta el Centro de México.

Género *Equus* Linnaeus, 1758

Equus (Dolichohippus) simplicidens Cope, 1892

Equus proversus (= *Pliohippus proversus*) Merriam, 1916

E. idahoensis Merriam, 1918

Pliohippus franscescana Frick, 1921

Asinus pons (= *Equus pons*) [Quinn, 1957] Azzaroli, 1966

Figura 28

Material referido.- El único ejemplar dental hasta ahora recuperado del Blancano del Estado de Hidalgo. Área Santa María Amajac (porción centro-occidental del Estado de Hidalgo), Fauna Innominada: UAHMP- 213, P4.

Alcance geocronológico.- Blancano y parte más temprana del Irvingtoniano (4 – 1.9 Ma).

Distribución Geográfica.- Blancano de Idaho y Nebraska, Blancano Tardío y parte más temprana del Irvingtoniano de Texas, Estados Unidos (Kurtén y Anderson, 1980); Blancano de Baja California Sur (Miller, 1980), Michoacán (Arellano y Azcón, 1949), Guanajuato (Carranza-

Castañeda, 1989) e Hidalgo (Castillo-Cerón *et al.*, 1996), regiones norte, occidental y central de la República Mexicana.

Descripción.- Elementos dentales extremadamente hipsodontes (AC *ca.* 70 mm). Los molariformes superiores son moderadamente curvos a rectos. El protocono se encuentra unido al protolofo a todo lo largo de la altura de la corona, usualmente es grande y elongado con una proyección anterior y entrada lingual bien desarrolladas; asimismo, nunca se conecta al hipocono. Las fosetas se encuentran moderadamente plegadas durante las primeras fases de desgaste. El plicaballín es simple bien desarrollado y desaparece en un grado de desgaste moderado o cerca de la base del diente. El surco hipoconal se cierra cerca de la base del diente y en los molares se forma una foseta hipoconal (Figura 28).

El patrón oclusal de los molariformes inferiores se caracteriza por presentar un metacónido y metastílido subiguales en tamaño, ampliamente separados hasta las últimas fases de desgaste. El complejo metacónido-metastílido está expandido. El linguaflexido tiene una configuración semejante a una “V” y el ectoflexido es poco profundo.

Discusión.- La posición taxonómica de *E. (D.) simplicidens* ha variado significativamente desde su descripción original, en términos generales ha sido recombinada como *Pliohippus simplicidens* (Gidley, 1901, 1903, 1907; Hay, 1902; Matthew, 1909; Merriam, 1916, Osborn, 1918), *Plesippus simplicidens* (Gidley, 1930; Gazin, 1936; Hibbard, 1944) e *Hippotigris simplicidens* (McGrew, 1944; Meade, 1945); asimismo, se reválido como *E. simplicidens* por Mathew (1924), Stirton (1940), Hibbard (1951) y Kurtén y Anderson (1980).

Kelly (1995) estableció de manera precisa la identidad y posición taxonómica de *Equus simplicidens*, basándose en ciertos caracteres craneales y dentales. El alcance geocronológico de este equino (Blancano-Irvingotoniano Temprano), así como en el hecho de que es primitivo en lo que respecta a tamaño, presencia de fosa dorsal preorbital, grado de curvatura dental, configuración de protocono y separación del complejo metacónido-metastílido, conducen a considerarlo como la especie más antigua y menos derivada del género (Winans, 1989; Kelly, 1994; Downs y Miller, 1994). Aunado a esto, la presencia de linguaflexido poco profundo con forma de “V”, indica claramente su afinidad con el grupo de las cebras y es por esta razón que se incluye en el subgénero *Dolichohippus* (Skinner y Hibbard, 1972; Kurtén y Anderson, 1980).



Figura 28. Vista oclusal de UAHMP- 213, P4 perteneciente a *Equus (Dolichohippus) simplicidens*, Fauna Innominada, región de Santa María Amajac, Blancano de Hidalgo, Centro de México. Barra de escala 1.5 cm (modificado de Castillo-Cerón et al., 1996).

El primer reporte de *E. (D.) simplicidens* es el de Arellano y Azcón (1949) del Blancano de Michoacán, desafortunadamente, el trabajo es sumamente escueto, carece de la descripción e ilustración de los ejemplares y de contexto geográfico y litoestratigráfico de su procedencia. Posteriormente, Miller (1980) describió algunos ejemplares de la especie de la Fauna Las Tunas del Blancano de Baja California Sur. Por su parte, Miller y Carranza-Castañeda (1984) y Carranza-Castañeda (1997) reconocieron su presencia en los Estratos Rancho Viejo del Blancano de Guanajuato. Adicionalmente, Castillo-Cerón *et al.* (1996) reportaron un molariforme superior aislado de la región centro-occidental del Estado de Hidalgo.

En Mesoamérica, el material de *E. (D.) simplicidens* es escaso, incluye algunos fragmentos maxilares y escasos molariformes superiores aislados. Cuando se compara parte del material mesoamericano con el de las poblaciones de “Horse Quarry” del Blancano de Idaho y Broadwater del Blancano de Nebraska, se reconoce una estrecha similitud entre ellas con respecto al grado de hipsodoncia, desarrollo de los estilos, configuración del protocono, grado de complicación de las fosetas, dirección del surco postprotoconal y grado de desarrollo del plicaballín (Kurtén y Anderson, 1980, fig. 14.1B, p. 285); esta combinación de rasgos indica efectivamente su pertenencia a la especie considerada (Kelly, 1998).

La presencia de *Equus (Dolichohippus) simplicidens* en el Blancano de Michoacán, Guanajuato e Hidalgo, coloca al registro mesoamericano como el más austral de todo el Subcontinente Norteamericano. Asimismo, evidencia la amplia distribución de la especie en la mayor parte del territorio estadounidense hasta regiones del occidente y centro de México.

FILOGENIA DE LOS EQUINAE DE NORTEAMÉRICA

Hipótesis filogenéticas previas

Desde finales del Siglo XIX y durante la primera mitad del pasado diversos investigadores han propuesto esquemas evolutivos para tratar de explicar las relaciones de ancestría común entre los diferentes integrantes de la Familia Equidae (v. gr. Marsh, 1879; Gidley, 1907; Osborn, 1918; Mathew, 1926, 1930; Stirton, 1940; Simpson, 1951; Quinn, 1955).

Gidley (1907) fue el primero en proponer que la filogenia de Equidae no correspondía necesariamente a un arreglo filético de los taxa conocidos, ello reflejaba lo limitado del conocimiento en que se apoyaba más que el patrón evolutivo. Durante las siguientes ocho décadas diversas generaciones de paleontólogos norteamericanos, reconocieron que las relaciones evolutivas de los équidos implicaban un patrón complejo de ramificación, es decir, la visión “ortogenética” tradicionalista se modificó a una interpretación “cladogenética”. Con relación a esto destacan los trabajos de Matthew (1926), Stirton (1940) y Quinn (1955).

Matthew (1926) confirmó la idea de que los équidos no son una secuencia ortogenética directa de *Hyracotherium* a *Equus* y reconoció dos grupos principales de formas hipsodontes (= hiparionines y equines) (Figura 29A). La filogenia de Stirton (1940) es fundamentalmente una derivación de la propuesta por Matthew (1926) y difiere en la consideración de nuevos taxa (*Calippus* y *Astrohippus*), así como en establecer a *Merychippus s.l.* como un grado horizontal de especies que condujeron a la diferenciación de las formas hipsodontes más avanzadas (Figura 29B). Posteriormente, Quinn (1955) propuso un arreglo distinto a los esquemas previos, en el cual *Equus* se encontraba más relacionado con los hiparionines, el Género *Pseudhipparion* formaba parte de los protohipines, así como *Pliohippus* y *Astrohippus* tenían una ancestría independiente (Figura 29C).

Desde mediados de los setenta a la fecha, la cladística es una herramienta fundamental mediante la cual se ha podido dar más precisión y rigor a las hipótesis filogenéticas de diversos grupos fósiles y recientes. En particular, los análisis cladísticos de équidos incluyen, en la mayoría de los casos, a los integrantes de la Subfamilia Equinae,

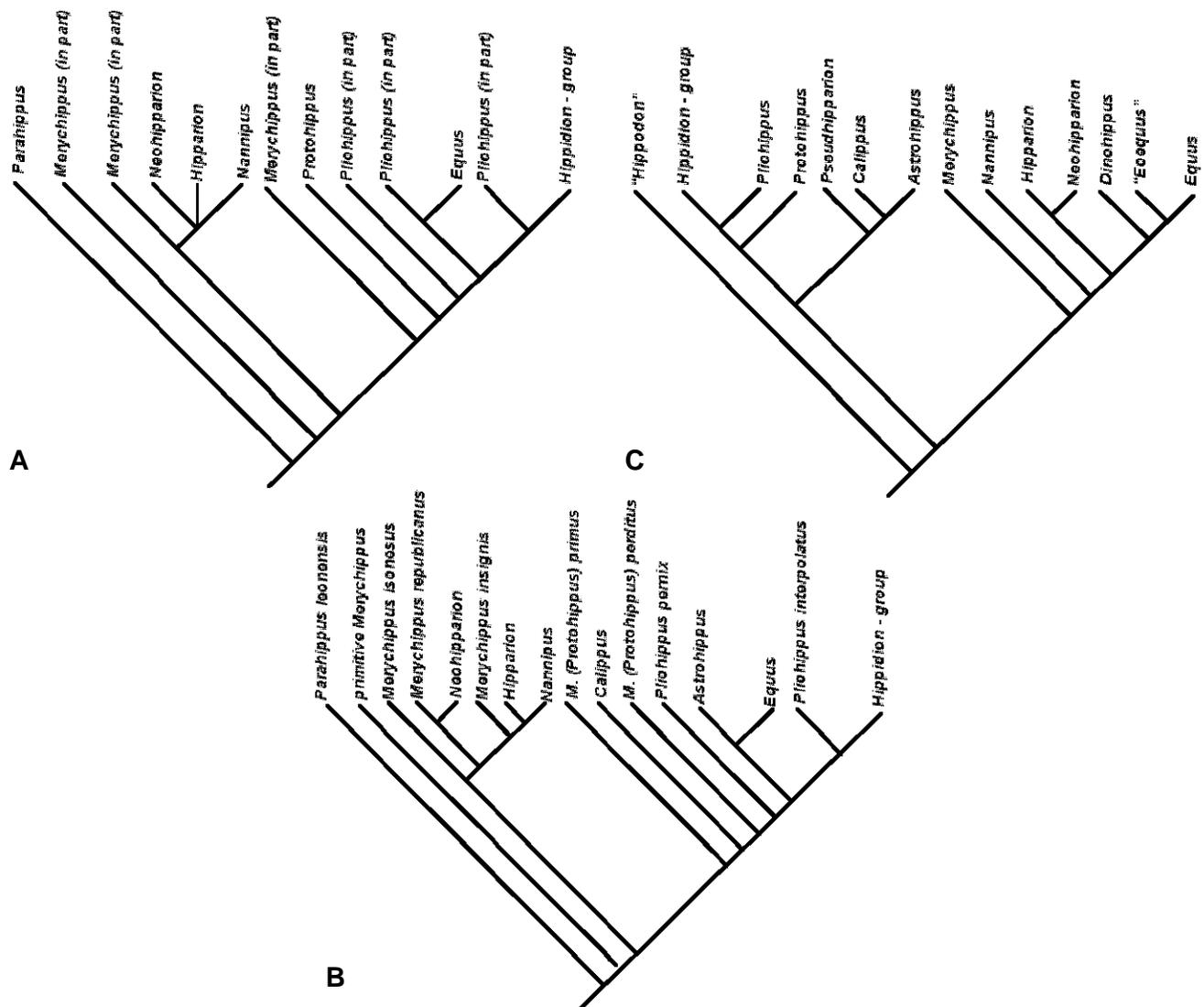


Figura 29. Hipótesis filogenéticas previas de los Equinae expresadas en forma cladística. A., Matthew (1926), B., Stirton (1940) y C., Quinn (1955) El concepto de *Merychippus* y *Pliohippus* de Matthew y Stirton representan taxa parafiléticos. El esquema de Quinn no es parafilético; sin embargo, la propuesta es radical y no corresponde a las derivadas de análisis cladísticos (Modificada de Hulbert, 1989, fig. 11.1, p. 177).

Los Equinae incluyen a las formas subhypsodontes ancestrales a partir de las cuales se diferenciaron los linajes hipsodontes más avanzados, que conducen a la línea evolutiva de los representantes actuales. El material fósil de este grupo se ha recuperado de numerosas localidades terciarias que cubren más de 3/4 partes del territorio estadounidense, desde la Costa del Pacífico hasta la Planicie Costera del Golfo (Benett, 1980; MacFadden, 1984a; Webb y Hulbert, 1986; Hulbert, 1987, 1988a, 1988b, 1989; Evander, 1989; Hulbert y MacFadden, 1991, 1992, 1998; Kelly, 1995, 1998; Prado y Alberdi, 1996).

Las primeras aproximaciones cladísticas acerca de la filogenia de ciertos grupos de Equinae, incluyen principalmente aquellas de MacFadden (1976, 1984), Bennett (1980), Skinner y MacFadden (1977), Webb y Hulbert (1986) y Hulbert (1988a, 1988b); sin embargo, el estudio de Hulbert (1989) representa a la fecha el único que considera en conjunto a los integrantes de la subfamilia del Neógeno de Norteamérica.

El análisis de Hulbert (1989) se basó en 13 géneros y 10 especies merychipines de la Planicie Costera del Golfo y las Grandes Planicies. La búsqueda realizada generó cinco cladogramas igualmente parsimoniosos, en los cuales las relaciones evolutivas de los géneros hipsodontes más avanzados y siete merychipines son constantes, con excepción de “*M.*” *intermontanus*, “*M.*” *isonesus* y “*M.*” *sejunctus*. Hulbert (1989, p. 181) argumentó que la posición variable de estas especies, se debe a que presentan una combinación de caracteres (craneales y dentales) propios de los hiparionines y equines.

Por otra parte, distinguió de manera consistente dos grupos monofiléticos principales, las tribus Hipparionini y Equini. En los Hipparionini reconoció tres clados que discriminó con base en las convenciones de Wiley (1981) de la siguiente manera: Grupo innominado (“*M.*” *isonesus* y “*M.*” *sejunctus*), Grupo *Hipparion* (“*Merychippus*” s.s., *Hipparion*, “*M.*” *goorisi*, *Cormohipparion* y *Nannipus*) y Grupo *Neohipparion* (“*M.*” *coloradense*, *Pseudhipparion* y *Neohipparion*). En los Equini reconoció al Grupo *Protohippus* (*Protohippus* y *Calippus*) y Grupo *Equus* (“*M.*” *stylodontus*, “*M.*” *carrizoensis*, *Pliohippus*, *Astrohippus*, “*Dinohippus*,” *Equus*, *Hippidion* y *Onohippidium*) (Hulbert, 1989, tabla 11.2, p. 184).

El cladograma de la Figura 30 corresponde al que Hulbert (1989) seleccionó para explicar la filogenia de los Equinae de Norteamérica. En su reporte no explicitó el algoritmo de búsqueda utilizado para generar los esquemas correspondientes y tampoco estableció la congruencia e incongruencia de las topologías resultantes mediante la construcción y valoración del consenso estricto.

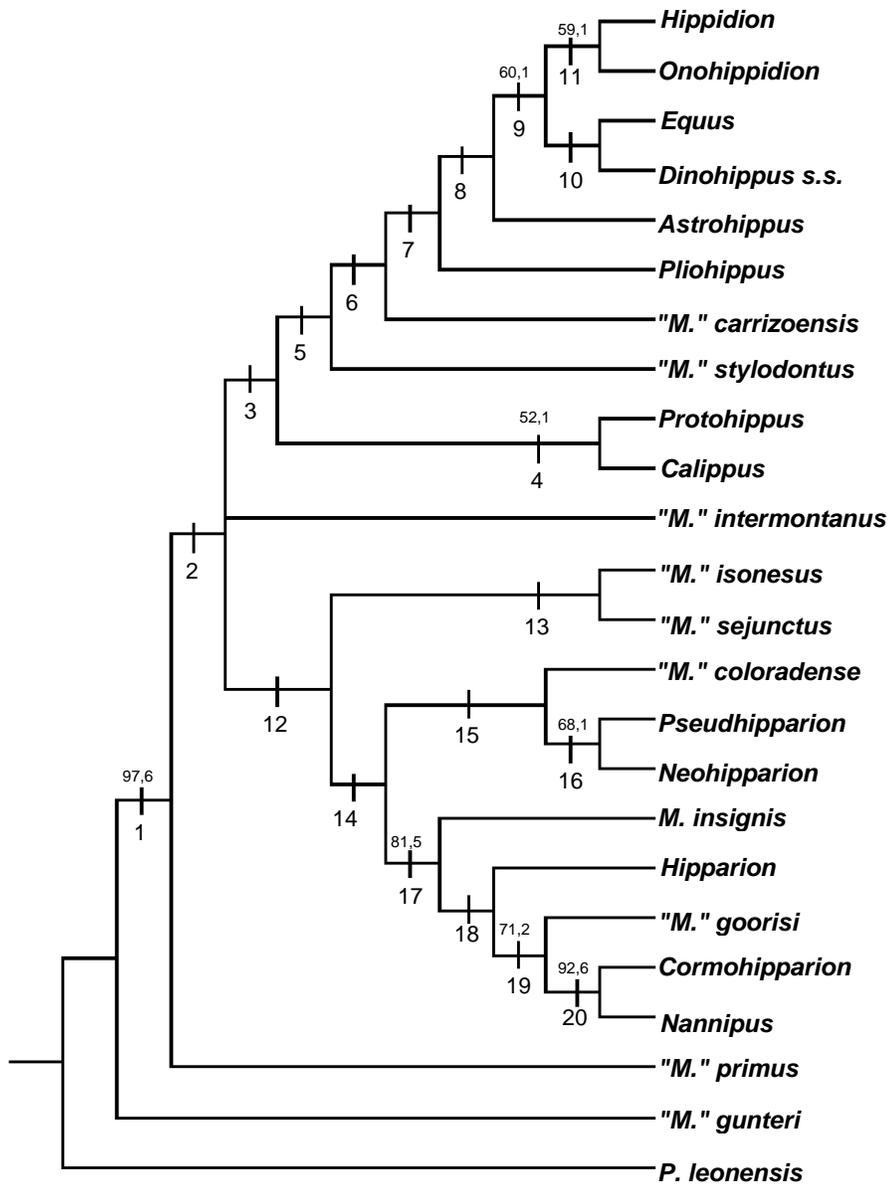


Figura 30. Patrón filogenético seleccionado por Hulbert (1989) para explicar la historia evolutiva de los Equinae del Neógeno de Norteamérica, con una longitud de 106 pasos, IC = 0.49, IH = 0.50, IR = 0.67. El cladograma se encuentra apoyado por la siguiente lista de sinapomorfias Nodo 1: 18, 27, 37, 40. Nodo 2: 3, 5, 17, 30, 32, 42. Nodo 3: 34. Nodo 5: 10, 41(2). Nodo 6: 4, 18 (2). Nodo 7: 23, 34. Nodo 8: 39, 44. Nodo 9: 1, 2, 9, 43. Nodo 10: 38. Nodo 11: 45. Nodo 12: 33. Nodo 13: 10(2). Nodo 14: 35. Nodo 15: 20, 39. Nodo 16: 20(2), 22, 32(2), 41. Nodo 17: 4, 8, 24, 28. Nodo 18: 30(0). Nodo 19: 7, 25. Nodo 20: 19, 35, 38, 41. En la parte superior de las ramas se encuentran los valores de soporte por "Bootstrap" y Bremer respectivamente (Modificado de Hulbert, 1989, fig. 11.2, p. 182).

Hulbert (1989) reconoció que los Equinae son un grupo monofilético que incluye a las tribus Hipparionini y Equini; asimismo, detectó que una buena parte de los caracteres son homoplásicos y la mayoría de los clados están definidos con base en algunas cuantas sinapomorfias. Al comparar el cladograma seleccionado se observa que las relaciones evolutivas de los géneros principales son muy semejantes a la filogenia de Stirton (1940) [y por ende a la de Mathew (1926)], mientras que no se sostiene ninguno de los cambios radicales del esquema de Quinn (1955) (Figuras 29 y 30). Esto demuestra objetivamente que la concepción de la Teoría de la Evolución Orgánica Moderna es una realidad y, desde luego, el incremento de la base de datos y de su análisis a partir de otro método (cladístico), han contribuido al mejor entendimiento de ciertos aspectos de la evolución del grupo, específicamente en reconocer la estrecha relación entre *Protohippus* y *Calippus*, así como *Dinohippus s.l.* y *Equus* son taxa hermanos; esta última interpretación es congruente con las tesis evolutivas de Lance (1950), Bennett (1980) y MacFadden (1984b).

La filogenia de Hulbert (1989) es la base de la taxonomía y sistemática actual de los Equinae de Norteamérica y el patrón seleccionado se ha adoptado acríticamente en trabajos posteriores (v.gr. MacFadden, 1992, 1998; Hulbert, 1993). Recientemente, estudios cladísticos de algunos integrantes de la subfamilia, han contribuido a mejorar el entendimiento acerca de su posición taxonómica y filogenética (Hulbert y MacFadden, 1991; Kelly, 1995, 1998), en consecuencia, estos cambios deben tomarse en cuenta y adicionalmente considerarse la evidencia disponible de otras regiones del Subcontinente Norteamericano, en este caso en particular aquella de Mesoamérica.

Posición taxonómica y filogenética de algunos Equinae

El estado del conocimiento acerca de la taxonomía y relaciones evolutivas de algunos Equinae es controversial, tal es el caso de *Merychippus* y *Dinohippus*. Diversos análisis filogenéticos colocan a estos géneros como taxa parafiléticos; asimismo, ciertas especies incluidas en ellos representan plesiones de rango genérico o superior (Evander, 1989; Hulbert, 1989, 1993, 1996; Hulbert y MacFadden, 1991; Kelly, 1995, 1998).

Posición taxonómica y filogenética de *Merychippus*.- en este género se encontraban incluidos tradicionalmente los équidos subhypsodontes del Mioceno de Norteamérica, a partir de los cuales se diferenciaron las formas hiparionines y equines más avanzadas (MacFadden, 1992, 1998). Hulbert y MacFadden (1991) demostraron que *Merychippus* en un sentido estrictamente

filogenético, representa un grupo monofilético incluido en los Hipparionini, que incluye a *Merychippus insignis* (especie genotípica) y provisionalmente a *M. calamarius*, *M. californicus* y *M. brevidontus*; posteriormente, Woodburne (1996) incluyó a *M. sphenodus* (= *Cormohipparion sphenodus*). Las especies consideradas en *Merychippus* s.s. se encuentran unificadas con los hiparionines, por presentar plicaballín sobre los molares bien desarrollado y metacarpo V articulado principalmente con el IV (Hulbert y MacFadden, 1991).

Otras especies merychippines presentan una combinación de rasgos craneales y faciales propios de los hiparionines y/o equines, por lo tanto, su inclusión en *Merychippus* s.s. conduce a postular parafilia. Estos taxa se distinguieron con base en las convenciones de Wiley (1981) como “*Merychippus*” e incluyen a “*M.*” *gunteri*, “*M.*” *primus*, “*M.*” *intermontanus*, “*M.*” *sejunctus*, “*M.*” *coloradense* y “*M.*” *goorisi* (Hulbert y MacFadden, 1991, p. 5-6).

Kelly (1995, 1998) reconoció que la morfología craneal y dental de ciertas especies de “*Merychippus*” es suficientemente diagnóstica y deben considerarse taxa diferentes de rango genérico. La valoración taxonómica y sistemática de material fósil adicional recuperado del Hemingfordiano Temprano–Barstoviano Temprano de California, condujo a distinguir dos nuevos géneros denominados formalmente *Acritohippus* y *Parapliohippus*. Las especies “*Merychippus*” *isonesus*, “*M.*” *tertius* y “*M.*” *stylodontus* se transfirieron al Género *Acritohippus*, mientras que “*M.*” *carrizoensis* corresponde a la especie genotípica de *Parapliohippus* (Kelly, 1995, 1998).

Esta revisión taxonómica muestra que la sistemática de los merychippines no se encuentra completamente entendida aún. En el presente reporte, se considera que las especies subhipsodontes del Mioceno Medio inicialmente asignadas a *Merychippus*, pertenecen a alguno de los siguientes Géneros *Merychippus* s.s., “*Merychippus*,” *Acritohippus* y/o *Parapliohippus*.

Posición taxonómica y filogenética de *Dinohippus*.- este taxón fue propuesto originalmente por Quinn (1955), con base en caracteres de la especie genotípica *Dinohippus leidymanus* y de *D. interpolatus*.

Hulbert (1989) consideró a *Dinohippus* un grupo parafilético que incluía a las especies *D. spectans*, *D. interpolatus*, *D. leidymanus* y *D. mexicanus*, debido a que estos taxa se distinguen con base en caracteres plesiomórficos. Posteriormente, transfirió *D. interpolatus*, *D. leidymanus* y *D. mexicanus* al género *Equus*, en atención a que comparten rasgos apomórficos que incluyen protoconos de configuración elongada, fosetas plegadas y dientes rectos (Hulbert, 1993, 1996).

Kelly (1998) con base en evidencia morfológica y cladística demostró que en sentido estricto *Dinohippus* se restringe a la especie *D. leidymanus*. El resto presentan una combinación de sinapomorfias y plesiomorfias tanto dentales como craneales, que las relacionan con *Pliohippus*, *Equus* o *Dinohippus* s.s., en consecuencia, considerarlas en *Dinohippus* conduce a proponer un taxón parafilético. Con base en las convenciones de Wiley (1981) las distinguió como “*Dinohippus*”*interpolatus*, “*D.*” *spectans* y “*D.*” *mexicanus*; asimismo, incluyó “*Dinohippus*” *leardi* especie asignada originalmente a *Pliohippus* (Drescher, 1941).

Desde un punto de vista filogenético, el término *Dinohippus* s.s. se refiere a la especie tipo *D. leidymanus*, mientras que “*Dinohippus*” indica un grado parafilético de especies que no pueden referirse a alguno de los géneros monofiléticos de equinos avanzados y, por lo tanto, son plesiones de rango variable. En el presente trabajo se sigue esta convención para distinguir a los taxa referidos tradicionalmente a *Dinohippus* s.l.

Consideraciones previas sobre la filogenia de los Equinae del Neógeno de Norteamérica

El estudio taxonómico y sistemático reciente de las especies “*Merychippus*” *isonesus*, “*M.*” *stylodontus* y “*M.*” *carrizoensis* del Mioceno de California, condujo a modificar su identidad taxonómica original. Kelly (1995, 1998) argumentó convincentemente que la morfología craneal y dental de estos équidos es suficientemente diagnóstica para incluirlos en los nuevos Géneros *Acritohippus* y *Parapliohippus*.

La especie *Acritohippus isonesus* se conoce del Barstoviano Temprano de California (Kelly, 1995). Hulbert (1989) estableció incorrectamente que este équido se caracteriza por tener un hocico angosto y dientes moderadamente curvos. Por el contrario, se distingue por presentar un hocico ancho y dientes fuertemente curvos (Kelly, 1995, 1998). Estas condiciones son apomórficas y no plesiomórficas como previamente se habían considerado (Hulbert, 1989, tabla 11.1, p. 180).

La especie *Acritohippus stylodontus* se conoce del Barstoviano Temprano de California y Montana (Evander, 1996; Kelly, 1998). Evander (1997) y Kelly (1998) proporcionaron una descripción detallada de la morfología craneal y dental de esta especie. Con base en esta información, se reconoció que Hulbert (1989, tabla 11.1, p. 180) discriminó erróneamente las condiciones correspondientes a la configuración de la fosa malar, grado de curvatura de los molariformes superiores, así como la separación y posición del metacónido y metastílido. En este équido la fosa malar es confluyente con la fosa dorsal preorbital, los molariformes superiores son

fuertemente curvos, el metacónido y metastílido se encuentran ampliamente separados (al menos durante las primeras fases de desgaste), el metacónido y metastílido son subiguales en tamaño y posición de sus bordes linguales. Estas características en conjunto permiten unificar a los acritohipines en un grupo monofilético (Kelly, 1998).

Kelly (1995) revisó los ejemplares de “*Merychippus*” *carrizoensis* del Mioceno Temprano de la Costa de California; asimismo, describió material adicional (craneal, dental y postcraneal), procedente de las Formaciones Caliente, Bopesta y Barstow del Hemingfordiano Tardío-Barstoviano Temprano. Al través de su estudio, detectó que el material es lo suficientemente diagnóstico para crear un género monotípico diferente, que denominó *Parapliohippus*. A partir de la descripción de esta última especie, se determinó la profundidad de la escotadura nasal, desarrollo del protostílido y número de dígitos; rasgos que Hulbert (1989) no pudo establecer a partir del material que involucró en su análisis filogenético. Asimismo, se corrigieron las descripciones correspondientes al grado de curvatura y separación del complejo metacónido-metastílido. Con base en la información disponible, se distinguió que *P. carrizoensis* se caracteriza por tener escotadura nasal posterior a los caninos, molariformes superiores curvos, metacónido-metastílido ampliamente separados, protostílido presente y extremidades tridactilares (Kelly, 1995, p. 3-4).

La revisión exhaustiva del trabajo de Hulbert (1989) hecha en el presente estudio, condujo a detectar un error con respecto a la condición de tamaño y disposición del complejo metacónido-metastílido en “*Merychippus*” *intermontanus* del Barstoviano Tardío de California (Hulbert y MacFadden, 1991). Hulbert (1989, p. 181) comentó que esta especie merychipine no podía unificarse con alguno de los grupos de équidos hipsodontes más avanzados, debido a que presenta una combinación de rasgos faciales propios de los hiparionines y dentales de los equines. Sin embargo, estableció incorrectamente que esta especie se distingue por presentar metacónido y metastílido subiguales en tamaño y posición de sus bordes linguales (carácter 34). Hulbert y MacFadden (1991) y Kelly (1995, 1998) distinguieron que en los molariformes inferiores de “*M.*” *intermontanus*, el metastílido es más pequeño que el metacónido y su borde lingual se encuentra localizado más labialmente.

Filogenia revisada de los Equinae del Neógeno de Norteamérica

El análisis cladístico de los datos que se presentan en el Tabla 2, produjo 18 topologías igualmente parsimoniosas con una longitud de 111 pasos, IC = 0.46, IH = 0.53 e IR = 0.65 (Apéndice IV). En este análisis 11% de los caracteres es no informativo, la presencia de presilla cigomática (carácter 11), incisivos dispuestos en línea recta (carácter 14) y anterostilo reducido sobre p2 (carácter 26) son autapomórficos de *Pseudhipparion*, *Calippus* y *Nannipus* respectivamente. Por su parte, los integrantes de la subfamilia presentan la condición apomórfica correspondiente al desarrollo del plicaballín (carácter 27) y cingulo labial en los premolares deciduos (carácter 37).

Tabla 2. Matriz de caracteres de équidos hipsodontes del Neógeno de Norteamérica. Los caracteres y estados de carácter corresponden a los que se presentan en el Apéndice III (Modificada de Hulbert, 1989, tab. 11.1, p. 180).

Taxa \ No de carácter	10	20	30	40
<i>Hippidion</i>	1100???110	0000001200	0010001001	0101?11001 21211
<i>Onohippidion</i>	1111110110	0000001200	0010001001	0101?11011 21211
<i>Equus</i>	1000???110	0000001200	0000001000	0210011111 21210
" <i>Dinohippus</i> "	111010011?	0000001200	0010001000	0101011111 21210
<i>Astrohippus</i>	00111??101	0000001200	0010001011	0200011010 21110
<i>Pliohippus</i>	0011110101	0000001200	1010001011	1101211001 21100
<i>Parapliohippus carrizoensis</i>	0011110001	0000001200	0000001001	1101???001 0100?
<i>Acritohippus stylodontus</i>	0010110102	00?0001100	0000001001	1111001001 21100
<i>Protohippus</i>	0011110100	0010101100	0000001001	0101101011 11100
<i>Calippus</i>	0010110100	0011101200	0000001001	0101011011 01100
" <i>M.</i> " <i>intermontanus</i>	??11110100	0000001100	0000001001	0101001001 01100
<i>Acritohippus isonesus</i>	0010110002	0010011000	0000001000	0110001011 01100
" <i>M.</i> " <i>sejunctus</i>	0010010002	0000001100	0000001001	0110??1001 01100
" <i>M.</i> " <i>coloradense</i>	0011100100	0000001001	0000001001	0110?01011 01100
<i>Pseudhipparion</i>	0010100110	1100001002	1100001001	0210101011 11100
<i>Neohipparion</i>	0000000110	0000001012	0100001000	0210111111 11100
<i>M. insignis</i>	0011110110	0000001000	0001001101	0110101001 01100
<i>Hipparion</i>	1011110110	0000001000	0001001100	0110101001 01000
" <i>M.</i> " <i>goorisi</i>	0011111110	0000001000	0001101100	0110101001 01100
<i>Cormohipparion</i>	0011111110	0000001011	0001101100	0110101111 11100
<i>Nannipus</i>	0011111110	0000011010	0001111100	0110101111 11000
" <i>M.</i> " <i>primus</i>	0010100100	0100001100	0000001001	0100001001 01000
" <i>M.</i> " <i>gunteri</i>	???????000	0000000100	0000001000	0000001001 00000
" <i>Parahippus</i> " <i>leonensis</i>	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000 00000

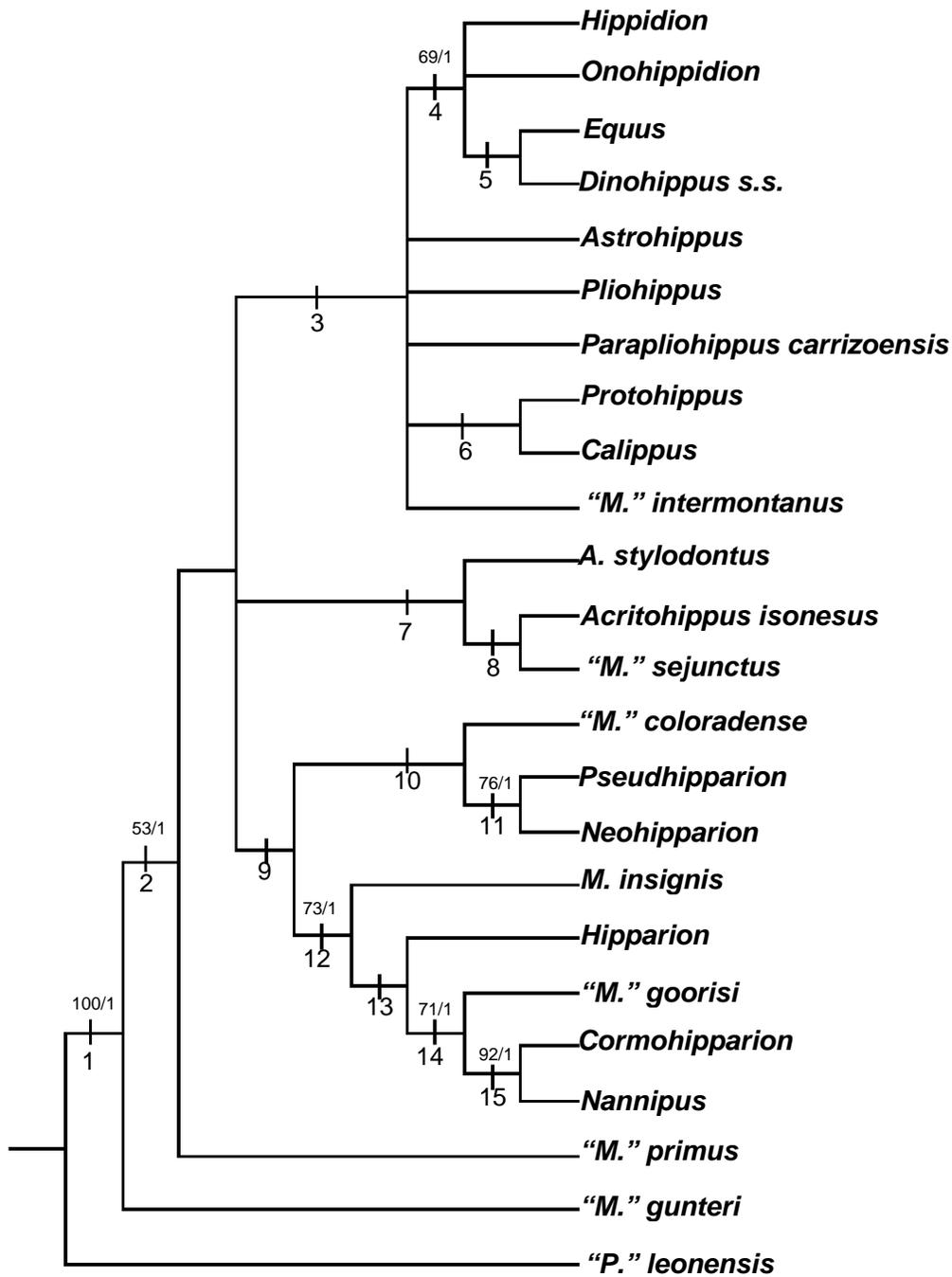


Figura 31. Árbol de consenso estricto de 18 esquemas igualmente parsimoniosos derivados del análisis de los Equinae del Neógeno de Norteamérica. Los caracteres se interpretaron en *ACCTRAN* y el esquema se encuentra soportado por la siguiente lista de sinapomorfias. Nodo 1, Subfamilia Equinae: 18, 27, 37, 40. Nodo 2: 3, 5, 8, 17, 30, 32, 33*, 42, 43*. Nodo 3, Tribu Equini: 4*, 6*, 18(2), 34. Nodo 4: 1, 9*, 36*, 39*, 41(2), 43(2); 44. Nodo 5: 38. Nodo 6 (Protohippines): 13, 15, 39*. Nodo 7, (Acritohippines): 6*, 10(2). Nodo 8: 8(0). Nodo 9, Tribu Hipparionini: 4*, 9*, 35. Nodo 10: 20, 39*. Nodo 11: 20(2), 22, 32(2), 41. Nodo 12: 6*, 24, 28. Nodo 13: 30(0). Nodo 14: 7, 25. Nodo 15: 19, 39*, 41. En la parte superior de las ramas se encuentran los valores de soporte por "Bootstrap" y Bremer respectivamente. El asterisco indica aquellos caracteres cuya dirección de cambio es ambigua.

En el consenso estricto las especies “*Merychippus*” *gunteri* y “*M.*” *primus* se colocan como los taxa hermanos sucesivos del resto de los Equinae; asimismo, se reconoce una tricotomía principal que involucra a los grupos monofiléticos: equines (Tribu Equini), hiparionines (Tribu Hipparionini) y acritohipines (Figura 31, Nodos 3, 7, 9 respectivamente).

La especie “*Merychippus*” *gunteri* se conoce a partir de material dental recuperado del Hemingfordiano Tardío-Barstoviano Temprano de Florida y Barstoviano Temprano de Texas (Simpson, 1930, 1932; Quinn, 1955; Forsten, 1975; Hulbert y MacFadden, 1991). Comparte con los integrantes de la subfamilia el tiempo de conexión del protocono al protolofa, desarrollo del plicaballín, cíngulo labial sobre los premolares deciduos y presencia de plientofléxido (Figura 31, Nodo 1).

La especie “*M.*” *primus* del Hemingfordiano Tardío de Nebraska y Barstoviano Temprano de Florida (Hulbert y MacFadden, 1991; Bryant, 1991) comparte con el resto de los Equinae numerosas apomorfias de la morfología facial y dental, las cuales incluyen fosa dorsal preorbital bien delineada posteriormente, barra preorbital moderadamente ancha, protocono de configuración ovoidal a ovoidal elongada, surco hipoconal que se cierra en un estado de desgaste moderado o más tempranamente, complejo metacónido-metastílido expandido y amplia cobertura de cemento sobre los molariformes permanentes (Figura 31, Nodo 2).

Los equines representan un grupo monofilético en el que se encuentran incluidos “*M.*” *intermontanus*, *Calippus*, *Protohippus*, *Parapliohippus carrizoensis*, *Pliohippus*, *Astrohippus*, *Dinohippus s.s.*, *Equus*, *Hippidion*, y *Onohippidion*. Hulbert (1989) y Hulbert y MacFadden (1991) reconocieron que los equines se distinguen por tener molariformes inferiores con metastílido en posición menos medial que el metacónido. Posteriormente, Kelly (1998, fig. 9A, p. 28) demostró que este grupo de équidos también se puede unificar por presentar fosa dorsal preorbital con el margen posterior bien delineado. Los resultados obtenidos soportan las apomorfias previamente establecidas y adicionalmente indican que se encuentran unificados por presentar protoconos que se unen al protolofa en la cima de la superficie oclusal (Figura 31, Nodo 3).

Los Géneros *Dinohippus s.s.*, *Equus*, *Hippidion* y *Onohippidum* se encuentran unidos en un grupo monofilético definido por la presencia de una escotadura nasal profunda dorsal al P2 o posteriormente, barra preorbital ancha, ectostílido ausente en los premolares deciduos, protostílido ausente, tamaño grande y monodáctilia. Por su parte, *Dinohippus s.s.* y *Equus*

corresponden a un grupo hermano que se caracteriza por presentar premolares inferiores que desarrollan plicaballínido (Figura 31, Nodos 4-5).

En Norteamérica, los equines *Hippidion* y *Onohippidum* solamente se conocen del Hemphilliano de Texas y Arizona (MacFadden y Skinner, 1979). Estos géneros se distinguen en el desarrollo de metapodiales cortos y robustos, así como por tener surco hipoconal que se cierra en un grado de desgaste moderado. Esta última condición también ocurre en el resto de los equines, así como algunos hiparionines (*M.* *coloradense*, *M. insignis* y *Pseudhipparion*) y acritohipines (*Acritohippus stylodontus* y "*M.*" *sejunctus*), lo cual sugiere que estuvo presente en el ancestro de los equines y posteriormente se adquirió de manera independiente en diversos équidos hipsodontes. En este escenario ambos géneros constituirían un grupo hermano; sin embargo, esto implicaría reversión en el tiempo de cierre del surco hipoconal en *Dinohippus* s.s. y *Equus*.

La especie "*M.*" *intermontanus* es plesiomórfica con respecto al resto de los equines, en el tiempo de conexión del protocono al protolofo. Por su parte, *Parapliohippus carrizoensis*, *Pliohippus* y *Astrohippus* presentan una combinación de rasgos craneales plesiomórficos propios de los protohipines (barra preorbital angosta) y dentales apomórficos de los equines monodáctilos (protocono unido al protolofo en la cima de la superficie oclusal), en consecuencia, se colocan como los taxa hermanos sucesivos de alguno de estos dos grupos monofiléticos de équidos.

Los protohipines *Protohippus* y *Calippus*, constituyen un grupo monofilético, que se encuentra definido por presentar un hocico ancho y diastema corto (Figura 31, Nodo 6).

Las especies *Acritohippus stylodontus*, *A. isonesus* y "*Merychippus*" *sejunctus* se unifican en un clado que se distingue con el nombre de acritohipines. Este grupo monofilético se encuentra definido por presentar fosa dorsal preorbital con márgen posterior bien definido y fosa malar confluyente con la fosa dorsal preorbital (Figura 31, Nodo 7). El desarrollo de fosa malar permite relacionarlos con los equines; sin embargo, comparten con los hiparionines la presencia de un complejo metacónido-metastílido ampliamente separado. La combinación de caracteres faciales equines con caracteres dentales propios de los hiparionines, conduce a colocar a los acritohipines como el taxón hermano de alguno de estos dos grupos de équidos y, por lo tanto, sus relaciones no están resueltas.

Por otra parte, *Acritohippus isonesus* y "*Merychippus*" *sejunctus* se agrupan en un clado que se encuentra definido por presentar una barra preorbital muy angosta (Figura 31, Nodo 8).

Cabe señalar aquí que la especie “*M.*” *sejunctus* es más derivada que *A. isonesus* del Hemingfordiano Tardío de Nebraska (Hulbert y MacFadden, 1991; Kelly, 1995)], en el tiempo de conexión del protocono al protolofa y el correspondiente al cierre del surco hipoconal. Sin embargo, los acritohipines en conjunto presentan la misma morfología facial y conduce a postular que “*M.*” *sejunctus* y *A. isonesus* compartieron hipotéticamente el mismo ancestro o la especie merychippine derivó a partir de un morfotipo ancestral acritohipine con fosa malar confluyente con la fosa dorsal preorbital. Con el evento de especiación correspondiente se desarrollaron de manera independiente protoconos que se unen al protolofa durante las primeras fases de desgaste y cierre del surco hipoconal en un estado de desgaste moderado o más tempranamente. En este escenario, *Acritohippus* representaría el taxón hermano de “*M.*” *sejunctus* y los estados derivados observados indicarían convergencias con algunos hiparionines (“*Merychippus*” *coloradense*, *Pseudhipparion* y *Neohipparion*) y equines (*Protohippus*, *Calippus*, “*M.*” *intermontanus*, *Astrohippus*, *Pliohippus*, *Hippidion* y *Onohippidion*), lo cual es congruente con los resultados obtenidos y la tesis evolutiva de Kelly (1995).

Los hiparionines se unen en un clado definido por presentar fosa dorsal preorbital cóncava posteriormente, barra preorbital muy ancha (20 mm) y protostílido bien desarrollado sobre los premolares deciduos (Figura 31, Nodo 9). Hulbert (1989) estableció que la sinapomorfia principal que distingue a este grupo de équidos es la presencia de metacónido y metastílido ampliamente separados a todo lo largo de la altura de la corona. Los resultados indican que esta condición debió estar presente en el grupo ancestral que condujo a la diferenciación de las formas hipsodontes más avanzadas, lo cual implicaría aducir múltiples reversiones en la mayoría de los equines a excepción de *Equus*. Es más parsimonioso considerar que este último género adquirió de manera independiente el estado pertinente y, por lo tanto, representaría un carácter apomórfico de los acritohipines e hiparionines.

Los hiparionines se dividen en dos grupos monofiléticos principales. El primero incluye a “*Merychippus*” *coloradense*, *Neohipparion* y *Pseudhipparion*, definido por presentar ectofléxido poco profundo sobre los premolares y espolón anterior protoconal reducido sobre los molariformes superiores (Figura 31, Nodo 10). La especie “*Merychippus*” *coloradense* del Barstoviano Temprano–Barstoviano Tardío presenta espolón protoconal, mientras que en *Pseudhipparion* y *Neohipparion* del Barstoviano Tardío–Hemphilliano Tardío es prácticamente inexistente (MacFadden, 1984a; Webb y Hulbert, 1986). Esto evidencia un cambio clinal que

eventualmente condujo a la desaparición del espolón protoconal a finales del Barstoviano en las formas más avanzadas que integran el clado; asimismo, esta última condición se adquirió de manera independiente en *Cormohipparion*, cuyo alcance se extiende de la parte más tardía del Barstoviano Tardío al Hemphilliano Tardío. Por su parte, los hiparionines *Neohipparion* y *Pseudhipparion* se unifican en un clado que se define por tener protoconos sobre los premolares marcadamente oblicuos, complejo metáconido-metastílido elongado y protostílido bien desarrollado (Figura 31, Nodo 11).

El segundo grupo de hiparionines incluye a *M. insignis*, “*M.*” *goorisi*, *Hipparion*, *Cormohipparion* y *Nannipus*, los cuales se encuentran unificados por tener una fosa dorsal preorbital con margen posterior bien definido, bordes internos de las fosetas moderada a fuertemente plegados y plicaballín fuertemente desarrollado usualmente bífido o ramificado. En el caso de “*M.*” *goorisi*, *Cormohipparion* y *Nannipus*, se observa que estas taxa son más derivados por tener una fosa dorsal preorbital con margen anterior bien definido y fosetas fuertemente plegadas. Aunado a esto, los últimos dos géneros se unifican en un clado definido por presentar protocono aislado a todo lo largo de la altura de la corona, ectoflécido poco profundo sobre los premolares y protostílido bien desarrollado. Algunos hiparionines (*Neohipparion* y *Pseudhipparion*) y equines (*Protohippus*), exhiben una condición semejante en lo que respecta a la profundidad del ectoflécido y desarrollo del protostílido, lo cual sugiere derivación independiente de estos rasgos. (Figura 31, Nodos 12-15).

Los resultados obtenidos conducen a establecer los siguientes aspectos:

- 1) Las relaciones evolutivas de los hiparionines y una parte de los equines son estables y congruentes con las de análisis filogenéticos previos (Evander, 1989; Hulbert, 1989; MacFadden, 1992; Kelly, 1995, 1998).
- 2) En la Subfamilia Equinae se reconoce adicionalmente un grupo monofilético que incluye a los acritohipines *Acritohippus stylodontus*, *A. isonesus* y “*Merychippus*” *sejunctus* (Kelly, 1998).
- 3) Las relaciones evolutivas de los acritohipines y una buena parte de los equines son inciertas.
- 4) La especie “*Merychippus*” *intermontanus* es la más plesiomórfica de los equines (Hulbert y MacFadden, 1991; Kelly, 1995, 1998).

Tabla 3. Descripción de los caracteres seleccionados para el análisis filogenético de los Equinae del Neógeno de Norteamérica.

Carácter	m	s	g	IC	IR	IH
1	1	2	5	0.500	0.750	0.500
2	1	2	3	0.500	0.500	0.500
3	1	4	4	0.250	0.000	0.750
4	1	6	11	0.167	0.500	0.833
5	1	3	3	0.333	0.000	0.667
6	1	3	6	0.333	0.600	0.667
7	1	1	3	1.000	1.000	0.000
8	1	3	5	0.333	0.500	0.667
9	1	3	11	0.333	0.800	0.667
10	2	3	6	0.667	0.750	0.333
11	1	1	1	1.000	0/0	0.000
12	1	2	2	0.500	0.000	0.500
13	1	2	3	0.500	0.500	0.500
14	1	1	1	1.000	0/0	0.000
15	1	1	2	1.000	1.000	0.000
16	1	2	2	0.500	0.000	0.500
17	1	1	2	1.000	1.000	0.000
18	2	5	14	0.400	0.750	0.600
19	1	2	3	0.500	0.500	0.500
20	2	3	4	0.667	0.500	0.333
21	1	2	2	0.500	0.000	0.500
22	1	1	2	1.000	1.000	0.000
23	1	2	5	0.500	0.750	0.500
24	1	1	5	1.000	1.000	0.000
25	1	1	3	1.000	1.000	0.000
26	1	1	1	1.000	0/0	0.000
27	1	1	1	1.000	0/0	0.000
28	1	1	5	1.000	1.000	0.000
29	1	2	2	0.500	0.000	0.500
30	1	5	10	0.200	0.556	0.800
31	1	3	3	0.333	0.000	0.667
32	2	4	6	0.500	0.500	0.500
33	1	2	12	0.500	0.909	0.500
34	1	4	9	0.250	0.625	0.750
35	2	3	9	0.667	0.857	0.333
36	1	3	8	0.333	0.714	0.667
37	1	1	1	1.000	0/0	0.000
38	1	3	5	0.333	0.500	0.667
39	1	6	12	0.167	0.545	0.833
40	1	2	2	0.500	0.000	0.500
41	2	5	12	0.400	0.700	0.600
42	1	1	2	1.000	1.000	0.000
43	2	5	10	0.400	0.625	0.600
44	1	1	5	1.000	1.000	0.000
45	1	1	2	1.000	1.000	0.000

5) Los principales grupos y subgrupos monofiléticos se encuentran definidos por sinapomorfias que en su mayoría tienen un alto índice de homoplasia, tal es el caso de los caracteres 4, 6, 8-9, 18, 30, 34, 38-39, 41 y 43 (Tabla 3). Esto es congruente con el bajo

soporte de ramas reconocido, que indica un nivel de confianza promedio de 0.60 e índice de soporte total de 0.05.

- 6) Una buena parte de los rasgos considerados se adquirieron de manera independiente en los hiparionines, acritohipines y equines (caracteres 18-19, 29, 30, 33, 39 y 41).

Al comparar el esquema de Hulbert (1989) con el consenso estricto derivado del presente análisis, se observa que las relaciones evolutivas de la mayoría de los Equinae se mantienen. Los resultados corroboran que este grupo de équidos es monofilético y se encuentra caracterizado por numerosas sinapomorfias del cráneo y dentadura; asimismo, los Géneros *Protohippus* y *Calippus* se encuentran más relacionados entre sí que con cualquier otro equine, así como *Dinohippus* s.s. es grupo hermano de *Equus*. Sin embargo, existen diferencias en lo que respecta al reconocimiento de un tercer grupo monofilético que incluye a los acritohipines, lo cual conduce a excluir *Acritohippus styodontus* (= "*Merychippus*" *styodontus*) de los equines y a *A isonesus* junto con "*M.*" *sejunctus* de los hiparionines; esta interpretación es semejante a la tesis evolutiva de Kelly (1995).

Por otra parte, la especie "*Merychippus*" *intermontanus* tiene las apomorfias principales que definen a los equines y, por lo tanto, debe considerarse en este grupo monofilético. Finalmente, la posición filogenética de la mayoría de los integrantes de la Tribu Equini es incierta, debido a que una buena parte de sus caracteres craneales y dentales son homoplásicos, lo cual es congruente con el bajo soporte de ramas que tiene este clado.

Relaciones filogenéticas de algunos Equinae del Neógeno de Norteamérica

Las relaciones filogenéticas de los hiparionines, protohipines, así como de *Dinohippus* s.s. y *Equus* se mantienen en los cladogramas resultantes; sin embargo, la posición del resto de los taxa considerados es variable en los esquemas igualmente parsimoniosos.

Las especies *Acritohippus styodontus*, *A. isonesus* y "*Merychippus*" *sejunctus* se unifican en un clado que se coloca como el taxón hermano de los hiparionines o de los hiparionines + equines (Figura 32A). Estos équidos son semejantes a los hiparionines por tener protocono unido al protolofa a todo lo largo de la altura de la corona, metacónido-metastilído ampliamente separados y metastilído considerablemente más pequeño que el metacónido con el borde lingual de esmalte en posición medial (caracteres 18, 33 y 34 respectivamente), mientras que al igual que los equines presentan fosa malar (carácter 18). En este escenario, relacionar a los acritohipines

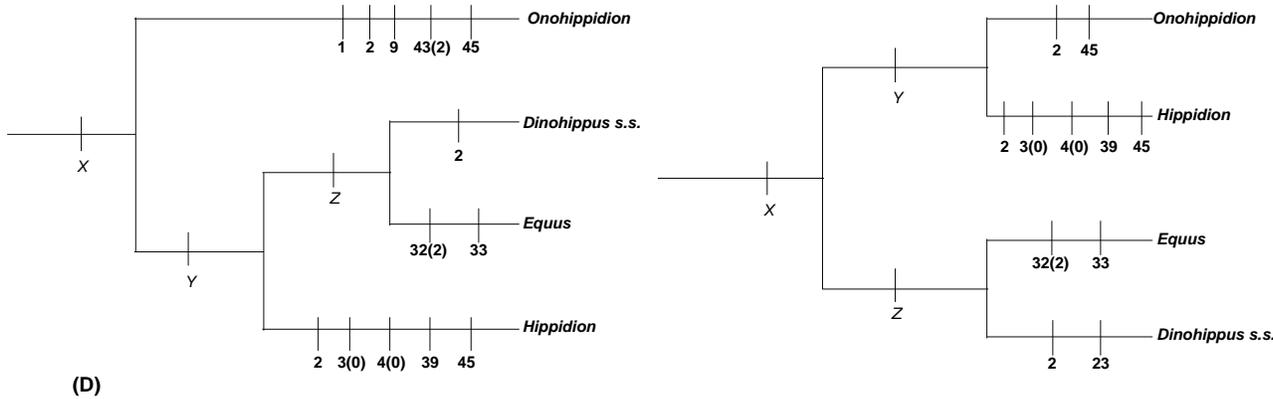
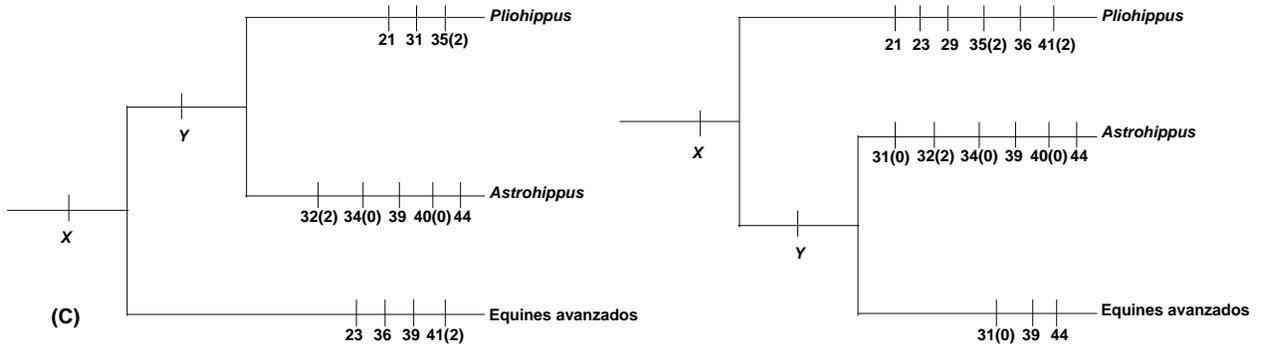
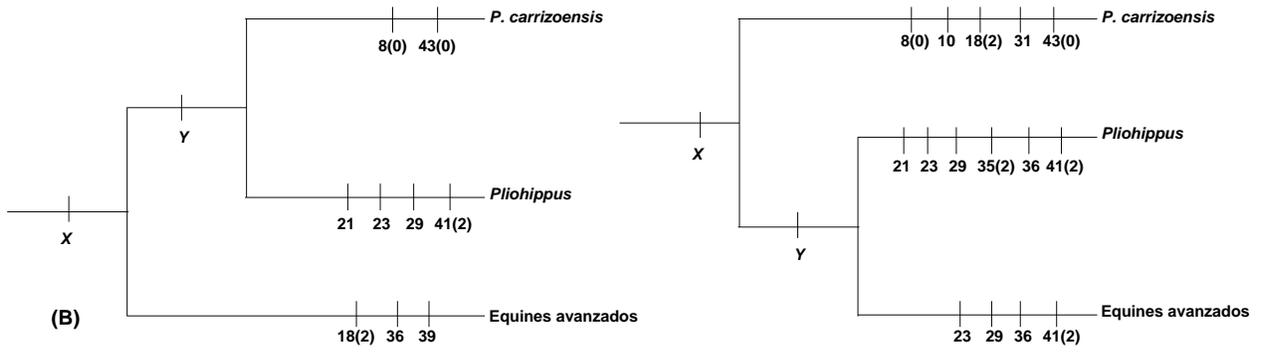
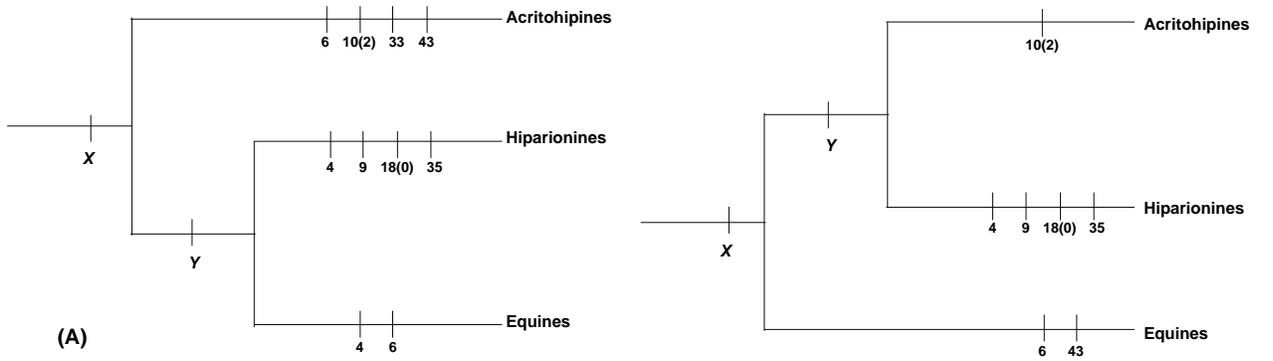
con los equines implicaría reversión en los rasgos dentales considerados y con los hiparionines derivación independiente de la fosa malar.

El desarrollo de depresiones variables en la región del maxilar en *Pseudhipparion*, *Neohipparion* y *Merychippus insignis* (Skinner y Taylor, 1967; MacFadden, 1984a; Webb y Hulbert, 1986; Hulbert, 1988a), evidencia que algunos linajes hiparionines y acritohipines adquirieron esta condición por paralelismo evolutivo. Asimismo, el hecho de que ambos grupos compartan diversos estados apomórficos a nivel dental, conduce a considerar que se encuentran más relacionados entre sí que con los equines.

En algunos esquemas *Parapliohippus carrizoensis* se unifica en un clado con *Pliohippus* o bien se coloca como el taxón hermano del resto de los equines (Figura 32B). Esta especie comparte con *Pliohippus* la presencia de una fosa malar independiente de la fosa dorsal preorbital, protocono unido al protofofo en la cima de la superficie oclusal y molariformes superiores fuertemente curvos (caracteres 10, 18 y 31 respectivamente).

La condición de la fosa malar es semejante a la de *Astrohippus* y la correspondiente al tiempo de conexión del protocono es característica de los Equini. En consecuencia, la única apomorfía que *Parapliohippus carrizoensis* comparte con *Pliohippus* es el grado de curvatura de los molariformes superiores (carácter 31); sin embargo, el reconocimiento de esta condición en otros linajes como *Acritohippus stylodontus* sugiere que se adquirió por derivación independiente. Por otra parte, *Parapliohippus carrizoensis* es plesiomórfica en la anchura de la barra preorbital y tamaño (caracteres 8 y 43 respectivamente), mientras que *Pliohippus* junto con el resto de los equines son apomórficos en el grado de complicación de las fosetas, tiempo de cierre del surco hipoconal y desarrollo del protostílido (caracteres 23, 29 y 41 respectivamente).

De lo anterior, resulta que la especie *Parapliohippus carrizoensis* debería considerarse el taxón hermano de los equines más avanzados. Esta posición es congruente con el alcance geocronológico de los linajes involucrados, dado que *Parapliohippus carrizoensis* se conoce del Hemingfordiano Tardío (ca. 18 Ma) y el registro del resto de los integrantes del grupo se tiene a partir de la parte más tardía del Barstoviano Temprano (ca. 15 Ma) y principios del Hemphilliano Temprano (ca. 9 Ma) (Hulbert, 1993; Kelly, 1998; MacFadden, 1998).



(Figura 32)

Figura 32. Arreglos igualmente parsimoniosos de los (A) Acritohippines [Nodo X: 3, 5, 17, 30, 32, 42. Nodo Y: 8, 33, 43; Nodo X: 3, 5, 8, 17, 30, 32, 42. Nodo Y: 6, 33, 43]. (B) *Parapliohippus carrizoensis* [Nodo X: 4, 6. Nodo Y: 10, 18(2), 31, 35(2), 36; Nodo X: 10, 18(2), 31. Nodo Y: 23, 29, 36, 41(2)]. (C) *Pliohippus* y *Astrohippus* [Nodo X: 18(2). Nodo Y: 10, 23, 29, 36, 41(2). Nodo X: 10, 18(2), 31. Nodo Y: 23, 29, 36, 41(2)]. (D) *Onohippidion* [Nodo X : 23, 41(2), 44. Nodo Y: 1, 9, 43(2). Nodo Z: 4(0), 6(0), 30(0), 38(1); Nodo X: 41(2), 44. Nodo Y: 1, 9, 23, 43(2). Nodo Z: 1, 4(0), 6(0), 9, 30(0), 38, 43(2)]. La definición de los nodos se limita a los grupos involucrados, primero se describen los del esquema del lado izquierdo y posteriormente aquellos del correspondiente al derecho. Asimismo, se indican las apomorfias principales que definen a los linajes terminales.

Los Géneros *Pliohippus* y *Astrohippus* se unifican en un grupo monofilético o colocan como los taxa hermanos sucesivos del resto de los equines hipsodontes más avanzados (Figura 32C). Ambos taxa se distinguen por tener fosa malar independiente de la fosa dorsal preorbital y surco hipoconal que se cierra durante las primeras fases de desgaste (caracteres 10 y 29 respectivamente); esta combinación única de rasgos craneales y dentales conduce a considerarlos en un clado definido por las sinapomorfias descritas. Aunado a esto, su alcance geocronológico conocido sugiere que *Astrohippus* del Hemphilliano Tardío se diferenció a partir de un morfotipo ancestral semejante a *Pliohippus* cuyo registro se extiende del Barstoviano Tardío al Hemphilliano Temprano (Hulbert, 1993, MacFadden, 1998); interpretación que es semejante a las tesis evolutivas de MacFadden (1984b) y Kelly (1998).

El Género *Onohippidion* se coloca con la misma frecuencia como el grupo hermano de *Hippidion* o el taxón hermano del resto de los equines monodáctilos (Figura 32D). El hecho de que *Hippidion* y *Onohippidion* se distingan por tener metapodiales cortos y robustos (carácter 45), conduce a considerarlos en un grupo monofilético definido por dicho carácter autapomórfico. La posición variable de *Onohippidion* puede explicarse aduciendo a resultados contradictorios de datos conflictivos que indican derivación independiente de la profundidad del ectoflécido (carácter 39) en *Hippidion*, *Equus* y *Dinohippus* s.s.

En resumen, el análisis que se presenta en este estudio soporta mucho de los resultados de Hulbert (1989) y la interpretación parsimoniosa que se ha hecho de la información disponible sugiere que: (1) los acritohippines están más relacionados con los hiparionines que con los equines, (2) la especie *Parapliohippus carrizoensis* constituiría el taxón hermano del resto de los equines más avanzados, (3) los géneros *Pliohippus* y *Astrohippus* se encuentran más relacionados entre sí que con cualquier otro equine y, (4) los equines monodáctilos *Hippidion* y *Onohippidion* son taxa hermanos.

Paralelismo evolutivo en los Equinae del Neógeno de Norteamérica

El bajo grado de soporte de ramas que se observa en el consenso estricto puede atribuirse a la presencia de numerosos datos faltantes y/o una elevada fracción de homoplasia involucrada (Kitching *et al.*, 1998). La primera alternativa es poco probable, dado que sólo en “*M.*” *gunteri*, “*M.*” *intermontanus*, *Hippidion* y *Equus* se desconoce el 10% de los rasgos considerados. Sin embargo, la segunda propuesta satisface objetivamente los resultados obtenidos, en atención a que el 50% de los caracteres craneales y 20% de los dentales son significativamente homoplásicos ($IH > 0.5$) (Tabla 3).

En este caso en particular, el desarrollo de condiciones (craneales y/o dentales) apomórficas semejantes en diversos linajes hiparionines, acritohipines y equines, indica adquisición independiente de caracteres por paralelismo evolutivo (Kitching *et al.*, 1998). Por ejemplo, *Merychippus insignis*, *Hipparion*, “*M.*” *goorisi*, *Cormohipparion*, *Nannipus* “*Merychippus*” *intermontanus*, *Protohippus*, *Parapliohippus carrizoensis*, *Pliohippus* y *Onohippidon*, tienen fosa dorsal preorbital cóncava posteriormente con margen dorsal bien delineado.

Por su parte, *Pseudhipparion*, *Neohipparion*, *Cormohipparion*, *Nannipus*, *Calippus*, *Protohippus*, *Astrohippus*, *Dinohippus* s.s., *Equus* y *Onohippidium*, presentan ectofléxido poco profundo sobre los premolares con una concomitante exposición de esmalte debido a la expansión del metacónido, metastílido y metafléxido sobre el borde lingual del diente. En el caso de *Acritohippus isonesus* y *A. stylodontus* junto con *Parapliohippus carrizoensis* y *Pliohippus*, se observa que comparten la presencia de molariformes superiores fuertemente curvos.

Las condiciones registradas se asocian a un diseño cráneo-dental óptimo en la explotación de diversos recursos vegetales, el desarrollo de depresiones craneales proporcionó una excelente área de sujeción de músculos nasales y maxilares potentes que confirieron mayor fuerza de trituración, mientras que la mayor exposición de esmalte sobre la superficie oclusal y grado de curvatura otorgaron a los elementos dentales más resistencia a la abrasión (Bennett, 1992). Se advierte que los cambios estuvieron dirigidos por presión de selección en respuesta a las modificaciones climáticas y de vegetación que ocurrieron a principios del Mioceno, es decir, el desarrollo de biomas tipo sabana (Webb, 1977, 1983; Potts y Behrensmeyer, 1992; Janis *et al.*, 2004). Este argumento es congruente con los datos de primera aparición de los hiparionines (“*Merychippus*” *coloradense*, *M. insignis*), acritohipines (*Acritohippus stylodontus*, *A. isonesus*) y

equines (“*M.*” *intermontanus*, *Parapliohippus carrizoensis*) del Hemingfordiano Tardío y Barstoviano Temprano de la Costa de California, Grandes Planicies y Planicie Costera del Golfo (Hulbert, 1993; Kelly, 1995, 1998; MacFadden, 1998).

De lo anterior, se sigue que el diseño cráneo-dental básico de las formas hipsodontes avanzadas fue relativamente homogéneo y las modificaciones particulares a este nivel en cada uno de los linajes, permitieron explotar diferentes microambientes y recursos vegetales. Con relación a esto último, el análisis de microdesgaste e isotópico en el esmalte de especies de équidos del Terciario Tardío, indica efectivamente que la mayoría de ellos tuvieron hábitos mixtos y sólo algunos cuantos fueron verdaderos pacedores (MacFadden y Cerling, 1994; MacFadden y Shockey, 1997).

La capacidad de explotar variados recursos alimenticios evitó una elevada competencia y permitió la coexistencia de diversos linajes hiparionines, acritohipines y equines. Esto explicaría objetivamente la gran diversidad específica de las faunas norteamericanas miocénicas de las Grandes Planicies y Planicie Costera del Golfo, tal es el caso de Burge del Barstoviano Tardío de Nebraska, Minnechaduzza del Clarendoniano Temprano de Nebraska y Cold Sping del Barstoviano Tardío de Texas (Quinn, 1955; Webb, 1969, Tedford *et al.*, 2004); en este escenario, la partición ecológica favoreció procesos de especiación simpátrica (Brooks y McLennan, 1991).

Dada la información disponible y la interpretación que se ha hecho de ella, el pobre fundamento cladístico puede explicarse aduciendo a una radiación temprana de formas hipsodontes avanzadas, que conservaron un diseño cráneo-dental básico eficiente que no se modificó sustancialmente y, por lo tanto, se presentó un alto grado de paralelismo evolutivo en los Equinae de Norteamérica.

Clasificación filogenética de los Equinae del Neógeno de Norteamérica

Con base en el consenso estricto se propone una clasificación filogenética modificada de los integrantes de la Subfamilia Equinae. En ésta se reconocen la mayoría de los clados discriminados por Hulbert (1989) y adicionalmente se incluyen a los acritohipines (Grupo *Acritohippus*). Las relaciones evolutivas de este último conjunto de équidos son imprecisas y, por lo tanto, es un grupo *incertae sedis* de rango tribal o subtribal (Tabla 4).

Tabla 4. Clasificación filogenética modificada de los Equinae de Norteamérica utilizando las convenciones de Wiley (1981)

Familia Equidae

Subfamilia Equinae

“Parahippus” leonensis

“Merychippus” gunteri

“Merychippus” primus

Tribu Hipparionini

Grupo A (= Grupo *Neohipparion*) [Hulbert, 1989]

“Merychippus” coloradense

Pseudhipparion

Neohipparion

Grupo B (= Grupo *Hipparion*) [Hulbert, 1989]

Merychippus insignis

Hipparion

“Merychippus” goorisi

Cormohipparion

Nannipus

Grupo *Acritohippus, incertae sedis*

Acritohippus stylodontus

Acritohippus isonesus

“Merychippus” sejunctus

Tribu Equini

“Merychippus” intermontanus

Grupo A (= Grupo *Protohippus*) [Hulbert, 1989]

Protohippus

Calippus

Parapliohippus carrizoensis

Pliohippus

Astrohippus

Grupo B

Dinohippus s.s.

Equus

Onohippidium

Hippidion

FILOGENIA DE LOS EQUINAE DEL NEÓGENO DE NORTEAMÉRICA Y MESOAMÉRICA

La base del conocimiento acerca de la historia evolutiva de los integrantes de la Subfamilia Equinae, se deriva principalmente del estudio de material fósil procedente de numerosas localidades en los Estados Unidos. Además los reportes en los que se considera parte del registro conocido del Neógeno de Mesoamérica son escasos (v.gr. MacFadden, 1984a; Hulbert, 1988a, 1988b; MacFadden y Carranza-Castañeda, 2002).

MacFadden (1984a), en su trabajo sobre la sistemática y filogenia de los hiparionines norteamericanos, analizó parte del material de *Neohipparion eurystyle*, *Nannipus minor* y *Nannipus peninsulatus* del Plioceno del Norte y Centro de México.

Por su parte, Hulbert (1988a, 1988b), en su revisión taxonómica y análisis filogenético de los protohipines e hiparionines del Neógeno de Florida consideró las poblaciones de *Calippus* (*Grammohippus*) *hondurensis* del Plioceno Temprano del Centro de México y Honduras; asimismo, la correspondiente a *Cormohipparion ingenuum* del Plioceno Temprano de Honduras.

Recientemente, MacFadden y Carranza-Castañeda (2002) describieron material craneal de “*Dinohippus*” *mexicanus* recuperado del Hemphilliano Tardío de Guanajuato y discutieron desde un punto de vista filogenético la implicación de este registro en el origen de *Equus*.

El análisis filogenético combinado de los Equinae de Norteamérica y Mesoamérica, se establece como una evidencia adicional que permite robustecer las relaciones de ancestría común entre los diferentes integrantes de la subfamilia. Sin esta información básica, los escenarios paleobiológicos propuestos quedan incompletos en los aspectos evolutivo, ecológico y biogeográfico (Cracraft, 1981).

Análisis cladístico de los Equinae de Norteamérica y Neógeno de Mesoamérica

El análisis cladístico de los datos que se presentan en la Tabla 5, produjo 100 topologías igualmente parsimoniosas con una longitud de 132 pasos, IC = 0.39, IH = 0.60 e IR = 0.69 (Apéndice V). El número de caracteres no informativos disminuyó un 20%, se mantienen con esta condición la presilla cigomática, disposición de los incisivos, desarrollo del plicaballín y presencia de cingulo labial en los premolares deciduos (caracteres 11, 14, 27 y 37 respectivamente). Asimismo, los équidos hipsodontes *Neohipparion eurystyle*, *Nannipus* y “*Dinohippus*” *mexicanus* tienen anterostilo reducido sobre P2 (carácter 26) y, por lo tanto, esta condición no es autapomórfica de *Nannipus* como se considera en el análisis de Hulbert (1989).

En el consenso estricto del análisis combinado de los Equinae de Norteamérica y una parte del registro mesoamericano, la posición de “*M.*” *gunteri* y “*Merychippus*” *primus* es similar a la establecida en el análisis independiente del registro norteamericano. Otro tanto ocurre para los grupos monofiléticos principales que incluyen a los hiparionines y equines, en cambio los acritohipines dejan de formar un clado y sus relaciones no se encuentran resueltas. La mayoría de las especies mesoamericanas se unifican congruentemente con el género correspondiente, a excepción de “*Merychippus*” cf. “*M.*” *sejunctus* de la parte más tardía del Barstoviano Temprano del Sureste de México y *Cormohipparion ingenuum* del Hemphilliano Temprano de Honduras (Figura 33).

En suma, el esquema resultante semeja en diversos aspectos al de los Equinae del Neógeno de Norteamérica, pero difiere en la definición de algunos clados, reconocimiento de nuevos subgrupos monofiléticos en los equines, así como en la posición de *Parapliohippus carrizoensis* y los acritohipines. En esta sección únicamente se describen y discuten las diferencias observadas, así como la posición filogenética de las especies mesoamericanas incorporadas.

Los resultados obtenidos indican que las formas ancestrales putativas de los équidos hipsodontes más avanzados, es decir “*Merychippus*” *primus* y “*M.*” *gunteri*, presentaron fosa malar (Figura 33, Nodo 2); esta depresión craneal se desarrolló significativamente en los acritohipines y el equine *Pliohippus* (MacFadden, 1984b; Kelly, 1998). Por otra parte, se observa que la sinapomorfia principal que distingue a los equines corresponde al desarrollo de metastílido más pequeño y en una posición menos medial que el metacónido (carácter 34) [Figura 33, Nodo 3].

La especie *Parapliohippus carrizoensis* se coloca como el taxón hermano de los protohipines y el resto de los equines (Figura 33, Nodo 4), dado que es plesiomórfica en comparación con estos grupos de équidos, por presentar ectoflécidos profundos y tamaño pequeño (caracteres 39 y 43 respectivamente). Esta posición se soporta de manera independiente al considerarse el alcance geocronológico de los linajes involucrados, de los cuales *P. carrizoensis* se conoce del Hemingfordiano Tardío, los protohipines del Barstoviano Temprano al Hemphilliano Temprano y el resto de los equines de la parte más tardía del Barstoviano Temprano al Blancano (Hulbert, 1993, Kelly, 1998; MacFadden, 1998).

Tabla 5. Matriz de caracteres combinada del registro de los Equinae de Norteamérica y especies seleccionadas del Neógeno de Mesoamérica. Los caracteres y estados de carácter se describen en el Apéndice III.

Taxa \ Carácter	10	20	30	40
<i>Hippidion</i>	1100???110	0000001200	0010001001	0101?11001 21211
<i>Onohippidium</i>	1111110110	0000001200	0010001001	0101?11011 21211
<i>Equus</i>	1000???110	0000001200	0000001000	0210011111 21210
<i>Dinohippus s.s</i>	111010011?	0000001200	0010001000	0101011111 21210
"D." mexicanus	??1?100??0	?0100?1100	0010010000	?11????111 212??
<i>Astrohippus</i>	00111??101	0000001200	0010001011	0200011010 21110
A. stockii	???????????	???????1200	00100?1011	021????010 201??
<i>Pliohippus</i>	0011110101	0000001200	1010001011	1101211001 21100
P. pernix	???????????	???????1200	10100?1011	1101???010 21?0?
Pliohippus sp.	???????????	???????1200	10100?1011	1101???010 21???
<i>Parapliohippus carrizoensis</i>	0011110001	0000001200	0000001001	1101???001 0100?
<i>Protohippus</i>	0011110100	0010101100	0000001001	0101101011 11100
<i>Calippus</i>	0010110100	0011101200	0000001001	0101011011 01100
C. (G.) hondurensis	???????????	??111?1200	10000?1011	0101011010 21???
"M." intermontanus	??11110100	0000001100	0000001001	0101001001 01100
<i>Acritohippus stylodontus</i>	0010110102	00?0001100	0000001001	1111001001 21100
<i>Acritohippus isonesus</i>	0010110002	0010011000	0000001000	0110001011 01100
"M." sejunctus	0010010002	0000001100	0000001001	0110???001 01100
"M." cf. "M." sejunctus	???????????	???????110?	0000001001	0110???001 01100
"M." coloradense	0011100100	0000001001	0000001001	0110?01011 01100
<i>Pseudhipparion</i>	0010100110	1100001002	1100001001	0210101011 11100
<i>Neohipparion</i>	0000000110	0000001012	0100001000	0210111111 11100
N. trampasense	???????????	???????1011	0101000000	0210???010 11100
N. eurystyle	???????????	???????1012	0101011000	0210???111 10100
<i>M. insignis</i>	0011110110	0000001000	0001001101	0110101001 01100
<i>Hipparion</i>	1011110110	0000001000	0001001100	0110101001 01000
<i>M. goorisi</i>	0011111110	0000001000	0001101100	0110101001 01100
<i>Cormohipparion</i>	0011111110	0000001011	0001101100	0110101111 11100
C. ingenuum	???????????	???????1012	0001101100	011010?111 111??
<i>Nannipus</i>	0011111110	0000011010	0001111100	0110101111 11000
Nannipus minor	???????????	???????1002	0000111000	?21????010 110??
"M." primus	0010100100	0100001100	0000001001	0100001001 01000
"M." gunteri	????????000	0000000100	0000001000	0000001001 00000
<i>P. leonensis</i>	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000 00000

Los equines hipsodontes avanzados se distinguen de "*Merychippus*" *intermontanus*, *Parapliohippus carrizoensis* y los protohipines, por tener protocono unido al protolofa en la cima de la superficie oclusal y ectoflécido poco profundo sobre los premolares (Figura 33, Nodo 5). Este conjunto de équidos incluye los siguientes clados: (1) *Pliohippus*–*Astrohippus* y (2) *Dinohippus s.s.*–"*Dinohippus*" *mexicanus*–*Equus*–*Onohippidium*–*Hippidion*.

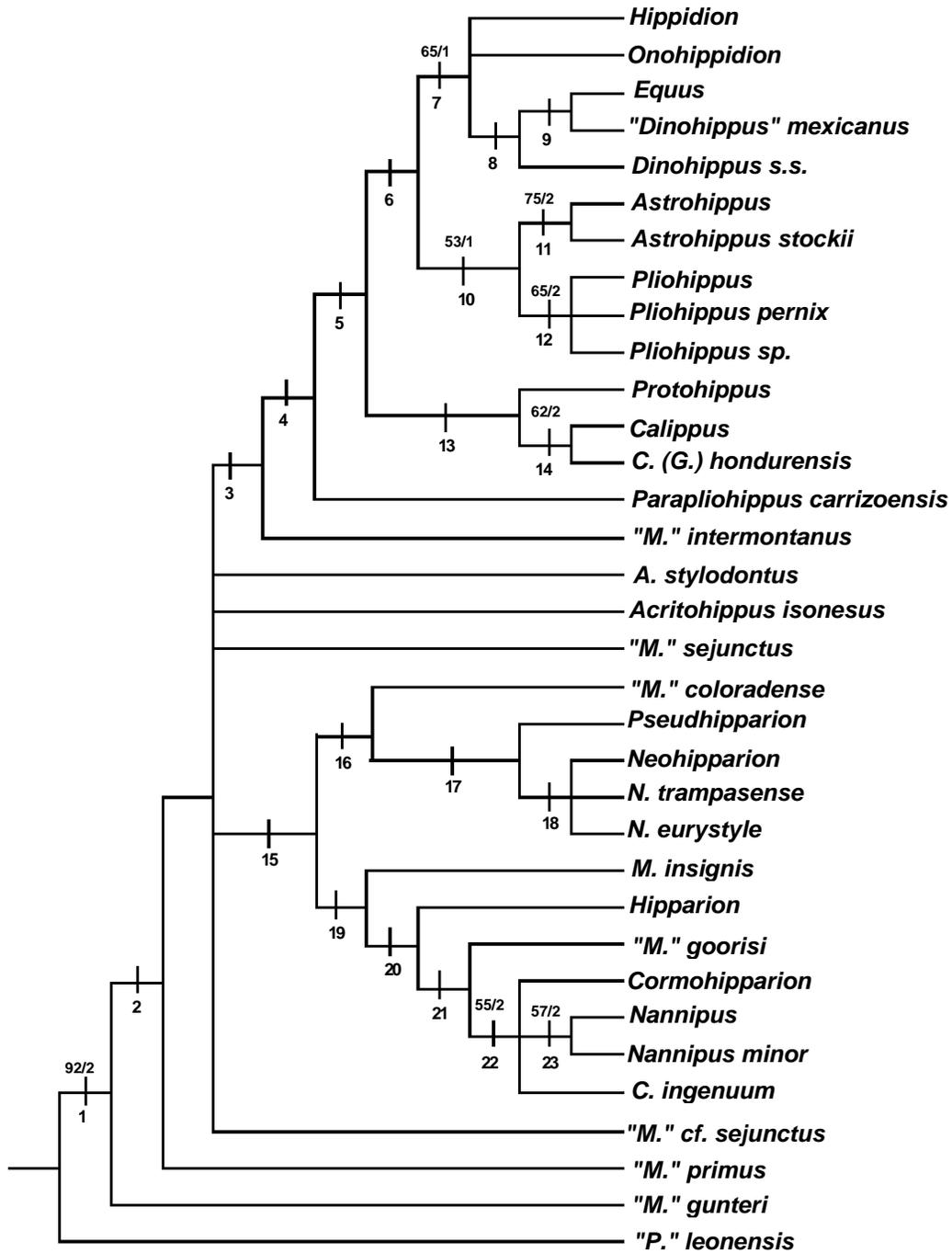


Figura 33. Árbol de consenso estricto obtenido del análisis de los Equinae del Neógeno de Norteamérica y especies seleccionadas de Mesoamérica. Los caracteres se interpretaron en *ACCTRAN* y el esquema se encuentra soportado por la siguiente lista de sinapomorfias. Nodo 1, Subfamilia Equinae: 18, 27, 37, 40. Nodo 2: 3, 5, 6*, 10(2), 17, 30, 32, 33*, 42, 43*. Nodo 3, Tribu Equini: 8. Nodo 4: 4*, 33(0)*, 34. Nodo 5: 10. Nodo 6: 18(2), 39*. Nodo 7: 1, 9(0), 23, 36*, 41, 43(2), 44. Nodo 8: 4(0), 6(0), 30(0), 38. Nodo 9: 33*, 34(0). Nodo 10: 10, 23, 29, 36*, 40(0), 41(2). Nodo 11: 32(2), 34(0), 44. Nodo 12: 21, 31, 35(2). Nodo 13 (Protohippines): 13, 15, 39*. Nodo 14: 4(0)*, 14, 18(2), 36*. Nodo 15, Tribu Hipparionini: 4*, 8, 9*, 10(0), 18(0), 35. Nodo 16: 6(0), 20, 39*. Nodo 17: 4(0)*, 20(2), 22, 32(2), 41. Nodo 18: 3(0), 5(0), 19, 24, 30(0), 36*, 38. Nodo 19: 24, 28. Nodo 20: 30(0). Nodo 21: 7, 25. Nodo 22: 19, 20(2), 38, 39*, 41. Nodo 23: 16, 26, 43(0)*. En la parte superior de las ramas se encuentran los valores de soporte por "Bootstrap" y Bremer respectivamente. El asterisco indica aquellos caracteres cuya dirección de cambio es ambigua.

Los equines monodáctilos se unifican en un clado definido por las sinapomorfias reconocidas al través del análisis independiente (caracteres 1.1, 9.1, 36.1, 41.2, 43.2, 44.1); asimismo, por tener fosetas sin plicaciones o pobremente plegadas y premolares inferiores con ectofléxido poco profundo (Figura 32, Nodo 4; Figura 33, Nodo 7). En particular, esta última condición es propia de la mayoría de los equines e hiparionines, en consecuencia, es probable que la hallan adquirido de manera independiente por paralelismo evolutivo.

Diversos estudios filogenéticos que incluyen a *Dinohippus* s.s., “*Dinohippus*” y *Equus*, indican que estos equines se unen en un grupo monofilético (Evander, 1989; Hulbert, 1989; Prado y Alberdi, 1996; Hulbert, 1996; Kelly, 1998). Esta misma relación se reconoce en el consenso estricto y se encuentra definida por la presencia de plicaballínido en los molariformes inferiores (Figura 33, Nodo 8).

MacFadden (1984b) y MacFadden y Carranza-Castañeda (2002) consideraron que la radiación de *Equus* ocurrió a partir de un morfotipo ancestral semejante a “*Dinohippus*” *mexicanus*, semejante a la tesis evolutiva original de Lance (1950). Estos equines constituyen un grupo hermano definido por tener metacónido y metastílido subiguales en tamaño y ampliamente separados a lo largo de la altura de la corona (Figura 33, Nodo 9). Parte de la morfología facial y dental de “*Dinohippus*” *mexicanus* es semejante a *Dinohippus* s.s. en diversos caracteres apomórficos, que incluyen la profundidad de la fosa dorsal preorbital, grado de complicación de las fosetas, tamaño del complejo metacónido-metastílido, plicaballínido sobre los premolares, profundidad del ectofléxido y desarrollo del plientofléxido; sin embargo, “*D.*” *mexicanus* es apomórfico en lo que respecta al tamaño del anterostilo sobre P2 y separación del complejo metacónido-metastílido (caracteres 26 y 33 respectivamente).

Kelly (1998) discutió y justificó las sinapomorfias que permiten considerar a “*Dinohippus*” *mexicanus* y *Equus* en un grupo hermano, basándose fundamentalmente en que estas dos especies se caracterizan por presentar protoconos de configuración ovoidal. MacFadden y Carranza-Castañeda (2002) corroboraron esta dicotomía al reconocer que en ambas taxa se observa una disminución en el radio de curvatura de los molariformes superiores. Aunado a esto, los resultados derivados del presente análisis indican que ambos linajes comparten adicionalmente la presencia de complejo metacónido metastílido ampliamente separado.

El Género *Equus* es apomórfico en tener fosa dorsal preorbital pobremente definida, molariformes extremadamente hipsodontes, así como metacónidos y metastílicos con bordes

angulares (Bennett, 1980; Hulbert, 1989; Prado y Alberdi, 1996; MacFadden y Carranza-Castañeda, 2002). En este escenario, los equinos *Equus* y “*D.*” *mexicanus* son grupos hermanos y su relación evolutiva conduciría a considerar que la radiación inicial del primero ocurrió vía cladogénesis a partir de un morfotipo ancestral semejante al segundo. La coexistencia de “*D.*” *mexicanus* y poblaciones primitivas de *Equus* (= *E. simplicidens*) en el Blancano de Jalisco (MacFadden y Carranza-Castañeda, 2002) soportan este planteamiento, además implica que parte de la diferenciación cladogenética ocurrió en lo que ahora es parte de la región mesoamericana, específicamente en el Centro de México.

MacFadden (1984b, 1997) y Kelly (1995) consideraron que los Géneros *Pliohippus* y *Astrohippus* se encuentran estrechamente emparentados por presentar fosa malar y surco hipoconal que se cierra rápidamente durante las primeras fases de desgaste. Asimismo, se reconoce que comparten los siguientes rasgos apomórficos: fosetas pobremente plegadas, ectostílido sobre los premolares deciduos y ausencia de protostílido (Figura 33, Nodo 10). La incorporación del registro mesoamericano condujo a corroborar que estos équidos se encuentran más relacionados entre sí que con cualquier otro integrante de Equini, como se había sugerido en reporte previos (Lance, 1950; MacFadden, 1984b, 1997; Hulbert, 1989, Kelly, 1998).

Los astrohipines *Astrohippus* y *A. stockii* se distinguen por tener complejo metacónido-metastílido elongado, metacónido y metastílido en la misma posición y protostílido bien desarrollado. Los pliohipines *Pliohippus*, *P. sp.* y *P. aff. P. pernix* comparten los rasgos apomórficos pertinentes a protoconos que se unen al protolofo durante las primeras fases de desgaste, molariformes fuertemente curvos y ausencia de protostílido (Figura 33, Nodos 11-12).

El análisis combinado corrobora la posición filogenética de *Protohippus* y *Calippus*, los cuales de manera consistente se unifican en un grupo monofilético. Los calipines *Calippus* y *C. (Grammohippus) hondurensis* son apomórficos en la disposición de los incisivos, tiempo de conexión del protocono al protolofo y ectostílido en los premolares deciduos (Figura 33, Nodos 13-14). El alcance geocronológico de los linajes involucrados conduce a considerar que *Calippus* se diferenció a partir de un morfotipo protohipine ancestral, dado que, representantes del Género *Protohippus* se conocen del Hemingfordiano Tardío al Hemphilliano Temprano de la Gran Cuenca, Grandes Planicies y Planicie Costera del Golfo, mientras que el registro de *Calippus* se extiende del Barstoviano Temprano al Hemphilliano Tardío de la Planicie Costera del Golfo,

Grandes Planicies y Sureste de México (Hulbert y MacFadden, 1991, Hulbert, 1993; MacFadden, 1998; Bravo-Cuevas, 2000; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2002; Ferrusquía-Villafranca, 2003).

Los hiparionines se unifican adicionalmente por carecer de fosa malar y presentar protocono aislado del protofofo durante las primeras fases de desgaste (Figura 33, Nodo 15). En este grupo de équidos “*M.*” *coloradense*, *Pseudhipparion* y *Neohipparion* constituyen un grupo monofilético que se encuentra definido por tener fosa dorsal preorbital pobremente desarrollada (Figura 33, Nodo 16).

Las especies *N. trampasense* y *N. eurystyle* se unifican con el género correspondiente, por tener protocono aislado del protofofo a todo lo largo de la altura de la corona, bordes internos de las fosetas moderadamente plegados y plicaballínido sobre los premolares (Figura 33, Nodo 18). Aunado a esto, son apomórficas en el grado de complicación de las fosetas y desarrollo del plicaballínido, mientras que *N. eurystyle* es más apomórfica en la configuración del protocono, grado de hipsodoncia y expansión del complejo metacónido-metastílido (Ferrusquía-Villafranca y Carranza-Castañeda, 1979; MacFadden, 1984a).

El grado de complicación de las fosetas y desarrollo del plicaballínido que caracteriza a “*Merychippus*” *coloradense*, *Pseudhipparion* y *Neohipparion*, se adquirió de manera independiente en *Cormohipparion* y *Nannipus*. Asimismo, las especies *Dinohippus* s.s., “*D.*” *mexicanus* y *Equus* también presentan molariformes con plicaballínido bien desarrollado.

Las relaciones evolutivas de *M. insignis*, *Hipparion*, “*M.*” *goorisi*, *Cormohipparion* y *Nannipus* se mantienen constantes. Adicionalmente, se observa que los dos últimos géneros llegan a desarrollar espolón protoconal, mientras que *Nannipus* y *N. minor* se unifican en un clado definido por presentar P1 deciduo en la dentadura permanente, anterostilo reducido sobre P2 y tamaño pequeño (Figura 33, Nodos 19-23).

Los molariformes superiores de *Nannipus* se distinguen por tener un espolón anterior protoconal reducido que es más evidente en P2 y M3, mientras que en *Cormohipparion* esta estructura ocurre ocasionalmente (MacFadden, 1984a, Hulbert, 1988a). Con relación a esto, ninguno de los elementos dentales de la muestra de *C. ingenuum* del Hemphilliano Temprano de Honduras presenta espolón protoconal, sólo se reconoció en dos de los 150 ejemplares que integran las poblaciones de Love Site y Agricola Road Site del Clarendoniano de Florida, los cuales incluyen UF32300 (serie dental derecha con P2-M3) y UF98117 (M1/2D).

Por otra parte, *Cormohipparion ingenuum* comparte con *Nannipus* y *N. minor*, la ausencia de P1 deciduo en la dentadura permanente (carácter 16). Sin embargo, las especies *Cormohipparion occidentale* y *C. emsliei* presentan este elemento en la dentadura permanente, mientras que en *C. plicatile*, se desconoce la condición pertinente (Hulbert, 1988a). Algunos ejemplares de *C. ingenuum* de Love Site y Withlacooche River del Hemphilliano Temprano de Florida, presentan P1 deciduo, tal es el caso de UF17204 (fragmento craneal con P2-M3) y UF32300 (cráneo parcial con In3I y C, P2-M3 derechos e izquierdos).

El Género *Nannipus* se distingue por tener un tamaño pequeño (LSD 100 mm), mientras que los integrantes de *Cormohipparion* son de tamaño mediano a grande (LSD 115 - 138 mm) [MacFadden, 1984a; Hulbert, 1988a]. A partir de la muestra dental de *C. ingenuum* del Hemphilliano Temprano de Honduras se estimó una LSD de 115 mm y en UF32300 de Love Site del Clarendoniano Tardío de Florida de 120 mm. Ambas dimensiones corresponden al rango de variación conocido en *Cormohipparion* y del 15% al 20% mayores en comparación a la LSD que distingue a *Nannipus*.

La combinación de rasgos de *C. ingenuum* es cercana a la del género correspondiente en el desarrollo del anterostilo, espolón protoconal, así como en tamaño, es decir, solamente comparte con *Nannipus* la ausencia de P1 deciduo en la dentadura permanente. Se esperaría entonces que estuviese más relacionada con *Cormohipparion* y conduciría a postular que *Nannipus* derivó probablemente de un morfotipo ancestral semejante a *C. ingenuum* y, por lo tanto, con el evento de especiación correspondiente ambos linajes perdieron de manera independiente el P1 deciduo. Esta hipótesis es congruente con el alcance geocronológico conocido de los linajes involucrados, dado que el dato de primera aparición que se registra de *Nannipus* es de la parte más tardía del Barstoviano Tardío, mientras que *Cormohipparion* se conoce a partir del Barstoviano Temprano (Hulbert, 1993; Woodburne, 1996; MacFadden, 1998a).

Los acritohipines *Acritohippus isonesus*, *A. stylodontus* y “*M.*” *sejunctus* comparten la presencia de fosa malar confluyente con la fosa dorsal preorbital; esta condición es autapomórfica y conduciría a unificarlos en un grupo monofilético (Figura 32, Nodo 7). Sin embargo, en el consenso estricto derivado del análisis combinado, las relaciones evolutivas de estos équidos son inciertas y aparecen mediante politomías (Figura 33). La posición variable de los acritohipines se debe a que exhiben una combinación de caracteres homoplásicos craneales propios de los equinos

(presencia de fosa malar) y dentales de los hiparionines (metacónido y metastílido ampliamente separados). Por lo tanto, considerarlos en alguno de estos dos grupos monofiléticos conduciría a postular parafilia, de tal suerte que los acritohipines representarían un grado parafilético de especies referidas al Género *Acritohippus* y “*M.*” *sejunctus*.

Un caso similar al anterior se observa en “*Merychippus*” cf. “*M.*” *sejunctus* de la parte más tardía del Barstoviano Temprano del Sureste de México, la cual comparte con los hiparionines y acritohipines la configuración del protocono, así como la separación del metacónido y metastílido (caracteres 17 y 33 respectivamente). La combinación de rasgos dentales que distingue a esta especie es estrechamente cercana a la de “*M.*” *sejunctus*, *Acritohippus isonesus* y *A. styodontus* en diversos caracteres apomórficos, tales como desarrollo del plicaballín, tiempo de cierre del surco hipoconal, complejo metacónido-metastílido y profundidad del ectoflécido; sin embargo, la mayoría se adquirieron de manera independiente en diversos linajes hiparionines y/o equines. La ausencia de material cráneo diagnóstico que permitiese conocer su morfología facial, impide precisar sus relaciones evolutivas con el resto de los Equinae y, por lo tanto, su posición filogenética permanece incierta.

Los grupos monofiléticos reconocidos en el análisis combinado, se soportan con un nivel de confianza promedio de 0.58 e índice de soporte total de 0.10, es decir, el soporte de ramas se duplicó en la mayoría de los clados discriminados (Figuras 31 y 33). Esto indica que la incorporación de una parte del registro mesoamericano otorga mayor estabilidad filogenética y congruencia en la distribución de caracteres. Aunado a esto, la gran cantidad de caracteres homoplásicos involucrados (Tabla 6), corrobora que la gran frecuencia de paralelismo inferido representó un proceso importante en la historia evolutiva de los Equinae, como previamente sugirió Hulbert (1989, p. 189).

Los resultados derivados del análisis combinado conducen a establecer las siguientes conclusiones:

- 1) Las apomorfias principales que distinguen a los hiparionines y equines se encuentran a nivel dental. En el primero caso corresponde al tiempo de conexión del protocono al protolofo, mientras que en el segundo al tamaño y disposición del metastílido.
- 2) Las especies “*Merychippus*” *intermontanus* y *Parapliohippus carrizoensis* se colocan como los taxa hermanos basales sucesivos del resto de los equines, debido a que son plesiomórficas en diversos rasgos dentales.

Tabla 6. Descripción de los caracteres seleccionados del análisis filogenético de los Equinae de Norteamérica y especies seleccionadas del Neógeno de Mesoamérica.

Carácter	m	s	g	IC	IR	IH
1	1	2	5	0.500	0.750	0.500
2	1	2	3	0.500	0.500	0.500
3	1	4	4	0.250	0.000	0.750
4	1	6	11	0.167	0.500	0.833
5	1	3	3	0.333	0.000	0.667
6	1	3	7	0.333	0.667	0.667
7	1	1	3	1.000	1.000	0.000
8	1	4	5	0.250	0.250	0.750
9	1	3	11	0.333	0.800	0.667
10	2	5	6	0.400	0.250	0.600
11	1	1	1	1.000	0/0	0.000
12	1	2	2	0.500	0.000	0.500
13	1	3	5	0.333	0.500	0.667
14	1	1	2	1.000	1.000	0.000
15	1	1	3	1.000	1.000	0.000
16	1	2	2	0.500	0.000	0.500
17	1	1	2	1.000	1.000	0.000
18	2	6	20	0.333	0.778	0.667
19	1	2	7	0.500	0.833	0.500
20	2	6	8	0.333	0.333	0.667
21	1	3	5	0.333	0.500	0.667
22	1	1	4	1.000	1.000	0.000
23	1	2	9	0.500	0.875	0.500
24	1	3	9	0.333	0.750	0.667
25	1	1	5	1.000	1.000	0.000
26	1	3	4	0.333	0.333	0.667
27	1	3	3	0.333	0.000	0.667
28	1	2	6	0.500	0.800	0.500
29	1	1	5	1.000	1.000	0.000
30	1	5	15	0.200	0.714	0.800
31	1	3	5	0.333	0.500	0.667
32	2	4	9	0.500	0.714	0.500
33	1	4	15	0.250	0.786	0.750
34	1	4	12	0.250	0.727	0.750
35	2	3	10	0.667	0.875	0.333
36	1	3	9	0.333	0.750	0.667
37	1	1	1	1.000	0/0	0.000
38	1	4	9	0.250	0.625	0.750
39	1	6	13	0.167	0.583	0.833
40	1	6	8	0.167	0.286	0.833
41	2	6	21	0.333	0.789	0.667
42	1	3	4	0.333	0.333	0.667
43	2	5	12	0.400	0.700	0.600
44	1	2	6	0.500	0.800	0.500
45	1	2	2	0.500	0.000	0.500

- 3) La Tribu Equini se divide en los siguientes grupos monofiléticos: *Protohippus–Calippus*, *Pliohippus–Astrohippus* y *Dinohippus* s.s.–“*Dinohippus*”–*Equus–Hippidion–Onohippidion*.
- 4) Los equines *Pliohippus* y *Astrohippus* se encuentran más emparentados entre sí que con cualquier otro integrante de la Tribu Equini y constituyen un clado que se establece como el taxón hermano de los equines monodáctilos más avanzados.
- 5) Se corrobora que “*Dinohippus*” *mexicanus* y *Equus* son grupos hermanos; asimismo, la coexistencia de poblaciones pertenecientes a estos equines en el Blancano de Jalisco conduce a considerar que parte de la radiación inicial de *Equus* ocurrió cladogenéticamente a partir de un morfotipo ancestral semejante a “*Dinohippus*” *mexicanus* en lo que ahora es parte del Centro de México (MacFadden y Carranza, 2002).
- 6) Las relaciones evolutivas de los hiparionines (= Tribu Hipparionini) son estables y congruentes con aquellas establecidas en análisis filogenéticos previos (Hulbert, 1989; Kelly, 1995)
- 7) El género *Nannipus* es grupo hermano de *Cormohipparion* y muy probablemente se diferenció a partir de una forma ancestral semejante a *C. ingenuum*.
- 8) Las especies *Acritohippus isonesus*, *A. stylodontus* y “*M.*” *sejunctus* constituyen un grado parafilético de especies cuya posición filogenética es incierta.
- 9) La morfología dental de “*Merychippus*” cf. “*M.*” *sejunctus* sugiere que se encuentra más relacionada con los hipparionines y acritohipines; sin embargo, el desconocimiento de material craneal diagnóstico impide precisar sus relaciones evolutivas.

Clasificación filogenética de los Equinae de Norteamérica y Mesoamérica

Con base en el consenso estricto del análisis combinado y las convenciones de Wiley (1981) se establece una clasificación filogenética modificada. En la mayoría de los casos el esquema es congruente al propuesto con base en el registro norteamericano; sin embargo, la incorporación de los taxa mesoamericanos indica que los acritohipines son un grado parafilético de especies de rango genérico o superior y “*Merychippus*” *intermontanus* junto con *Parapliohippus carrizoensis* son taxa hermanos de los tres grupos monofiléticos principales de equines (Tabla 7).

Tabla 7. Clasificación filogenética de los Equinae de Norteamérica y especies seleccionadas del Neógeno de Mesoamérica.

Familia Equidae

Subfamilia Equinae

“*Parahippus*” *leonensis*

“*Merychippus*” *gunteri*

“*Merychippus*” *primus*

Plesión “*Merychippus*” cf. “*M.*” *sejunctus*

Tribu Hipparionini

Grupo A (= Grupo *Neohipparion*) [Hulbert, 1989]

“*Merychippus*” *coloradense*

Pseudhipparion

Neohipparion

N. trampasense

N. eurystyle

Grupo B (= Grupo *Hipparion*) [Hulbert, 1989]

Merychippus insignis

Hipparion

“*Merychippus*” *goorisi*

Cormohipparion

C. ingenuum

Nannipus

N. minor

Plesión! “*Acritohippus*” *stylodontus*

Plesión “*Acritohippus*” *isonesus*

Plesión “*Merychippus*” *sejunctus*

Tribu Equini

“*Merychippus*” *intermontanus*

Parapliohippus carrizoensis

Grupo A (= Grupo *Protohippus*) [Hulbert, 1989]

Protohippus

Calippus

C. (Grammohippus) hondurensis

Grupo B

Pliohippus

P. aff. P. pernix

P. sp.

Astrohippus

A. stockii

Grupo C

Dinohippus s.s.

“*Dinohippus*” *mexicanus*

Equus

Onohippidium

Hippidion

Árbol filogenético de los Equinae del Neógeno de Norteamérica y Mesoamérica

Con base en el consenso estricto derivado del análisis cladístico combinado, se generó un árbol filogenético de los Equinae de Norteamérica y especies seleccionadas del Neógeno de Mesoamérica. El esquema correspondiente concilia el alcance geocronológico y distribución geográfica conocida de cada uno de los linajes considerados. Los eventos de especiación se infirieron tomando el dato de primera aparición del taxón hermano más antiguo que integra un grupo monofilético.

En el intervalo de los 18 a 14 Ma se tiene una explosión cladogenética que condujo a la radiación de la mayor parte de los integrantes de la Subfamilia Equinae y alrededor de los 9 Ma durante principios del Hemphilliano los equines monodáctilos comenzaron a diferenciarse. Con base en la distribución geográfica del registro se tiene que la fase de radiación inició en el Hemingfordiano Tardío (18–17 Ma) en la Costa de California, Grandes Planicies y Planicie Costera del Golfo (Figura 34, Tabla 8). En este lapso se conocen las especies “*Merychippus gunteri*” del Hemingfordiano Tardío–Barstoviano Temprano de Florida y Texas, “*M.*” *primus* del Hemingfordiano Tardío de Nebraska, así como *Acritohippus stylodontus* y *Parapliohippus carrizoensis* del Hemingfordiano Tardío–Barstoviano Temprano de California (Hulbert y MacFadden, 1991; MacFadden, 1998; Kelly, 1995, 1998). Estos registros son aproximadamente contemporáneos al de merychipines de grado hiparionine recuperados de la Formación Box Butte (ca. 17.5–17.2 Ma) en Nebraska (Galusha, 1975; Hulbert y MacFadden, 1991) y Formación Suchilquitongo (ca. 18 Ma) en Oaxaca (Ferrusquía-Villafranca, 1990a, 1992; Bravo-Cuevas, 2000). Por lo tanto, la radiación de los equines se restringió aparentemente a la Costa de California, mientras que la de los hiparionines se extendió al través de la región central de los Estados Unidos y probablemente en lo que ahora es parte del Sureste de México (Figura 35).

Durante el Barstoviano Temprano (ca. 16.5–14.0 Ma) la mayoría de los hiparionines se distribuyeron ampliamente en la Gran Cuenca, Las Grandes Planicies, Planicie Costera del Golfo y Mesoamérica; un caso semejante se observa en los protohipines y equines más avanzados (Figuras 34 y 35, Tabla 8). Destaca que en este intervalo de tiempo, las comunidades norteamericanas de équidos de las Grandes Planicies y Planicie Costera del Golfo exhibieron una elevada diversidad específica, integradas hasta por cinco especies diferentes, tal es el caso de la Fauna Burkeville de la parte más tardía del Barstoviano Temprano de Texas y Lower Snake Creek del Barstoviano Temprano de Nebraska (Tedford *et al.*, 1988).

Los conjuntos faunísticos de Matatlán y Nejapa de la parte más tardía del Barstoviano Temprano de Oaxaca (ca. 15 Ma) exhiben una diversidad semejante a la que se registra en las Grandes Planicies y Planicie Costera del Golfo. Las comunidades de équidos incluyen representantes de los géneros *Neohipparion*, *Calippus* y *Pliohippus* (Ferrusquía-Villafranca, 1990a, 2003; Bravo-Cuevas, 2000; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2002), cuya presencia en Mesoamérica es aproximadamente sincrónica a los registros más antiguos que se conocen en Norteamérica.

Tabla 8. Matriz de datos de la distribución conocida de los Equinae de Norteamérica y especies seleccionadas del Neógeno de Mesoamérica.

Taxón	10	20	30	X	Y	Z	
PN	0001000100	0000010100	0001000000	000	0	0	0
CC	0010000111	0101000011	0001001000	100	1	1	0
NB	1011000101	0101000010	1001000000	101	0	1	1
SB	0001010101	0001011010	1001001001	110	0	1	1
GP	0101111111	1101010000	1101101110	100	1	1	1
SP	0000001101	0101011000	0101101000	101	0	0	0
NP	0000100101	1100010010	0001000010	100	0	0	1
PC	1100101111	0111111000	1111001101	100	1	1	1
MA	0000000111	0001111000	0111110001	100	0	1	1

Regiones biogeográficas: PN. Pacífico noroccidental, CC. Costa de California, NB. Norte de la Gran Cuenca, SB. Sur de la Gran Cuenca, GP. Grandes Planicies, SP. Sur de las Grandes Planicies, NP. Norte de las Grandes Planicies, PC. Planicie Costera del Golfo, MA. Mesoamérica.

Taxa: 1. "*Merychippus*" *primus*, 2. "*M*". *gunteri*, 3. *Acritohippus stylodontus*, 4. *A. isonesus*, 5. "*M*". *sejunctus*, 6. "*M*". *coloradense*, 7. *Pseudhipparion*, 8. *Neohipparion*, 9. *N. trampasense*, 10. *N. eurystyle*, 11. *M. insignis*, 12. *Hipparion*, 13. "*M*". *goorisi*, 14. *Cormohipparion*, 15. *C. ingenuum*, 16. *Nannipus*, 17. *N. minor*, 18. "*M*". cf. "*M*". *sejunctus*, 19. "*M*". *intermontanus*, 20. *Parapliohippus carrizoensis*, 21. *Protohippus*, 22. *Calippus*, 23. *C. (Grammohippus) hondurensis*, 24. *Pliohippus*, 25. *P. pernix*, 26. *P. sp.*, 27. *Astrohippus*, 28. *A. stockii*, 29. *Dinohippus s. s.*, 30. "*Dinohippus*" *mexicanus*, 31. *Equus*, 32. *Onohippidium*, 33. *Hippidion*. Nodos ancestrales: X. Subfamilia Equinae, Y. Tribu Equini, Z. Tribu Hipparionini.

El dato de primera aparición de *Neohipparion* se tiene de la parte temprana del Barstoviano Tardío de Nuevo México (Galusha y Blick, 1971; Tedford, 1981), en el caso de *Calippus* de la Fauna Burkeville de la parte temprana del Barstoviano Tardío de Texas (Quinn, 1955; Forsten, 1975; Hulbert, 1988b; Tedford *et al.*, 2004), mientras que *Pliohippus* se registra del Barstoviano Temprano y parte temprana del Barstoviano Tardío de Nuevo México así como

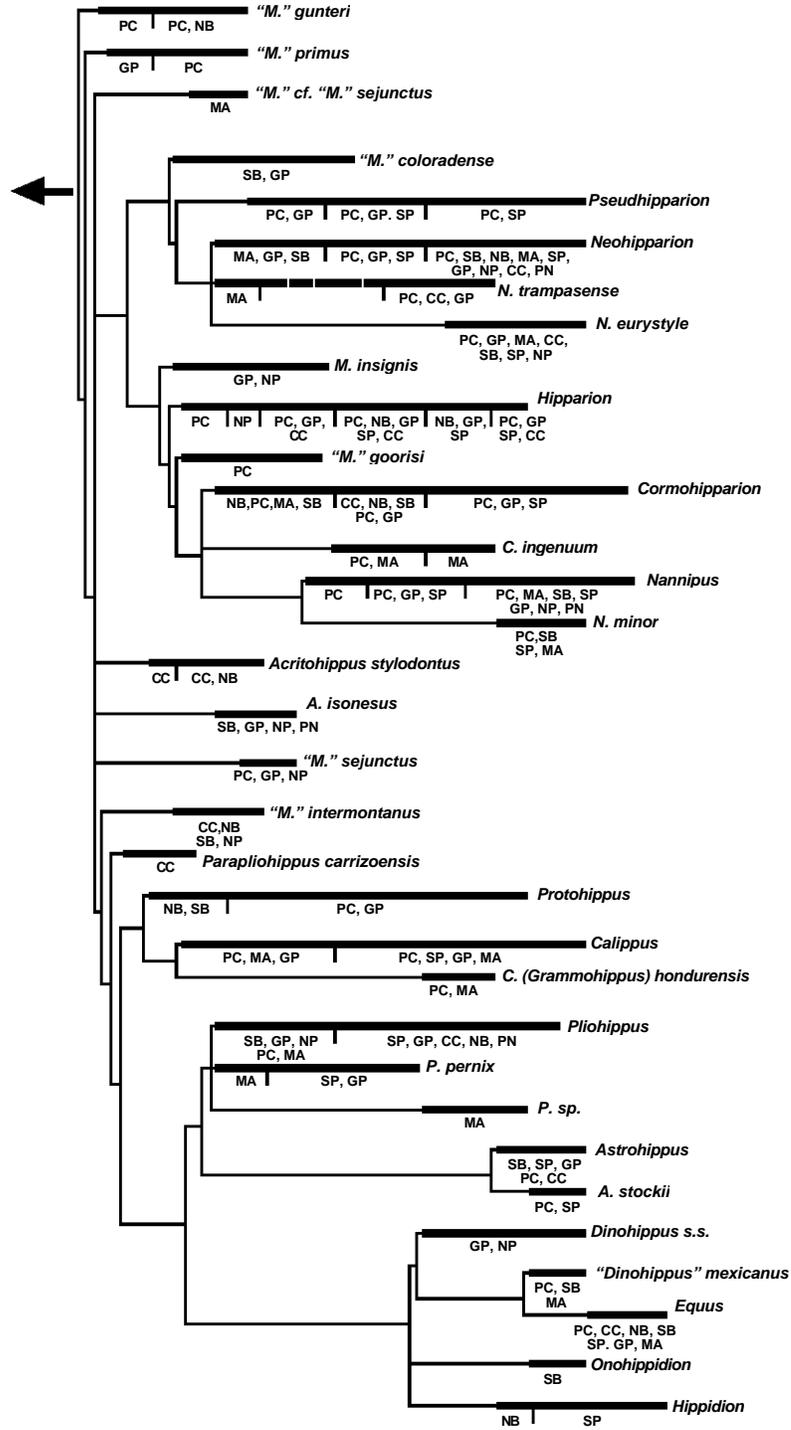
de la Fauna Pawnee Creek de la parte temprana del Barstoviano Tardío de Nebraska (Galusha y Blick, 1971; Tedford, 1981; Tedford *et al.*, 2004). Con relación a esto, cabe señalar aquí que la presencia de *Cormohipparion* en la Fauna Ixtapa de la parte tardía del Barstoviano Temprano de Chiapas, es aproximadamente coetánea con los primeros registros del género en Norteamérica [parte temprana del Barstoviano Tardío de Nuevo México y Florida (Galusha y Blick, 1971; Tedford, 1981; MacFadden y Webb, 1982; Tedford *et al.*, 2004; Hulbert, 1988a)].

Durante el Barstoviano (16.5–11.5 Ma) los acritohipines extendieron su rango de distribución a la Gran Cuenca y algunas de estas formas llegaron alcanzar zonas del Pacífico Noroccidental, tal es el caso de *Acritohippus isonesus* de la parte más tardía del Barstoviano Temprano de Oregon (Downs, 1956; Hulbert y MacFadden, 1991). Al parecer, la mayor parte de la historia evolutiva de este grupo de équidos se restringió a la porción occidental de Estados Unidos.

De lo anterior, se sigue que durante el Barstoviano Temprano (16–14 Ma) la diferenciación de los hiparionines (*Cormohipparion* y *Neohipparion*) y equines (*Calippus* y *Pliohippus*), ocurrió en la Gran Cuenca, las Grandes Planicies, Planicie Costera del Golfo y del Sureste de México. Por su parte, los géneros *Pseudhipparion* y *Protohippus* comenzaron a diferenciarse en la Planicie Costera del Golfo y las Grandes Planicies (MacFadden, 1998) [Figura 35, Tabla 8].

La ortodoxia indica que la radiación principal de los Equinae ocurrió en Norteamérica durante el Mioceno entre los 18 a 14 Ma (Woodburne y MacFadden, 1982; MacFadden y Hulbert, 1991; Hulbert, 1993). Quinn (1955), consideró a la Planicie Costera del Golfo una provincia faunística que testificaba la diferenciación de las formas de équidos hipsodontes. Posteriormente Hulbert y MacFadden (1991, p. 50–56) reconocieron con base en el registro de los merychipines norteamericanos, que las primeras fases de radiación de los Equinae se presentaron en la Costa de California y las Grandes Planicies. El análisis de las relaciones evolutivas en términos de tiempo/espacio también indica que se suscitó en parte de la Gran Cuenca y en regiones tropicales más australes del Subcontinente Norteamericano (Figura 35, Tabla 8).

Hemingford.		Barstoviano		Clarend.		Henfiliano		Blancano
Tmp.	Tr.	Tmp.	Tardío	Tmp.	Tr.	Tmp.	Tr.	
20	19	18	17	16	15	14	13	12
11	10	9	8	7	6	5	4	3
2								



(Figura 34)

Figura 34. Árbol filogenético de los Equinae de Norteamérica y Mesoamérica. Las relaciones que se muestran se basan en el consenso estricto derivado del análisis combinado. La flecha indica el grupo externo "*Parahippus*" *leonensis* y las líneas gruesas el alcance geocronológico conocido para cada uno de los taxa considerados; asimismo, se indica su distribución geográfica. Las regiones biogeográficas se establecieron *sensu* Janis (1998), excepto Mesoamérica cuya definición corresponde a la establecida en el presente estudio. La codificación de las regiones biogeográficas corresponde al Tabla 8.

El reconocimiento de ejemplares referibles a *Merychippus* s.l. del Hemingfordiano Temprano del Estado de Oaxaca, así como la coexistencia de representantes merychippines primitivos ("*Merychippus*" *primus*), hiparionines (*Neohipparion trampasense*) y equines (*Calippus* sp. y *Plihippus pernix*) de la parte más tardía del Barstoviano Temprano de Oaxaca, indica que una parte de la radiación también debió ocurrir en el Sureste de México.

La información disponible indica que alrededor de los 18 a 14 Ma se presentó la radiación principal de los Equinae en Norteamérica Templada y Norteamérica Tropical. El proceso evolutivo incluye áreas separadas por unos 2, 700 km de distancia y regiones biogeográficas diferentes. Este patrón puede explicarse aduciendo las siguientes hipótesis:

- 1) La radiación de los Equinae ocurrió a todo lo largo del Subcontinente Norteamericano involucrando parte de la región mesoamericana, lo cual es poco probable debido a que se tendría que invocar la presencia de poblaciones genéticamente continuas aunque geográficamente dispersas.
- 2) La radiación de los Equinae se desarrolló en sitios particulares de regiones templadas (*v.gr.* Costa de California, Las Grandes Planicies) y tropicales (*v.gr.* Sureste de México), aunado a esto, los eventos cladogenéticos correspondientes se propagaron rápidamente. Si estos últimos representaron procesos locales o migración de formas de una región a otra no se puede resolver, dado que la resolución geocronológica, impide discriminar desplazamientos intracontinentales de mamíferos con alta vagilidad, que debieron tener duraciones inferiores a 1 millón de años después del evento de especiación original (Flynn *et al.*, 1984). Este escenario es la interpretación más parsimoniosa e indica una aparición aproximadamente sincrónica de Hipparionini y Equini en Norteamérica "templada" y Norteamérica "tropical," lo cual es semejante al "Hipparion Event" entre Norteamérica, Europa y Asia (Woodburne *et al.*, 1981; Bernor *et al.*, 1989). Es probable entonces que eventos a gran escala de esta naturaleza, ocurrieron a lo largo de la historia evolutiva de los Equinae.

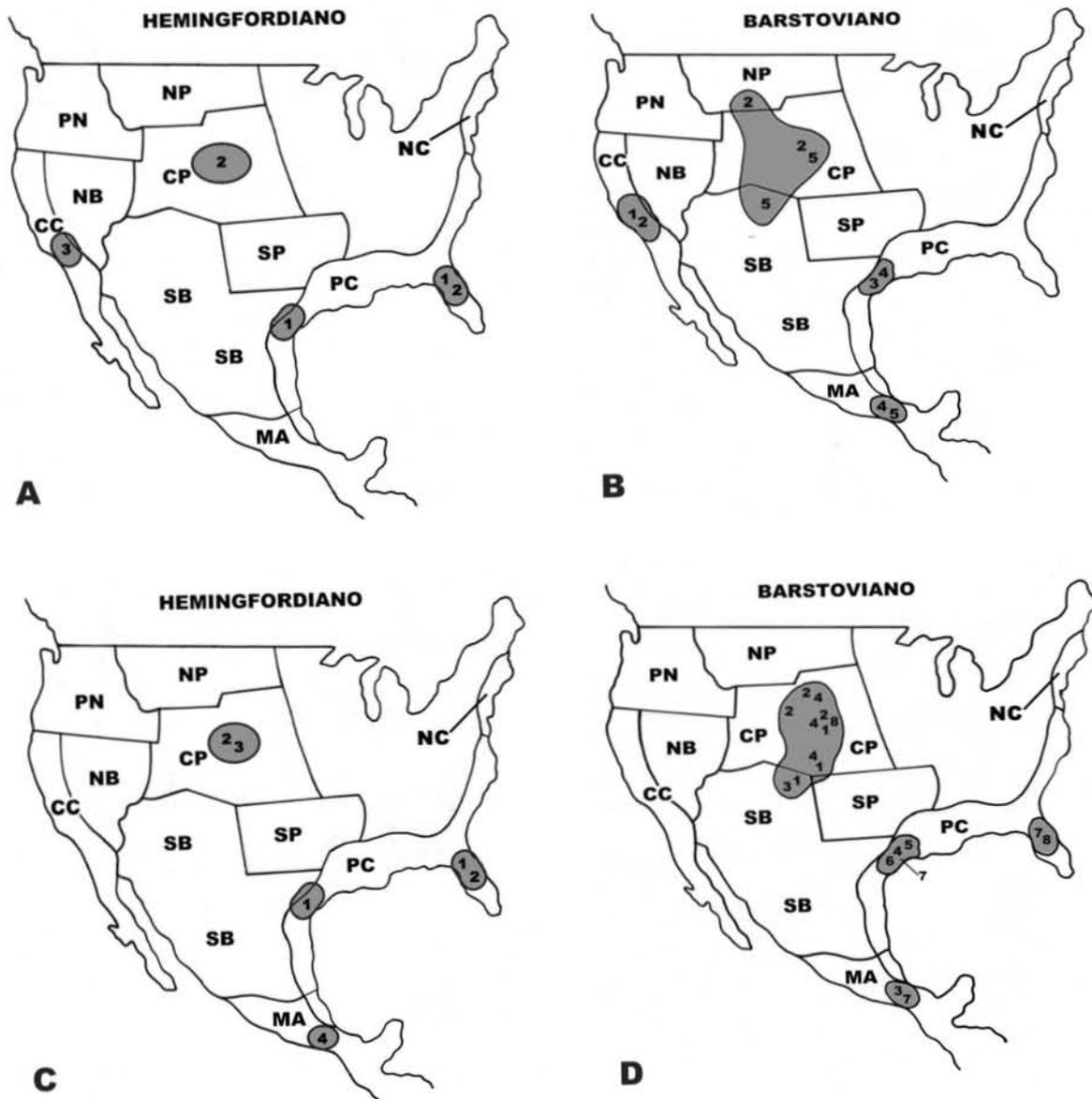


Figura 35. Distribución de los equines (A-B) e hiparionines (C-D) en Norteamérica y Mesoamérica durante el Hemingfordiano – Barstoviano (18 – 14 Ma). **A.** En el Hemingfordiano Tardío (18-17 Ma) los taxa hermanos basales de los Hipparionini y Equini, “*Merychippus*” *gunteri* (1) y “*M.*” *primus* (2) se conocen de la PC y CP; asimismo, el equine más antiguo *Parapliohippus carrizoensis* (3) se registra en la CC. **B.** En el Barstoviano Temprano (16-14 Ma), la especie *P carrizoensis* (1) y su taxón hermano “*M.*” *intermontanus* (2) se encuentran en la CC, aunado a esto se observa que la última especie mencionada amplió su rango de distribución hacia NB, CP y NP. Por su parte, los protohipines *Protohippus* (3) y *Calippus* (4) se encuentran en la PC; asimismo, representantes de este último género coexisten con aquellos pertenecientes a su taxón hermano *Pliohippus* (5) en Mesoamérica y se registra adicionalmente en NB y CP. **C.** En el Hemingfordiano Tardío (18-17 Ma) se conocen a los merychippines de grado hiparionine “*Merychippus*” sp. (3) de la Formación Box Butte en Nebraska y “*Merychippus*” sp. (4) de la Formación Suchilquitongo en Oaxaca. **D.** La especie “*M.*” *coloradense* (1) taxón hermano del clado *Pseudhipparion* (2) + *Neohipparion* (3) se encuentran en CP y SB; representantes de este último género se conocen en MA. La especie *M. insignis* (4) taxón hermano de *Hipparion* (5), “*M.*” *goorisi* (6) y el grupo hermano *Cormohipparion* (7) + *Nannipus* (8) se encuentran en PC. Registros aproximadamente sincrónicos de *M. insignis* (4) y *Nannipus* (8) se conocen en CP, así como de *Cormohipparion* (7) en MA.

Figura 35 (continuación). La distribución geográfica, relaciones evolutivas y edad del registro, indican que la radiación de los equinies se inició en CC y aquella de los hiparionines en CP y MA durante el Hemigfordiano Tardío, este proceso continuó en ambos grupos en NP, CP, SB, PC y MA durante el Barstoviano. La codificación de las áreas de distribución es la de la Tabla 8, la extensión de cada una de ellas es esquemática y en el caso de México carece de significación morfotectónica y ecológica particular.

En el Clarendoniano (12–9 Ma) los linajes hiparionines ya se encuentran diferenciados y estuvieron ampliamente distribuidos en una buena parte del territorio norteamericano. En el Hemphilliano (9–4.5 Ma) extendieron su rango de distribución hacia el Pacífico Noroccidental Norte y Centro de México. Algunos integrantes del grupo alcanzaron regiones tropicales australes de América Central Septentrional, específicamente Honduras (*C. ingenuum*) y El Salvador (*C. cf. C. occidentale*) (Figura 36B).

Durante el Clarendoniano Temprano (12–10 Ma) el Género *Nannipus* se diferenció en la Planicie Costera del Golfo, mientras que a principios del Hemphilliano (*ca.* 9 Ma) extendió significativamente su rango de distribución en las Grandes Planicies, la Gran Cuenca y el Centro de México (Figura 36). En el Blancano disminuyó drásticamente su diversidad específica y solamente se encuentra representado con *Nannipus peninsulatus*, especie que se distribuyó ampliamente en el sur de los Estados Unidos, Norte y Centro de México (MacFadden, 1984a). El Género *Cormohipparion* fue otro de los pocos hiparionines que persistió hasta el Blancano, tal es el caso de *C. emsliei* del Blancano Tardío de la región central de Florida (Hulbert, 1988b).

En el segmento del Clarendoniano-Hemphilliano (11–5 Ma), los equines exhibieron un patrón de distribución semejante al de los hiparionines (Figura 36). Destaca que a principios del Hemphilliano comienzan a radiar los equines monodáctilos en las Grandes Planicies y la Gran Cuenca. Este grupo de équidos exhibió una tendencia progresiva hacia la monodactilia, como se observa en *Astrohippus* y *Dinohippus* s.l. con representantes en las Grandes Planicies, Planicie Costera del Golfo, así como en el Norte y Centro de México (Lance, 1950; Miller y Carranza-Castañeda, 1984; MacFadden, 1984b). Otras formas como *Hippidion* y *Onohippidium* solamente se conocen de localidades norteamericanas en la Gran Cuenca (MacFadden, 1998). Durante el Blancano, *Equus (Dolichohippus) simplicidens* se constituyó como el linaje más abundante y se distribuyó ampliamente en Estados Unidos y México (Kurtén y Anderson, 1980; MacFadden, 1998).

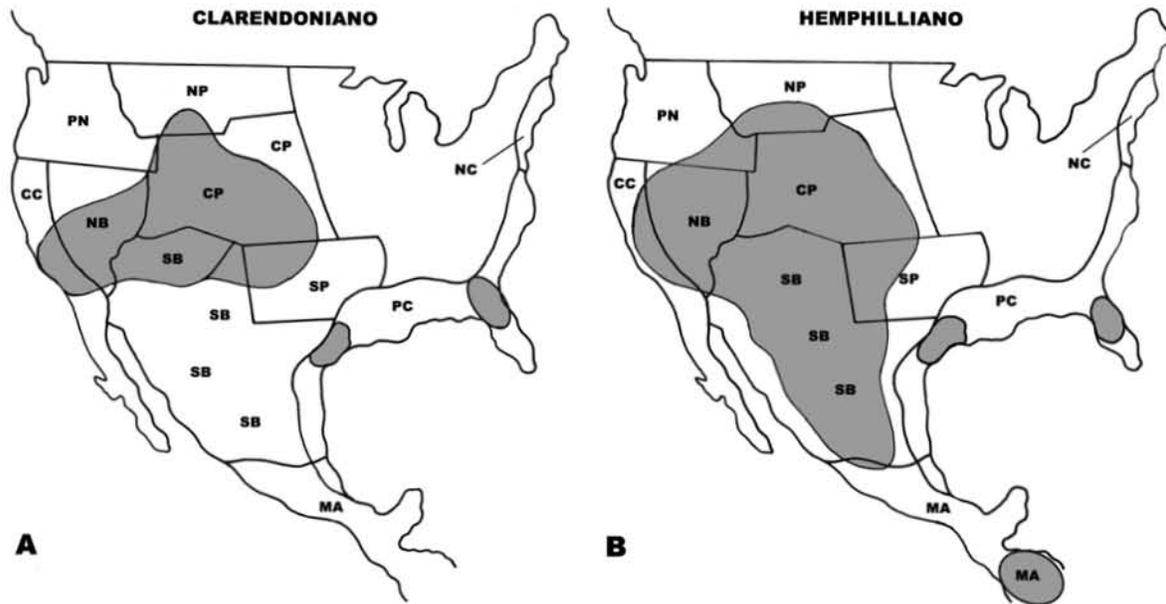


Figura 36. Distribución de los Equinae en Norteamérica y Mesoamérica durante el A. Clarendoniano (11.5 - 9 Ma) y B. Hemphilliano (9 - 4.5 Ma), en este segmento geocronológico los equines e hiparionines tuvieron una distribución homogénea. En el Clarendoniano ambos grupos se extendieron ampliamente en CC, NB, SB, CP, SP y PC; a la fecha no se conocen depósitos de esta edad en Mesoamérica. En el Hemphilliano ampliaron su distribución hacia PN, NP y regiones meridionales de NB que incluyen el Norte y Centro de México; asimismo, se conocen registros en Honduras y El Salvador. La codificación de las áreas de distribución es la de la Tabla 8, la extensión de cada una de ellas es esquemática y en el caso de México carece de significación morfotectónica y ecológica particular.

Determinación cronológica de la radiación de la Subfamilia Equinae

La determinación de tiempos de divergencia de los diferentes clados de la Subfamilia Equinae, se establece mediante el análisis de linajes fantasmas. Se asume que cuando dos grupos monofiléticos son hermanos, se dividieron al mismo tiempo y la(s) especie(s) más antigua(s) establecen la edad mínima de la división (Norell, 1992).

El dato de primera aparición de las especies “*M.* gunteri” y “*M.* primus”, taxa hermanos de los Hiparionini y Equini, indica que el evento cladogenético que produjo la diferenciación de los équidos hipsodontes más avanzados ocurrió alrededor de los 18 Ma en el Hemingfordiano Tardío.

Las especies hiparionines más antiguas que se conocen son “*M.* coloradense”, *M. insignis* y “*M.* goorisi” del Barstoviano Temprano (16-15 Ma). El alcance geocronológico de estos taxa indica que los hiparionines comenzaron a diferenciarse de manera sincrónica alrededor de los 15 Ma, de tal suerte que se reconocerían linajes fantasma de 2 Ma., segmento temporal en el que no

se tiene registro pero se esperaría existiese con base en la reconstrucción filogenética (O'Leary *et al.*, 2004).

La especie *Parapliohippus carrizoensis* es el integrante más antiguo de los equines y se conoce del Hemingfordiano Tardío (18-17 Ma), lo cual indica que el evento cladogenético que condujo a la diferenciación del grupo ocurrió aproximadamente a los 17.5 Ma. La historia evolutiva de los equines estuvo determinada por tres eventos de divergencia principales: a principios del Barstoviano (*ca.* 16.5 Ma), (2) durante el Barstoviano (*ca.* 15 Ma) y principios del Hemphilliano (*ca.* 9 Ma), que llevaron a la diferenciación de los grupos monofiléticos *Protohippus-Calippus*, *Pliohippus-Astrohippus* y *Dinohippus s.l-Equus-Hippidion-Onohippidion* respectivamente. Por lo tanto, si la especie *P. carrizoensis* es el taxón hermano más antiguo del resto de los equines, se tienen entonces linajes fantasma de uno a ocho millones de años aproximadamente.

La información disponible indica que la radiación de los Equinae inició en el Hemingfordiano Tardío. En particular, la divergencia de los hiparionines ocurrió inicialmente alrededor de los 17 Ma y aquella de equines posteriormente a los 16 Ma. La diferencia temporal observada es significativamente corta (~ 1 millón de años), lo cual conduce a postular una radiación temprana y aproximadamente sincrónica de las formas hipsodontes más avanzadas, como se ha sugerido en reportes previos (MacFadden, 1992; Hulbert, 1993).

EVOLUCIÓN TAXONÓMICA EN LOS EQUINAE DE MESOAMÉRICA

Los Equinae persistieron en Norteamérica por aproximadamente 18 Ma y se extinguieron alrededor de los 11, 000 años (MacFadden, 1992). Estudios previos han demostrado que la evolución taxonómica de este grupo de équidos es consistente con el modelo logístico básico de dinámica específica durante una radiación adaptativa (MacFadden y Hulbert, 1988; Hulbert, 1993).

El registro mesoamericano de la Subfamilia Equinae procede de estratos del Mioceno Medio (Hemingfordiano-Barstoviano), una parte del Mioceno Tardío (Hemphilliano Temprano y parte más temprana del Hemphilliano Tardío) y Plioceno (Hemphilliano más tardío y Blancano). Con relación a esto, cabe señalar que a la fecha no se conocen depósitos clarendonianos con restos fósiles de équidos. La escasa representación o ausencia de estratos correspondientes al Clarendoniano está relacionada con la evolución geológica y tectónica de Mesoamérica durante

el Mioceno. En esta época ocurrió gran actividad magmática y tectónica regional, expresada por la intensa deformación estructural del Cenozoico en el norte de Chiapas y por la enorme extensión de unidades volcánicas e intrusivas cuya edad es de *ca.* 15 Ma en la región. El efecto neto de esta actividad fue la transformación de las cuencas sedimentarias en áreas positivas sujetas a una rápida denudación erosional, que en algunos sitios fue tan amplia, como para dejar al descubierto el basamento Cretácico marino o reducir la secuencia terciaria al Eoceno, como en la Mesa de Copoya, justo al sur de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2000).

En la parte centromeridional del país, se desarrolló la Faja Volcánica Transmexicana, donde las cuencas fluviolacustres se originaron tardíamente (post 5-4 Ma) (Ferrari *et al.*, 2000). Finalmente, en Centroamérica septentrional, la subducción de la Placa Cocos generó el cinturón magmático de la margen pacífica, así como levantamiento regional, de modo que en contados sitios (*v.gr.* las áreas de Corinto y el Hormiguero en El Salvador así como Gracias en Honduras), se ha generado una secuencia continental del Mioceno Tardío que conserva el registro correspondiente al Clarendoniano muy tardío – Hemphilliano Temprano (Escalante, 1990).

La evolución taxonómica del registro de Equinae del Neógeno de Mesoamérica se interpretó a partir de los resultados derivados de la estimación de tasas de diversidad específica (*R*), especiación (*S*) y extinción (*E*). Cabe señalar que las interpretaciones que a partir de esta información se derivan, son susceptibles de modificarse en la medida que nuevas investigaciones revelen la existencia de material fósil adicional, se descubran nuevas taxa, se modifique la identidad taxonómica de los previamente conocidos y/o extiendan alcances geocronológicos.

Patrón de diversidad específica

La mayor diversidad específica de los Equinae del Neogeno de Mesoamérica se registra entre los 16–14 Ma y los 9–8 Ma, en estos segmentos temporales se conocen en promedio 5 especies diferentes de équidos, posteriormente comienza a disminuir en el intervalo de los 6 a 2 Ma hasta culminar con la presencia de un solo linaje [= *Equus (Dolichohippus) simplicidens*]; este patrón es comparable al que se reconoce a partir del registro del Neógeno de Norteamérica (Figura 37) (Hulbert, 1993).

Los datos indican que la diversidad específica de los Equinae varió de una a seis especies contemporáneas. El número máximo se registra en la parte más tardía del Barstoviano Temprano y valores ligeramente inferiores de cuatro se tienen en el Hemphilliano Temprano del Centro de

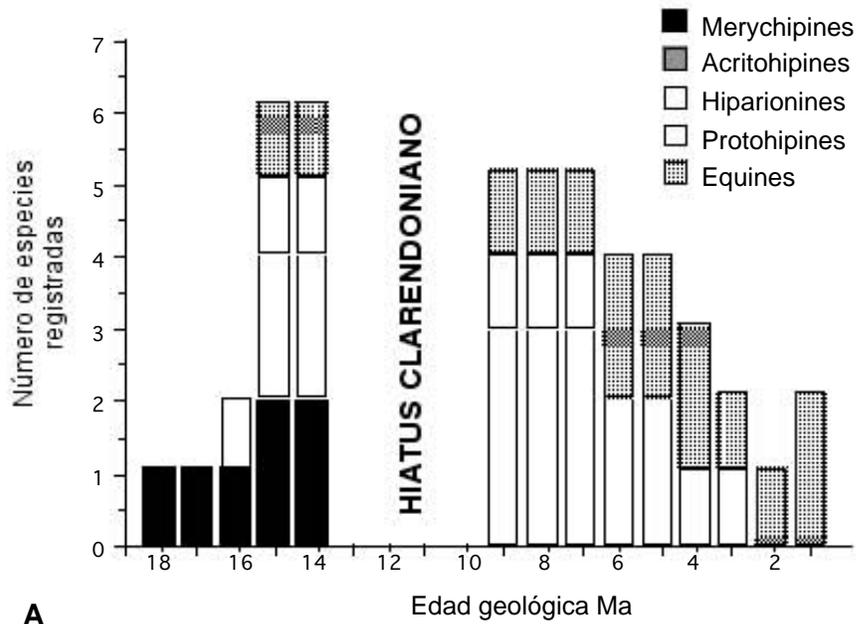
México y América Central. El registro en conjunto incluye merychipines, hiparionines y equines, de los cuales los dos últimos presentan una mayor diversidad específica en el Barstoviano medio (ca. 14 Ma) y principios del Hemphilliano (ca. 8 Ma) (Figura 37A).

A finales del Barstoviano Temprano los hiparionines fueron más diversos que los equines e incluyen a *Cormohipparion* sp. y *Neohipparion trampasense*. Esta diversidad se duplicó en el Hemphilliano Temprano con las especies *Cormohipparion* cf. *C. occidentale*, *C. ingennum* y *Neohipparion eurystyle*. A principios del Hemphilliano Tardío el grupo comenzó a disminuir, persiste *N. eurystyle* y se reconoce adicionalmente a *Nannipus minor*, mientras que en el Blancano sólo se tiene a *Nannipus peninsulatus* que desaparece a finales de este periodo.

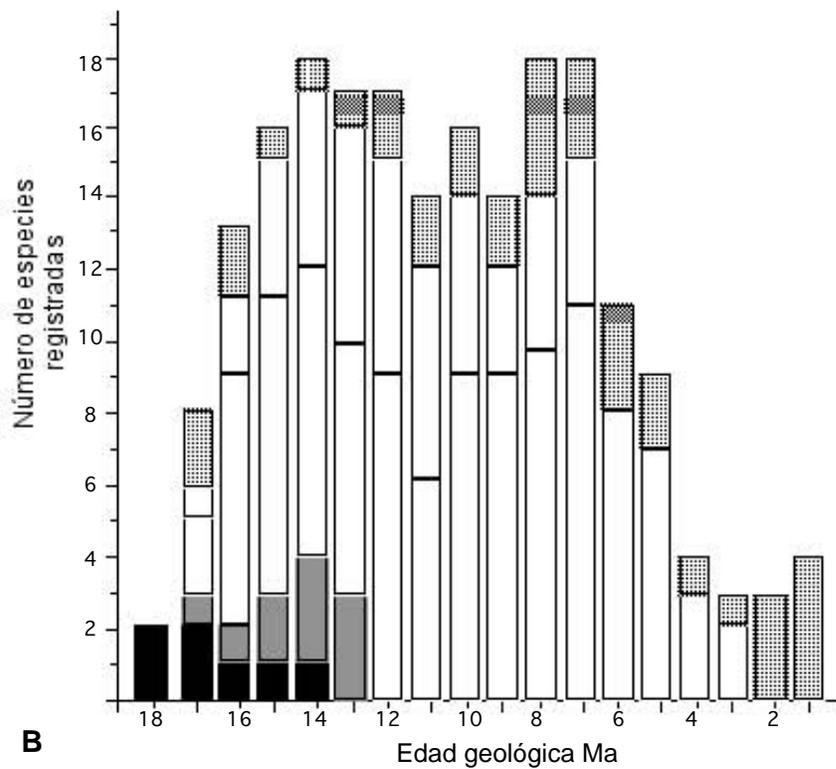
Los protohipines sólo incluyen a *Calippus* sp. de la parte más tardía del Barstoviano Temprano y *Calippus (Grammohippus) hondurensis* del Hemphilliano Temprano, lo cual indica que fueron significativamente menos diversos que los hiparionines y equines (Figura 37).

Los equines estuvieron representados por una sola especie durante el Barstoviano medio (*Pliohippus pernix*) y Hemphilliano Temprano ("*Dinohippus*" *interpolatus*) La diversidad del grupo se incrementó en el Hemphilliano Tardío con *Astrohippus stockii* y "*Dinohippus*" *mexicanus*, mientras que a principios del Blancano disminuyó y sólo se conoce a *Equus (Dolichohippus) simplicidens*.

La evidencia disponible indica que los hiparionines fueron más diversos en comparación a los equines, mientras que los protohipines permanecieron menos diversos durante la mayor parte del Neógeno. El patrón resultante del registro mesoamericano es semejante al establecido a partir del norteamericano, en ambos casos se registra una diversificación importante durante el Barstoviano medio (ca. 15 Ma) y Hemphilliano Temprano (ca. 7 Ma), eventualmente el número de linajes presentes disminuyó paulatinamente a finales del Hemphilliano y durante el Blancano (Figura 37) (Hulbert, 1993, fig. 4, p. 222).



A



B

Figura 37. Histogramas de diversidad específica registrada de los Equinae del Neógeno de A. Mesoamérica y B. Norteamérica en cada uno de los grupos taxonómicos conocidos, merychippines, acritohippines, hiparionines, protohipines y equines (El histograma del registro norteamericano modificado de Hulbert, 1993, fig. 4B, p. 222).

Con base en el registro norteamericano se establece que la radiación de los Equinae inició a principios del Hemingfordiano Tardío (ca. 17.5–18 Ma) en sitios particulares de los Estados Unidos (Hulbert y MacFadden, 1991). En este periodo se conocen cinco especies diferentes de équidos que incluyen merychipines (“*Merychippus gunteri*” y “*M.*” *primus*), acritohipines (*Acritohippus tertius*, *A. stylodontus*) y equines (*Parapliohippus carrizoensis*), cuyo material procede de depósitos en la Costa de California, las Grandes Planicies y Planicie Costera del Golfo (Bryant, 1988, 1991; Hulbert y MacFadden, 1991; Kelly, 1995, 1998). La radiación continuó a mediados del Barstoviano (ca. 14 Ma) en estas mismas regiones y condujo a la diferenciación de la mayoría de los géneros hiparionines (*Pseudhipparion*, *Neohipparion*, *Hipparion* y *Cormohipparion*) y equines (*Protohippus*, *Calippus* y *Pliohippus*) más avanzados (Figura 34) (Hulbert, 1993).

En el caso de Mesoamérica, se tiene el registro de un merychipine de grado hiparionine del Hemingfordiano Tardío (ca. 18 Ma) de Oaxaca (Formación Suchilquitongo). Posteriormente se conoce una diversa comunidad de équidos de la parte más tardía del Barstoviano temprano (ca. 15 Ma) de Oaxaca (formaciones Matatlán y El Camarón), la cual incluye representantes merychipines (“*Merychippus*” cf. “*M.*” *primus* y “*M.*” cf. “*M.*” *sejunctus*), hiparionines (*Neohipparion*) y equines (*Calippus* y *Pliohippus*). Este complejo de especies testimonia la coexistencia de formas subhypsodontes primitivas con hipsodontes avanzadas y soporta de manera independiente que parte de la diferenciación de la subfamilia, también debió ocurrir en Mesoamérica, específicamente en el Sureste de México.

Al comparar los escenarios descritos se discierne que la radiación de los Equinae se presentó en áreas particulares de Norteamérica “templada” y parte de la región mesoamericana (contra Quinn, 1955). La distribución conocida indica regiones de las Grandes Planicies, Planicie Costera del Golfo, Costa de California y Sureste de México; este argumento es congruente con la evidencia filogenética y biogeográfica de los taxa involucrados (Figuras 34 y 35, Tabla 8). El hecho de que “*Merychippus*” *intermontanus*, *Acritohippus quinni*, *A. stylodontus* y *Parapliohippus carrizoensis* solamente se conozcan hasta ahora del Hemingfordiano Tardío–Barstoviano Temprano de California (Kelly, 1995, 1998), sugiere que la porción occidental de Norteamérica representó una provincia biogeográfica separada con un alto grado de endemismo.

La evidencia disponible indica que la radiación de los Equinae ocurrió de manera independiente en Estados Unidos y una parte de Mesoamérica en el intervalo de los 18 a 14 Ma. El proceso evolutivo se presentó en escenarios ecogeográficos diferentes, correspondientes a las Grandes Planicies, Planicie Costera del Golfo y la accidentada topografía del Sureste de México. Por lo tanto, la coexistencia de una gran diversidad de formas tuvo que sostenerse mediante diversos mecanismos.

La coexistencia de varios taxa de équidos en un lugar determinado indica: (a) una gran diversidad de recursos alimenticios, (b) una repartición fina de los mismos o (c) una combinación de ambos. La gran diversidad geográfica del Sureste de México caracterizada por un contrastante espectro altitudinal que incluye sierras separadas por extensos cañones, mesetas elevadas y estrechas planicies, probablemente constituyó un escenario apropiado para una amplia diversidad de recursos alimenticios, mientras que la repartición de recursos menos diversos probablemente permitió la coexistencia en Norteamérica Templada. Es evidente que se necesita una base de datos más amplia de restos fósiles de caballos del Mioceno medio del Sureste de México, sobre la cual se podrán discriminar adecuadamente aspectos correspondientes a estrategias alimenticias, paleodietas y otros procesos paleobiológicos.

Tasas de especiación y extinción

La duración o rango cronológico conocido de las especies mesoamericanas se determinó con base en los datos derivados del fechamiento radiométrico de las unidades portadoras o de los cuerpos de roca sub- y/o suprayacentes. Asimismo, se consideran las edades correspondientes a la Mastocronología Provincial de Norteamérica, derivadas de las asociaciones faunísticas conocidas en cada una de las áreas de estudio (Tedford *et al.*, 2004) (Figura 38).

La duración específica promedio de los taxa mesoamericanos es 2.3 Ma con un rango observado de 1.5 Ma (*Astrohippus stockii*, “*Dinohippus*” *mexicanus* y *Nannipus minor*) a 4.5 Ma (*Neohipparion eurystyle*), mientras que la tasa de extinción promedio es el inverso de la duración específica promedio (Stanley, 1979), es decir, 0.43 Ma^{-1} . Hulbert (1993) reconoció en los Equinae de los Estados Unidos que la duración específica del grupo fue 3.23 Ma o una proporción de extinción promedio de 0.31 Ma^{-1} . Los datos son estrechamente cercanos entre sí, lo cual sugiere un comportamiento semejante en Mesoamérica y Norteamérica.

El reconocimiento de poblaciones pertenecientes a *Neohipparion trampasense* y *Pliohippus pernix* en la parte más tardía del Barstoviano Temprano de Oaxaca, extiende su

duración geocronología en cuatro y un millón de años respectivamente. Estos registros son los más antiguos del Subcontinente Norteamericano e indican que *Neohiparion trampasense* tuvo una duración de 8.5 Ma semejante a la de los equines *Pliohippus nobilis* (9.0 Ma) y *Protohippus gidleyi* (9.7 Ma), mientras que aquella de *Pliohippus pernix* es estrechamente cercana a la de su taxón hermano *Astrohippus* (4.0 Ma) (cf. Hulbert, 1993, p. 234).

Los datos de la Tabla 9 indican que la mayor tasa de especiación en los Equinae mesoamericanos se registró durante la radiación del grupo a mediados del Barstoviano (ca. 15 Ma). Por su parte, las tasas de extinción reflejan una pérdida aparente y relativamente constante de linajes durante la segunda mitad del Hemphilliano (ca. 7 Ma), mientras que en el Blancano (ca. 5 Ma) se tienen los valores más altos.

Al comparar los hiparionines y equines (Tablas 10 –11) se observa que los primeros tuvieron una tasa de especiación mayor durante la fase de radiación (ca. 15 Ma) con un registro que incluye a “*Merychippus*” cf. “*M.*” *sejunctus*, *Neohipparion trampasense* y *Cormohipparion*. Los hiparionines presentaron valores altos de especiación y extinción entre los 7 y 4 Ma (Tabla 10), en este segmento se registra un periodo de pérdida seguido de la aparición de un nuevo taxón en el siguiente millón de años (*Neohipparion eurystyle*/*Nannipus minor*/*N. peninsulatus*) que indica una fase de recambio que no se presenta en los equines, mientras que de los 4 a 2 Ma se tiene el valor más alto de extinción y, por lo tanto, el efecto combinado resultó en la desaparición del grupo alrededor de los 2 Ma; esto es congruente con el hecho de que hasta ahora no se conocen hiparionines en el Pleistoceno de Norteamérica y Mesoamérica (Ferrusquía-Villafranca, 1978; Kurtén y Anderson, 1980; Webb y Perrigo, 1984; MacFadden, 1992, 1998). Los valores máximos de especiación en los equines se tienen de los 7 a 5 Ma (Tabla 9) y estuvieron representados por “*Dinohippus*” *interpolatus*, “*D.*” *mexicanus* y *Astrohippus stockii*, a diferencia de los hiparionines se registra otro pulso de especiación alrededor de los 5 Ma, que condujo a la diferenciación de *Equus* (*Dolichohippus simplicidens* que persistió hasta el Pleistoceno (Ferrusquía-Villafranca, 1978; Kurtén y Anderson, 1980; Webb y Perrigo, 1984; MacFadden, 1992, 1998).

Tabla 9. Estimación de la diversidad específica (R), tasa de especiación (S) y tasa de extinción (E) para los Equinae de Mesoamérica.

T_0	T_1	N_0	N_1	O_0	X_0	R	S	E
18	17	1	1	0	0	0.00	0.00	0.00
17	16	1	1	0	0	0.00	0.00	0.00
16	15	1	6	6	0	1.79	1.79	0.00
15	14	6	5	0	0	-0.19	0.69	0.15
14	13	6	5	0	0	-0.19	0.00	0.15
9	8	6	6	0	0	0.00	0.00	0.00
8	7	6	6	0	0	0.00	0.00	0.00
7	6	6	4	3	2	-0.41	0.40	0.28
6	5	4	4	0	0	0.00	0.00	0.00
5	4	4	3	1	1	-0.29	0.22	0.22
4	3	3	2	0	1	-0.40	0.00	0.29
3	2	2	1	0	1	-0.69	0.00	0.40

Tabla 10. Estimación de la diversidad específica (R), tasa de especiación (S) y tasa de extinción (E) para los Hipparionini de Mesoamérica.

T_0	T_1	N_0	N_1	O_0	X_0	R	S	E
18	17	1	1	0	0	0.00	0.00	0.00
17	16	1	1	0	0	0.00	0.00	0.00
16	15	1	3	2	0	1.09	1.09	0.00
15	14	3	3	0	0	0.00	0.00	0.00
14	13	3	3	0	0	0.00	0.00	0.00
9	8	3	3	0	0	0.00	0.00	0.00
8	7	3	3	0	0	0.00	0.00	0.00
7	6	3	2	1	1	-0.40	0.29	0.29
6	5	2	2	0	0	0.00	0.00	0.00
5	4	2	1	1	1	-0.69	0.40	0.40
4	3	1	1	0	0	0.00	0.00	0.00
3	2	1	0	0	1	1.00	0.00	0.69

Tabla 11. Estimación de la diversidad específica (R), tasa de especiación (S) y tasa de extinción (E) para los Equini de Mesoamérica.

T_0	T_1	N_0	N_1	O_0	X_0	R	S	E
18	17	0	0	0	0	0.00	0.00	0.00
17	16	0	0	0	0	0.00	0.00	0.00
16	15	0	2	2	0	0.69	0.69	0.00
15	14	2	2	0	0	0.00	0.00	0.00
14	13	2	2	0	0	0.00	0.00	0.00
9	8	3	3	0	0	0.00	0.00	0.00
8	7	3	3	0	0	0.00	0.00	0.00
7	6	3	2	2	1	-0.40	0.51	0.29
6	5	2	2	0	0	0.00	0.00	0.00
5	4	2	2	1	0	0.00	0.40	0.00
4	3	2	2	0	0	0.00	0.00	0.00
3	2	2	1	0	1	-0.69	0.00	0.40

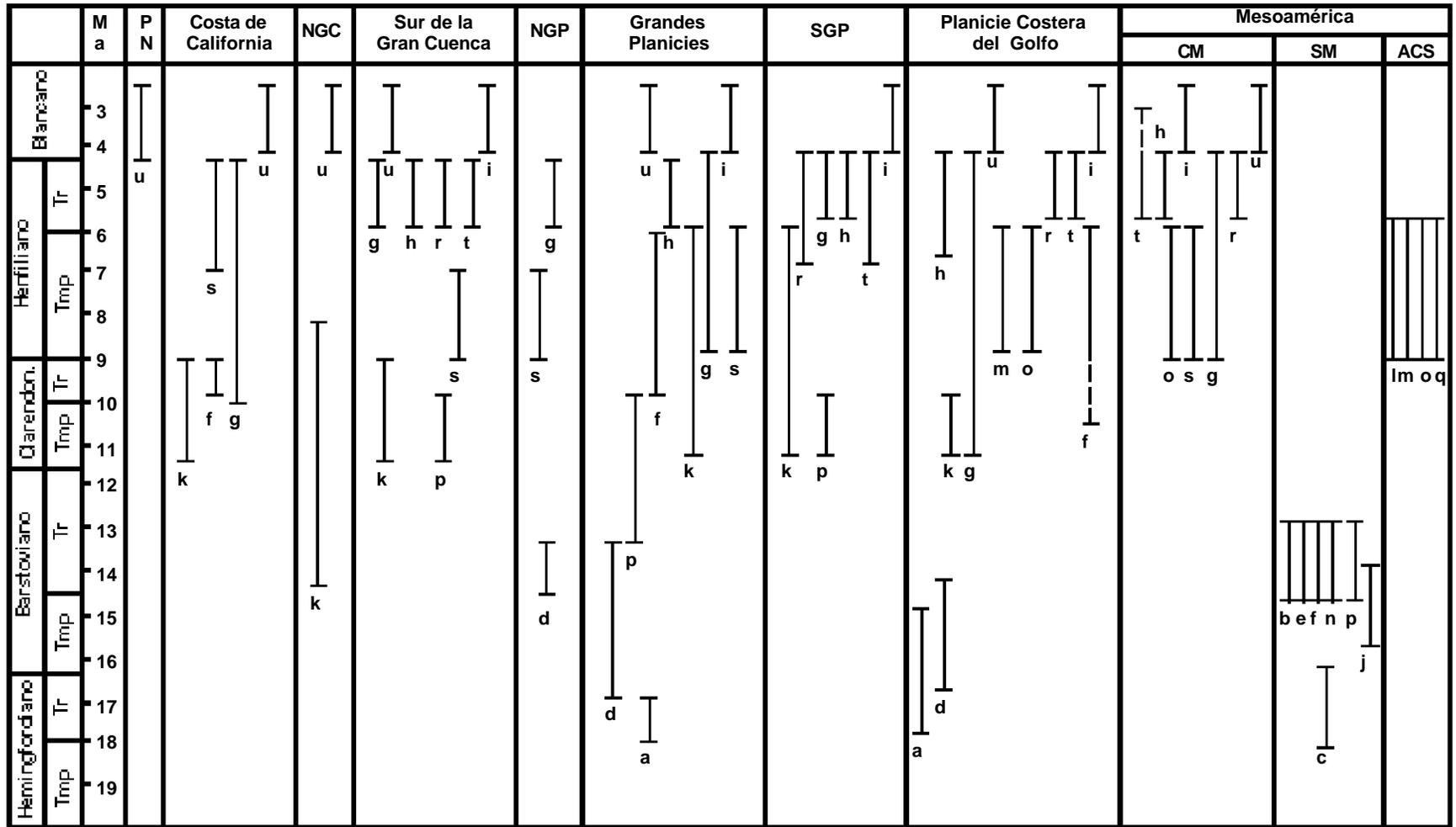


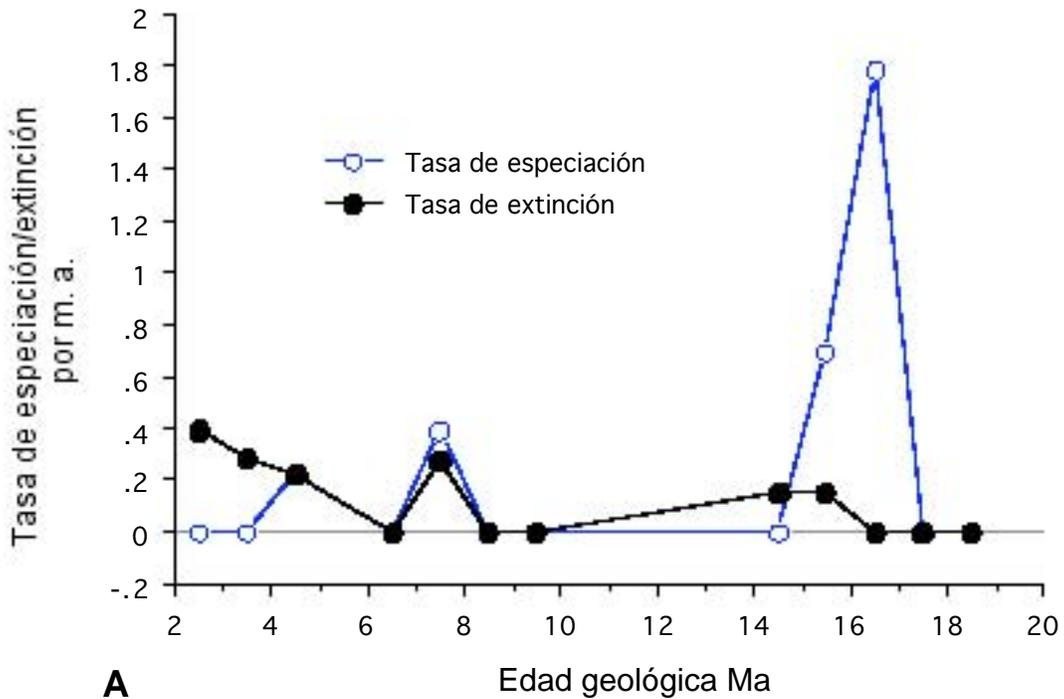
Figura 38. Distribución geográfica y alcance geocronológico conocido de los linajes considerados en el estudio para Norteamérica y Mesoamérica. PN. Pacífico noroccidental, NGC. Norte de la Gran Cuenca, NGP. Norte de las Grandes Planicies, SGP. Sur de las Grandes Planicies, SM. Sureste de México, CM. Centro de México, ACS. América Central septentrional. “Merychippines”: a. “*Merychippus*” *primus*, b. “*M.*” cf. “*M.*” *primus*. c. “*Merychippus*” sp., d. “*M.*” *sejunctus*, e. “*M.*” cf. “*M.*” *sejunctus*. Hipparionini: f. *Neohipparion trampasense*, g. *N. eurystyle*, h. *Nannipus minor*, i. *N. peninsulatus*, j. *Cormohipparion* sp., k. *C. occidentale*, l. *C.* cf. *C. occidentale*, m. *C. ingenuum*. Equini: n. *Calippus* sp., o. *C. (Grammohippus) hondurensis*, p. *Pliohippus pernix*, q. *P.* sp., r. *Astrohippus stockii*, s. “*Dinohippus*” *interpolatus*, t. “*D.*” *mexicanus*, u. *Equus (Dolichohippus) simplicidens*.

La información disponible indica que los valores más altos de especiación en ambos grupos se asocian a la fase de radiación alrededor de los 15 Ma, de 1.09 en los Hipparionini y 0.69 en los Equini. Por otra parte, se observa una pérdida importante de linajes de los 7 a 4 Ma (Hemphilliano Tardío y principios del Blancano), la cual fue menos severa en los equines que en los hiparionines y corresponde a la tasa promedio de extinción en este intervalo de 0.23 Ma^{-1} y 0.09 Ma^{-1} respectivamente. El efecto neto condujo a la extinción de los hiparionines a finales del Blancano, mientras que los equines se mantuvieron hasta el Pleistoceno con el género *Equus*.

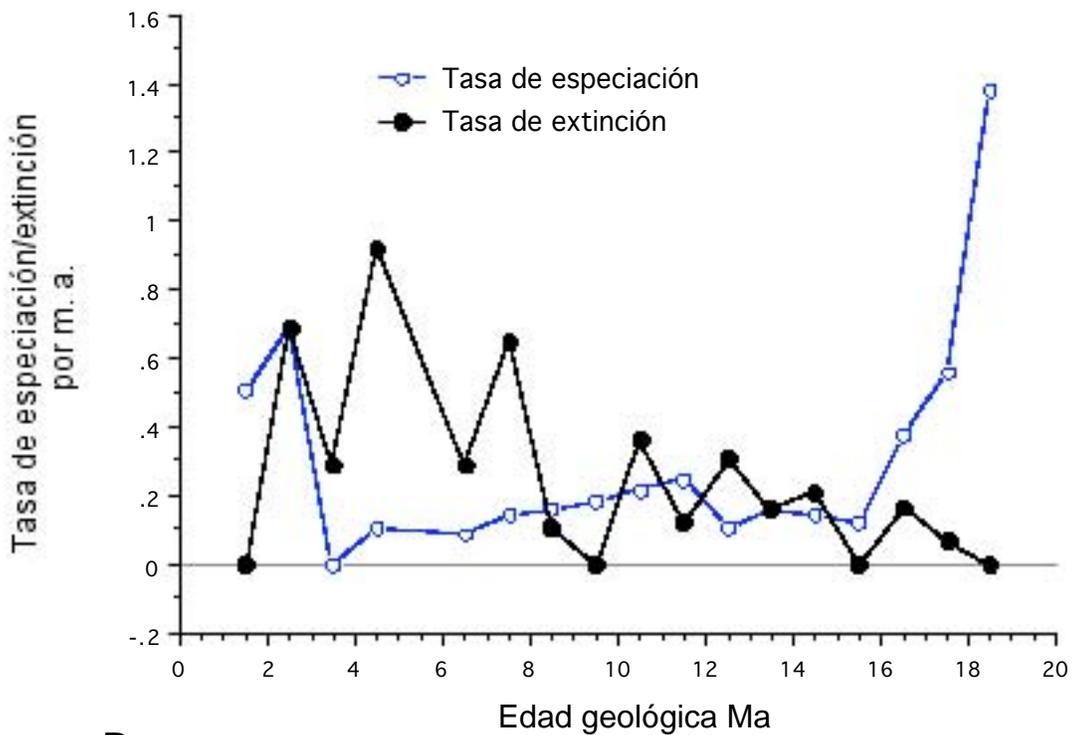
En suma, la distribución de tasas estimadas de especiación y extinción de los Equinae del Neógeno de Mesoamérica es congruente con la previamente reconocida a partir del registro norteamericano (Hulbert, 1993, fig. 6, p. 227; Tabla 9) (Figura 39) y se ajusta al modelo estándar de Seproski (1978).

Consideraciones ecológicas

El análisis de evolución taxonómica indica que los Equinae presentaron una dinámica semejante en Mesoamérica y Norteamérica. Con relación a esto, se ha discutido ampliamente el efecto evolutivo de la interacción de los mamíferos del Neógeno de Norteamérica (incluidos los équidos), flora y clima (Hibbard, 1960; Shotwell, 1961; MacGintie, 1962; Gregory, 1971; Webb, 1977, 1983, 1984, 1989; Stebbins, 1981; Janis, 1984, 1989; Thomason y Voorhies, 1990). En términos generales se establece que las comunidades de équidos del Neógeno de Norteamérica y los cambios en su composición taxonómica, están correlacionados con el desarrollo de biomas de tipo sabana y eventual expansión de zonas de vegetación abierta, es decir, pastizales (Webb, 1977, 1983, 1984; Thomason y Voorhies, 1990; Janis *et al.*, 2004). Algunos estudios macroecológicos y macroevolutivos en los mamíferos de Norteamérica sugieren que los cambios climáticos tienen efectos impredecibles y algunas veces sin consecuencias (Alroy, 1996, 1998; Prothero, 1999); sin embargo, es una realidad que las condiciones particulares de una región en particular conducen a un equilibrio de diversidad, aunado a esto, la respuesta de la biota no es inmediata, es diferencial y eventualmente se expresa en cambios morfológicos diversos (Scott *et al.*, 1992); en el caso de los équidos se reconocen particularmente en el grado de hipsodoncia y desgaste dental (Fortelius y Solounias, 2000).



A



B

Figura 39. Distribución de tasas estimadas de especiación y extinción de los Equinae del Neógeno de A. Mesoamérica y B. Norteamérica. En ambas gráficas son evidentes las siguientes fases de Cracraft (1982): la fase de radiación cuando $S > E$ (18 a 16 Ma) y la fase de reducción cuando $E > S$ (ca. 4 Ma) (La gráfica del registro norteamericano modificada de Hulbert, 1993, fig. 6, p. 227).

Parte de la radiación de los Equinae debió ocurrir de los 18 a 15 Ma en Mesoamérica y probablemente en lo que ahora es el Sureste Mexicano. En este intervalo de tiempo el registro palinológico conocido incluye paleocomunidades vegetales de regiones tropicales (bosques de manglar = *Rhizophora* y *Pelliceria*), gramíneas (*Monoporites*) y escasas gimnospermas de zonas templadas (*Pinus*), que en conjunto evidencian temperaturas altas y un clima de tropical a templado (Martínez-Hernández, 1992; Graham, 1973, 1976, 1993, 1994; González-Medrano, 1998). El escenario en conjunto indica la presencia de pastos asociados a cantidades variables de árboles y arbustos, es decir, comunidades de tipo sabana boscosa (Potts y Behrensmeyer, 1992). El mosaico de vegetación asociado a su variedad de recursos vegetales, coincide con la presencia de faunas contemporáneas de mamíferos (Faunas Matatlán, Nejapa e Ixtapa) integradas por numerosos grupos de organismos herbívoros ramoneadores (v.gr. rinocerontes, gonfoterios), pacedores (v.gr. caballos) y mixtos (v.gr. camellos) [Ferrusquía-Villafranca, 1990a, 2003; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2002]. Asimismo, es en estos conjuntos faunísticos donde se registra la mayor diversidad específica conocida de équidos del Neógeno de Mesoamérica, con formas subhipsodontes (“*Merychippus*” cf. “*M.*” *primus*, “*M.*” cf. “*M.*” *sejunctus* y *Calippus*) e hipsodontes (*Neohipparion* y *Pliohippus*).

En Norteamérica el clima varió de tropical húmedo a templado durante la mayor parte del Mioceno medio y alrededor de los 10 Ma comenzó un descenso paulatino de temperatura que condujo a la proliferación de pastos y reducción de zonas boscosas (Thomason y Voorhies, 1990; Potts y Behrensmeyer, 1992; Graham, 1993, 1994). Las asociaciones de équidos del Hemphilliano temprano del centro de México (Fauna Rancho El Ocote) y América Central (Fauna Gracias de Honduras y Fauna Corinto de El Salvador), se caracterizan por la ausencia de formas subhipsodontes y se registran únicamente linajes hipsodontes más avanzados tanto de hiparionines (*Cormohipparion*, *Neohipparion*) como equines [*Calippus* (*Grammohippus*), *Pliohippus* y “*Dinohippus*”]. Esto sugiere que el cambio significativo en la proporción de équidos subhipsodontes e hipsodontes, resultó de las condiciones climáticas y tipo de vegetación abierta desarrollada.

En Mesoamérica se presentó una tendencia hacia condiciones más frías a partir de los 6 Ma (Hemphilliano tardío) (González-Medrano, 1998). El registro palinológico de Paraje Solo del Plioceno de Veracruz es congruente con dicho comportamiento e incluye una flora que evidencia un incremento en diversidad y abundancia de árboles de regiones templadas a frías (v.gr. *Pinus*,

Abies, Picea, Lycopodium, Psilotum), arbustos (v.gr. *Podocarpus, Ilex, Myrica*), gramíneas indeterminadas y escasos representantes tropicales de bosques de manglar (v.gr. *Rhizophora*) (Graham, 1973, 1976, 1993, 1994), que se extendieron por lo menos hasta los 18° Lat N (Graham, 1994), es decir hasta el centro de México y una pequeña parte del sureste Mexicano. El descenso de temperatura condujo a una aridificación y expansión de zonas de vegetación abierta (Webb, 1976; Potts y Behrensmeyer, 1992), aunado a esto, la presencia de mamíferos de talla pequeña (roedores de los géneros *Baiomys* y *Neotoma*) a mediana (lagomorfos del género *Hypolagus*) en las faunas blancanas del centro de México (Miller y Carranza-Castañeda, 1984; Castillo-Cerón *et al.*, 1997), se relaciona a ecosistemas áridos a semiáridos de zonas abiertas (Martin *et al.*, 2002).

La paleocomunidad vegetal de Paraje Solo incluye un componente alto de formas fibrosas resistentes a bajas temperaturas, tales como árboles perennes, arbustos y pastos. El registro en conjunto representa un bioma de sabana templada y evidencia un clima templado a semiárido (Graham, 1994). El desarrollo de este tipo de habitats coincide con un incremento significativo en la proporción de especies de équidos extremadamente hipsodontes [*Nannipus peninsulatus*, “*Dinohippus*” *mexicanus* y *Equus (Dolichohippus) simplicidens*] en las faunas del Blancano del Centro de México (Fauna Rancho Viejo y Fauna La Goleta (ca. 5 Ma).

La disminución paulatina de temperatura durante el Hemphilliano condujo a la expansión de zonas de vegetación abierta (González-Medrano, 1998). Esta modificación de las comunidades vegetales afectó a los équidos de hábitos mixtos como *Neohipparion eurystyle*, *Nannipus minor* y *Astrohippus stockii*, los cuales eventualmente desaparecen de las faunas del Blancano del Centro de México. Asimismo, condujo a la desaparición de ciertos grupos con hábitos ramoneadores estrictos, tal es el caso de los rinocerontes *Teleoceras* y *Aphelops* que desaparecen a finales del Hemphilliano y su ausencia marca el inicio del Blancano (Miller y Carranza-Castañeda, 1984; Carranza-Castañeda, 1997; Tedford *et al.*, 2004).

En suma, la historia climática y de la vegetación del Neógeno de Mesoamérica, evidencia que alrededor de los 15 Ma se desarrollaron biomas de tipo sabana boscosa en un clima tropical húmedo a templado. A los 10 Ma proliferaron regiones de vegetación abierta con parches boscosos que testifican una disminución de temperatura, la cual continuó hasta finales del Terciario y condujo al desarrollo de comunidades vegetales semejantes a una sabana templada con clima templado a semiárido. Con base en la información disponible y la interpretación que se

ha hecho de ella, se advierte que estos cambios influyeron en la composición de las comunidades de équidos del Neógeno de Mesoamérica.

En Norteamérica se tienen habitats de tipo sabana boscosa (semejante a lo que se observa en Mesoamérica) de los 18 a 12 Ma (Janis *et al.*, 2004) y posteriormente (*ca.* 12 Ma) ocurre una expansión de regiones de vegetación abierta que incluyen comunidades con una elevada proporción de pastos y escasas zonas boscosas. El periodo más seco y frío del Terciario en los Estados Unidos se registra de los 6 a 5 Ma y la vegetación primaria fue típica de una sabana abierta dominada por pastizales con escasos árboles riparios (Webb, 1976; Thomasson *et al.*, 1990; Axelrod, 1980, 1985), a diferencia de las comunidades vegetales mesoamericanas del Plioceno del Centro de México, de una sabana templada a subtropical y aún tropical.

De lo anterior, se sigue que probablemente los équidos del Plioceno del Centro de México, consumían además de pastos, otro tipo de materia vegetal fibrosa como ramas y/o arbustos disponibles en las zonas que estuvieron habitando. Esta propuesta es plausible si se considera que el análisis de microdesgaste en el esmalte así como de isótopos estables de carbón en dientes de équidos, indica que la mayoría de los grupos hipsodontes tuvieron hábitos mixtos (dieta con < 90% de pastos) y sólo algunos cuantos fueron pacedores verdaderos (dieta con > 90% de pastos) [Hayek *et al.*, 1992; Wang y Cerling, 1992]. La aplicación de alguno de los métodos de determinación de paleodieta conducirá a apoyar sustancialmente este planteamiento.

SUMARIO

A partir de la presente investigación se reconocieron los siguientes hechos:

1. La Familia Equidae en el Neógeno de Mesoamérica se encuentra representada por miembros de las subfamilias Anchitheriinae y Equinae. Los integrantes de este último grupo monofilético constituyen el 90% del registro mesoamericano y equivalen a aproximadamente el 50% de los géneros conocidos en Norteamérica.
2. El registro mesoamericano de équidos incluye 19 especies referidas a 11 géneros. Estas taxa se conocen del Mioceno Medio al Plioceno y son los más australes de toda América. Esto posibilita extender el área de distribución de Equidae durante el Neógeno desde la región centroseptentrional de Estados Unidos hasta el sector meridional de América Central.

3. La revisión taxonómica y comparación de una parte del material de équidos mesoamericano con colecciones paleontológicas nacionales y extranjeras permitió precisar la identidad específica de algunas poblaciones previamente descritas de las faunas barstovianas del Sureste de México, tal es el caso de *Neohipparion trampasense* y *Pliohippus pernix* ; establecer que los calipines del Hemphilliano del Centro de México deben denominarse formalmente *Calippus (Grammohippus) hondurensis* y distinguir que la muestra dental equine del Hemphilliano Temprano de El Salvador pertenece al género *Pliohippus*.
4. La revisión exhaustiva de los Equinae de Norteamérica condujo a corregir y complementar la combinación de caracteres seleccionados que definen a las especies *Acritohippus isonesus*, *A. styodontus*, "*Merychippus*" *intermontanus* y *Parapliohippus carrizoensis*.
5. Los resultados derivados del análisis cladístico modificado de los Equinae de Norteamérica, revelaron que "*Merychippus*" *intermontanus* se encuentra más relacionado con los equines que con los hiparionines, mientras que *Parapliohippus carrizoensis* se coloca como el taxón hermano del resto de los equines más avanzados. Asimismo, los équidos *Acritohippus styodontus*, *A. isonesus* y "*M.*" *sejunctus* constituyen un grado parafilético de especies cuyas relaciones son inciertas.
6. El diseño cráneo-dental básico de los hiparionines, acritohipines y equines fue conservador y sumamente exitoso para la explotación de diversos recursos vegetales, lo cual es congruente con el alto grado de paralelismo evolutivo observado en estos grupos de équidos.
7. El tomar en consideración una parte del registro de los Equinae de Mesoamérica para reconstruir la filogenia de la subfamilia robustece las relaciones de ancestría común entre los diferentes grupos de hiparionines y equines.
8. Los resultados derivados del análisis combinado indican adicionalmente que: (a) Los Equini se diferenciaron de los Hipparionini a nivel de la morfología facial y dentadura inferior. (b) La especie *Parapliohippus carrizoensis* se identifica como el taxón hermano del resto de los grupos que integran a la Tribu Equini. (c) Los équidos *Astrohippus* y *Pliohippus* se encuentran más emparentados entre sí, que con cualquier otro grupo de equines avanzados. (e) El Género *Nannipus* se diferenció a partir de una

forma ancestral semejante a *Cormohipparion ingenuum*. (f) Las formas primitivas de *Equus* derivaron de un morfotipo ancestral semejante a “*Dinohippus*” *mexicanus*; parte de esta radiación ocurrió muy probablemente en lo que ahora corresponde al Centro de México.

9. Los Equinae presentaron una diversificación importante de formas hipsodontes en el lapso 18 - 14 Ma. Esta radiación ocurrió ampliamente en Norteamérica Templada y Norteamérica Tropical, incluyendo las Grandes Planicies, Planicie Costera del Golfo, Costa del Pacífico, Gran Cuenca y Sureste de México.
10. Las tasas de diversidad específica, especiación y extinción de los Equinae fueron semejantes tanto en Norteamérica como Mesoamérica y están correlacionadas con la historia climática y de la vegetación durante el Neógeno.

CONCLUSIONES

Hace más de una década que se propuso desde un punto de vista cladístico la filogenia de los Equinae del Neógeno de Norteamérica (Hulbert, 1989). El esquema correspondiente se evaluó considerando la evidencia reciente acerca de la posición taxonómica y filogenética de formas tradicionalmente consideradas en el Género *Merychippus*, así como del registro conocido de otras regiones de Norteamérica meridional y Centroamérica septentrional. Los resultados obtenidos corroboran que los Equinae son un grupo monofilético caracterizado por numerosas sinapomorfias del cráneo y la dentadura, así como las relaciones entre los principales géneros hipsodontes más avanzados son semejantes a las propuestas evolutivas de Matthew (1926) y Stirton (1940). Aunado a esto, al considerarse el registro mesoamericano se tiene una mayor estabilidad filogenética y congruencia en la distribución de los caracteres seleccionados, es decir, la filogenia se robustece y refleja que el grupo exhibió un elevado grado de paralelismo evolutivo.

Los Equinae consisten de dos tribus monofiléticas formalmente denominadas Hipparionini y Equini; sin embargo, el presente estudio indica que ciertas especies constituyen un grupo parafilético de relaciones evolutivas inciertas, tal es el caso de los acritohipines que incluyen a *Acritohippus isonesus*, *A. stylodontus* y “*Merychippus*” *sejunctus*. Por otra parte, se reconoce que los equines *Astrohippus* y *Pliohippus* son taxa hermanos y, por lo tanto, en un sentido estrictamente filogenético, en los Equini debe considerarse adicionalmente este grupo

monofilético. Asimismo, se tiene que *Dinohippus* s.l. es parafilético y específicamente “*Dinohippus*” *mexicanus* exhibe un conjunto de caracteres apomórficos que colocan a esta especie como el taxón ancestral a partir del cual se diferenció *Equus*, lo cual conducirá eventualmente a reconsiderar la posición taxonómica de ciertos integrantes de “*Dinohippus*” mediante el análisis posterior de caracteres adicionales.

La Subfamilia Equinae diversificó durante el Mioceno medio (18-14 Ma) en sitios particulares de la Costa de California, las Grandes Planicies, Planicie Costera del Golfo y lo que ahora es parte del Sureste de México. El hecho de que el proceso evolutivo correspondiente halla ocurrido en escenarios ecofisiográficos contrastantes, indica que el grupo tuvo un amplio rango de adecuación, lo cual es congruente con el desarrollo de un diseño cráneo-dental básico sumamente exitoso para la explotación de diversos recursos vegetales. El patrón observado de radiación tanto del registro norteamericano como del mesoamericano es semejante y se ajusta al modelo estándar de dinámica específica (Seproski, 1978); asimismo, la evolución taxonómica del grupo se correlaciona con la historia climática y de vegetación de Norteamérica “templada” y Norteamérica “tropical” durante el Neógeno (Hulbert, 1993).

Con base en los hechos antes expuestos, la información derivada del presente estudio aporta evidencia adicional acerca de la filogenia de los Equinae y permite delinear la historia evolutiva de este grupo de équidos en Norteamérica austral y Centroamérica septentrional.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson, H.T. & Schimdt, A. V. 1983. The evolution of Middle America and Gulf of Mexico – Caribbean region during Mesozoic time. Geological Society of America Bulletin 94: 941-966.
- Alberdi, M. A.; Cartelle, C. & Prado, J. L. 2003. El registro Pleistoceno de *Equus* (*Amerhippus*) e *Hippidion* (Mammalia, Perissodactyla) de Brasil. Consideraciones paleoecológicas y biogeográficas. AMEGHINIANA 40(2): 173-196
- Almanza, V. E., 1956. Cuenca Carbonífera de Zacualtipán, Estado de Hidalgo. Boletín Instituto Nacional de Investigación Recursos Minerales, 35: 1-25
- Alroy, J. 1996. Constant extinction, constrained diversification and uncoordinated stasis in North American mammals. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 127: 285-312

- _____. 1998. Equilibril diversity dynamics in North American mammals. In: McKinney, M. L. & Drake, J. A. (eds.) Biodiversity dynamics: turnover of populations, taxa and communities. Columbia University Press, New York pp. 232-287.
- Anderson, A. D., 1884. Los yacimientos del carbón de piedra en México. *Minería Mexicana* 10(7): 82-84.
- Arellano, A. R. V. 1951. Research on the continental Neogene of Mexico. *American Journal of Science* 249:604-616.
- Arellano, A. R. V. & Azcon, E. 1949. Pre-*Equus* horses from Goleta (Morelia) Michoacan. *Geological Society of America Bulletin* 60:1871
- Axelrod, D. I. 1980. Contributions to the Neogene paleobotany of central California. *University of California Publications in Geological Sciences* 121: 1-212.
- _____. 1985. Rise of the grassland biome, central North America. *The Botanical Review* 51: 163-201.
- Azzaroli, A. 1966 Pleistocene and living horses of the old world. *Paleontologica Italiana* 61: 1-15
- _____. 1988. On the equid genera *Dinohippus* Quinn 1955 and *Pliohippus* Marsh 1874. *Bolletino della Societa Paleontologica Italiana* 27:61-72
- Bennett, D. K. 1980. Stripes do not a zebra make. Part I: A cladistic analysis of *Equus*. *Systematic Zoology*, 29: 272-288.
- _____. 1992. Horse breeding and Management. In: Evans, J. W. (ed.) *The Elsevier Encyclopedia of Animal Science*, Vol C7 pp. 1-39
- Bernor, R. L.; Woodbure, M. O. & Van Covering, J. A. 1980. A contribution to the chronology of some Old World Miocene faunas based on hipparionine horses. *Geobios* 13: 705-739.
- Bernor, R. L.; Tobien, H. & Woodburne, M. 1989. Patterns of the Old World hipparionine evolutionary diversification and biogeographic extension. In: Lindsay, E. H.; Bernor, R. L.; Fahlbusch, V & Mein, P. (eds.). *European Neogene mammal chronology*, New Yorr, Plenum Press, 250 pp.
- Bravo-Cuevas, V. M. 2000. Los équidos mesomiocénicos del Estado de Oaxaca: Taxonomía e implicaciones paleobiológicas. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 163 pp. (inérita)
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10: 295-304.

- Brooks, D. R. & McLennan, D. A. 1991 *Phylogeny, Ecology and Behavior*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Bryant, J.D. 1988. New Miocene vertebrate localities and marine-nonmarine correlations in the eastern Florida Panhandle. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8:10A
- _____. 1991. New Early Barstovian (Middle Miocene) vertebrates from the upper Torreya Formation, eastern Florida Panhandle. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11(4):472-489
- Carranza-Castañeda, O. 1976. *Rhyncotherium falconeri* del Rancho La Goleta, Micoacán, México. III Congreso Latinoamericano de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Memorias 3:28
- _____. 1989. Bioestratigrafía de los sedimentos continentales del Terciario tardío del área de San Miguel de Allende, Guanajuato, México. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 173 pp. (inédita).
- _____. 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 Hemphilliano Tardío en la Mesa Central de México, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista 10:179-196.
- _____. 1994. Mastofauna del Mioceno Tardío de la cuenca carbonífera de Zacualtipán, Hidalgo, México: Pachuca, Hidalgo, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Revista de Investigación, Pancromo 23, 1: 40-49.
- _____. 1997. Correlación bioestratigráfica de las paleofaunas de vertebrados de la Faja Volcánica Transmexicana. II Conv. Sobre la evolución geológica de México y recursos asociados, Pach. Hgo, Méx., Inst. Invest. Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México
- Carranza-Castañeda, O. & Espinosa-Arrubarrena, L. 1994. Late Tertiary equids from the State of Hidalgo, Mexico. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, 11: 182-192.
- _____ & Ferrusquía-Villafranca, I. 1979. El Género *Neohipparion* (Mammalia-Perisodactyla) de la Fauna Local Rancho el Ocote, Plioceno Medio de

- Guanajuato, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, 3: 29-38.
- Carranza-Castañeda, O., Petersen, M. S. & Miller, W. E. 1994. Preliminary investigation of the geology of the northern San Miguel de Allende Area, Northeastern Guanajuato, Mexico. *BYU Geology Studies*, 40: 1-9.
 - Carroll, R.L. 1996. Revealing the patterns of macroevolution. *Nature* 381:19-20
 - _____. 1998. Patterns and processes of vertebrate evolution. Cambridge Paleobiology Series, Cambridge University Press, USA.
 - Castillo-Cerón, J. M., Cabral-Perdomo, M. A. & Carranza-Castañeda, O. 1996. Vertebrados fósiles del Estado de Hidalgo. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México, 90 pp.
 - Castillo-Cerón, J. M., Cabral-Perdomo, M. A. & Carranza-Castañeda, O. 1997. Vertebrados fósiles del Estado de Hidalgo. Raíces Hidalguenses, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, 75 pp.
 - Colbert, E. H. 1935. Distributional and phylogenetic studies on Indian fossil mammals. II. The correlation of the Siwaliks of India as inferred by the migrations of Hipparion and Equus. *American Museum Novitates* 797: 1-15
 - Cope, E. D. 1885. On Loupf Fork in Mexico. *American Naturalist* 19: 494-495
 - _____. 1886. Report on the coal deposits near Zacualtipán, in the State of Hidalgo, México. *Proceedings of the American Philosophical Society* 23: 146-151.
 - _____. 1874. Report on the stratigraphy and Pliocene vertebrate paleontology of Northern Colorado. *Bulletin of the United States Geological and Geographical Survey of the Territories* 5(1):55-69
 - _____. 1892. A contribution to the vertebrate paleontology of Texas. *Proceedings of the American Philosophical Society* 30:123-131.
 - _____. 1893. A preliminary report on the vertebrate paleontology of Llano Estacado. *Fourth Annual Report of the Geological Survey of Texas*, 1-136.
 - Cracraft, J. 1981. Patterns and process in paleobiology: the role of cladistic analysis in systematic paleontology. *Paleobiology* 7: 456-468
 - _____. 1982. A nonequilibrium theory from the rate-control especiation and extinction and the origin of macroevolutionary patterns. *Systematic Zoology* 31:348-365

- Dalquest, W. W. 1988. *Astrohippus* and the origin of Blancan Pleistocene horses. Occasional Papers, Museum, Texas Tech University 116:1-23
- Dengo, G. & Case, J.E. *The Caribbean Region*. Geological Society of America, Geology of North America Series, H:201-230.
- Donnelly, T. W., Horne, G. S., Finch, R. C.; & López-Ramos, E. 1990. Northern Central America; The Maya and Chortis blocks. pp. 37-76 *In: Dengo, G. & Case, J. E. (eds.) The Geology of North America, Vol. H. The Geological Society of America. USA. 528 pp.*
- Dougherty, J. F. 1940. A new mammalian fauna from Caliente Mountain, California. Carnegie Institution of Washington Publications 440: 1-90.
- Downs, T. 1956. The Mascall Fauna from the Miocene of Oregon. University of California Publications 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.
- Downs, T. & Miller, G. J. 1994. Late Cenozoic equids from the Anza-Borrego Desert of California. Contributions in Science 440: 1-90.
- Drescher, A. B. 1941. Late Tertiary Equidae from the Tejon Hills, California. Carnegie Institution of Washington Publications 530: 1-23.
- Edwards, S. W. 1982. A new species of *Hipparion* (Mammalia, Equidae) from the Clarendonian (Miocene) of California. Journal of Vertebrate Paleontology 2(2): 173-183.
- Escalante, G. 1990. The geology of southern Central America and western Colombia. pp. 201-230. *In: Dengo, G. & Case, J. E. (eds.) The Geology of North America, Vol. H. The Geological Society of America. USA. 528 pp.*
- Evander, R. L. 1989. Phylogeny of the Family Equidae. pp. 109-126. *In: Prothero, D. R. & Schoch, R. M. (eds.) The Evolution of Perissodactyls. Oxford Univ. Press, New York, U. S. A. 537 pp.*
- _____. 1996. Horses (Mammalia, Equidae) from the Barstovian (Miocene) Ancney local fauna. Paludicola 1:1-4
- _____. 1997. The horses (Mammalia, Equidae) from Yermo Quarry, California (Miocene, Barstovian). Paludicola 1:67-69

- Ferrari L., S. Conticelli, C. Vaggelli, C. Petrone & Manetti, P. 2000. Late Miocene mafic volcanism and intra-arc tectonics during the early development of the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Tectonophysics* 318: 161-185.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 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*, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín, Monografía 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 (Chiapanan) fauna and concluding remarks on the discussed vertebrate record. *Paleontología Mexicana*, No. 56, 149 pp.
- _____. 1990b. Geología Cenozoica del Area 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 Area Nejapa, Estado de Oaxaca. *idem*. Parte V. 237 pp.
- _____. 1992. Contribución al conocimiento del Cenozoico en el Sureste de México y de su relevancia en el entendimiento de la evolución geológica regional: VIII Congreso Geológico Latinoamericano, Salamanca España. 4, 40-44.
- _____. 1993. Geology of Mexico. A synopsis. *In*: Ramamoorthy, T. P.; Bye, R. A. & Loct. A. (eds.). *Biological Diversity of Mexico-Origins and Distribution*. New York, Oxford Univ. Press, chapt. 1, pp. 3-107.
- _____. 1996 (1997). Contribucion al conocimiento geológico de Chiapas: El área Ixtapa Soyaló: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología Boletín, Number 110, 130 pp.
- _____. 1999. Contribucion al conocimiento geológico de Oaxaca: El área Laollaga-Lachivizá. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Number 111, 110 pp.

- _____ . 2002. Contribucion al conocimiento geológico de Chiapas: El área Nejapa de Madero. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Nbr. 112, 110 pp.
- _____ . 2003. Mexico's Middle Miocene mammalian assemblages: An overview. American Museum of Natural History Bulletin 13 (279), 321-347.
- 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.
- Ferrusquía-Villafranca, I.; Shelton, S. P. & Espinosa-Arrubarrena, L. 2000. First Paleogene selachifauna of the Middle American –Caribbean-Antillean region, La Mesa de Copoya, west central Chiapas Mexico-geologi setting. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas. 17(1).
- Fitch, W. M. 1971. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. Syst. Zool., 20: 406-416.
- Flynn, J.J.; MacFadden, B. J. & McKenna, M. C. 1984. Land-mammal ages, faunal heterochrony, and temporal resolution in Cenozoic terrestrial sequences. Journal of Geology 92:687-705.
- Forsten, A. 1975. The fossil horses of the Texas Gulf Coastal Plain: A revision. The Pearce-Sellards Series, No. 22, 86 pp.
- Fortelius, M. & Solounias, N. 2000. Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: A new method for reconstructing paleodiets. American Museum Novitates, Nbr. 3301, 36 pp., 26 figs, 4 tables.
- Freudenberg, W. 1922. Die Säugetier Fauna des Pliocäns und Postpliocäns von Mexiko. 2. Mastodonten und elefantes. Geologische und Paläontologische Abhandlungen 14:104-176
- Frick, C. 1921. Extinct vertebrate faunas of the badlands of Bautista Creek and San Timoteo Canyon, Southern California. University of California Publications, Bulletin of the Department of Geology 12:277-424.
- _____. 1933. New remains of trilophodont-tetrabelodont mastodonts. Bulletin of American Museum of Natural History 59:505-652.

- Galusha, T. 1975. Stratigraphy of the Box Butte Formation, Nebraska. *Bulletin American Museum of Natural History* 156(1):1-68
- Galusha, T. & Blick, J. C. 1971. Stratigraphy of the Santa Fe Group, New Mexico. *Bulletin American Museum of Natural History* 144:1
- Gaston, K. J., Spicer, J. I. 1998. *Biodiversity: An introduction*. Blackwell Science Publications, U. K. 113 pp.
- Gazin, C. L. 1936. A Study of the Fossil Horse Remains from the Upper Pliocene of Idaho. *Proceeding U.S. National Museum* 83(2985):281-320.
- Gidley, J. W. 1901. Tooth characters and revision of the North American species of the genus *Equus* . *Bulletin American Museum of Natural History* 15(9): 91-142.
- _____ 1903. A new three-toed horse. *Bulletin American Museum of Natural History* 19:465-476.
- _____. 1906. A new genus of horse from the Mascall beds with notes on a small collection of equine teeth in the University of California. *Bulletin American Museum of Natural History* 2: 385-388
- _____. 1907. Revision of the Miocene and Pliocene Equidae of North America. *Bulletin American Museum of Natural History* 23(35): 865-934.
- _____. 1930. A New Pliocene Horse From Idaho. *Journal of Mammalogy* 11:300-303.
- González-Medrano, F. 1998. La vegetación de México y su historia. *Revista Ciencias*. (52): 58-65.
- Graham, A. 1973. History of the arborescent temperate element in the Northern Latin America Biota. *In: Graham, A. (ed.) Vegetation and vegetational history of northern Latin America*. Elsevier Scientific Publications, Amsterdam, London, New York pp. 301-314
- _____. 1976. Studies in neotropical paleobotany II. The Miocene communities of Veracruz, Mexico. *Annals Missouri Botanical Garden* 63: 787-842.
- _____. 1993. Historical factors and biological diversity of Mexico. pp.109-127. *In: Ramammorthy, T.P.; Bye, R.; Lot, A. & Fa, J. (eds.), Biological Diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford Univ. Press., New York, U.S.A.
- _____. 1994. Neogene palynofloras and terrestrial paleoenvironments in Northern Latin America. USGS (open-file) Report 94-23.

- Gray, J. E. 1821. On the natural arrangement of vertebrate animals. London Med. Repository Review 15: 296-310.
- Gregory, J. T. 1942. Pliocene vertebrates from Big Spring Canyon, South Dakota. Bulletin Department Geological Science, Univ. California 26: 307-446.
- _____. 1971. Speculations on the significance of fossil vertebrates for the antiquity of the Great Plains of North America. Abhandlungen Hessisches Landesamt für Bodenforschung 60:64-72
- Hammond 1982. Atlas moderno Universal. Porrúa, México, D. F.
- Hay, O. P. 1902. Bibliography and catalogue of the fossil Vertebrata of North America. Bulletin U. S. Geological Survey 179:1-868.
- Hayek, L. A.; Bernor, R. L.; Solounias, N. & Steirgerwald, P. 1992. Preliminary studies of hipparionine horse diet as measured by tooth microwear. Annales Zoologici Fennici 28:187-200
- Hibbard, C. W. 1944. Stratigraphy and vertebrate paleontology of Pleistocene deposits of southwestern Kansas. Bulletin Geological Society of America 55:707-754
- _____. 1951. Vertebrate fossils from the Pleistocene Stump Arroyo Member, Meade County, Kansas. Contributions Museum Paleontology University of Michigan 9(7):227-245
- _____. 1960. An interpretation of Pliocene and Pleistocene climates in North America. Annual Report of the Michigan Academy of Sciences, Arts, and Letters 65:5-30
- Hulbert, R.C. Jr. 1987. Late Neogene *Neohipparion* (Mammalia, Equidae) from the Gulf Coastal Plain of Florida and Texas. Journal of Paleontology 61(4): 809-830.
- _____. 1988a. *Cormohipparion* and *Hipparion* (Mammalia, Perisodactyla, Equidae) from the late Neogene of Florida. Florida State Museum Biological Sciences, Bulletin 33(5):229-338
- _____. 1988b. *Calippus* and *Protohippus* (Mammalia, Perisodactyla, Equidae) from the Miocene (Barstovian-Early Hemphillian) of the Gulf Coastal Plain. Florida State Museum Biological Sciences, Bulletin 32(4): 221-340.
- _____. 1989. Phylogenetic interrelationships and evolution of North American Late Neogene Equinae. In: Prothero, D. R. & Schoch, R. M. (eds) The Evolution of Perissodactyla, Oxford Univ. Press., New York, p. 176-193.

- _____ . 1993. Taxonomic evolution in North American Neogene horses (subfamily Equinae): the rise and fall of an adaptive radiation. *Paleobiology* 19(2):216-234
- _____ . 1996. The ancestry of the horse. *In: Olsen S.L. (ed.) Horses through time.* Boulder Colorado: Robert Rinehart Publisher pp. 11-34
- Hulbert, R. C. Jr. & MacFadden, B. J. 1991. Morphological transformation and cladogenesis at the base of the adaptive radiation of Miocene Hypsodont horses. *American Museum Novitates*. No. 3000, 61 pp.
- Janis, C. M. 1984. The use of fossil ungulate communities as indicators of climate and environment. *In: Brenchlet, P. (ed.). Fossils and climate.* John Wiley, London. pp. 85-104
- _____ . 1988a. 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. (eds). Teeth revisited: Proceedings VIIth International Symposium Dental Morphology, Paris, Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris. Sér. C, 53, pp. 367-387.*
- _____ . 1988b. Estimation of diets in fossil ungulate mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 9:27A
- _____ . 1989. A climatic explanation for patterns of evolutionary diversity in ungulate mammals. *Paleontology*, 32: 463-481.
- _____ . 1998. Introduction *In: Janis, C. M., Kathleen, M. S. & Jacobs L.L. (eds) Evolution of Tertiary mammals of North America.* Cambridge Univ. Press., pp. 1-7.
- Janis, C. M., Damuth, J. & Theodor, J. M. 2004. The species richness of Miocene browsers, and implications fro habitat type and primary productivity in the North American grassland biome. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207: 371-398
- Jeffrey, Ch. 1976. *Nomenclatura biológica*, Madrid, Herman Blume. Código Internacional de Nomenclatura Zoológica 1-176
- Jiménez-Hidalgo, E. 2000. Las mastofaunas mesomiocénicas del Sureste de México y su significación paleobiológica. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. Tesis de Maestría (inédita).
- Jiménez-Hidalgo, E., Ferrusquía-Villafranca, I., Bravo-Cuevas, V. M.. 2002. El registro mastofaunístico miocénico de México y sus implicaciones paleobiológicas. *In: M.*

- Montellano-Ballesteros, and J. Arroyo-Cabrales (eds), *Avances en los estudios paleomastozoológicos*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, D. F. 47-58.
- Johnston, C. S. & Savage, D. E. 1955. A survey of various late Cenozoic vertebrate faunas of the Pandhandle of Texas, Prt I: Introduction, description of localities, preliminary faunal lists. *University of California Publications Geological Science* 13:27-50
 - Kelly, T. S. 1994. Two Pliocene (Blancan) vertebrate faunas from Douglas County, Nevada. *Paleobios* 16:1-23
 - _____. 1995. New Miocene horses from the Caliente Formation, Cuyama Valley Badlands, California. *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science*, Number 455, 33 pp.
 - _____. 1998. New Middle Miocene equid crania from California and their implications for the phylogeny of the Equini. *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science*, Number 473, 43 pp.
 - Kelly, T. S. & Lander, E. B. 1988. Biostratigraphy and correlation of Hemingfordian and Barstovian land mammal assemblages, Caliente Formation, Cuyama Valley Area, California. In: Bazeley, W. J. M. (ed.) *Tertiary tectonics and sedimentation in the Cuyama Basin, San Luis Obispo, Santa Barbara, and Ventura Counties, California*. Pacific Section, Society of Sedimentary Geologists, Papers and Field Guide from the Cuyama Symposium and Field Trip 1-19.
 - _____. 1992. Miocene land mammal faunas from the Caliente Formation, Cuyama Valley Badlands, California *Paleobios* 14:3-18.
 - Kitching, I. J., Forey, P.L., Humphries, C.J. & Williams, D. M. 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. The systematics association publication No. 11. Oxford Science Publications, Oxford University Press, New York
 - Kurtén, B. & Anderson, E. 1980. *Pleistocene mammals of North America*. Columbia Univ. Press., New York, USA, 442 pp.
 - Lance, J. F. 1950. *Paleontología y estratigrafía del Plioceno de Yepómera Estado de Chihuahua*. Parte 1: Equidos, excepto *Neohipparion*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 54:1-81

- Laurito, C. A. ; Valerio, W. & Vega, E. 1993. Nuevos hallazgos paleovertebradológicos en la Península de Nicoya: implicaciones paleoambientales y culturales de la Fauna Nacaeone. *Revista Geológica de América Central* 16: 113-115
- Leidy, J. 1856. Notice of some remains of extinct mammalian recently discovered by Dr. F. C. Hayden, in the badlands of Nebraska. *Academic Natural Sciences Proceedings*
- _____. 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. *Academic Natural Sciences Proceedings* 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., *Journal Academic Natural Sciences Philadelphia*, ser. 2, 7: 1-472.
- _____. 1882(1883). On remains of horses. *Academic Natural Sciences Proceedings* 1: 290-293.
- _____. 1885. Rhinoceros and *Hippotherium* from Florida. *Academic Natural Sciences Proceedings* 37:32-33
- _____. 1887. Fossil bone from Florida. *Academic Natural Sciences Proceedings* 4:1-61
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per Regnaria Naturae, secundum Classes, Ordines, genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis* 10th ed. Stockholm, Salvi, 1, 824 pp.
- MacFadden, B. J. 1976. Cladistic analysis of primitive equids, with notes on other perissodactyls. *Systematic Zoology* 25: 1-14
- _____. 1984a. Systematics and Phylogeny of *Hipparion*, *Neohipparion*, *Nannipus* and *Cormohipparion* (Mammalia Equidae) from the Miocene and Pliocene of the New World. *American Museum Natural History Bulletin* 179: 1-196
- _____. 1984b *Astrohippus* and *Dinohippus* from the Yepómera local fauna (Hemphillian, Mexico) and implications for the phylogeny of one-toed horses. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4(2): 273-283.
- _____. 1986. Fossil horses from “Eohippus” (*Hyracotherium*) to *Equus*: scaling Cope’s Law and the evolution of body size. *Paleobiology*, 12(4): 355-369.

- _____ . 1987. Systematic, phylogeny and evolution of fossil horses: a rational alternative to Eisenmann et al. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 7:230-235
- _____ . 1988. 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.
- _____ . 1997. Pliocene horses from Tarija, Bolivia, and validity of the Genus *Onohippidium* (Mammalia: Equidae). *Jou. Vert. Paleontol.*, 17(1): 199-218.
- _____ . 1998. Equidae. *In*: Janis, C. M.; Scott, K. M. & Jacobs, L. L. (eds.), *Evolution of Tertiary mammals of North America*. pp. 537-559.
- MacFadden, B. J. & Skinner, M. F. 1979. Diversification and biogeography of the one-toed horses *Onohippidium* and *Hippidion*. *Yale Peabody Museum Postilla* 175:1-9
- MacFadden, B. J. & Webb, S. D. 1982. The succession of Miocene (Arikarean through Hemphillian) terrestrial mammalian localities and faunas in Florida. *In*: Scott, T. M. & Upchurch, S. B. (eds.) *Miocene of southeastern United States Florida Bureau Geology Special Papers*, Publication No. 25 pp. 186-199
- 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.
- MacFadden, B. J. & Cerling, T. E. 1994. Fossil horses, carbon isotopes and global change. *Trends in Ecology & Evolution* 9:481-486
- MacFadden, B. J. & Shockey, B. J. 1997. Ancient feeding ecology and niche differentiation of Pleistocene mammalian herbivores from Tarija, Bolivia: morphological and isotopic evidence. *Paleobiology* 23:77-100
- MacFadden, B. J. & Carranza-Castañeda, O. 2002. Cranium of *Dinohippus mexicanus* (Mammalia:Equidae) from the early Pliocene (latest Hemphillian) of Central Mexico, and the origin of *Equus*. *Florida Museum of Natural History Bulletin* 43(5):163-185.
- MacGintie, H.D. 1962. The Kilgore flora: a late Miocene flora from Northern Nebraska. *University California Publications in Geological Sciences* 35:67-158
- Maddison, D. R. & Maddison, W. P. 2001. *MacClade 4: analysis of phylogeny and character evolution*. Version 4.03. Sinauer associates, Sunderland, Massachusetts.

- Marsh, O. C. 1874. Notice of new equine mammals from the Tertiary Formation. American Journal of Science 7:247-258.
- _____. 1879. Polydactile horses, recent and extinct American Journal of Science 17:499-505
- Martin, R. A., Honey, J.G., Peláez-Campomanes, P., Goodwin, H.T., Baskin, J.A. & Zakrzewski, R.J. 2002. Blancan lagomorphs and rodents of the Deer Park assemblages, Meade County, Kansas. Journal of Paleontology 76(6):1072-1090
- Martínez-Hernández, E. 1992. Caracterización ambiental del Terciario de la región de Ixtapa, Estado de Chiapas-un enfoque palinoestratigráfico. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista. 10(1):54-64.
- Matthew, W. D. 1909. Faunal lists of the Tertiary Mammalia of the West. In: Osborn, H.F. (ed.) cenozoic Mammal horizons of western North America. U.S. Geological Survey Bulletin 361:1-138.
- _____. 1924. Third contribution to the Snake Creek Fauna. Bulletin American Museum Natural History. 50: 59-210.
- _____. 1926. The evolution of the horse: a record and its interpretation. Quaternary Review Biology 1:139-185.
- Matthew, W. D. & Stirton, R. A. 1930. Equidae from the Pliocene of Texas. University California Publications Bulletin Department Geological Sciences 19: 349-396.
- Maurer, B. A. 1989. Diversity dependent species dynamics: incorporating the effects of population-level processes on species dynamics. Paleobiology 15:133-146
- McGrew, P. O. 1944. An early Pleistocene (Blancan) fauna from Nebraska. Field Museum Natural History Geological Series 9: 33-66.
- MacGrew, P. O. & Meade, G. E. 1938. The bearing of the Valentine area in continental Miocene-Pliocene correlation. American Journal of Science, 36:197-207
- Meade, G. E. 1945. The Blanco Fauna. University of Texas Publications 4401:509-556
- Merriam, J. C. 1916. Relationships of *Equus* to *Pliohippus* suggested by characters of a new species from the Pliocene of California. University of California Publications, Bulletin of the Department Geology 9:525-534
- _____. 1918. New Mammalia from the Idaho Formation. University California Publications Bulletin Department of Geology 10:523-530

- Meyer, H. von 1844. Ueber die fossilen Knochen aus dem Tertiär-Geobilde des Cerro de San Isidro bei Madrid. Jahrb. Min. Geol. Pal. pp. 298-304
- Miller, W. E. 1980. The Late Pliocene Las Tunas local fauna from southernmost Baja California, Mexico. *Journal of Paleontology* 54:762-805
- Miller, W. E. & Carranza-Castañeda, O. 1984. Late Cenozoic mammals from Central Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4(2): 216-236.
- Miller, W. E. & Carranza-Castañeda, O. 1997. The importance of Late Tertiary Carnivora from Central Mexico. II Convención sobre la evolución geológica de México y recursos asociados. Simposia y Coloquio. Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo e Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Montellano-Ballesteros, M. 1989. Pliocene Camelidae of Rancho El Ocote, Central Mexico. *Journal of Mammalogy*. 2: 359-369
- Moore, R. C. (ed.). 1969. *Treatise on Invertebrate Paleontology = (A) Introduction*. Univ. Kansas Press and Geological Society of America.
- Mooser, O. 1960. Un équido fósil del género *Neohipparion* de la Mesa Central de México. *Anales Instituto de Biología* 1-2:375-388.
- _____. 1964. *Neohipparion monias* n. sp. équido fósil del Plioceno de la Mesa Central de México. *Anales Instituto de Biología*. Núms 1-2:393-396.
- _____. 1968. Fossil Equidae from the Middle Pliocene of the Central Plateau of Mexico. *Southwest Naturalist* 13:1-12
- _____. 1973. Pliocene horses of the El Ocote local fauna; Central Plateau of Mexico. *Southwestern Naturalist* 13:1-12
- Norell, MILLONES DE AÑOS 1992. The effect of phylogeny on temporal diversity and evolutionary tempo. *In: M.J. Novacek & Q. D. Wheeler (eds.). Extinction and Phylogeny*. Columbia University Press: New York. pp. 89-118
- Olson, E. C. & McGrew, P. O. 1941. Mammalian fauna from the Pliocene of Honduras. *Bulletin Geological Society of America* 52:1219-1244
- O'Leary, M. A., Allard, M., Novacek, M. J., Meng, J. & Gatesy J. 2004. Building the Mammalian Sector of the Tree of Life: Combining Different Data and a Discussion of

- Divergence Times for Placental Mammals. *In*: Cracraft, J. & Donoghue, M. J. (eds.) *Assembling the tree of Life*. Oxford Univ. Press. pp. 504-512
- Ortega-Gutiérrez, F.; Mitre Salazar, M. L. ; Roldán-Quintana, J.; Aranda-Gómez, J. J.; Morán-Zenteno, B. ; Alaniz-Alvarez, J. A. & Nieto-Samaniego, A. F. 1992. Carta geológica de la República Mexicana, Esc. 1: 2 000 000, 5a. ed. y texto explicativo. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología y Secretaría de Minas Industria Paraestatal Consejo Recursos Minerales. 74 pp.
 - Osborn, H. F. 1915 [sin título; description of *Kalobatippus* gen. nov.]. *In*: Cope, E.D. & Matheww, W. D. (eds.) *Hitherto Unpublished Plates of Tertiary Mammalia and Permian Vertebrata*, Plate CVIII. American Museum Natural History, Monograph Series 2
 - _____. 1918. Equidae of the Oligocene, Miocene and Pliocene of North America, iconographic type revision. *American Museum Natural History* 2:1-217.
 - Prado, J. L. & Alberdi, M. T. 1996. A cladistic analysis of the horses of the Tribe Equini. *Paleontology* 39:663-680.
 - Prothero, D. R. 1999. Does climatic change drive mammalian evolution? *GSA Today* 9:1-7
 - Pough, F. H.; Heiser, J. B. & McFarland, W. N. 1990. *Vertebrate Life*. Maxwell MacMillan International Editions. 904 pp.
 - Potts, 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. (eds.) *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. *Bureau Economic Geology University of Texas Publications* 5516: 102 pp.
 - _____. 1957: Pleistocene Equidae of Texas. *Bureau Economic Geology University of Texas Publications* 31-32
 - Repenning, C. 1962. The giant ground squirrel *Paenemarmota*, *Journal of Paleontology* 36(3):540-556
 - Reynolds, J. H. 1980. Late Tertiary volcanic stratigraphy of northern Central America. *Bulletin Volcanologique*, 43: 601-608.

- 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*: Sepson, G. L.; Simpson, G. G. & Mayr, E. (eds). *Genetics, Paleontology and Evolution*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp. 103-120.
- Ross, M. I. & Scotese, C. R. 1988. A hierarchical tectonic model of the Gulf of Mexico and Caribbean Region. *Tectonophysics*, 155: 139-168
- Sapper, K. T. 1899. Über Gebirgsbau und Boden des nördlichen Mittelamerika: Gotha. *Erganzungsstheft Num. 127, zu a. Petermans. Mitteilungen, Justus Perthes* 199 pp.
- Savage, D.E. 1955. Nonmarine lower Pliocene sediments in California. *University of California Publications in Geological Sciences* 31:1-26
- Scott, L. W., Hans-Dieter, S., Potts, R., DiMichele, W. A. & Behrensmeyer, A. K. 1992. Evolutionary Paleoeocology. *In* Behrensmeyer, A. K., Damuth, J. D., DiMichele, W. A., Potts, R., Sues, Hans-Dieter & Wing, J. L. (eds.) *Terrestrial ecosystems through time. Evolutionary Paleoeocology of terrestrial plants and animals*. Univ. Chicago Press. pp. 2-13.
- Sedlock, R. L.; Ortega-Gutiérrez, F. & Speed, R. C. 1993. Tectonostratigraphic terranes and tectonic evolution of Mexico. *Geological Society of America Special Paper* 278:1-153
- Sellards, E. H. 1916. Fossil vertebrates from Florida: a new Miocene Fauna; new Pliocene species; the Pleistocene fauna. *Annual Report of the Florida Geological Survey* 10:11-41
- Seproski, J. J. Jr. 1978. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. I. Analysis of marine orders. *Paleobiology* 4:223-251
- Shotwell, J. A. 1961. Late Tertiary biogeography of horses in the northern Great Basin. *Journal of Paleontology* 35:203-217
- 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 Bulletin* 10:7-41.
- _____. 1944. *Tempo and mode in evolution*. Columbia Univ. Press, New York.
- _____. 1951. *Horses*. Oxford Univ. Press, New York, 245 pp.

- Skinner, M. F. & Hibbard, C. W. 1972. Early Pleistocene pre-glacial and glacial rocks and faunas of north-central Nebraska. *Bulletin American Museum Natural History* 146:1-148
- Skinner, M. F. & Taylor, B. E. 1967. A revision of the geology and paleontology of the Bijou Hills, South Dakota. *American Museum Novitates* 2300:1-53
- Skinner, M. F.; Skinner, S. M. & Gooris, R. J. 1977. Stratigraphy and biostratigraphy of Late Cenozoic deposits in central Sioux County, western Nebraska. *Bulletin American Museum Natural History* 158: 263-370.
- Skinner, M. F. & MacFadden, B. J. 1977. *Cormohipparion* n. gen. (Mammalia, Equidae) from the North American Miocene (Barstovian-Clarendonian). *Journal of Paleontology* 51: 912-926.
- Spencer, G. L.; Alvarado, G. E. & Vega, E. 1997. The Pleistocene mammals of Costa Rica. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17(2):413-427
- Stanley, S. M. 1979. *Macroevolution: pattern and process*. W. H. Freeman, New York
- Stebbins, G.L. 1981. Coevolution of grasses and herbivores. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68:75-86
- Stirton, R. A. 1939. The Nevada Miocene and Pliocene mammalian faunas as faunal units. *Proceedings Sixth Pac. Science Congress* pp. 627-640.
- _____ . 1940. Phylogeny of North American Equidae. *Bulletin Department Geological Sciences, University California*, 25(4): 165-198.
- _____ . 1947. Observations on evolutionary rates in hipsdonty. *Evolution* 1:32-41
- _____ . 1952. Are Petaluma horse teeth reliable in correlation? *Bulletin American Association Petroleum Geologists* 36:2011-2025
- _____ . 1954. Late Miocene mammals from Oaxaca, México. *American Journal of Science* 252:634-638.
- _____ . 1955. Two new species of the equid genus *Neohipparion* from the Middle Pliocene, Chihuahua, Mexico. *Journal of Paleontology* 29:886-902
- Stirton, R. A. & Gealey, W. K. 1943. Fossil vertebrates from El Salvador. *Journal of Paleontology* 17:309
- _____ . 1949. Reconnaissance geology and vertebrate paleontology of El Salvador, Central America. *Geological Society of America Bulletin* 60:1731-1754

- Swofford, D. L. 1998. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods).
Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tedford, R. H. 1981. Mammalian biochronology of the Late Cenozoic basins of New Mexico.
Bulletin Geological Society of America 92:1008-1022
- Tedford, R. H., L. B. Albright III, A. D. Barnosky, I. Ferrusquía-Villafranca, R. M. Hunt, J. E.
Storer, C. C. Swisher III, M. R. Voorhies, S. D. Webb, and D. P. Whistler. 2004.
Mammalian Biochronology of the Arikareean through Hemphillian interval (Late
Oligocene through Early Pliocene Epochs). In: Woodburne, M. O. (Ed.) Late Cretaceous
and Cenozoic mammals of North America, Columbia University Press, New York. 169-
231
- Thomasson, J. R. & Voorhies, M. R. 1990. Grasslands and Grazers. pp. 84-87. In: Briggs, D. E.
G. & Crowther, P. R. (eds.) Paleobiology. A synthesis. Blackwell Scientific Publications,
London. 583 pp.
- Thomasson, J. R., Zakrzewski, R.J., Lagarry, H. E. & Mergen, D. E. 1990. A late Miocene (late
early Hemphillian) biota from northwestern Kansas. National Geographic Research 6:231-
244
- Wang, Y. & Cerling, T.E. 1992. Dietary evolution of horses: evidence from carbon isotopes in
fossil tooth enamel. Paleontology 12:58A
- Webb, S. D. 1969. The Burge and Minnechaduza Clarendonian mammalian faunas of North-
Central Nebraska, University California Publications Geological Science 78:1-191
- _____. 1976. Mammalian faunal dynamics of the Great American Interchange.
Paleobiology 2:220-234
- _____. 1977. A history of savanna vertebrates in the New World. Part I: North America.
Annual Review of Ecology and Systematics 8:355-380
- _____. 1983. The rise and fall of the Late Miocene ungulate fauna in North America. In:
Nitecki, M. H. (ed.). Coevolution, University Chicago Press, Chicago pp. 267-306.
- _____. 1984. Ten million years of mammal extinctions in North America. In: Martin,
P.S. & Klein, R.G. (eds.) Quaternary extinctions. University of Arizona Press, Tucson pp.
189-210.

- _____ . 1989. The fourth dimension in North American terrestrial mammal communities
In: Morris, W. D. ; Abrasmky, Z. & Willing, M. R. (eds.) Patterns in the structure of mammalian communities. Texas Tech University, Lubock pp. 181-203
- Webb, S. D. & Perrigo, S. C. 1984. Late Cenozoic vertebrates from Honduras and El Salvador.
Journal of Vertebrate Paleontology 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. (eds.) Vertebrates phylogeny and
philosophy. Contributions Geology University Wyoming, Special Papers. 3: 237-285.*
- Whitmore F. C. Jr. & Stewart, R. H. 1965. Miocene mammals and Central America seaways.
Science, 148: 189-185.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics.* Wiley,
New York.
- Wiley, E. O., Siegel-Causey, D., Brooks, D. R. & Funk, V. A. 1991. *The Compleat Cladist. A
Primer of Phylogenetic Procedures.* The University of Kansas Museum of Natural History
Special Publication No. 19. Lawrence, Kansas. 158 pp.
- Williams, H. & McBirney, A. R. 1969. Volcanic history of Honduras. University of California
Publications in Geological Sciences 85:1-101
- Wilson, J. A. 1967. Additions to El Gramal local fauna, Nejapa, Oaxaca, México. *Sociedad
Geológica Mexicana, Boletín 30:1-4.*
- Wilson, J. A. & Clabaugh, S. E. 1970. A new Miocene formation and description of volcanic
rocks, northern Valley of Oaxaca, State of Oaxaca: *Sociedad Geológica Mexicana, Libro
Guía Excursión México-Oaxaca, p. 120-121.*
- Winans, M. C. 1989. A quantitative study of North American fossil species of the genus *Equus*.
*In: Prothero, D. R. & Schoch, R. M. (editors) The Evolution of Perissodactyla, Oxford
Univ. Press., New York, p. 262-297.*
- Woodburne, M. O. 1996. Reappraisal of the *Cormohipparion* from the Valentine Formation,
Nebraska. *American Museum Novitates 3163:1-56*
- Woodburne, M. O.; MacFadden, B. J., & Skinner, M. F. 1981. The North American
“*Hipparion*” datum, and implications for the Neogene of the New World. *Geobios, 14:1-
32.*

- Woodburne, M. O. & MacFadden, B. J. 1982. A reappraisal of the systematics, biogeography, and evolution of fossil horses. *Paleobiology* 8(4):315-327
- Woodring, W. P. 1957. Geology and paleontology of Canal Zone and adjoining parts of Panama. U. S. Geological Survey Profesional Papers 306:1-145

APÉNDICE I

Medidas de la dentadura superior determinadas para cada uno de los taxa considerados en el estudio. Los ejemplares forman parte de la siguientes faunas: COR. Corinto, Hemphilliano Temprano de El Salvador; GRC. Gracias, Hemphilliano temprano de Honduras; MAT. Matatlán, Barstoviano medio de Oaxaca; NEJ. Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca; RO, Rancho el Ocote, Hemphilliano de Guanajuato; TCH. Tehuichila, Hemphilliano de Hidalgo. A. “*Merychippus*” cf. *M. sejunctus*, B. *Neohipparion trampasense*, C. *N. eurystyle*, D. *Nannipus minor*, E. *Cormohipparion ingenuum*, F. *Calippus* sp., G. C. (*Grammohippus*) *hondurensis*, H. *Pliohippus pernix*, I. *Pliohippus* sp., J. *Astrohippus stockii*, K. “*Dinohippus*” *mexicanus*.

e: medida estimada de un elemento fragmentado

* elemento seccionado transversalmente

Taxón	Fauna	No. Catalogo	Elemento	EO	CI	AC	RC	LAP	AT	LAPPr	ATPr
A	MAT	IGM-7965	P2I	MD	JA-A	20.67	---	27.00	21.72	4.88	4.71
	MAT	IGM-7965	P3I	MD	JA-A	---	---	22.56	27.22	5.37	4.81
	MAT	IGM-7965	P4I	MD	JA-A	---	---	20.20	24.44	6.29	5.46
	MAT	IGM-7965	M1I	SD	JA-A	---	---	18.91	23.92	6.05	4.02
	MAT	IGM-7965	M2I	SD	JA-A	---	---	18.71	22.25	6.10	---
	MAT	IGM-7965	P2D	MD	JA-A	---	---	25.94	20.28	4.62	4.48
	MAT	IGM-7965	P3D	MD	JA-A	---	---	23.10	21.75	5.00	5.86
	MAT	IGM-7965	P4D	MD	JA-A	---	---	19.06	19.77	6.56	---
	MAT	IGM-7965	M1D	SD	JA-A	---	---	19.39	24.51	6.24	4.57
	MAT	IGM-7965	M2D	SD	JA-A	---	---	20.02	22.22	6.21	4.48
	MAT	IGM-7965	M3D	LD-SD	JA-A	30e	---	---	17.01	4.64	2.75
	NEJ	IGM-7972	P4I	LD-SD	J-JA	25.59	4	20.35	19.39	6.78	3.87
	NEJ	IGM-8399	M1/M2I	LD-SD	J-JA	24.91	4	19.16	17.58	---	3.32
	NEJ	IGM-8400	M1/M2I	LD-SD	J-JA	25.34	3	20.10	18.80	---	3.54
	NEJ	IGM-8404	M3D	LD	J	26.27	4	19.59	---	---	---
	NEJ	IGM-8403	?P4D	LD	J	19.85	5	18.92	---	---	---
	NEJ	IGM-8405	M3I	LD-SD	J-JA	18.89	3	17.05	13.62	5.21	2.52
	NEJ	IGM-3971	M1/M2D	LD	J	26.60	5	---	---	---	---
	NEJ	IGM-8409	P4/M1I	LD-SD	J-JA	22.28	4	18.42	17.06	---	3.17
B	NEJ	FV96-37	M2D	FD	A	37.73	5	21.90	20.15	8.16	3.26
	NEJ	FV96-12	M1D	SD	JA	37.33	5	22.49	21.33	7.58	3.78
	NEJ	FV94-226G1	M2I	SD	JA	36.76	7	22.07	19.22	7.93	3.21
	NEJ	FV92-127.9	P2D	SD	JA	40.22	---	---	21.43	7.59	4.80
	NEJ	FV96-14	P4I	LD	J	47.95	4.5	27.68	23.85	10.28	3.91
	NEJ	FV96-30	M2I	SD	JA	34.13	7	21.79	18.51	8.45	2.99
	NEJ	FV88-696A4	M1/M2I	FD	V	22.65	---	20.11	21.09	---	4.36
	NEJ	FV88-696A5	M3I	FD	V	20.16	---	23.55	18.13	6.68	3.77
	NEJ	FV88-674.2	P4/M1D	MD	A	30.40	6	21.99	21.88	7.46	4.06
	NEJ	FV88-664	P4D	SD	JA	34.39	5	23.16	24.05	9.09	4.85

APÉNDICE I
(continuación)

Taxón	Fauna	No. Catalogo	Elemento	EO	CI	AC	RC	LAP	AT	LAPPr	ATPr
B	NEJ	FV88-697A	M3I	MD	A	26.26	4	20.16	16.73	7.72	2.98
	NEJ	FV88-695A2	M3D	FD	V	19.88	3	21.46	18.41	6.62	3.70
	NEJ	FV96-49	P2D	MD	A	27.73	---	21.28	16.84	6.13	2.92
	NEJ	FV92-127.8	P2D	SD	JA	39.85	---	30.34	21.43	7.37	4.62
	NEJ	FV97-46	P2I	LD	J	43.68	---	26.44	19.48	6.65	3.55
	NEJ	FV87-167A	P4D	LD	J	46.73	7	25.01	22.40	9.39	4.62
	NEJ	FV96-20	P2I	---	---	---	---	26.78	---	7.41	4.57
	NEJ	FV92-127.3	M1I	SD	JA	36.27	7	22.60	22.52	8.48	4.16
	NEJ	FV96-29	M1I	FD	V	17.18	---	20.85	---	---	4.62
	NEJ	FV94-232.5	M3I	SD	JA	32.81	5	20.92	16.67	---	3.26
	NEJ	FV96-45	M1/M2I	SD	JA	37.05	5	18.26	---	---	---
	NEJ	FV88-696A1	P3/M2D	FD	V	17.65	---	21.78	23.68	7.98	4.59
	NEJ	S/N*	P3/P4I	LD	J	---	---	21.94	18.64	7.82	2.99
				SD	JA	---	---	21.33	21.69	7.82	3.98
				MD	A	---	---	20.02	---	8.16	4.44
	NEJ	FV88-667B	P4I		A	24.90	---	23.95	23.57	8.87	4.25
	NEJ	FV92-127.5	M2D	MD	A	25.57	---	22.35	---	---	---
	NEJ	FV94-226B	P2D	MD	JA	34.72	---	23.19	16.56	5.48	3.04
	NEJ	FV88-167D	M2I	FD	V	17.14	---	23.57	19.83	7.46	4.52
	NEJ	FV88-696A3	M1/M2I	FD	V	21.74	---	21.05	---	---	---
	NEJ	FV88-669A	P3D	SD	JA	39.39	---	23.97	25.15	8.28	4.72
	NEJ	FV88-669B	P4D	LD	J	41.73	---	24.84	22.88	8.71	4.35
	NEJ	FV88-669C	M1D	SD	JA	35.62	---	20.76	20.86	8.12	3.69
	NEJ	S/N*	M1I	LD	J	---	---	22.64	18.91	7.77	3.51
				SD	JA	---	---	21.90	21.22	7.63	3.93
				MD	A	---	---	20.78	24.06	8.12	4.55
C	RO	IGCU-2829	M3D	SD	JA	40.56	8	24.58	17.15	10.85	3.31
	RO	IGCU-866	P4	SD	JA	41.50	8	19.57	20.42	10.87	3.70
	RO	IGCU-220	P4/M1D	FD	V	13.48	10	19.91	19.12	11.53	3.87
	RO	IGCU-247	M1I	LD	J	56.61	10	21.90	19.78	9.85	4.48
	RO	IGCU-3165	M3D	LD	J	63.37	8	18.11	14.22	10.10	3.07
	RO	IGCU-577	P2D	MD	A	30.48	---	26.21	20.18	7.97	4.02
	RO	IGCU-3277	P4	MD	A	29.33	10	18.83	20.00	10.61	3.96
	RO	IGCU-3172	P3I	LD	J	64.61	10	22.32	18.99	10.64	3.81
	RO	IGCU-3171	M3I	LD	J	61.82	---	20.26	14.61	11.35	3.14

APÉNDICE I
(continuación)

Taxón	Fauna	No. Catalogo	Elemento	EO	CI	AC	RC	LAP	AT	LAPP _r	ATP _r	
C	RO	IGCU-437	M1D	SD	JA	42.67	10	19.41	18.75	8.52	3.25	
		RO	IGCU-3366*	M2I	LD	---	---	23.64	17.88	10.00	3.60	
					SD	JA	---	---	20.12	17.62	8.50	3.53
					MD	A	---	---	19.34	19.65	8,95	4.07
		RO	IGCU-3564*	M1D	LD	J	---	---	21.48	16.56	11.76	3.42
					SD	JA	---	---	20.70	18.18	10.50	3.53
					MD	A	---	---	20.09	18.59	10.80	3.35
					FD	V	---	---	20.21	18.89	10.59	3.77
		RO	IGCU-856*	P3/M2	LD	J	---	---	21.03	19.38	11.60	3.56
					SD	JA	---	---	19.98	20.66	11.92	3.73
		RO	IGCU-995*	P4I	LD	J	---	---	23.54	20.54	11.86	4.21
					SD	JA	---	---	20.66	19.34	10.75	3.53
		RO	IGCU-3000*	M1I	LD	J	---	---	21.43	17.20	10.46	3.54
					SD	JA	---	---	20.90	19.27	10.66	3.98
					MD	A	---	---	20.62	20.16	10.84	4.25
				FD	V	---	---	19.78	22.63	11.08	5.71	
	RO	IGCU-564	M3I	SD	JA	42.59	10	23.15	17.70	8.87	3.23	
	RO	IGCU-814	M3D	MD	A	30.17	5.5	21.22	---	10.78	2.76	
D	RO	TMM 41685-80	P2D	FD	V	---	---	24.77	22.13	7.96	5.47	
	RO	TMM 41685-80	P3D	FD	V	---	---	18.96	21.71	7.17	4.65	
	RO	TMM 41685-80	P4D	FD	V	---	---	19.63	23.15	7.86	6.24	
	RO	TMM 41685-80	M1D	FD	V	---	---	18.90	21.84	8.22	5.78	
	RO	TMM 41685-80	M2D	FD	V	---	---	19.55	21.07	7.46	5.21	
	RO	TMM 41685-80	M3D	FD	V	---	---	21.67	18.47	7.60	4.22	
	RO	TMM 41685-81	P2D	MD	A	---	---	29.73	21.72	6.98	4.78	
	RO	TMM 41685-81	P3D	MD	A	---	---	27.19	24.36	9.43	4.78	
	RO	TMM 41685-81	P4D	MD	A	---	---	25.64	22.71	8.38	4.16	
	RO	TMM 41685-81	M1D	MD	A	---	---	23.68	22.38	7.74	4.48	
	RO	TMM 41685-81	M2D	MD	A	---	---	23.30	21.35	8.89	4.40	
E	GRC	UF18034	P3/4D	LD	J	40.86	10	19.62	18.91	7.34	3.54	
	GRC	UF18034	P3/4D	LD	J	38.64	10	19.28	18.42	6.63	3.35	
	GRC	UF46322	P4D	MD	A	23.03	10	17.48	18.56	7.89	3.38	
	GRC	UF46324	P3I	FD	V	14.27	>10	18.10	17.25	6.54	3.16	
	GRC	UF46321	P3I	FD	V	16.12	>10	18.38	17.83	5.86	3.58	

APÉNDICE I
(continuación)

Taxón	Fauna	No. Catalogo	Elemento	EO	CI	AC	RC	LAP	AT	LAPP _r	ATP _r
E	GRC	UF46323	P2I	SD	JA	35.90	10	23.32	16.62	5.51	3.21
	GRC	UF46325	P3/4I	LD	J	38.15e	7	---	---	---	---
	GRC	UF45986	M1D	SD	JA	34.83	7	16.10	16.87	5.91	---
	GRC	UF45897	M3I	LD	J	39.79	5	16.53	14.91	6.37	3.53
	GRC	UF18127	P3/4D	LD-SD	J-JA	37.79	>10	---	---	6.19	---
	GRC	UF18125	dP3D		---	---	---	21.75	13.66	5.68	2.18
F	NEJ	FV94-232.3	P4I	LD	J	25.24	4	19.06	19.26e	---	---
	NEJ	FV96-60	M1I	MD	A	14.04		15.46	19.02	---	---
	NEJ	FV92-137.1	M1I	LD-SD	J-JA	21.37	5	18.27	19.59	---	---
	NEJ	FV92-137.3	M2I	LD-SD	J-JA	22.78	4	16.95	15.32	---	---
G	TCH	UAHMP-197	P4/M1D	LD	J	36.42	5	18.18	18.41	5.63	3.75
	TCH	UAHMP-205	M1I	SD	JA	32.06	4	16.30	17.27	6.04	3.50
	TCH	UAHMP-203	M3I	SD	JA	32.02	3.5	18.79	15.92	6.57	3.84
	TCH	UAHMP-201	P4/M1D	LD	J	41.09	5	17.80	18.99	7.01	4.10
	TCH	IGM-6563	P4D	---	---	---	---	17.85	17.33	5.35	3.32
	TCH	IGM-6564	M1I	---	---	---	---	20.33	14.34	6.54	2.15
				---	---	---	---	15.26	13.81	4.36	2.58
	GRC	UF 92376	P3/P4I	SD	JA	31.36	7	18.20	18.67	4.77	3.70
	GRC	UF 92377	P3/P4I	MD	A	15.58	3	18.02	17.96	4.88	4.50
	GRC	UF 92340	P3/P4D	SD	JA	31.63	4	18.10	19.10	4.70	4.08
	GRC	UF 92358	P3/P4D	---	---	---	5	19.47	18.57	5.13	3.94
	GRC	UF 92359	P4 I	MD	A	29.99	5	19.28	18.63	4.74	3.54
	GRC	UF 92360	P4 D	FD	V	15.62	---	17.11	---	4.16	3.67
	GRC	UF 92364	M1/2 D	LD	J	44.95	4	17.75	16.90	5.67	3.47
	GRC	UF 92357	P4 I	MD	A	23.76	5	17.90	18.91	4.52	3.67
	GRC	UF 92356	P4 I	SD	JA	37.17	4,5	19.82	18.26	4.82	3.59
	GRC	UF 92355	P3/P4	---	---	---	4	19.47	15.55	4.55	---
	GRC	UF 17767	M3I	SD	JA	38.05	5	16.23	15.01	6.03	3.39
	GRC	UF 92354	M3I	MD	A	25.83 e	---	17.03	---	4.57	4.05
	GRC	UF 92353	M3I	FD	V	13.68	---	18.36	17.39	7.01	3.92
	GRC	UF 92352	M3I	SD	JA	35.80	5	16.56	14.58	4.95	3.29
	GRC	UF 92344	P3/P4D	---	---	---	---	16.89	---	4.38	3.57
	GRC	UF 92361	M1D	SD	JA	37.62	5	17.34	18.64	5.87	3.84
	GRC	UF 92363	M1I	LD	J	51.27	4	---	16.68	5.70	3.17

APÉNDICE I
(continuación)

Taxón	Fauna	No. Catalogo	Elemento	EO	CI	AC	RC	LAP	AT	LAPP _r	ATP _r
G	GRC	UF 92362	M2I	LD	J	46.01	4	18.06	13.79	6.14	---
	GRC	UF 92343	M3I	SD	JA	38.39	3	16.57	11.40	4.56	2.19
	GRC	UF 92342	M3I	FD	V	21.31	---	15.86	15.13	4.66	3.44
	GRC	UF 92341	M3D	SD	JA	31.78	3.5	15.80	14.18	4.72	3.53
	GRC	UF 92339	P2I	MD	A	20.57	---	19.84	14.51	4.56	3.44
	GRC	UF 17744	M3D	SD	JA	37.08	3	17.67	14.95	5.12	3.47
	GRC	UF 17744	M1/2D	SD	JA	32.13	4	15.57	14.85	5.89	3.52
	GRC	UF 17744	M2D	LD	J	41.21	3.5	14.98	12.22	4.86	---
	GRC	UF 92367	M3I	SD	JA	30.12	3.5	14.82	14.02	6.25	2.76
	GRC	UF 92366	M3D	SD-MD	JA-A	28.42	4	17.12	14.96	5.47	2.79
	GRC	UF 92365	M3D	SD	JA	32.75	4	14.61	13.71	5.00	2.52
	GRC	UF 17774	P4/M1D	---	---	---	---	17.30	---	4.96	4.45
	GRC	UF 18010	?M1I	---	---	---	3	---	---	4.62	3.46
	GRC	UF 18010	?M1I	MD	A	26.49	4	15.28	17.05	4.74	3.64
	GRC	UF 18010	?M1D	---	---	---	---	---	---	5.22	4.33
	GRC	UF 18010	?M3I	---	---	---	---	---	---	---	---
	GRC	UF 92351	M1/2I	MD	A	24.92	4	15.37	---	5.43	---
	GRC	UF17754	P3D	LD	J	47.62	5	21.70	17.96	4.65	2.52
	GRC	UF17754	P4D	LD	J	50.85	4	19.51	16.69	4.25	2.04
	GRC	UF17754	M1D	LD	J	41.62	4	17.49	17.68	5.51	3.38
	GRC	UF17755	M1I	FD	V	15.27	---	17.14	18.53	4.76	4.12
	GRC	UF17755	M2I	FD	V	13.03	---	16.75	18.80	5.11	4.90
	GRC	UF17755	M3I	MD	A	25.87	---	16.31	15.90	4.88	2.86
GRC	UF18004	M1/2D	LD	J	41.81	5	17.16	18.22	4.28	3.41	
H	NEJ	FV96-13	P3/P4D	LD	J	42.68	3.5	22.21	18.45	1.20	---
	NEJ	FV96-28	P4D	LD	J	49.58	3.0	24.77	25.18	0.98	9.29
	NEJ	FV94-337.1	P4/M1I	?	---	---	3.0	---	---	---	---
	NEJ	FV94-316.2	M1/M2D	LD	J	39.48e	3.0	21.60e	---	---	---
	NEJ	FV88-656A	M1D	LD	J	38.87	5.0	23.22	22.39	1.03	---
	NEJ	FV88-667A	M1/M2I	---	---	---	2.0	22.44	---	---	---
	NEJ	FV96-39	M2D	LD	J	37.12	5.5	21.70	18.85	1.15	---
	NEJ	FV94-337.2	M2D	---	---	---	3.0	21.31	---	---	8.14
	NEJ	FV92-149.2	M2I	SD	JA	33.15	4.0	---	19.18	---	---
	NEJ	FV88-656B	M1I?	MD	A	21.89	---	19.82	---	---	---
	NEJ	FV94-226A1	M2D?	SD	JA	27.64	---	---	---	---	---

APÉNDICE I
(continuación)

Taxón	Fauna	No. Catalogo	Elemento	EO	CI	AC	RC	LAP	AT	LAPPr	ATPr
H	NEJ	FV97-67A	M1D	FD	V	11.39	---	14.63	16.06	---	---
	NEJ	FV94-200A1*	P3/P4I	LD	J	49.70	---	24.61	20.99	8.83	4.71
			P3/P4I	MD	A	---	---	21.19	26.07	9.29	4.86
			P3/P4I	FD	V	---	---	18.19	22.82	---	---
I	COR	UF57849	P4I	MD	A	32.11	3.5	23.27	22.24	5.56	4.50
J	RO	IGM6424	M1D	SD-MD	JA-A	---	---	16.49	17.14	6.23	4.30
	RO	IGM6424	M2D	SD-MD	JA-A	---	---	16.11	16.72	7.07	3.79
	RO	IGM6424	M3D	SD-MD	JA-A	---	---	16.59	14.57	8.10	3.21
	RO	IGM6430	P3I	SD-MD	JA-A	---	---	17.78	19.26	7.21	4.65
	RO	IGM6430	P4I	SD-MD	JA-A	---	---	18.07	18.44	8.54	4.24
	RO	IGM6430	M1I	SD-MD	JA-A	---	---	15.60	16.50	---	---
	RO	IGM6430	M2I	SD-MD	JA-A	---	---	15.65	16.47	---	---
	RO	IGM6430	M3I	SD-MD	JA-A	---	---	15.46	15.16	7.26	3.17
	RO	IGM6431	P4I	MD	A	---	---	12.48	13.14	5.89	3.30
	RO	IGM6431	M1I	MD	A	---	---	11.77	12.43	5.01	2.97
	RO	IGM6431	M2I	MD	A	---	---	11.29	10.80	4.83	2.34
	RO	IGM6431	M3I	MD	A	---	---	11.06	10.81	4.75	2.29
	RO	IGM6431	M2I	LD	J	48.45	6	19.17	18.99	8.40	3.55
	RO	UAHMP CR-2	P4/M1I	SD	JA	40.38	6	17.61	17.56	9.38	4.10
	RO	UAHMP CR-3	P3D	LD	J	50.25	7	19.41	18.27	9.09	4.27
	RO	UAHMP CR-4	P4/M1I	LD	J	42.15	5	16.8	17.38	6.93	3.79
	RO	UAHMP CR-5	M3I	SD	JA	31.33	4	17.23	14.88	6.87	3.42
	RO	UAHMP CR-6	M3D	LD	J	48.37	6	17.52	16.26	10.43	3.58
	RO	UAHMP CR-7	M3I	SD	JA	31.40	5	19.72	17.20	8.67	3.64
	RO	UAHMP CR-8	P4/M1D	SD	JA	37.45	7	17.10	17.91	8.59	3.54
RO	UAHMP CR-9	P4/M1I	LD	J	52.05	?	18.28	19.06	7.60	3.75	
RO	UAHMP CR-10	M2D	LD	J	52.08	8	17.25	17.41	7.86	4.08	
RO	UAHMP CR-11	P4I	SD	JA	37.32	7	17.47	19.03	7.04	3.91	
RO	UAHMP CR-12	P4/M1I	SD	JA	31.52	6	16.77	18.08	8.19	4.05	
RO	UAHMP CR-14	P4I	SD	JA	27.34	5	21.32	22.66	7.13	5.04	
RO	UAHMP CR-29	M3I	LD	J	50.63	7	18.69	13.15	8.57	3.08	

APÉNDICE I
(continuación)

Taxón	Fauna	No. Catalogo	Elemento	EO	CI	AC	RC	LAP	AT	LAPP_r	ATP_r
K	RO	IGM6456	P2D	LD-SD	J-JA	---	---	25.74	21.69	7.09	5.67
	RO	IGM6456	P3D	LD-SD	J-JA	---	---	25.55	23.17	8.96	4.53
	RO	IGM6456	P4D	LD-SD	J-JA	---	---	22.86	22.13	8.25	4.71
	RO	IGM6456	M1D	LD-SD	J-JA	---	---	26.84	---	---	---
	RO	IGM6456	M2D	LD-SD	J-JA	---	---	22.89	---	---	---
	RO	IGM6456	M3D	LD-SD	J-JA	---	---	21.00	18.47	6.99	4.50
	RO	IGM6457	P3D	SD-MD	JA-A	---	---	27.52	23.88	7.64	5.47
	RO	IGM6457	P4D	SD-MD	JA-A	---	---	24.91	23.91	8.90	4.55
	RO	IGM6457	M1D	SD-MD	JA-A	---	---	22.46	22.45	7.98	4.61
	RO	IGM6457	M2D	SD-MD	JA-A	---	---	22.91	23.86	10.08	5.39
	RO	IGM6457	M3D	SD-MD	JA-A	---	---	24.09	19.39	9.20	4.78
	RO	UAHMP CR-13	P3I	FD	V	26.35	---	25.43	27.41	6.83	6.74

APÉNDICE II

Medidas de la dentadura inferior determinadas para cada uno de los taxa considerados en el estudio. Los ejemplares forman parte de la siguientes faunas: COR. Corinto, Hemphilliano Temprano de El Salvador; GRC. Gracias, Hemphilliano temprano de Honduras; MAT. Matatlán, Barstoviano medio de Oaxaca; NEJ. Nejapa, Barstoviano Medio de Oaxaca; RO, Rancho el Ocote, Hemphilliano de Guanajuato; RIN. Rinconada, Hemphilliano Tardío de Guanajuato; TCH. Tehuichila, Hemphilliano de Hidalgo. A. “*Merychippus*” cf. “*M.*” *primus*, B. “*Merychippus*” cf. “*M.*” *sejunctus* C. *Neohipparion trampasense*, D. *N. eurystyle*, E. *Cormohipparion ingenuum*, F. *Calippus* (*Grammohippus*) *hondurensis*, G. *Pliohippus pernix*, H. *Pliohippus* sp., I. *Astrohippus stockii*, J. “*Dinohippus*” *mexicanus*, K. *Nannipus minor*.

e: medida estimada de un elemento fragmentado

* elemento seccionado transversalmente

Taxón	Fauna	No. Catalogo	Elemento	EO	CI	ac	lap	lmet-lmts	at
A	NEJ	IGM-7971	p4l	SD-MD	JA-A	---	17.44	7.36	11.22
	NEJ		m1l	SD-MD	JA-A	---	15.31	6.73	10.17
	NEJ		m2l	SD-MD	JA-A	---	16.78	6.85	8.35
	NEJ		p3D	SD-MD	JA-A	---	17.85	7.70	11.09
	NEJ		p4D	SD-MD	JA-A	---	16.77	7.26	11.31
	NEJ		m1D	SD-MD	JA-A	---	15.44	7.55	10.51
	NEJ		m2D	SD-MD	JA-A	---	16.85	6.83	8.45
B	NEJ	IGM-8402	m3l	SD	JA	22.93	19.74	6.00	7.03
	NEJ	IGM-8406	m3l	SD	JA	21.67	21.38	6.52	8.17
	NEJ	IGM-8407	p4/m1D	SD	JA	21.46	18.12	8.14	7.63
	NEJ	IGM-8408	m1/m2l	MD	A	18.23	17.50	7.31	6.85
	NEJ	IGM-3997	p3l	LD	J	31.36	17.67	6.66	8.85
	NEJ	IGM-8401	p4D	LD	J	30.58	16.28e	9.84	8.16
	NEJ	IGM-3998	m3l	LD	J	31.94	21.63	7.36	7.73
C	NEJ	FV88-674.4	m3D	MD	A	22.21	27.21	10.31	9.57
	NEJ	FV94-337	p4l	LD	J	43.76	23.10	12.35	12.26
	NEJ	FV94-232.2	m1l	MD	A	28.56	19.29	9.11	8.55
	NEJ	FV96-19	p4l	MD	A	27.76	21.80	12.26	12.86
	NEJ	FV97-31.4	p4D	FD	V	10.54	---	---	12.48
	NEJ	FV97-24.3	p4l	SD	JA	37.23	20.63	12.28	11.96
	NEJ	FV97-31.1	m1D	SD	JA	39.90	23.48	14.07	11.34
	NEJ	FV97-31.2	m1/m2D	LD	J	51.96	28.32	12.71	9.89
	NEJ	FV97-31.3	m2l	SD	JA	37.97	23.10	11.81	9.34
	NEJ	FV88-631	m1/m2D	FD	V	17.52	22.35	11.12	10.38
	NEJ	FV92-149.5	p4/m1D	SD	JA	32.63	23.01	12.30	10.52
	NEJ	FV92-149.3	m1l	MD	A	26.74	21.61	12.67	9.95
	NEJ	FV88-690	p4D	MD	A	30.04	23.11	13.08	11.83
	NEJ	FV92-149.6	p4/m1D	MD	A	29.08	21.31	11.20	11.21

APÉNDICE II
(continuación)

Taxón	Fauna	No. Catalogo	Elemento	EO	CI	ac	lap	lmet-lmts	at
C	NEJ	FV96-47	m2D	SD	JA	34.16	21.80	11.07	8.33
	NEJ	FV88-665	m3D	FD	V	17.24	29.27	12.02	7.69
	NEJ	FV97-40	m3l	MD	A	29.38	22.21	8.40	6.89
	NEJ	FV94-199E2	m2l	LD	J	42.95	24.76	12.24	9.57
	NEJ	FV88-641	m1?D	SD	JA	41.02	---	13.23	---
	NEJ	FV88-648	p4?D	FD	V	19.59	---	12.68	---
	NEJ	FV96-36	m1D	MD	A	30.59	---	9.89	9.52
	NEJ	FV97-313	p4D	FD	V	11.17	27.24	15.16	---
D	RO	IGCU-855	p4l	MD	A	41.57	21.22	13.74	11.41
	RO	IGCU-583	p4D	MD	A	44.60	22.17	14.33	11.15
	RO	IGCU-3167	p2D	MD	A	43.99	24.77	12.72	10.79
	RO	IGCU-955	p2D	FD	V	33.80	23.26	11.59	9.48
	RO	IGCU-533	m2l	LD	J	62.17	22.05	13.51	9.67
	RO	IGCU-2707	m1D	SD	JA	48.97	22.23	13.56	10.36
	RO	IGCU-830	m2D	LD	J	58.67	21.88	13.69	9.90
	RO	IGCU-851	m2l	SD	JA	52.99	20.16	13.30	9.52
	RO	IGCU-813	p4D	SD	JA	48.05	20.49	11.98	11.06
	RO	IGCU-580	p2l	FD	V	29.99	25.70	13.61	9.14
	RO	IGCU-439	m3	LD	J	65.12	24.43	12.47	8.43
	RO	IGCU-336	p4/m1l	FD	V	32.99	23.78	13.61	9.02
	RO	IGCU-2837	m2l	SD	JA	53.13	22.17	14.30	9.44
	RO	IGCU-510	m2D	LD	J	56.97	22.99	13.27	10.13
	RO	IGCU-589	p2D	MD	A	40.71	22.63	12.09	9.98
	RO	IGCU-306	m1/m2l	LD	J	57.49	21.10	12.43	9.77
	RO	IGCU-827	p3D	LD	J	55.39	23.19	14.71	13.74
	RO	IGCU-826	m3l	LD	J	64.84	26.18	15.16	8.42
	RO	IGCU-2715	m1/m2D	SD	JA	49.36	20.68	12.86	8.52
	RO	IGCU-3153	m2l	LD	J	60.00	22.31	14.80	9.58
	RO	IGCU-436	m2D	LD	J	59.37	24.33	14.77	8.58
	RO	IGCU-3160	m1D	MD	A	42.74	21.27	13.76	11.72
	RO	IGCU-503	p4D	FD	V	30.68	23.03	13.44	14.74
	RO	IGCU-3155	m1D	---	---	---	24.52	15.48	9.28

APÉNDICE II
(continuación)

Taxón	Fauna	No. Catalogo	Elemento	EO	CI	ac	lap	lmet-lmts	at
D	RO	IGCU-3145	p2l	MD	A	41.55	25.75	10.93	9.56
	RO	IGCU-2717	m3l	FD	V	24.57	24.54	12.73	9.93
	RO	IGCU-2745	p4/m1D	MD	A	36.13	23.25	13.57	---
	RO	IGCU-2932	m3?D	---	---	---	23.11	10.79	8.43
	RO	IGCU-2720	m2D	LD	J	59.98	22.72	15.13	9.53
	RO	IGCU-2754	m1D	SD	JA	45.35	20.86	13.04	9.09
	RO	IGCU-825	m3l	LD	J	58.61	21.64	12.19	8.42
	RO	IGCU-2836	p3l	SD	JA	45.91	21.04	14.60	11.11
	RO	IGCU-3143	p2D	SD	JA	47.25	25.76	13.37	10.51
	RO	IGCU-3144	p2l	SD	JA	47.84	25.59	12.97	9.22
	RO	IGCU-2882	m3D	FD	V	24.54	31.91	13.08	8.06
	RO	IGCU-3373	m1/m2D	MD	A	39.07	19.97	13.55	10.09
	RO	IGCU-2708	m3D	LD	J	62.75	23.48	11.97	8.26
	RO	IGCU-2771	p2D	FD	V	30.48	23.83	12.64	8.36
	RO	IGCU-3096*	m1l	LD	J	---	20.54	12.58	10.54
	RO			SD	JA	---	20.32	12.49	10.51
	RO			MD	A	---	19.81	13.33	10.79
	RO	IGCU-2694*	m2l	LD	J	---	23.86	14.13	8.39
	RO			SD	JA	---	20.01	12.78	9.61
	RO			MD	A	---	18.60	12.00	10.42
	TCH	UAHMP 206	p3D	SD	JA	44.32	20.42	11.91	11.09
E	GRC	UF18129	m1l	---	---	---	15.17	10.17	---
	GRC	UF18129	m2l	---	---	---	15.65	9.35	10.71
	GRC	UF18126	dp4D	---	---	---	23.88	11.19	7.75
	GRC	UF45899	p4D	SD	JA	26.46	18.37	10.50	---
	GRC	UF46653	m2D	---	---	---	19.79	10.40	---
	GRC	UF18135	m1/2D	SD	JA	27.92	19.30	9.99	8.46
	GRC	UF45898	m2D	MD	A	21.69	16.36	10.15	10.78
	GRC	UF18036	p2l	MD	A	22.61	19.95	9.84	8.22
	GRC	UF18036	m1l	SD	JA	33.17	18.03	11.16	9.28
	GRC	UF18036	m2l	LD-SD	J-JA	37.29	17.92	10.82	8.93
	GRC	UF18036	m3l	LD	J	39.53	18.16	9.18	7.67

APÉNDICE II
(continuación)

Taxón	Fauna	No. Catalogo	Elemento	EO	CI	ac	lap	lmet-lmts	at
E	GRC	UF46651	m3D	SD	JA	31.39	20.48	9.80	---
	GRC	UF45900	m3D	LD	J	48.70	18.36	9.06	7.09
	GRC	UF46652	m2l	LD	J	52.92	23.70	11.74	8.37
	GRC	UF18035	p3l	SD	JA	35.46	17.59	10.05	9.35
	GRC	UF18035	p3l	LD	J	41.01	18.72	10.73	9.60
	GRC	UF18035	m2l	LD	J	42.10	21.31	11.26	---
	GRC	UF18035	m3l	SD	JA	34.58	20.71	8.63	8.53
	GRC	UF18035	p3/4l	LD	J	42.87	19.50	10.92	9.28
	GRC	UF18035	p4l	SD	JA	36.59	18.36	10.98	9.82
	GRC	UF18035	p4l	MD	A	21.99	17.25	10.80	10.28
	GRC	UF18035	m3D	LD	J	44.60	14.82	8.13	6.95
	GRC	UF18131	m3l	SD	JA	33.11	20.54	9.25	9.33
F	TCH	UAHMP 208	m1l	SD	JA	21.36	14.59	6.64	8.94
	TCH	UAHMP 198	p4/m1D	SD	JA	22.61	15.15	7.82	---
	TCH	UAHMP 202	p4l	SD	JA	28.39	18.08	9.95	10.64
	TCH	UAHMP 207	m2D	LD	J	35.06	17.57	7.98	8.92
	TCH	UAHMP 196	m3D	MD	A	18.99	20.25	5.94	8.22
	TCH	IGM6585	dp3D	MD	A	12.58	24.02	12.97	9.94
	GRC	UF92338	m2l	MD	A	20.33	16.60	6.39	8.43
	GRC	UF17782	m2l	LD	J	41.47	19.16	8.28	8.66
	GRC	UF92347	p3/4l	LD	J	39.06	17.69	8.31	9.38
	GRC	UF92348	p3/4l	MD	A	19.05	17.30	8.92	10.50
	GRC	UF17758	p2D	SD	JA	24.08	20.52	8.28	7.82
	GRC	UF92334	m1D	---	---	---	16.93e	---	---
	GRC	UF17745	m2l	SD	JA	27.22	15.35	6.44	8.55
	GRC	UF92345	m2D	SD	JA	30.89	16.76	---	---
	GRC	UF92346	m2D	---	---	---	17.19	---	---
	GRC	UF92327	p3D	SD	JA	32.50	17.32	8.65	11.21
	GRC	UF92328	p4D	SD	JA	27.94	18.66	9.12	10.78
	GRC	UF92329	p3D	SD	JA	32.30	17.79	9.04	10.26
	GRC	UF92330	p4D	SD	JA	30.32	17.86	8.51	11.41
	GRC	UF92331	p3D	LD	J	41.97	19.07	8.47	8.53

APÉNDICE II
(continuación)

Taxón	Fauna	No. Catalogo	Elemento	EO	CI	ac	lap	lmet-lmts	at
F	GRC	UF92349	m3l	SD	JA	31.77	19.39	7.31	7.82
	GRC	UF92326	p2D	---	---	---	20.34	6.44	7.38
	GRC	UF92326	p3D	---	---	---	18.89	8.82	11.01
	GRC	UF92326	p4D	---	---	---	18.13	8.34	11.97
	GRC	UF92326	m1D	---	---	---	16.50	7.32	9.29
	GRC	UF92326	m2D	---	---	---	17.08	7.49	9.54
	GRC	UF92326	m3D	---	---	---	20.58	6.72	7.85
	GRC	UF92335	m3D	LD	J	37.84	19.54	6.79	6.85
	GRC	UF92336	m3D	---	---	---	19.77	---	---
	GRC	UF92337	m3D	SD	JA	32.63	18.53	6.50	7.62
	GRC	UF17768	m3D	---	---	---	18.26	5.72	7.16
	GRC	UF92379	p4D	MD	A	21.94	16.97	8.44	10.90
	GRC	UF18017	p3/4l	MD	A	18.89	15.21	7.02	8.96
	GRC	UF92378	p3/4D	MD	A	16.09	17.39	9.13	10.93
	GRC	UF92350	p3/4D	SD	JA	27.39	12.52	7.89	8.50
	GRC	UF92368	p3/4D	MD	A	16.83	17.20	7.75	11.42
	GRC	UF92369	p3/4D	---	---	---	19.53	8.43	6.91
	GRC	UF92371	m2D	LD	J	33.38	13.76	6.05	---
	GRC	UF92372	m1/2D	---	---	---	20.36	8.34	8.61
	GRC	UF92370	m3l	MD	A	18.09	10.54	10.60	---
	GRC	UF92373	p4l	FD	V	10.72	16.44	8.81	11.08
	GRC	UF92375	m1/2l	MD	A	14.50	15.06	6.04	10.11
	GRC	UF92374	p3l	LD	J	41.94	20.66	10.12	10.82
	GRC	UF18003	m1D?	SD	JA	24.65	14.79	6.57	8.72
	GRC	UF18003	m1l?	MD	A	17.69	14.93	5.92	8.22
	GRC	s/n	m2D	---	---	---	15.26	7.02	8.81
	GRC	UF18018	p4l	SD	JA	26.52	18.92	9.20	11.03
	GRC	UF18018	m1l	---	---	---	14.92	6.85	9.87
	GRC	UF18018	m2l	---	---	---	16.70	7.28	9.31
G	NEJ	FV96-23	p4D	MD	A	16,31	21.60	8.19	14.83
	NEJ	FV96-24	m1D	---	---	---	18.24	7.65	13.85
	NEJ	FV96-25	m2D	---	---	---	20.25	8.75	12.30

APÉNDICE II
(continuación)

Taxón	Fauna	No. Catalogo	Elemento	EO	CI	ac	lap	lmet-lmts	at
G	NEJ	FV96-22	p4D	LD	J	36.63	25.43	11.44	14.87
	NEJ	FV96-46	m1D	LD	J	37.75	20.75	9.80	12.44
	NEJ	FV94-200A3	p2I	MD	A	19.59	22.44	6.87	9.06
	NEJ	FV88-641	p2D	SD	JA	20.94	---	7.42	9.30
	NEJ	FV94-200A2*	m1/m2I	LD	J	---	21.83	10.61	12.81
				SD	JA	---	21.18	9.66	11.68
	NEJ	FV88-674.1	p4D	MD	A	15.96	22.87	---	---
	NEJ	FV88-674.5	m1D	MD	A	14.94	20.02	7.40	13.11
	NEJ	FV88-674.3	m2D	MD	A	14.28	20.58	5.70	11.02
	NEJ	FV94-203.2	---	---	---	---	23.19	---	---
H	COR	UF57491	P3/p4D	MD	A	28.12	23.21	9.55	14.08
I	RO	UAHMP CR-15	m1I	LD	J	53.73	17.66	9.56	9.53
	RO	UAHMP CR-16	p4D	SD	JA	36.51	19.67	10.97	12.33
	RO	UAHMP CR-17	m1D	LD	J	49.32	19.27	9.81	9.84
	RO	UAHMP CR-18	m2I	LD	J	47.40	20.12	9.23	9.05
	RO	UAHMP CR-19	m3I	LD	J	62.09	18.65	8.69	9.05
	RO	UAHMP CR-20	p4D	SD	JA	41.74	20.23	11.26	11.30
	RO	UAHMP CR-21	m2D	LD	J	52.73	18.09	9.63	8.95
	RO	UAHMP CR-22	p3I	LD	J	49.64	18.85	10.99	9.41
	RO	UAHMP CR-23	m1D	LD	J	54.47	18.69	8.75	9.51
	RO	UAHMP CR-24	m2I	LD	J	49.08	22.19	10.46	8.85
	RO	UAHMP CR-25	m1D	LD	J	48.04	18.42	9.30	9.89
	RO	UAHMP CR-26	m1/m2I	LD	J	53.26	19.24	---	---
	RIN	IGM6425	p2D	---	---	---	20.43	9.01	7.31
	RIN	IGM6425	p3D	---	---	---	19.76	---	10.87
	RIN	IGM6425	p4D	---	---	---	18.82	9.95	10.07
	RIN	IGM6425	m1D	---	---	---	19.13	9.41	9.44
	RIN	IGM6425	m2D	---	---	---	18.93	8.94	9.85
	RIN	IGM6425	m3D	---	---	---	18.98	7.92	8.61
	RIN	IGM6426	p2D	---	---	---	17.88	8.22	7.07
	RIN	IGM6426	p3D	---	---	---	17.98	10.36	10.32

APÉNDICE II
(continuación)

Taxón	Fauna	No. Catalogo	Elemento	EO	CI	ac	lap	Imet-lmts	at
I	RIN	IGM6426	p4D	---	---	---	17.60	9.11	9.92
	RIN	IGM6426	m1D	---	---	---	15.90	8.81	9.20
	RIN	IGM6426	m2D	---	---	---	17.16	8.04	8.86
	RIN	IGM6426	m3D	---	---	---	17.50	7.16	7.72
	RIN	IGM 6432	p2I	---	---	---	19.57	10.57	9.53
	RIN	IGM 6432	p3I	---	---	---	17.91	9.76	10.33
	RIN	IGM 6432	p4I	---	---	---	18.89	9.70	10.28
	RIN	IGM 6432	m1I	---	---	---	18.03	8.80	9.29
	RIN	IGM 6432	m2I	---	---	---	17.39	9.70	9.55
	RIN	IGM 6432	m3I	---	---	---	20.85	9.99	8.50
	RIN	IGM 6433	p2D	---	---	---	20.06	---	---
	RIN	IGM 6433	p3D	---	---	---	19.95	11.78	10.52
	RIN	IGM 6433	p4D	---	---	---	18.60	9.77	10.71
	RIN	IGM 6433	m1D	---	---	---	16.40	9.06	8.69
J	RO	UAHMP CR-27	p4I	LD	J	49.66	24.70	14.80	14.90
	RO	UAHMP CR-28	p4I	LD	J	45.68	25.71	15.92	14.12
	RIN	IGM 6434	p2I	---	---	---	28.24	13.20	11.93
	RIN	IGM 6434	p3I	---	---	---	25.80	15.01	14.64
	RIN	IGM 6434	p4I	---	---	---	23.17	14.02	13.86
	RIN	IGM 6434	m1I	---	---	---	20.42	12.12	12.61
	RIN	IGM 6434	m2I	---	---	---	22.40	11.58	12.64
	RIN	IGM 6434	m3I	---	---	---	28.44	10.94	11.93
	RIN	IGM 6458	p2D	---	---	---	---	13.71	11.60
	RIN	IGM 6458	p3D	---	---	---	24.58	14.69	13.30
	RIN	IGM 6458	p4D	---	---	---	23.41	14.16	13.84
	RIN	IGM 6458	m1D	---	---	---	21.50	10.87	11.27
	RIN	IGM 6458	m2D	---	---	---	22.28	11.12	11.58
	RIN	IGM 6458	m3D	---	---	---	27.94	11.46	10.79
K	RO	UAHMP CR-31	p2D	SD	JA	42.02e	17.24	10.75	6.23
	RO	UAHMP CR-31	p3D	---	---	---	16.78	---	---
	RO	UAHMP CR-31	p4D	---	---	---	18.66	11.27	7.55
	RO	UAHMP CR-32	p3I	LD	J	50,4	16.38	10.35	8.06

APÉNDICE III

Descripción de caracteres y estados de carácter considerados en el análisis cladístico realizado en el presente estudio (Modificado de Hulbert, 1989, p. 195-196).

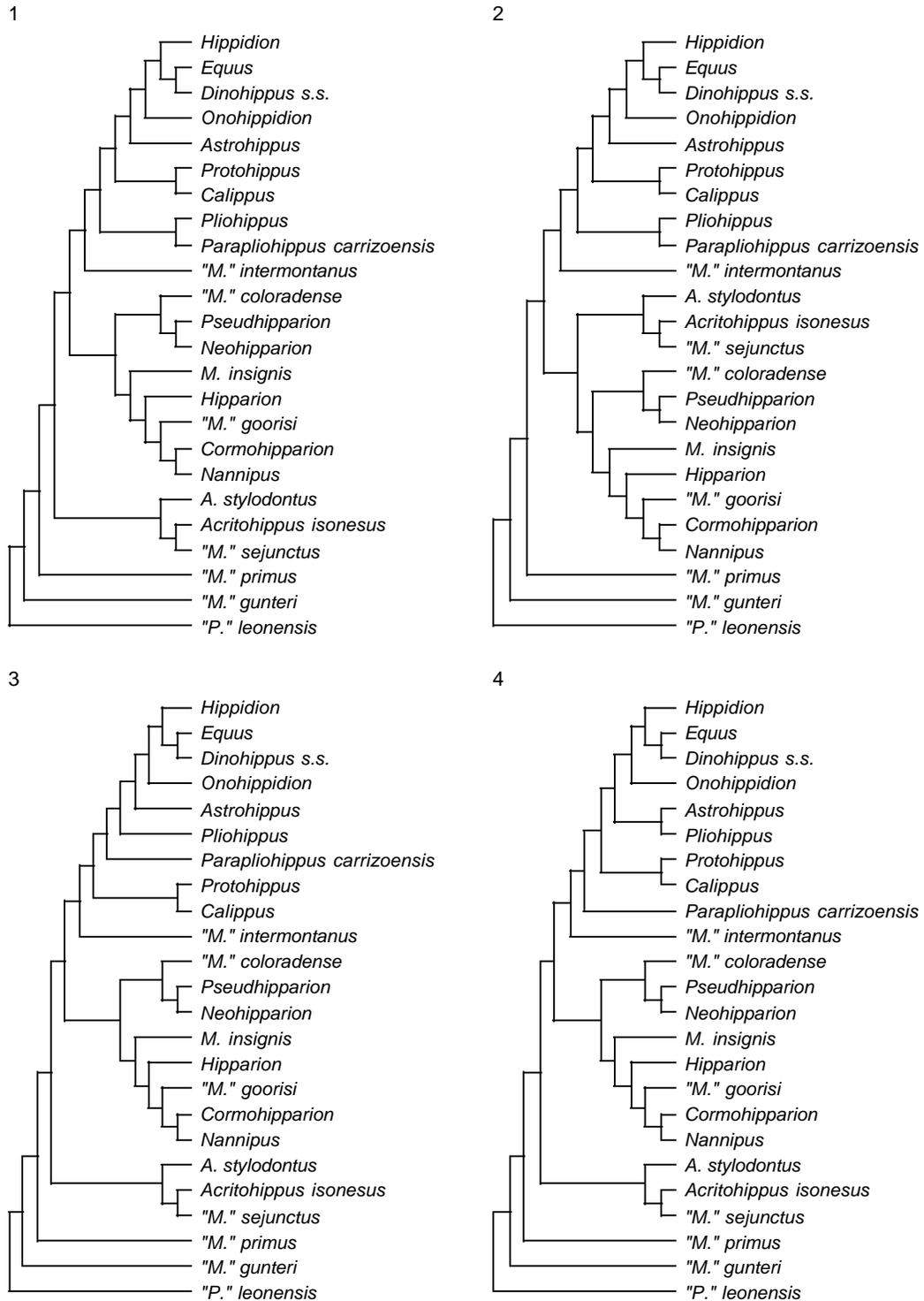
1. Profundidad de la escotadura nasal: 0 = el punto más posterior es dorsal a P2-C, 1 = el punto más posterior es dorsal a P2 o situado más posteriormente.
2. Profundidad de la escotadura nasal: 0 = el punto más posterior es dorsal a P2 o situado más anteriormente, 1 = el punto más posterior es más profundo que P2.
3. Fosa dorsal preorbital (FDPO): 0 = ausente o poco profunda, 1 = moderadamente profunda o profunda (> 5 mm).
4. FDPO: 0 = no es cóncava posteriormente, 1 = cóncava posteriormente.
5. FDPO: 0 = pobremente delineada posteriormente, 1 = bien delineada posteriormente.
6. FDPO: 0 = márgen dorsal no se encuentra bien definido, 1 = márgen dorsal bien definido o delineado.
7. FDPO: 0 = márgen anterior confluyente con el rostro, 1 = márgen anterior bien definido o delineado.
8. Anchura de la barra preorbital: 0 = muy angosta (< 5 mm), 1 = moderada a ancha.
9. Anchura de la barra preorbital: 0 = angosta o moderada (< 20 mm), 1 = muy ancha.
10. Fosa malar: 0 = ausente o poco profunda y variable, 1 = presente y no confluyente con la FDPO, 2 = presente y confluyente con la FDPO.
11. Presilla cigomática (Webb, 1969): 0 = presente, 1 = ausente.
12. Frontales notablemente cóncavos: 0 = no están cóncavos, 1 = cóncavos.
13. Anchura relativa del hocico con respecto a la longitud de la serie dental en un grado de desgaste moderado: 0 = moderado o angosto, 1 = ancho (> 36%)
14. Disposición de la línea dental de los incisivos: 0 = arqueada, 1 = recta.
15. Longitud relativa del diastema de I3-P2: 0 = moderado o largo, 1 = corto.
16. Presencia del P1 deciduo: 0 = presenta con la dentadura permanente y relativamente grande, 1 = no se encuentra presente con la dentadura permanente o si esta presente es muy reducido en tamaño.
17. Longitud relativa del protocono: 0 = redondeado, 1 = ovoidal o ovoidal-elongado.
18. Conexión del protocono con el protofo en P3-M3: 0 = aislado en las primeras fases de desgaste, 1 = conectado en las primeras fases de desgaste, 2 = conectado en la cima de la superficie oclusal.
19. Conexión del protocono con el protofo en P3-M3: 0 = conectado en un estado de desgaste moderado o más tempranamente, 1 = aislado cerca de la base del diente.
20. Espolón protoconal: 0 = fuertemente desarrollado, 1 = reducido pero usualmente presente, 2 = ausente.
21. Conexión del protocono con el hipocono en M1-M2: 0 = no se conecta o sólo durante las últimas fases de desgaste, 1 = se conecta en un estado de desgaste moderado o más tempranamente.
22. Orientación del eje mayor del protocono en P2-P4: 0 = aproximadamente anteroposteriormente, 1 = marcadamente oblicuo.
23. Plegamiento de los bordes internos de las fosetas: 0 = de moderada a fuertemente plegados en las primeras fases de desgaste, 1 = simplemente plegados o sin plicaciones en las primeras fases de desgaste.
24. Plegamiento de los bordes internos de las fosetas: 0 = sin plegar o plicaciones simples sólo durante las últimas fases de desgaste, 1 = bien plegados hasta las últimas fases de desgaste.
25. Plegamiento de los bordes externos de las fosetas: 0 = sin plegar o plicaciones muy simples, 1 = relativamente bien plegados al menos en un grado de desgaste moderado.
26. Anterostilo sobre P2: 0 = grande y expandido, 1 = reducido.
27. Plicaballín: 0 = ausente, 1 = presente al menos durante las primeras fases de desgaste.
28. Plicaballín: 0 = ausente o simple, 1 = usualmente ramificado o múltiple.
29. Surco hipoconal: 0 = abierto hasta un estado de desgaste moderado, 1 = se cierra relativamente rápido.
30. Surco hipoconal: 0 = abierto cerca de la base del diente, 1 = cerrado en un estado de desgaste moderado o más tempranamente.
31. Curvatura de los molariformes superiores: 0 = rectos o moderadamente curvos, 1 = fuertemente curvos.
32. Complejo metacónido-metastílido: 0 = pequeño, 1 = expandido, 2 = elongado.
33. Metacónido y metastílido: 0 = pobremente separados, 1 = bien separados.
34. Metastílido en posición menos medial que el metacónido en m1-m3 de moderada a fuertemente desgastados: 0 = no, 1 = si.

APÉNDICE III (continuación)

35. Protostílido sobre p3-p4 deciduos: 0 = presente, 1 = muy bien desarrollado, 2 = ausente.
36. Ectostílido sobre p2-p4 deciduos: 0 = presente, 1 = ausente.
37. Cíngulo labial sobre p2-p4 deciduos: 0 = presente, 1 = ausente.
38. Plicaballínido sobre p2-p4: 0 = ausente, 1 = presente al menos durante las primeras fases de desgaste.
39. Profundidad del ectofléxido sobre p2-p4 ligeramente desgastados: 0 = profundo (penetra el istmo), 1 = poco profundo.
40. Plientofléxido: 0 = usualmente ausente, 1 = generalmente presente.
41. Protostílido sobre p3-m3: 0 = presente, 1 = muy bien desarrollado, 2 = ausente.
42. Cobertura de cemento sobre los molariformes permanentes: 0 = ausente o delgada, 1 = amplia cobertura de cemento.
43. Tamaño general: 0 = pequeño (longitud de la serie dental < 100 mm), 1 = moderado, 2 = grande (longitud de la serie dental > 140 mm)
44. Número de dígitos: 0 = tridáctilo, 1 = monodáctilo.
45. Metapodiales: 0 = moderadamente largos o elongados, 1 = cortos y robustos.

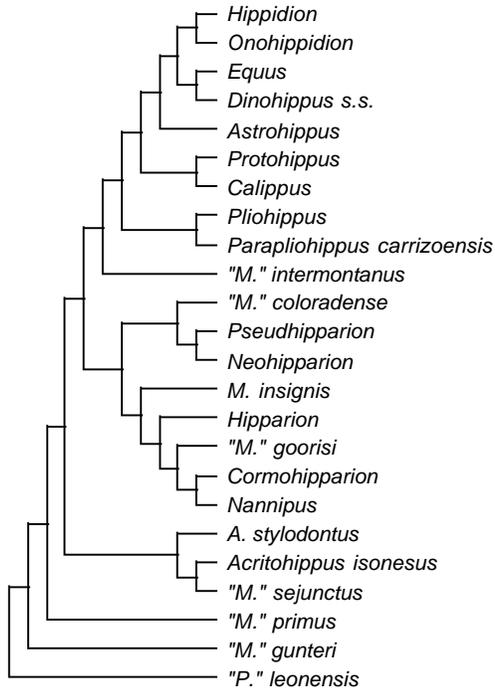
APÉNDICE IV

Esquemas igualmente parsimoniosos derivados del análisis del registro de Equinae del Neógeno de Norteamérica. Las topologías tienen una longitud de 111 pasos, IC= 0.46, IH= 0.53, IR = 0.65.

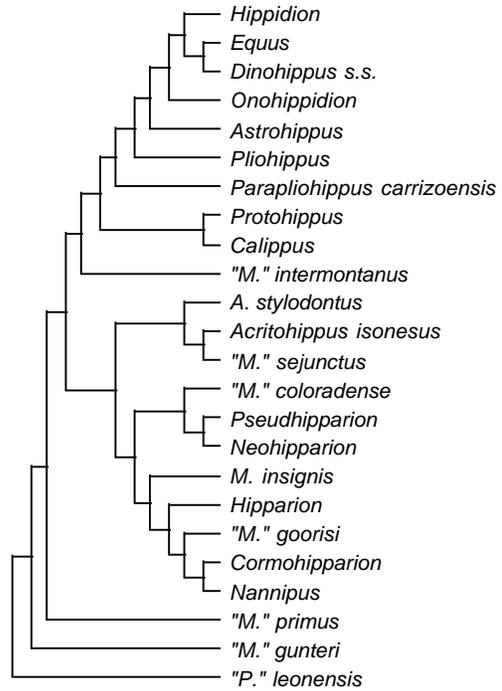


APÉNDICE IV
(continuación)

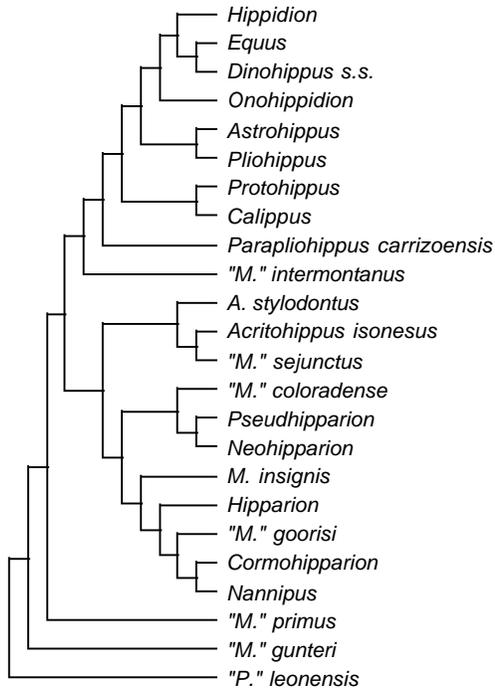
5



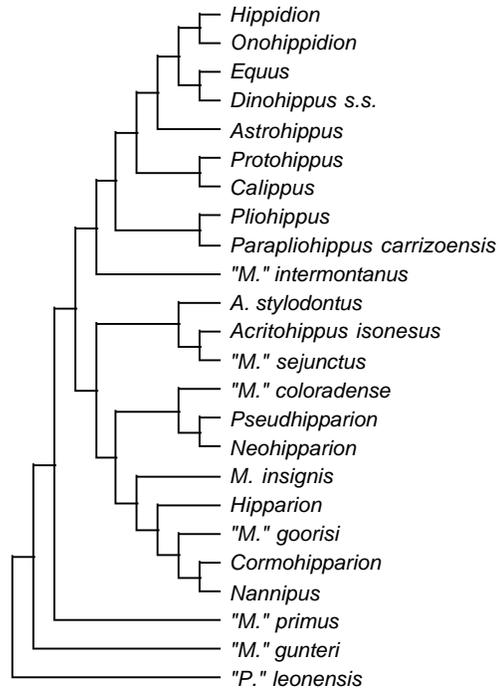
6



7

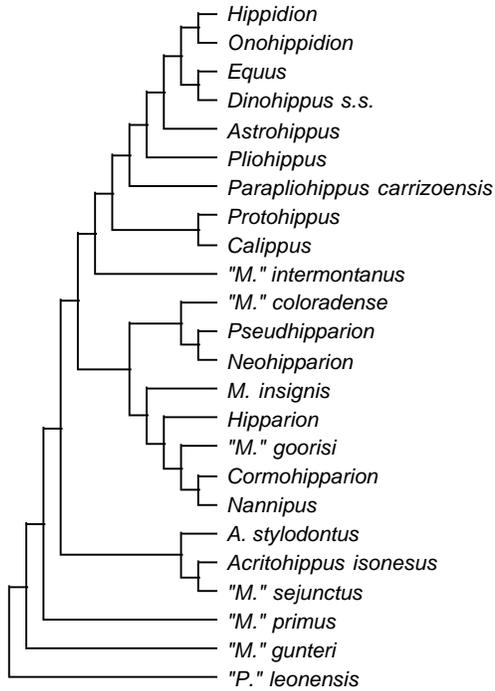


8

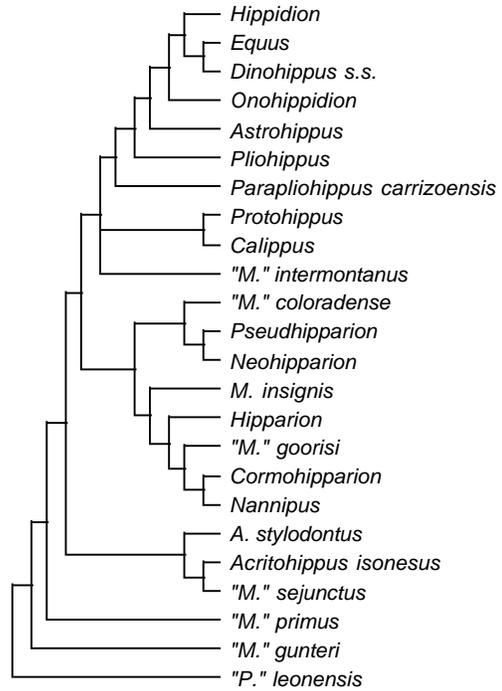


APÉNDICE IV
(continuación)

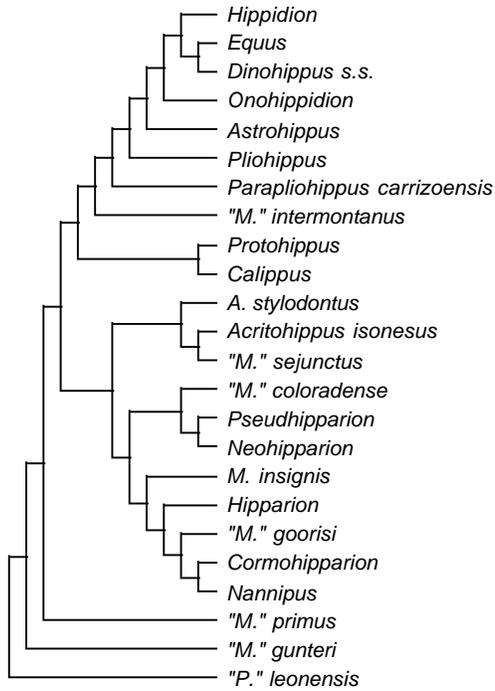
9



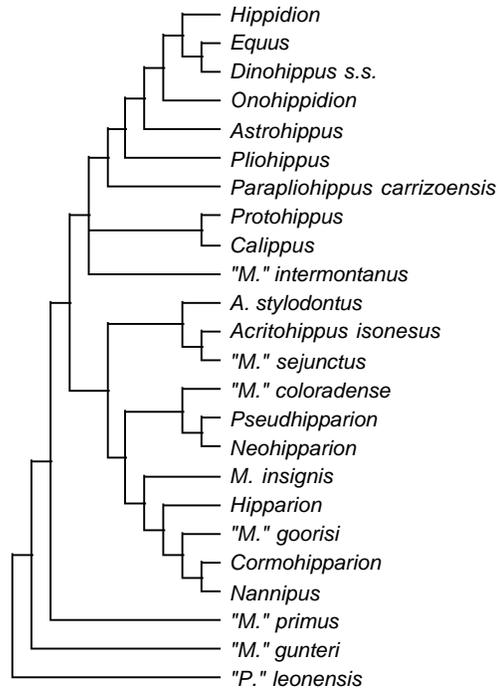
10



11

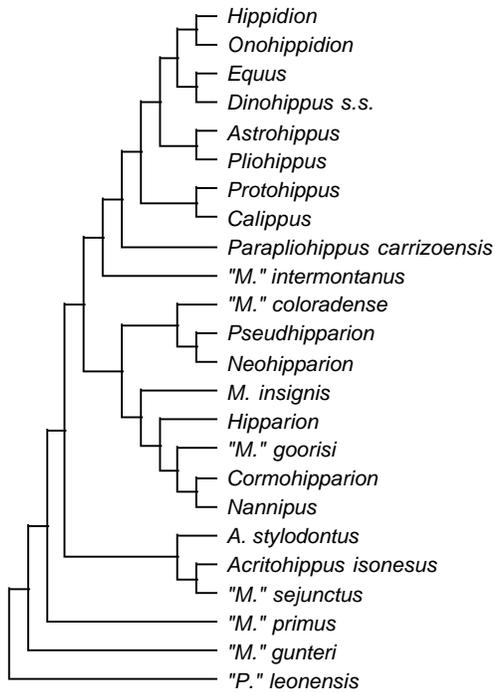


12

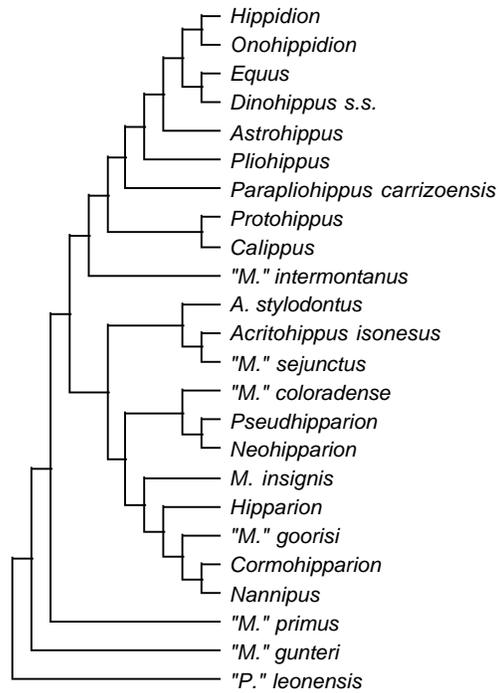


APÉNDICE IV
(continuación)

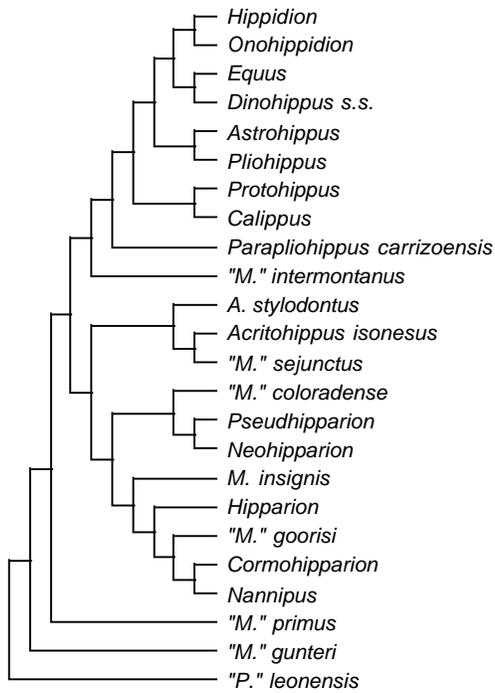
13



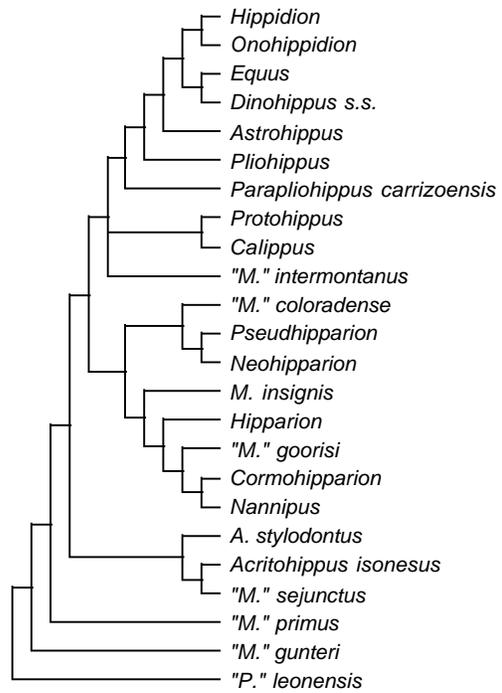
14



15

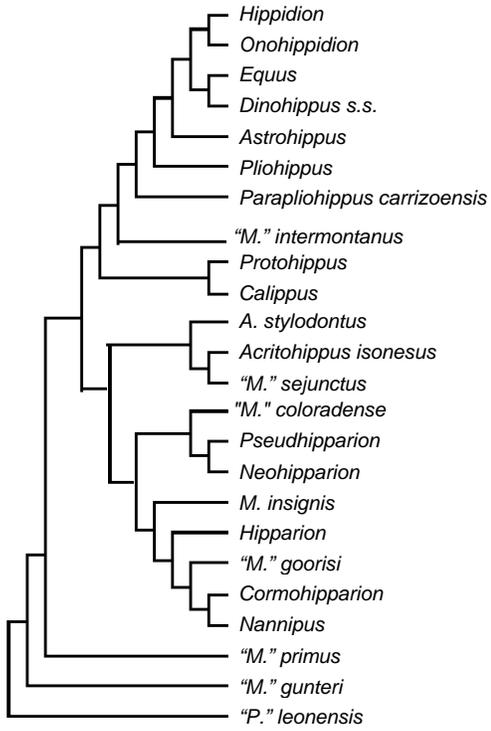


16

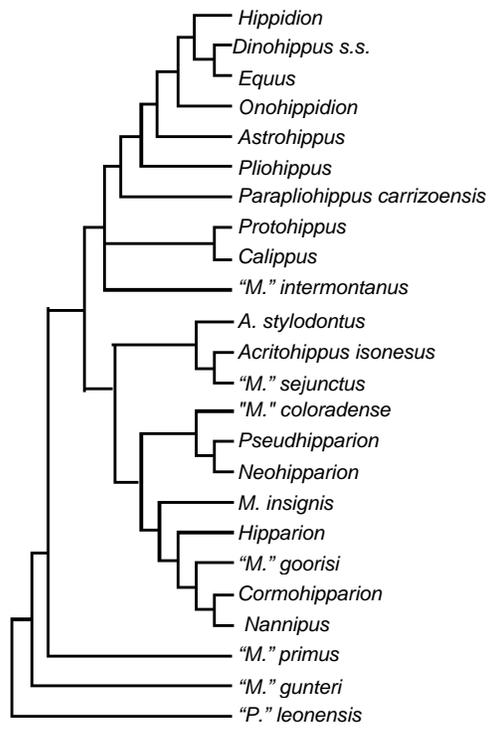


APÉNDICE IV
(continuación)

17

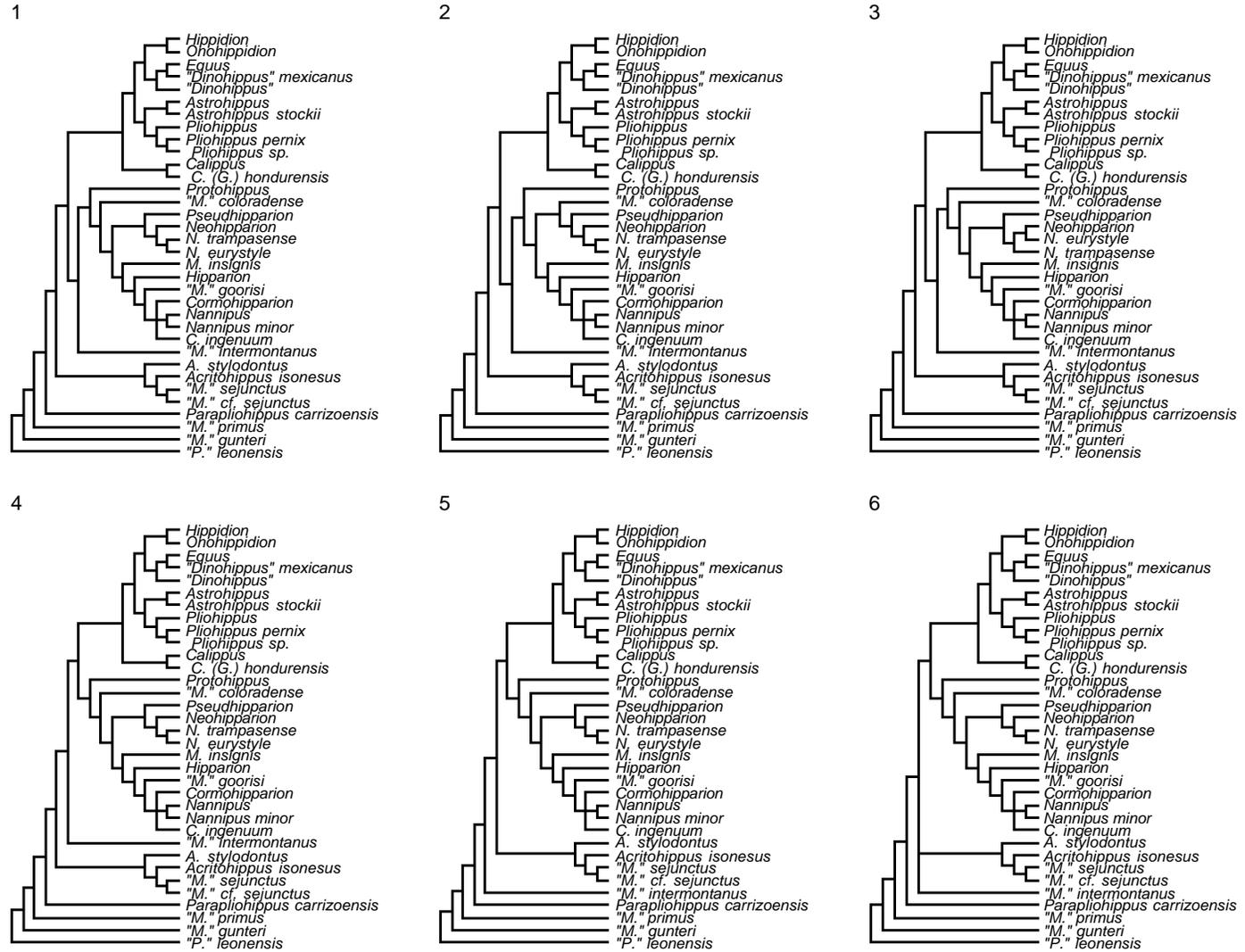


18



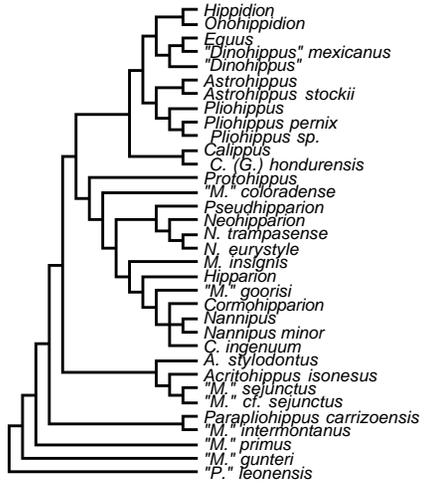
APÉNDICE V

Esquemas igualmente parsimoniosos derivados del análisis del registro de Equinae del Neógeno de Norteamérica y especies seleccionadas de Mesoamérica. Las topologías tienen una longitud de 132 pasos, IC= 0.39, IH= 0.60, IR = 0.69

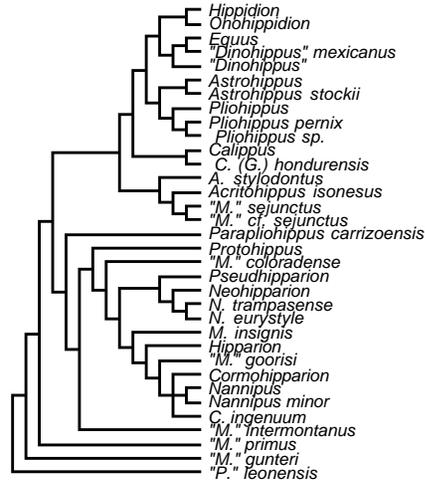


APÉNDICE V
(continuación)

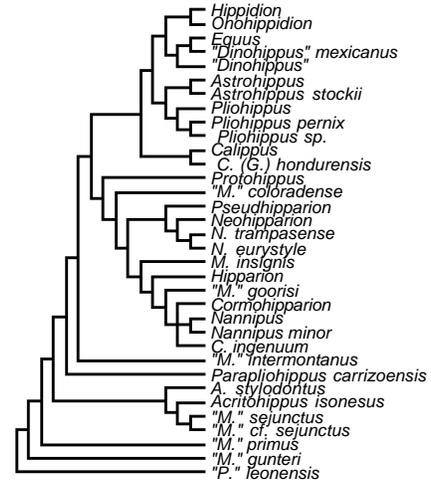
7



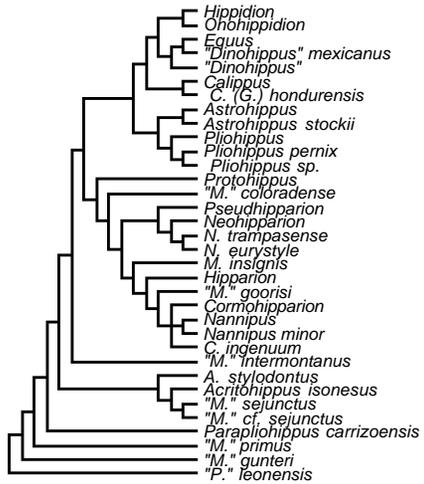
8



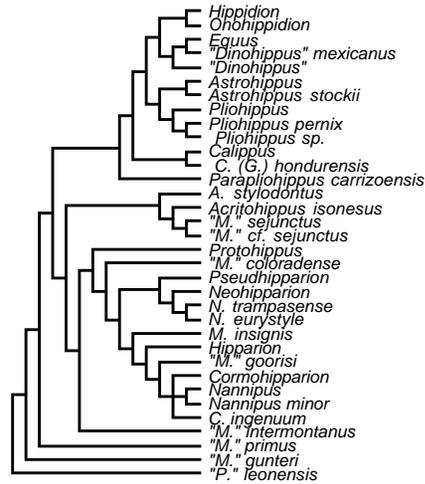
9



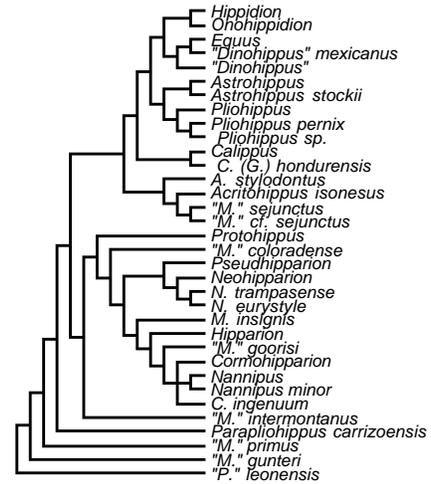
10



11

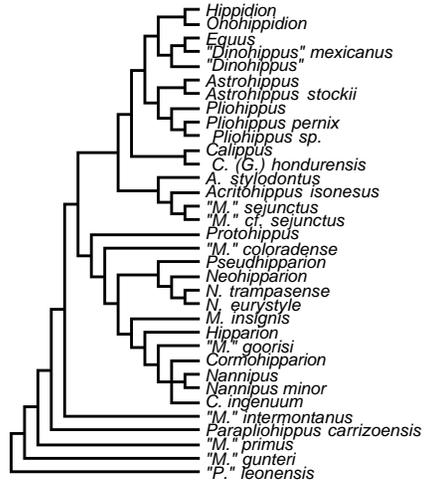


12

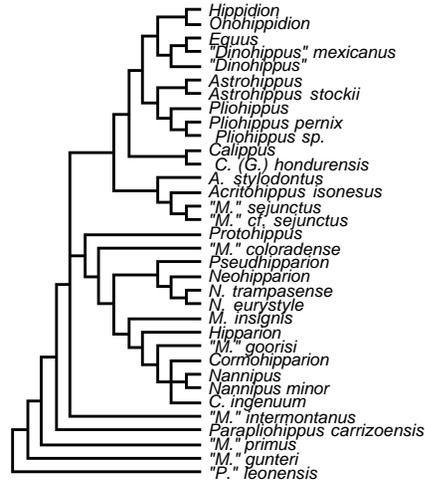


APÉNDICE V
(continuación)

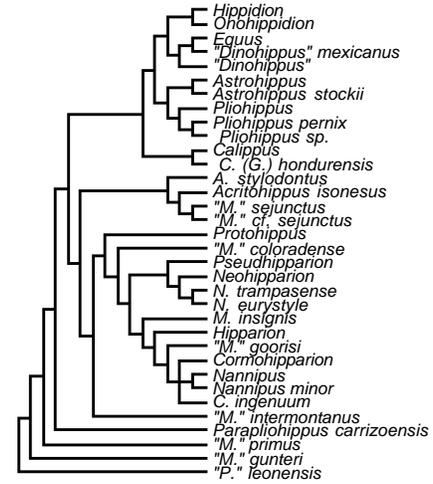
13



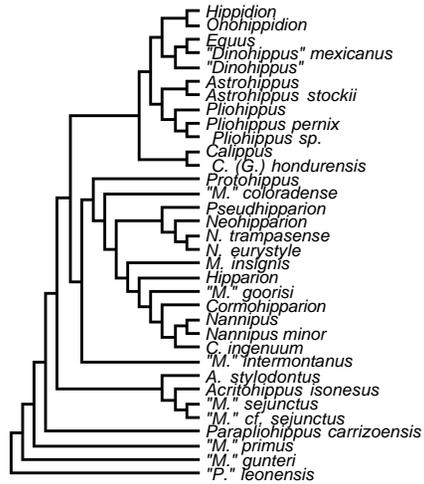
14



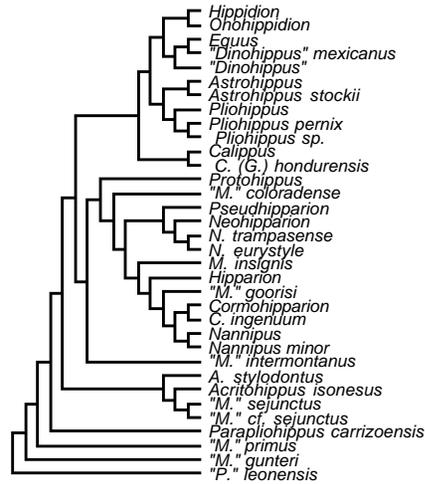
15



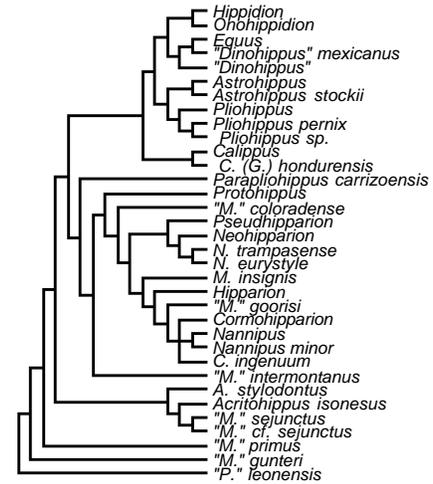
16



17

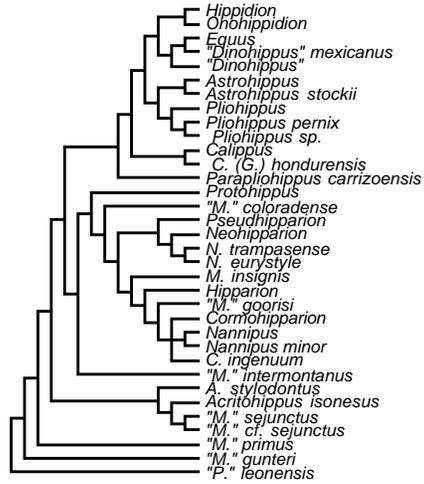


18

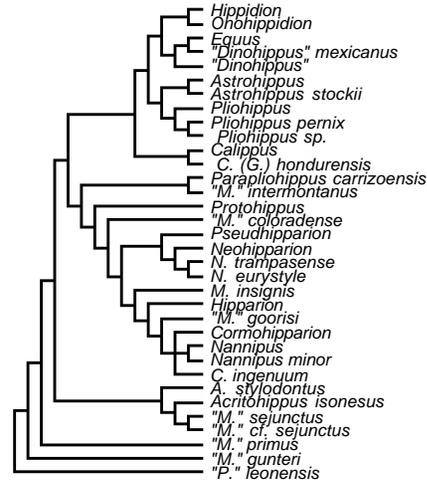


APÉNDICE V
(continuación)

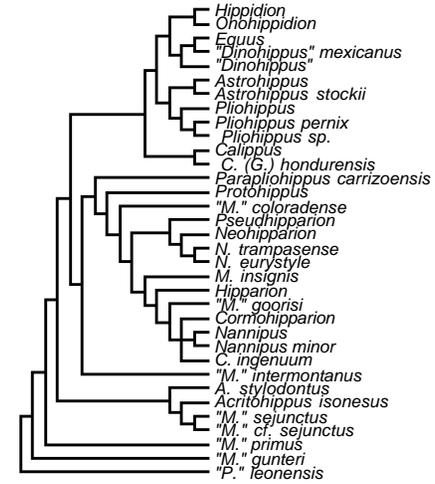
19



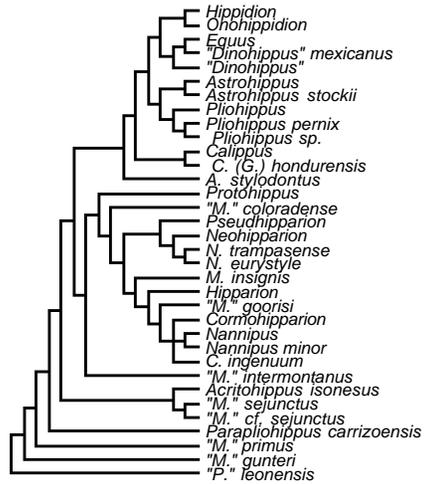
20



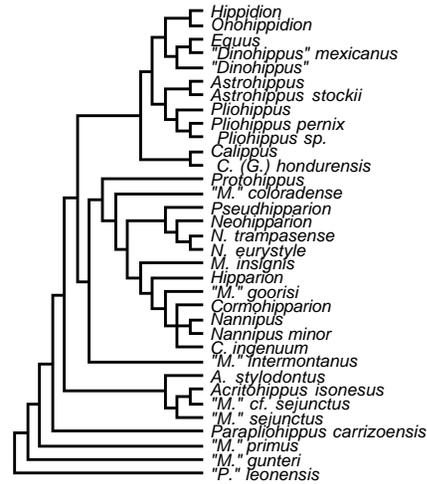
21



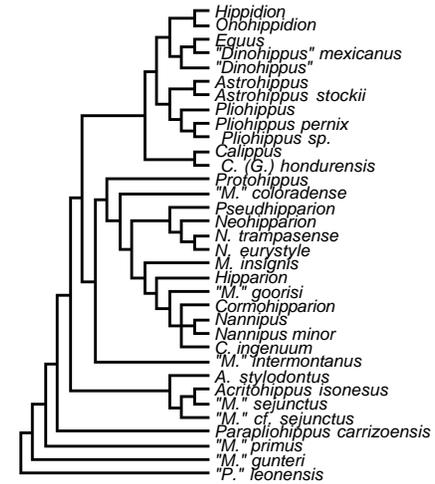
22



23

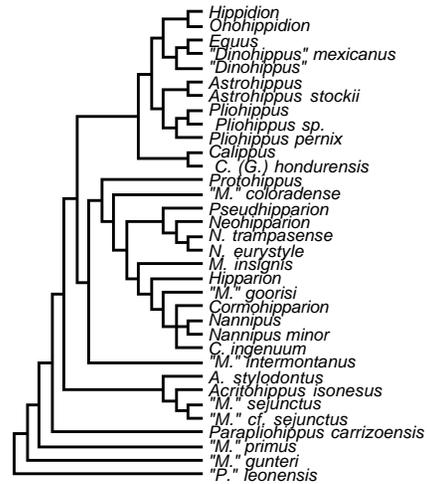


24

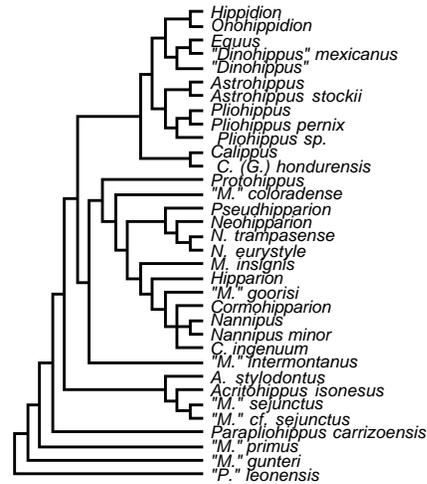


APÉNDICE V
(continuación)

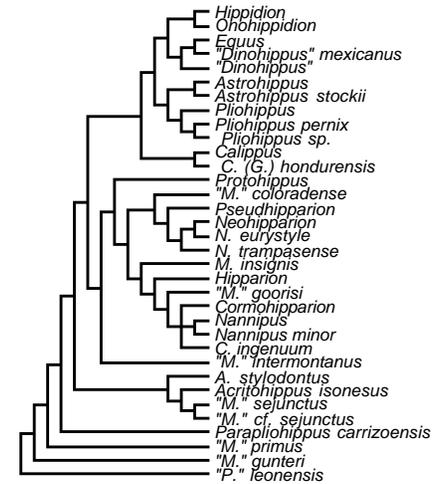
25



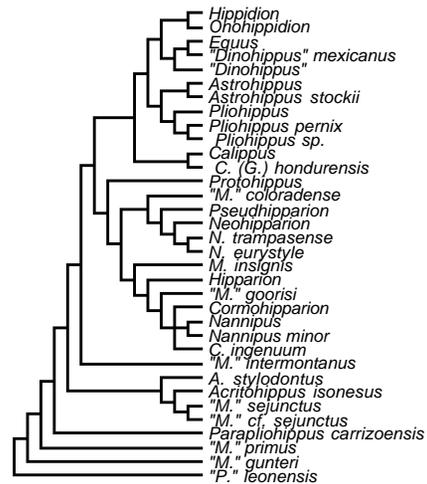
26



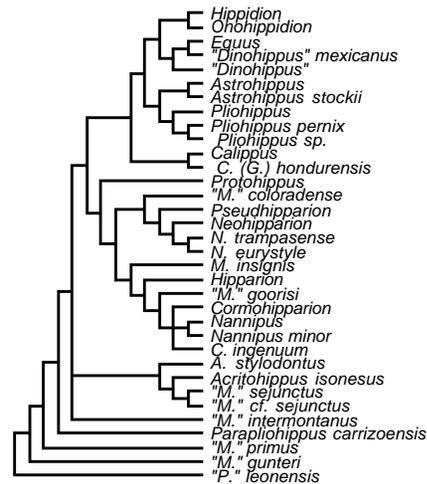
27



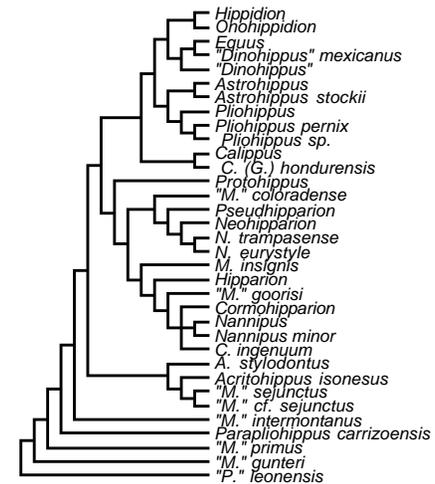
28



29

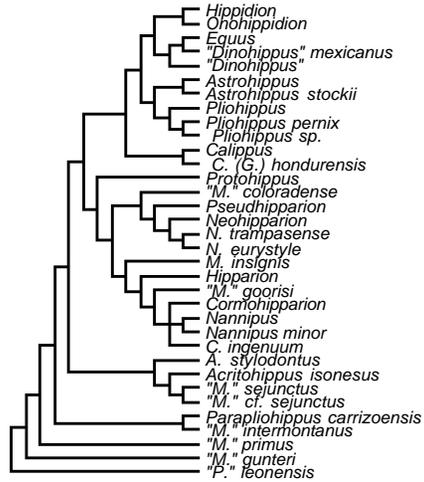


30

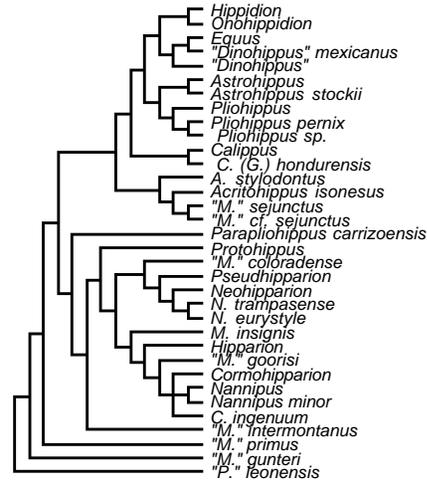


APÉNDICE V
(continuación)

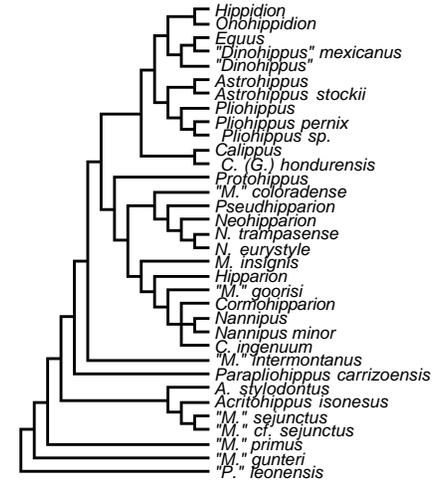
31



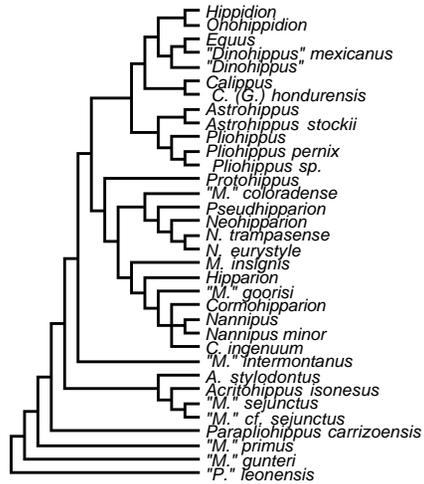
32



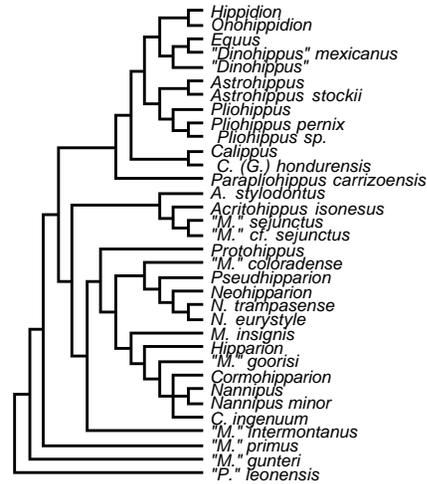
33



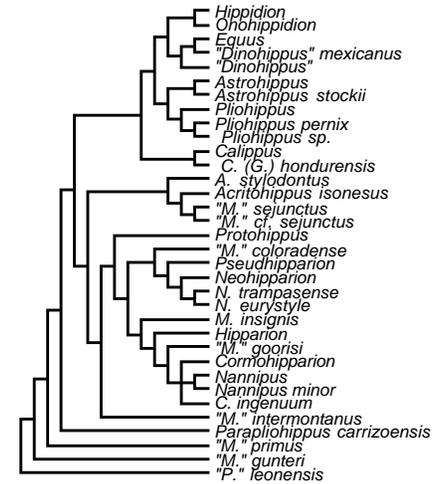
34



35

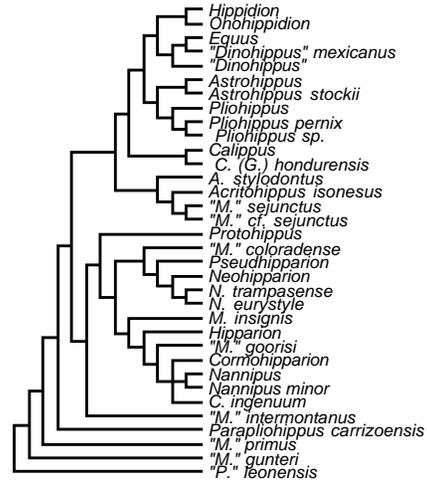


36

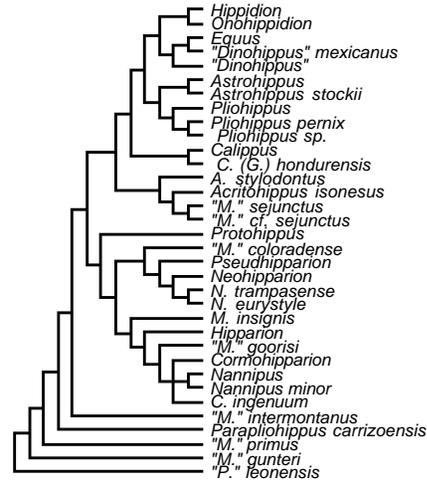


APÉNDICE V
(continuación)

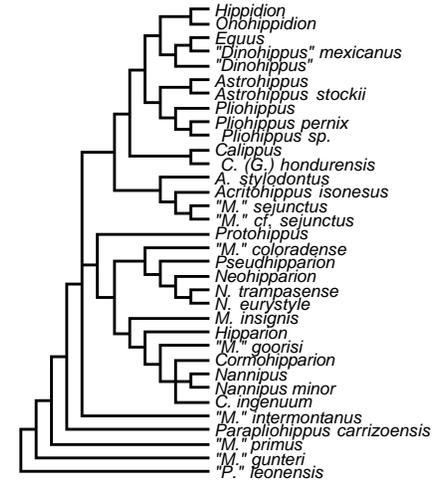
37



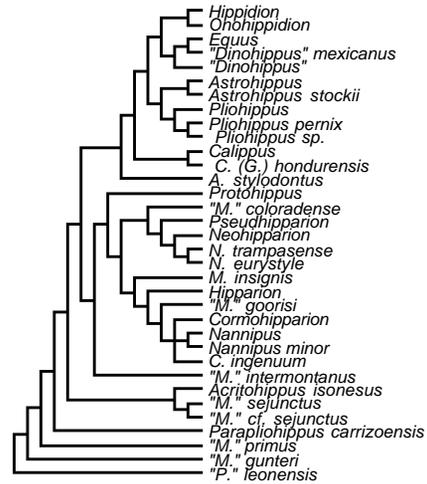
38



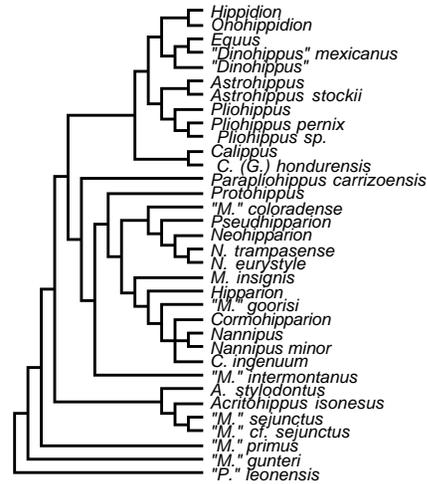
39



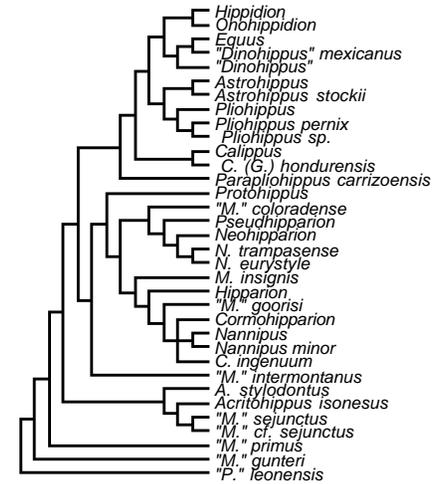
40



41

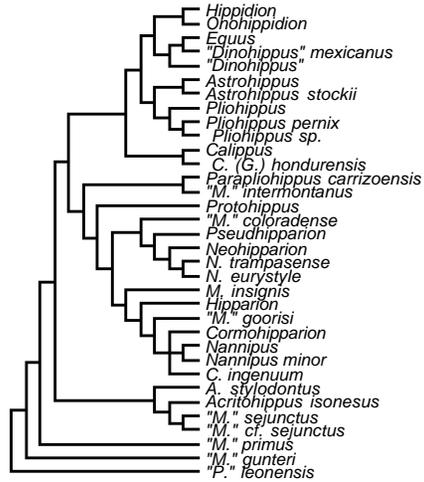


42

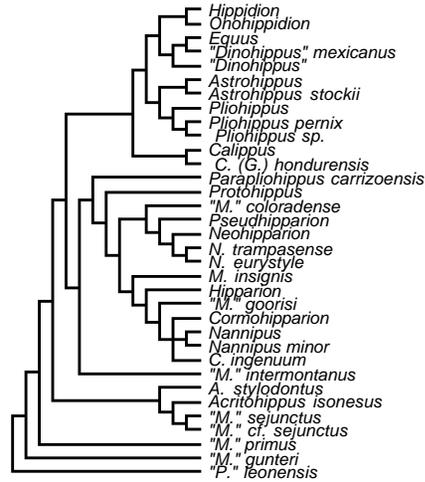


APÉNDICE V
(continuación)

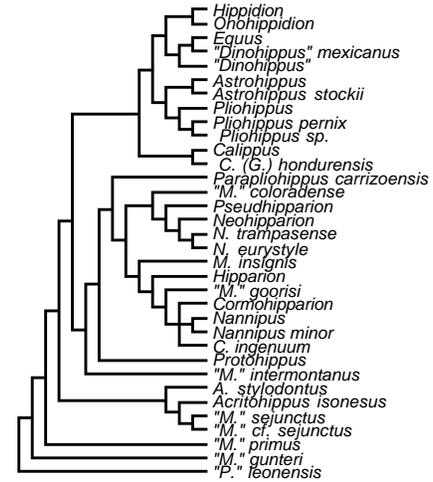
43



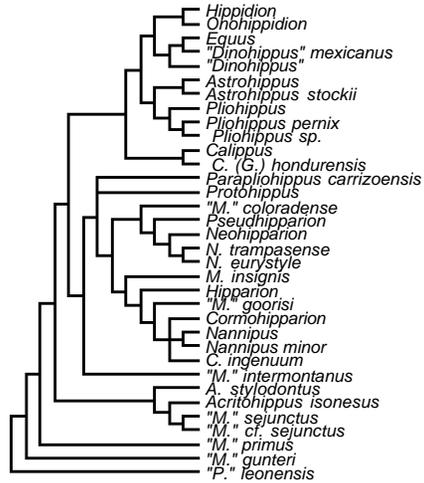
44



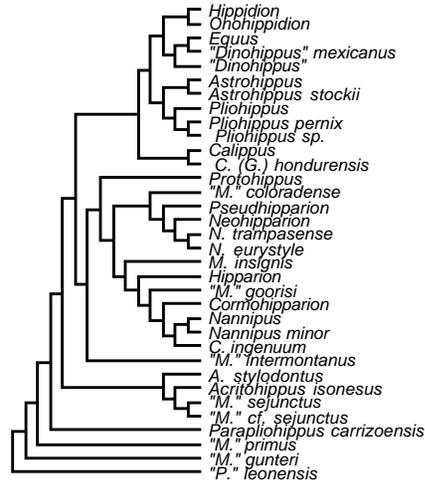
45



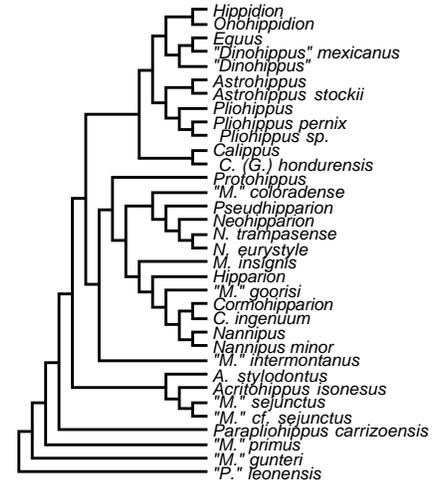
46



47

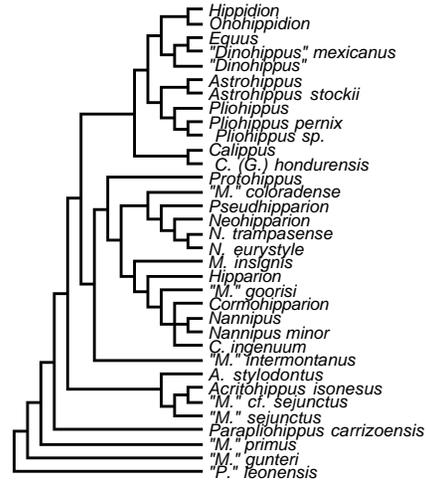


48

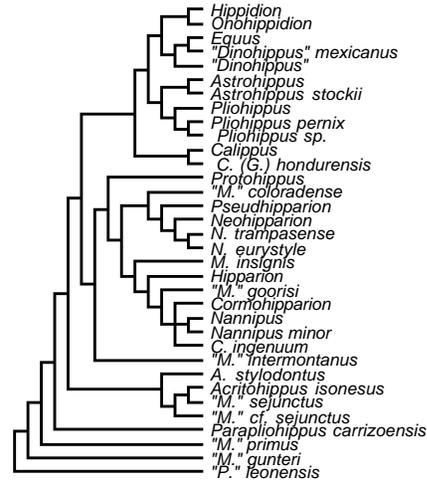


APÉNDICE V
(continuación)

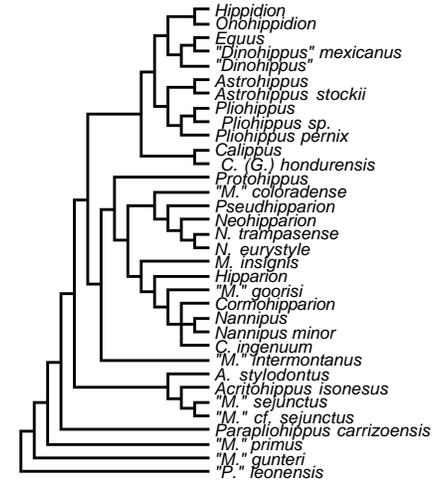
49



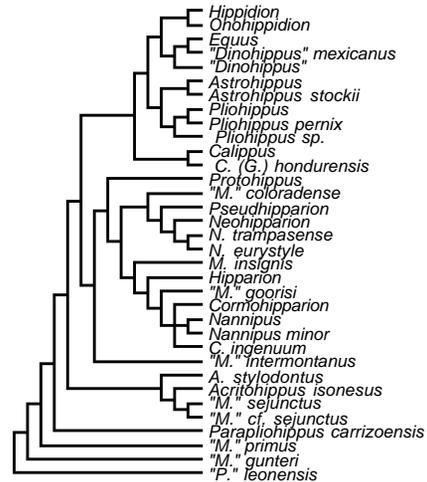
50



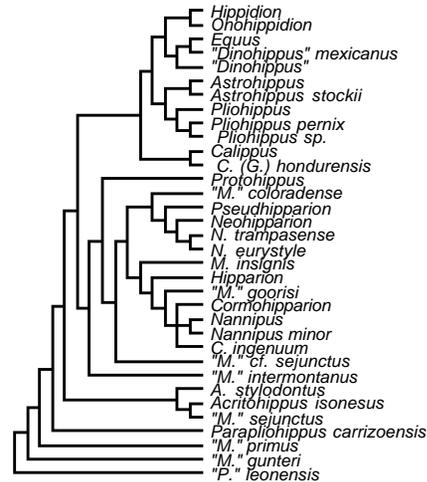
51



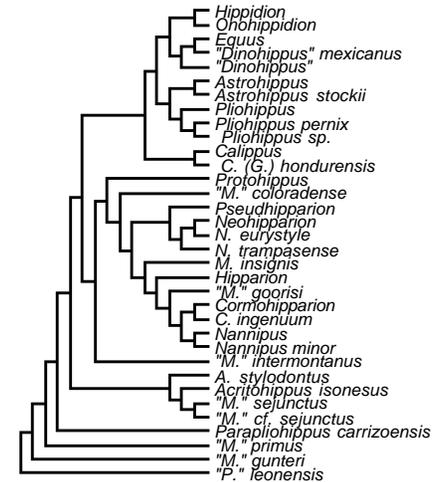
52



53

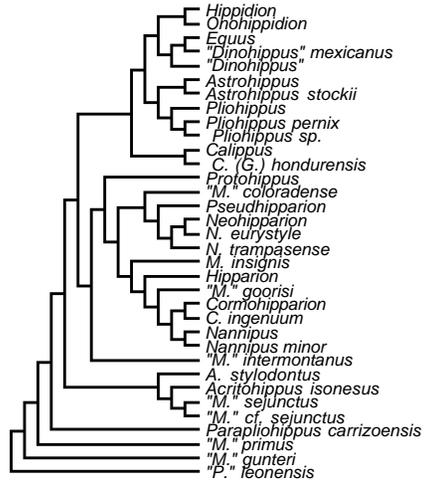


54

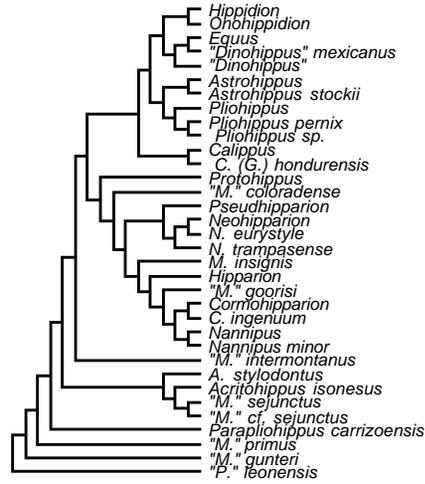


APÉNDICE V
(continuación)

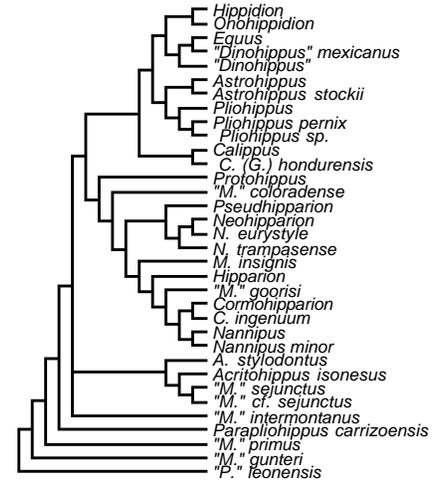
55



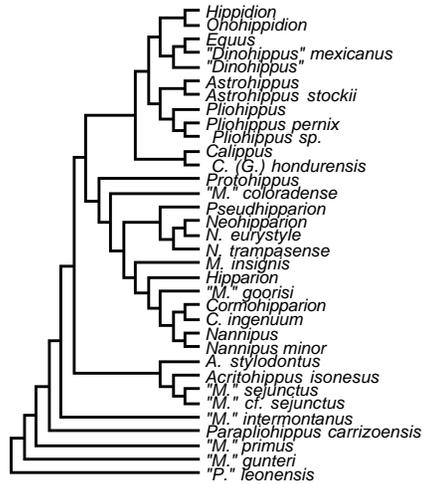
56



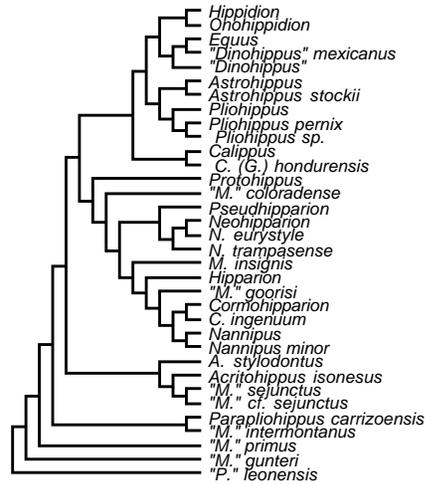
57



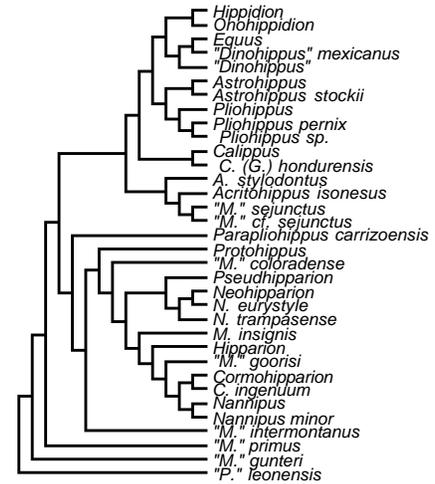
58



59

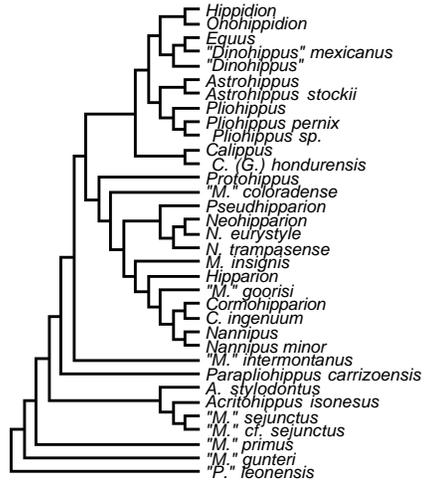


60

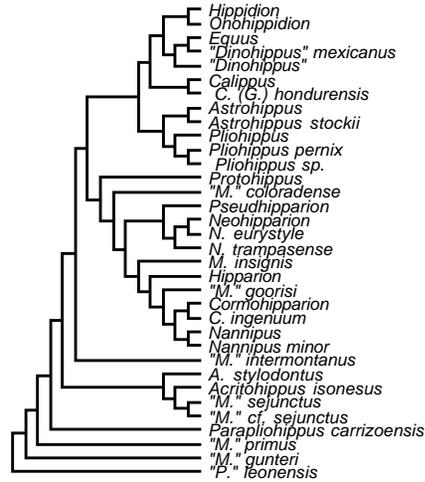


APÉNDICE V
(continuación)

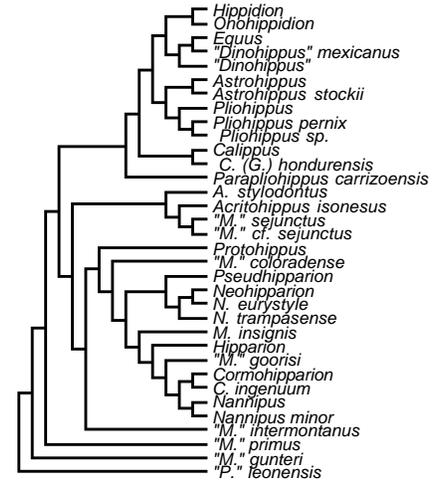
61



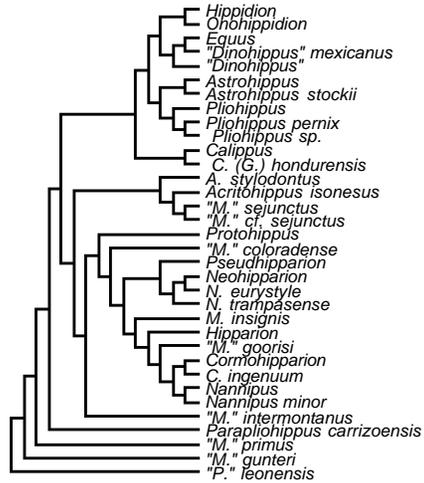
62



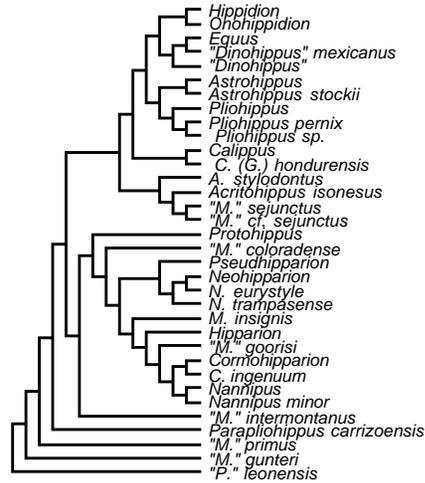
63



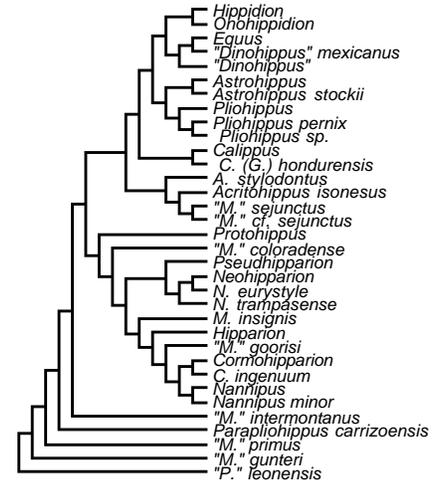
64



65

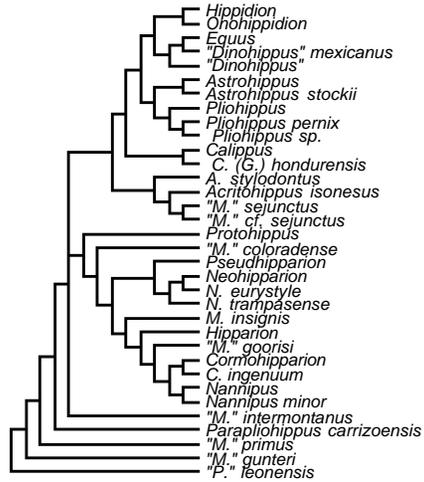


66

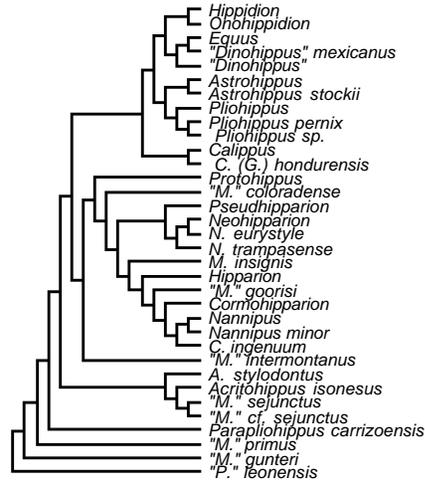


APÉNDICE V
(continuación)

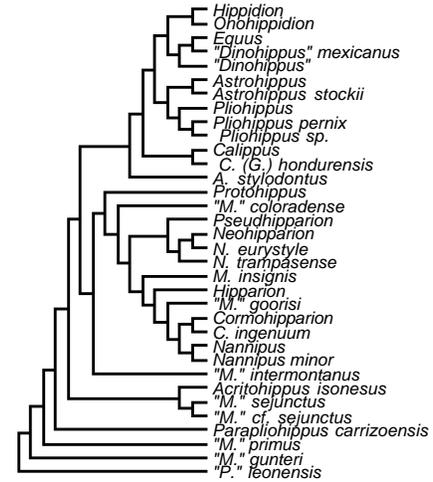
67



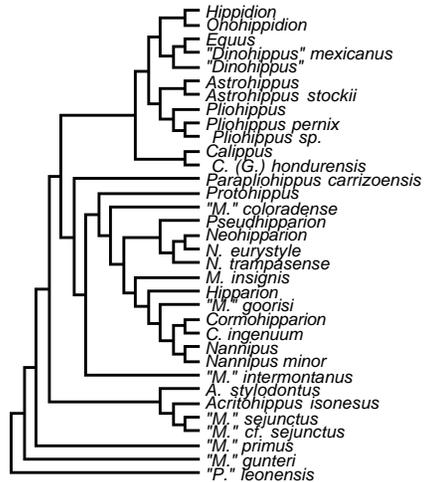
68



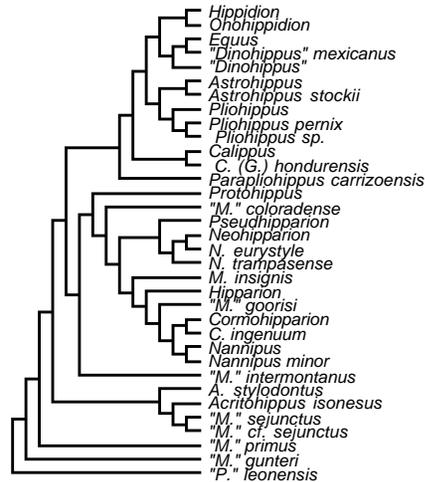
69



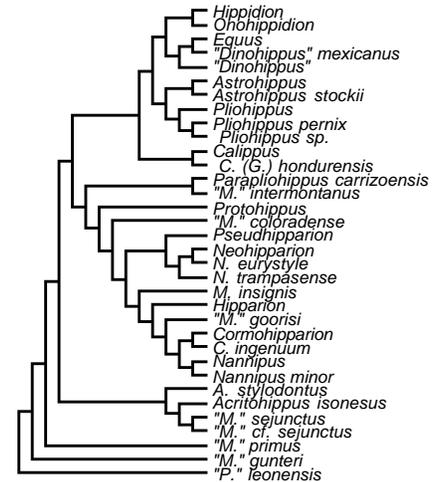
70



71

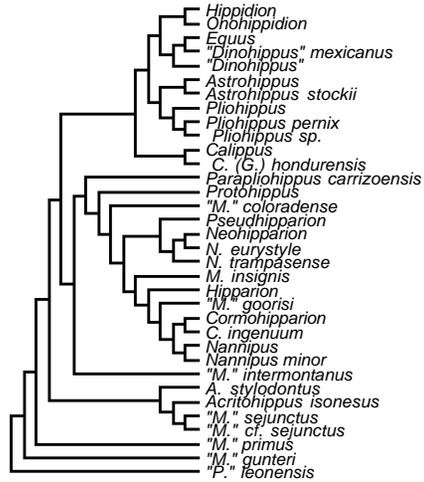


72

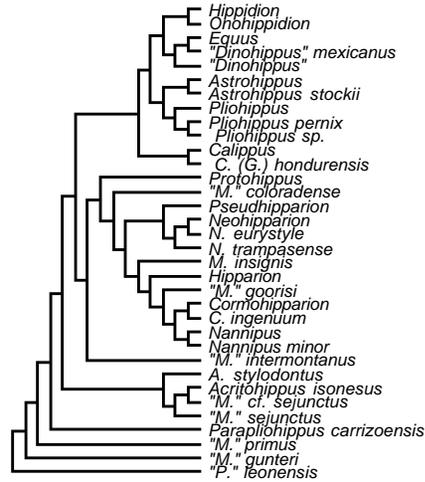


APÉNDICE V
(continuación)

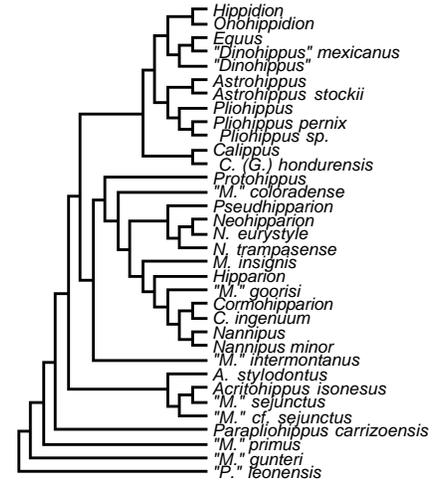
73



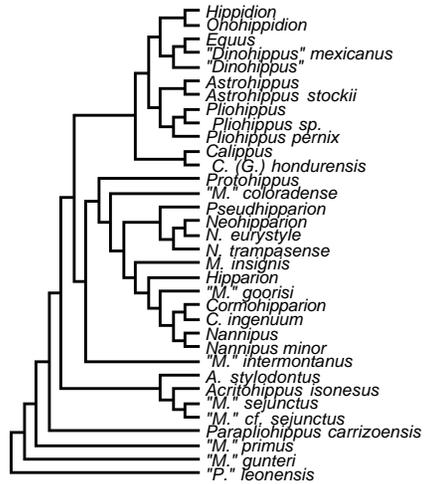
74



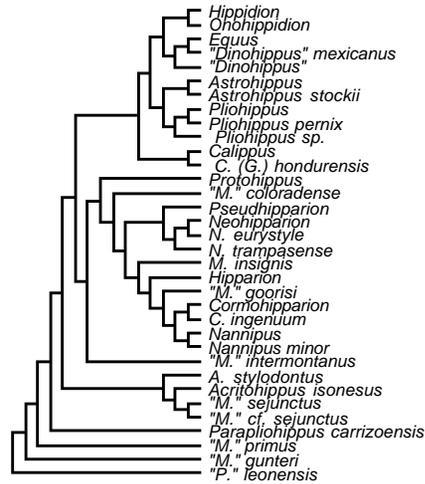
75



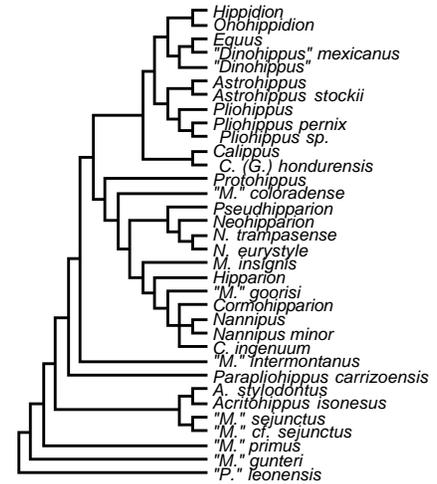
76



77

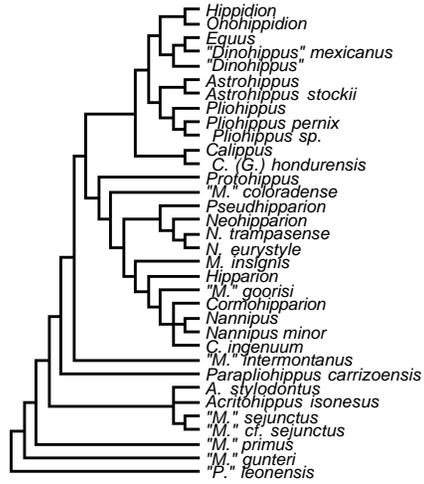


78

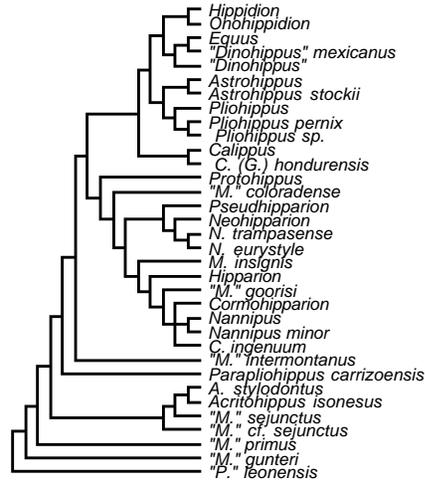


APÉNDICE V
(continuación)

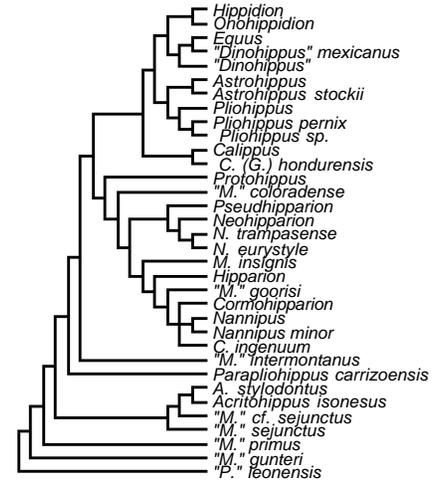
79



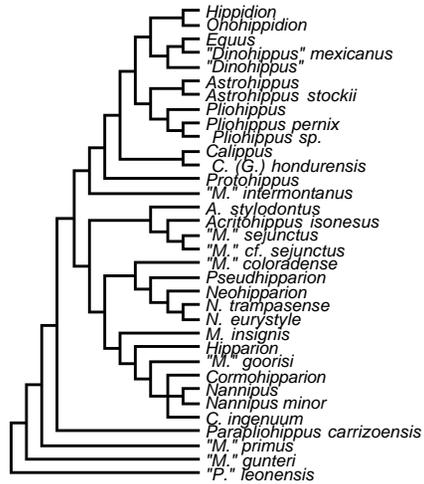
80



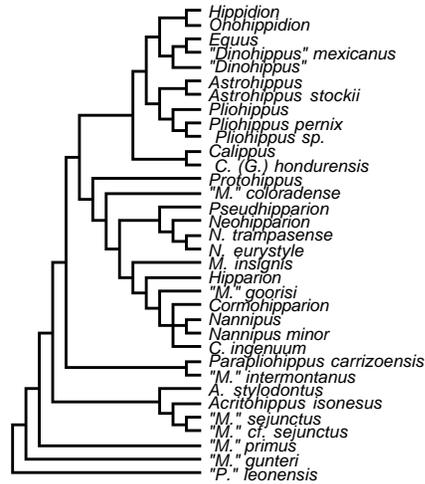
81



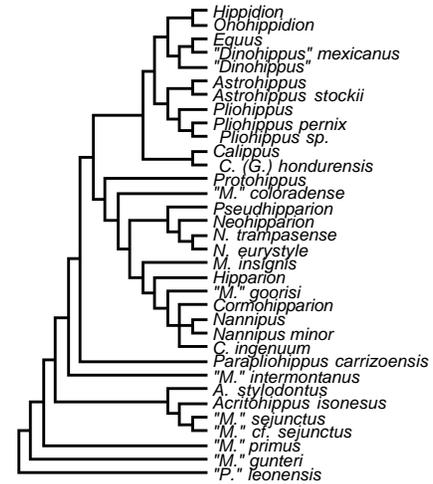
82



83

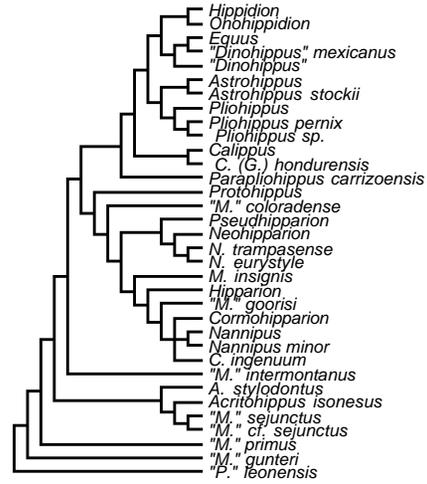


84

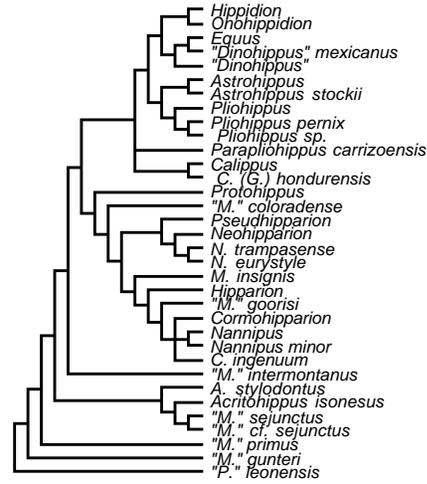


APÉNDICE V
(continuación)

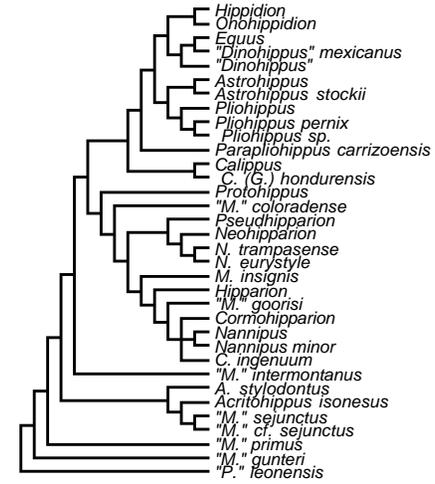
85



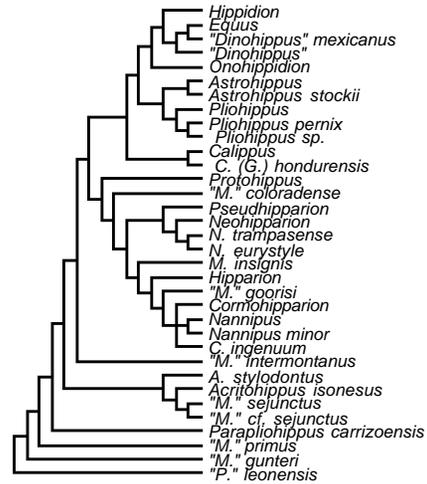
86



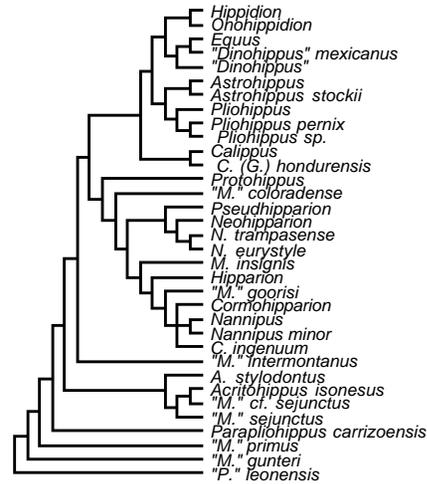
87



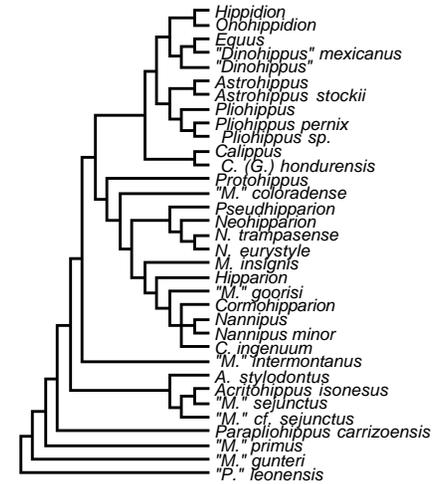
88



89

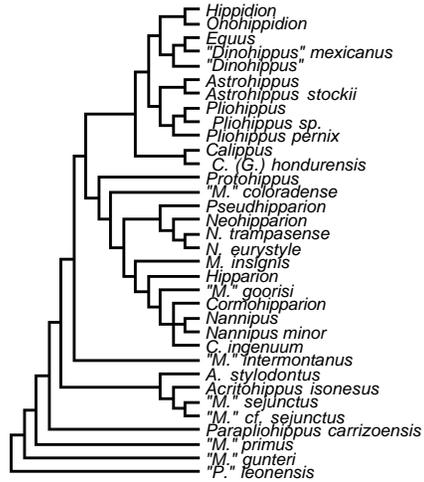


90

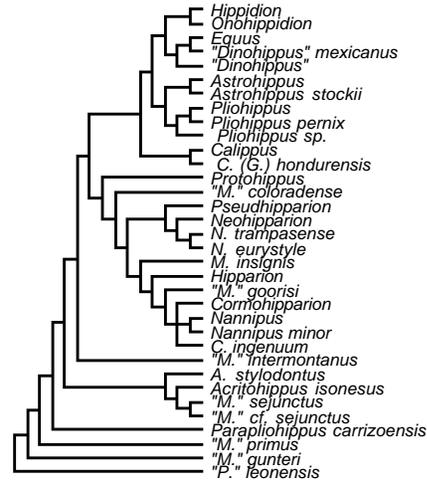


APÉNDICE V
(continuación)

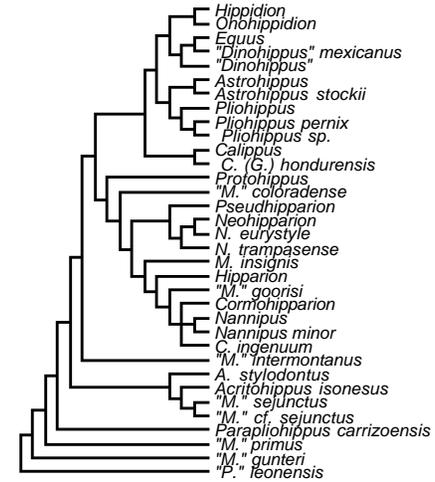
91



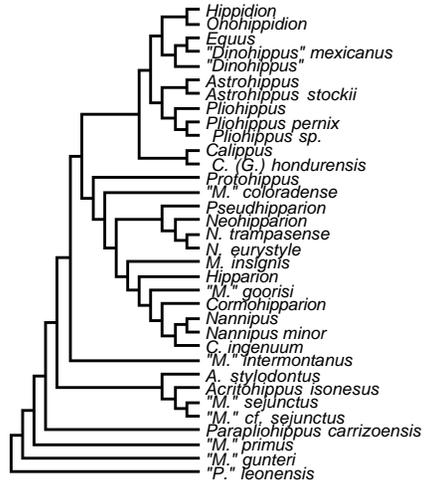
92



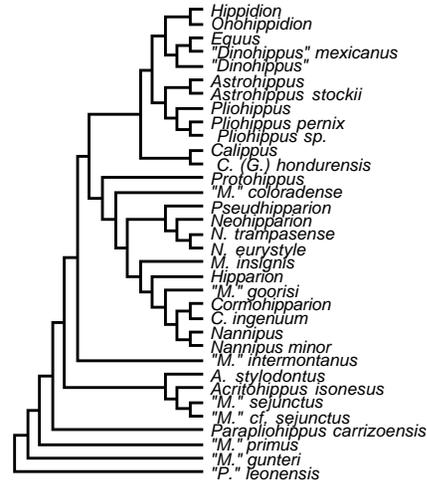
93



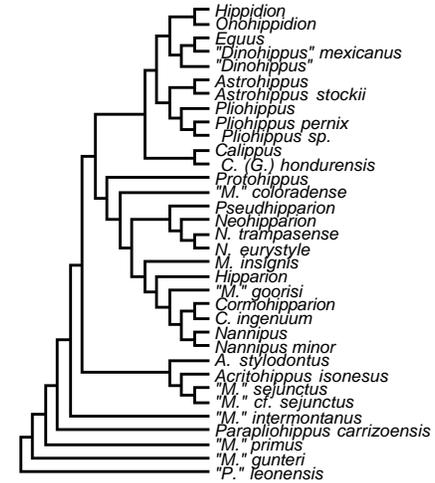
94



95

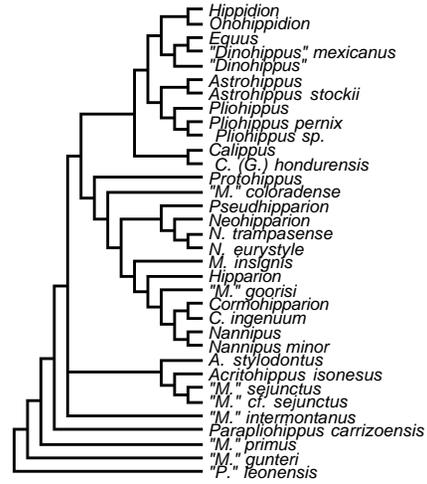


96

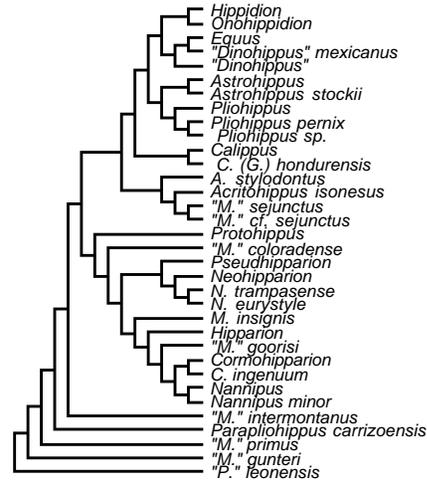


APÉNDICE V
(continuación)

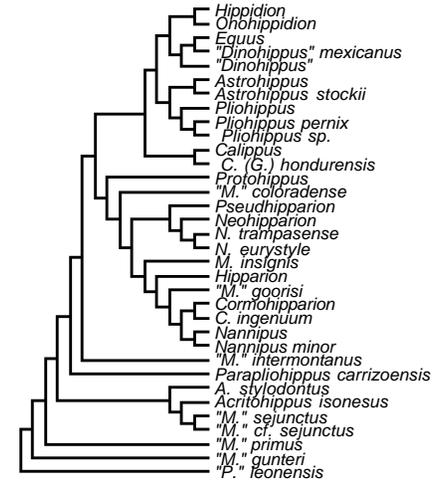
97



98



99



100

