



Hábitos alimentarios del caballo pleistocénico *Equus conversidens* de San Mateo Huexouyucan, Tlaxcala y Villa de Tezontepec, Hidalgo, México

Food habits of pleistocene horse (Equus conversidens) from San Mateo Huexouyucan, Tlaxcala and Villa de Tezontepec, Hidalgo, Mexico

Luis Roberto Bonilla Toscano^{1*} y Jesús Martín Castillo Cerón²

RESUMEN

Se realizó un análisis de las preferencias dietéticas de *Equus conversidens* de San Mateo Huexouyucan, Tlaxcala y Villa de Tezontepec, Hidalgo mediante el método de mesodesgaste y se comparó con los hábitos alimentarios de otras poblaciones pleistocénicas y con especies recientes. Los resultados obtenidos indican que las poblaciones de *E. conversidens* analizadas basaron fundamentalmente su dieta en la ingesta de materia vegetal altamente abrasiva, similar la de los actuales antilopes africano (*Damaliscus lunatus*), por lo que, estos resultados permiten considerar que el hábito alimentario obtenido para ambas poblaciones, sugiere la presencia de zonas de vegetación abierta donde posiblemente predominaban los pastos, lo cual es indicativo de ambientes similares en la región sudoeste del Estado de Tlaxcala y sur del Estado de Hidalgo.

Palabras clave: caballo, dieta, mesodesgaste, Pleistoceno.

ABSTRACT

An analysis of the dietary preferences of *Equus conversidens* from San Mateo Huexouyucan, Tlaxcala and Villa de Tezontepec, Hidalgo was carried out using the mesowear method and was compared with the feeding habits of other Pleistocene populations and with recent species. The results obtained indicate that the *E. conversidens* populations analyzed fundamentally based their diet on the intake of highly abrasive plant matter, similar to that of the current african antelope (*Damaliscus lunatus*), therefore, these results allow us to consider that the feeding habit obtained for both populations, suggests the presence of open vegetation zones in the southwest region of the State of Tlaxcala and the south of the State of Hidalgo.

Key Words: diet, horse, mesowear, Pleistocene.

INTRODUCCIÓN

Los équidos pertenecen al orden Perissodactyla, el cual comprende a todos los mamíferos ungulados con un número impar de dedos (al menos en las extremidades posteriores), cada uno provisto de una pezuña queratinizada o cornificada. La historia del grupo (Figura 1) se remonta al Eoceno (54.8 - 33.7

Relevancia:
Evidencia clave sobre hábitos alimenticios de Equus conversidens de México

¹Coordinación de Investigación, Universidad del Valle de Puebla, Calles

³ Sur 5759, Col. El Cerrito, Puebla México.

²Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.

* Autor de correspondencia: coord.investigacion@uvp.mx

Ma.), época donde florecieron los équidos primitivos en América del Norte y en Europa. Durante el Oligoceno (33.7 - 23.8 Ma.), se observa un aumento en la talla y en la altura de la corona dental, así como un desarrollo importante del tercer dígito y una paralela reducción del primer y último dígito (MacFadden, 1992, Bell *et al.* 2004).

Hace 9 Ma aproximadamente, a partir del Mioceno tardío, la diversidad de géneros fue disminuyendo (Barrón-Ortiz *et al.*, 2019). Durante el Plioceno (5.3 - 1.8 Ma.), la familia de los équidos era uno de los grupos más abundantes, dado que se conocen al menos siete géneros en el subcontinente norteamericano (Hulbert, 1989). Sin embargo, este periodo geológico representa el punto de extinción de la mayoría de la variedad genérica de los caballos (Hulbert, 1989).

Durante el Pleistoceno (2.5 - 0.01 Ma.), el actual género *Equus* se diferencia de *Haringtonhippus*, descrito recientemente para los denominados "New World Stilt-legged" (Barrón-Ortiz *et al.*, 2019; Heintzman *et al.*, 2017) el primero volviéndose en un género ampliamente distribuido en Norteamérica con al menos dos o tres especies simpátricas (Marín-Leyva *et al.*, 2019).

En México se conocen numerosas localidades pleistocénicas en las cuales ha sido posible obtener una abundante muestra de fósiles pertenecientes a équidos (Figura 2). Respecto a la taxonomía del género *Equus* durante el Pleistoceno en México, se considera que existieron cinco especies de caballos: *E. tau* o *E. francisci*, *E. conversidens*, *E. excelsus*, *E. niobrarenensis* y *E. mexicanus* (Bravo-Cuevas *et al.*, 2011). En general, el género *Equus* presenta valores de mesodesgaste que indican dietas de pastoreo, reflejando el efecto de la vegetación disponible en el sitio (Cirilli *et al.*, 2022).

En los últimos años, los métodos más utilizados para proponer los hábitos alimentarios se basan en el estudio de isótopos presentes en el esmalte dental (e.g. MacFadden y Cerling, 1996; Koch *et al.*, 1998; Fenarec, 2003, Pérez-Crespo *et al.*, 2015; Pérez-Crespo *et al.*, 2023), así como el patrón de desgaste de los elementos dentales tanto a nivel microscópico (Teaford, 1988; Martínez *et al.*, 2001; Rivals y Deniaux, 2003; Solounias *et al.*, 2010, Marín-Leyva *et al.*, 2022) como a nivel mesoscópico (e.g. Fortelius y Solounias, 2000; Kaiser y Fortelius, 2003; Franz-Odenal *et al.*, 2003; DeMiguel *et al.*, 2008; DeMiguel *et al.*, 2011 *et al.*, 2011; Marín-Leyva *et al.*, 2016 y Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2019).

El mesodesgaste es un método relativamente sencillo para recabar información sobre los hábitos dietarios (ramoneador, pacedor y mixto) de los mamíferos selenodontos y lofodontos (Bravo-Cuevas *et al.*, 2011). Concluyeron que la población de *E. conversidens* presente en el estado de Hidalgo tuvo una dieta semejante a *Bison bison*, basada principalmente en la ingesta de materiales con un alto contenido de fitolitos, colocando a esta especie como pacedora.

El presente estudio pretende interpretar el hábito alimentario de *Equus conversidens* en dos localidades pleistocénicas mediante el método de mesodesgaste, realizando una comparación con especies actuales, así como con poblaciones de la misma especie de *Equus* del Pleistoceno en México.

ÁREA DE ESTUDIO

San Mateo Huexoyucan, Tlaxcala

Los sedimentos del área de estudio pertenecen al Bloque Tlaxcala, el cual forma parte de la cuenca Puebla-Tlaxcala; este se elevó debido a una falla normal y está conformado por secuencias lacustres del Neógeno que fueron cubiertas por rocas volcánicas de conos monogénicos del Cuaternario (Vilaclara *et al.*, 2009). La parte superior está coronada por una secuencia de paleosuelos de naturaleza volcánica que cubre desde el Pleistoceno medio hasta el Reciente (Sedov *et al.*, 2009).

La comunidad de San Mateo Huexoyucan se ubica dos kilómetros al norte del municipio de Panotla, entre las carreteras federales a Panotla y a San Simeón Xipetzingo (Figura 3). En esta región del estado afloran cuerpos volcánicos y volcanoclásticos del Cenozoico tardío (Plioceno-Pleistoceno) (Servicio Geológico Mexicano, 2008). Los ejemplares de vertebrados fósiles se recuperaron de depósitos sedimentarios innominados del Cuaternario, los cuales consisten en arcilla, limo y arena fina con ceniza volcánica, depositados en un entorno fluvial y con espesores expuestos que no rebasan los 10 m.

En esta localidad se han realizado trabajos con otras especies como *Bison antiquus*, *Camelops hesternus*, *Cuvieronius hyodon*, *Mammuthus* sp., *Equus mexicanus* y *Glyptotherium*, los cuales corresponden a una asociación rancholabreana (Bonilla-Toscano, 2011; Ramírez-Cruz y Montellanos-Ballesteros, 2014; Sánchez-Salinas *et al.*, 2020).

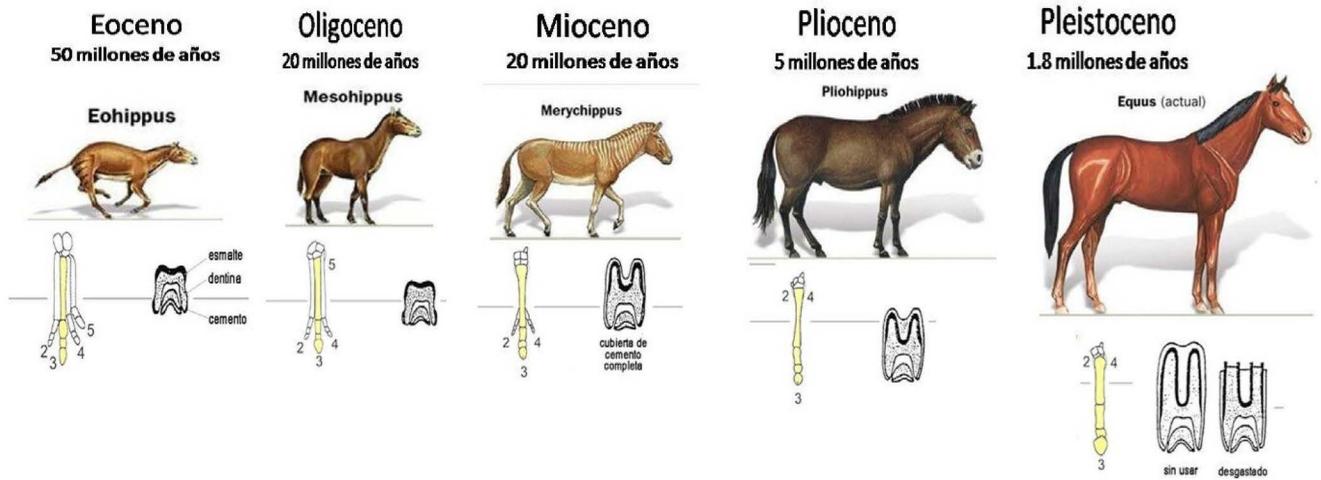


Figura 1. Variaciones morfológicas registradas en los diversos géneros que dieron origen a *Equus*. Se puede observar la reducción de los dígitos en las extremidades, así como el desarrollo de molares con un aumento en la altura de la corona, término conocido como "hipsodondia" (Modificado de INAH, 2024).



Figura 2. Principales Estados en los cuales se ha recuperado material fósil de équidos pleistocénicos de México (Elaborado a partir de Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010).

Villa de Tezontepec, Hidalgo

Geológicamente, la cuenca de México está conformada por una amplia variedad de rocas de origen volcánico, volcanoclástico y clástico con depósitos lacustres, aluviales y piroclásticos (Enciso-De la Vega, 1992). En Villa de Tezontepec se encuentran depósitos detríticos no consolidados, constituidos principalmente por arenas y arcillas sin facies distinguibles en la secuencia. En esta localidad no ha sido posible hallar fósiles índices por lo que es difícil correlacionarla a una formación existente (Zavaleta-Villareal, 2012).

La brecha en la que se encontraron los fósiles se ubica en los 19°55'N y 98°48'O, a 5 Km. al norte de la cabecera municipal de Villa de Tezontepec, Hgo., en la cara sudponiente del cerro conocido como cerro Xoconoxtle o cerro Muerto, donde se realizaron trabajos prospectivos a cargo de personal del INAH-Hidalgo y de alumnos e investigadores del Museo de Paleontología de la UAEH (Zavaleta-Villareal, 2012; Figura 3).

MÉTODOS

Obtención de las muestras

San Mateo Huexoyucan

Parte del material considerado en la presente investigación (Figura 4) fue obtenido durante las prospecciones en la localidad realizadas durante el año 2010 (Bonilla-Toscano, 2011), y reportadas posteriormente por Bonilla-Toscano *et al.* (2011; 2013). Actualmente, dicho material forma parte de la colección del Laboratorio de Paleontología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP), reconocida por el acrónimo BUAPALZ; el resto de los ejemplares proviene de la colección del Laboratorio de Paleontología de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala (FESIZT), los cuales están registrados bajo el acrónimo IZT (Cuadro 1).

Villa de Tezontepec

Los ejemplares de estudio (Figura 5) se colectaron en varias salidas a la localidad realizadas durante el 2009 por parte de alumnos y personal del Laboratorio y Museo de Paleontología de la UAEH; posteriormente, el material fue estudiado y reportado por Zavaleta-Villareal (2012). Actualmente, los fósiles se encuentran resguardados dentro de la colección paleontológica del Museo de Paleontología de la UAEH, identificados con el acrónimo UAEHMP (Cuadro 2).

Revisión de las muestras

El Mesodesgaste es la técnica de inferencia diéptica propuesta por primera vez por Fortelius y Solounias (2000), y considerada como un método que permite la categorización del desgaste dental mediante la evaluación del relieve oclusal (RO) y la morfología de los ápices de las cúspides (FC), las cuales vienen determinadas por el desgaste que sufren los molares debido al contacto diente/diente (atricción) y diente/alimento (abrasión) (Figura 6).

Posteriormente, el método fue ampliado a los équidos por Kaiser y Solounias (2003), para incluir las últimas cuatro posiciones dentales superiores: P4-M3 y, debido a que en ocasiones los elementos dentales superiores no son tan abundantes, el método fue ampliado para evaluar las últimas cuatro posiciones dentales, tanto superiores como inferiores.

De esta manera, las variables empleadas en el método del mesodesgaste son el desarrollo de altura de las cúspides considerado como alto o bajo y la forma de las mismas, que puede ser redonda, roma o afilada (Fortelius y Solounias, 2000). Para el estudio se descartaron tanto los molares con un estado de desgaste avanzado como los no desgastados. Como resultado, para la exploración del mesodesgaste solo se consideraron elementos con una condición que va de moderada a ligeramente desgastada.

Para la evaluación de los ejemplares fueron consideradas ambas cúspides de las últimas cuatro posiciones dentales, tanto superiores como inferiores; es decir, a cada una de las cúspides se le determinó su altura con respecto al valle (alto o bajo) y la forma que ésta presenta (afilada, redondeada o roma). Cabe señalar que la evaluación de las cúspides fue realizada por más de una persona, de forma directa, a simple vista y con ayuda de fotografías (Figura 7).

Análisis estadísticos

Mihlbachler *et al.* (2011) proponen un método basado en la evaluación e incorporación, tanto en la forma de la cúspide como en la altura del relieve; sin embargo, por el tipo de muestra y la conservación de los molares analizados, se determinó utilizar la clasificación propuesta por Kaiser *et al.* (2009), la cual abarca un rango de valores que van de cero (menos desgastado) a cuatro (más desgastado), dependiendo de la combinación y la evaluación que se evaluó del

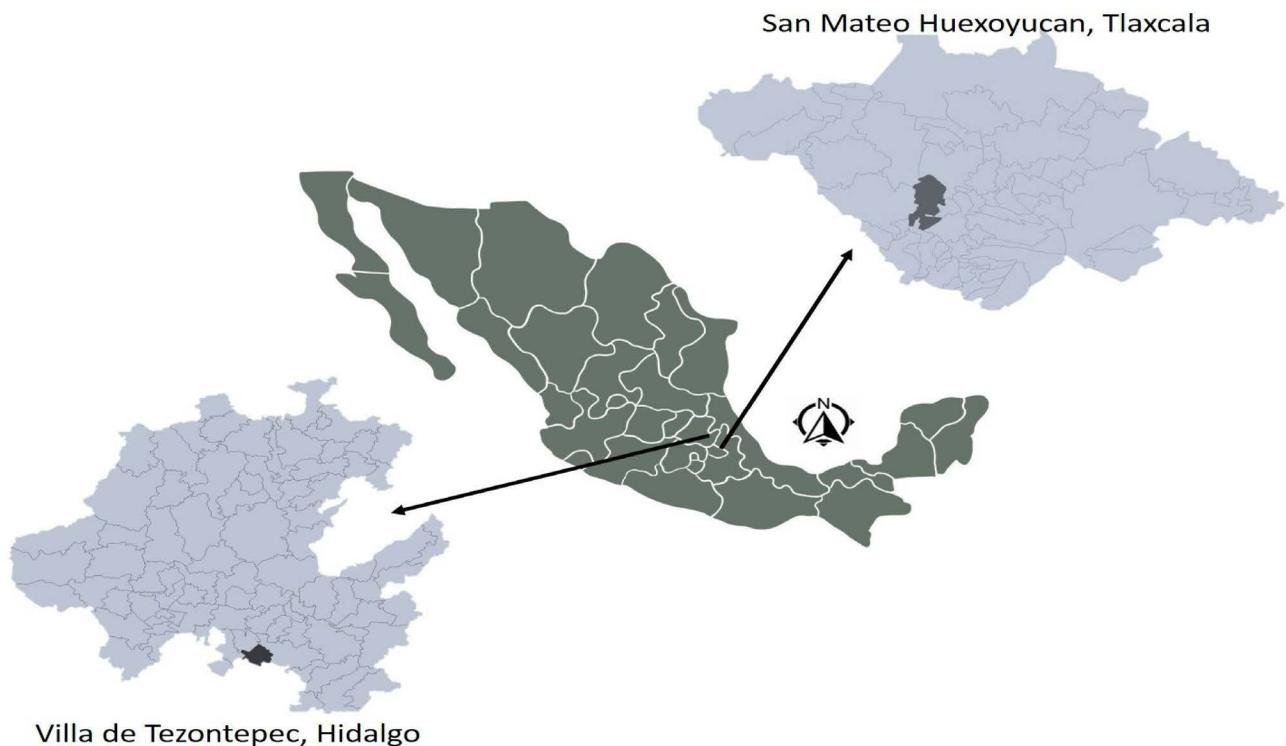


Figura 3. Ubicación del estado de Tlaxcala e Hidalgo, ubicación del municipio de Panotla (San Mateo Huexoyucan), Villa de Tezontepec y la columna estratigráfica del sitio (San Mateo Huexoyucan tomada de Sánchez-Salinas, 2020).



Figura 4. Elementos dentales considerados para la evaluación del mesodesgaste para la muestra correspondiente a San Mateo Huexoyucan, Tlax. En la parte de arriba se agrupa la dentadura inferior dejando a los elementos superiores en la parte inferior. Barra de escala= 2cm (Foto: Luis Bonilla).

Cuadro 1. Datos de los elementos dentales de San Mateo Huexoyucan Tlaxcala. Datos de los elementos dentales de San Mateo Huexoyucan Tlaxcala : IZT= Iztacala, BUAPALZ= Colección de paleontología de la BUAP, m= molar inferior, M= molar superior: i= izquierda, d= derecha.

Inferiores		Superiores	
Clave	Posición	Clave	Posición
① IZT8	m2d	① BUAPALZ1121	M1i
② BUAPALZ1015	m2d	② BUAPALZ1119	M1i
③ BUAPALZ1009	m2d	③ BUAPALZ1117	M2i
④ BUAPALZ982	m2i	④ IZT10b	M2i
⑤ BUAPALZ976	m3d	⑤ IZT3	M2i
		⑥ IZT10d	M3i

Cuadro 2. Datos de los elementos dentales de Villa de Tezontepec. Datos de los elementos dentales de Villa de Tezontepec: C.A= Cúspide anterior, C.P= Cúspide posterior, R.O= Relieve oclusal, UAHMP= Museo de Paleontología de la UAEH, m= molar inferior, M= molar superior: i= izquierda, d= derecha, Ro= romo, r= redondo, A= alto, B= bajo.

Inferiores					
Clave	Posición	C.A	R.O	C.P	R.O
① UAHMP3301	m2i	ro	B	r	B
② UAHMP3328	m2d	r	B	r	B
③ UAHMP3268	m2d	r	B	r	A
④ UAHMP3308	m2d	r	B	r	B
⑤ UAHMP3285	m2d	r	A	r	A
⑥ UAHMP3292	m2d	Ro	B	x	B
⑦ UAHMP3256	m2i	r	B	r	B
⑧ UAHMP3269	p4i	r	B	r	B
⑨ UAHMP3326	m2i	r	A	r	A
⑩ UAHMP3324	m2i	Ro	B	r	B

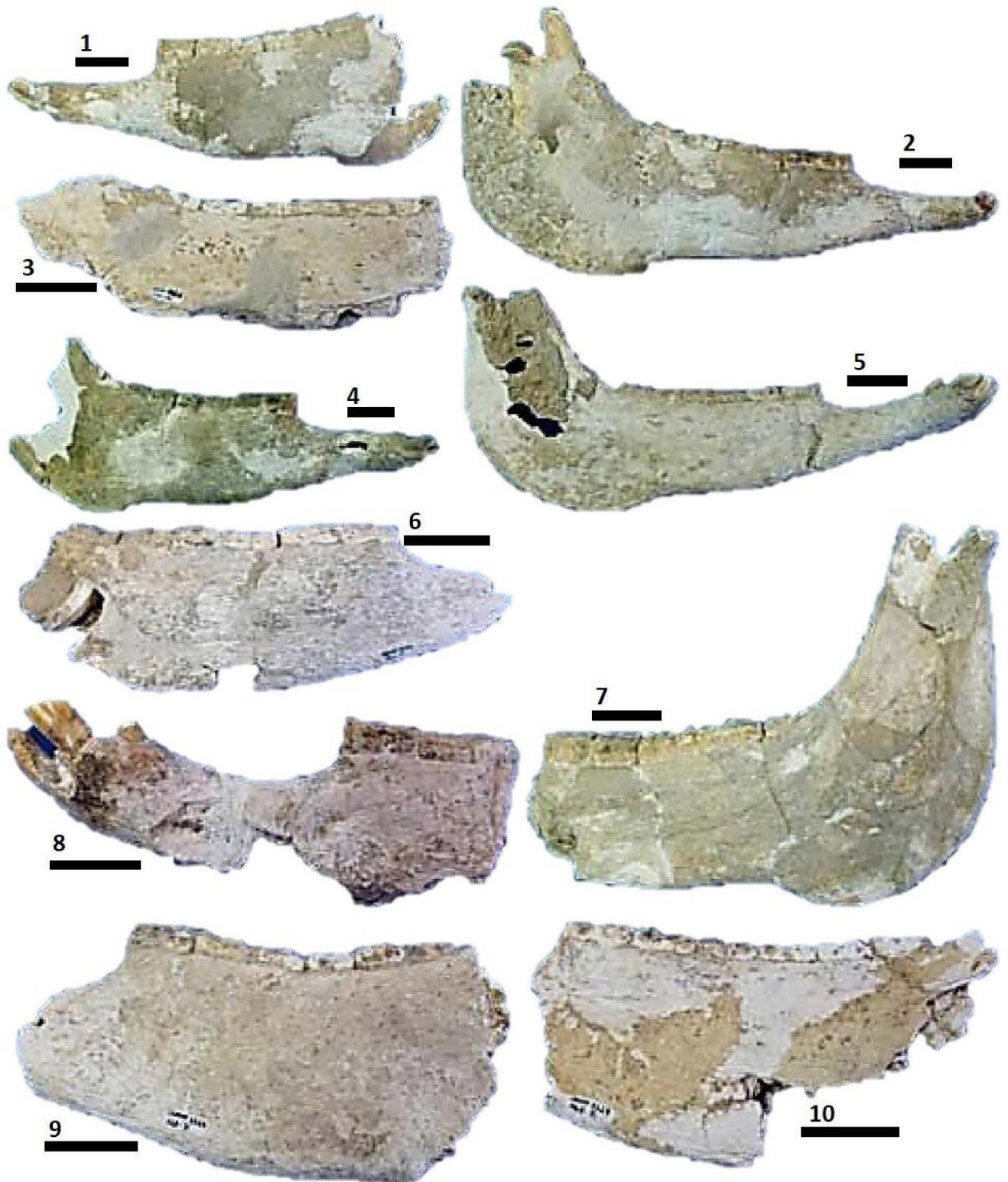


Figura 5. Elementos dentales considerados para la evaluación del mesodesgaste correspondiente a Villa de Tezontepc, Hidalgo. Barra de escala = 5cm (Foto: Luis Bonilla).

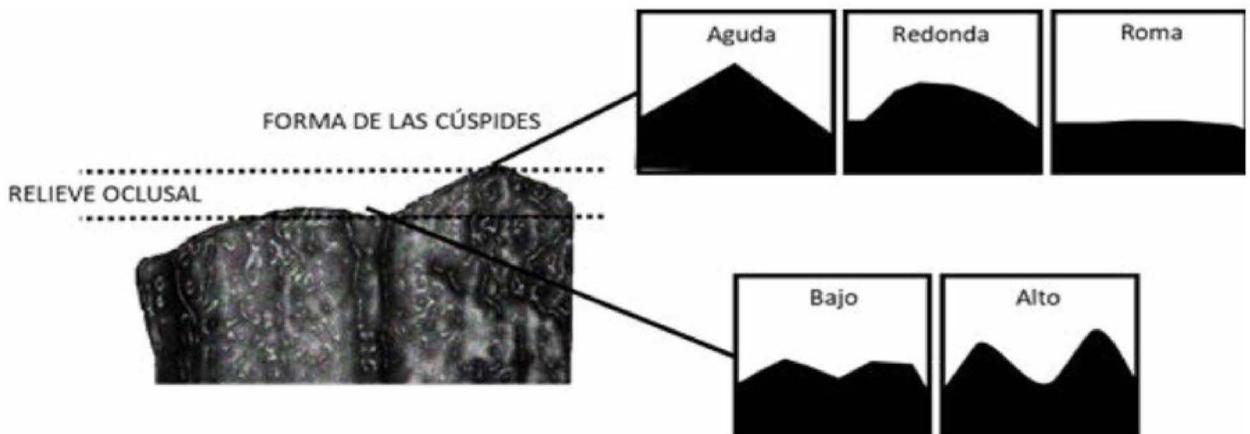


Figura 6. Variables consideradas para la evaluación del mesodesgaste. Altura del relieve oclusal que puede ser alto o bajo y la forma de la cúspide que pueden presentar una forma aguzada (A), redondeada (R) o roma (Ro) (modificado de Kaiser y Fortelius, 2003).

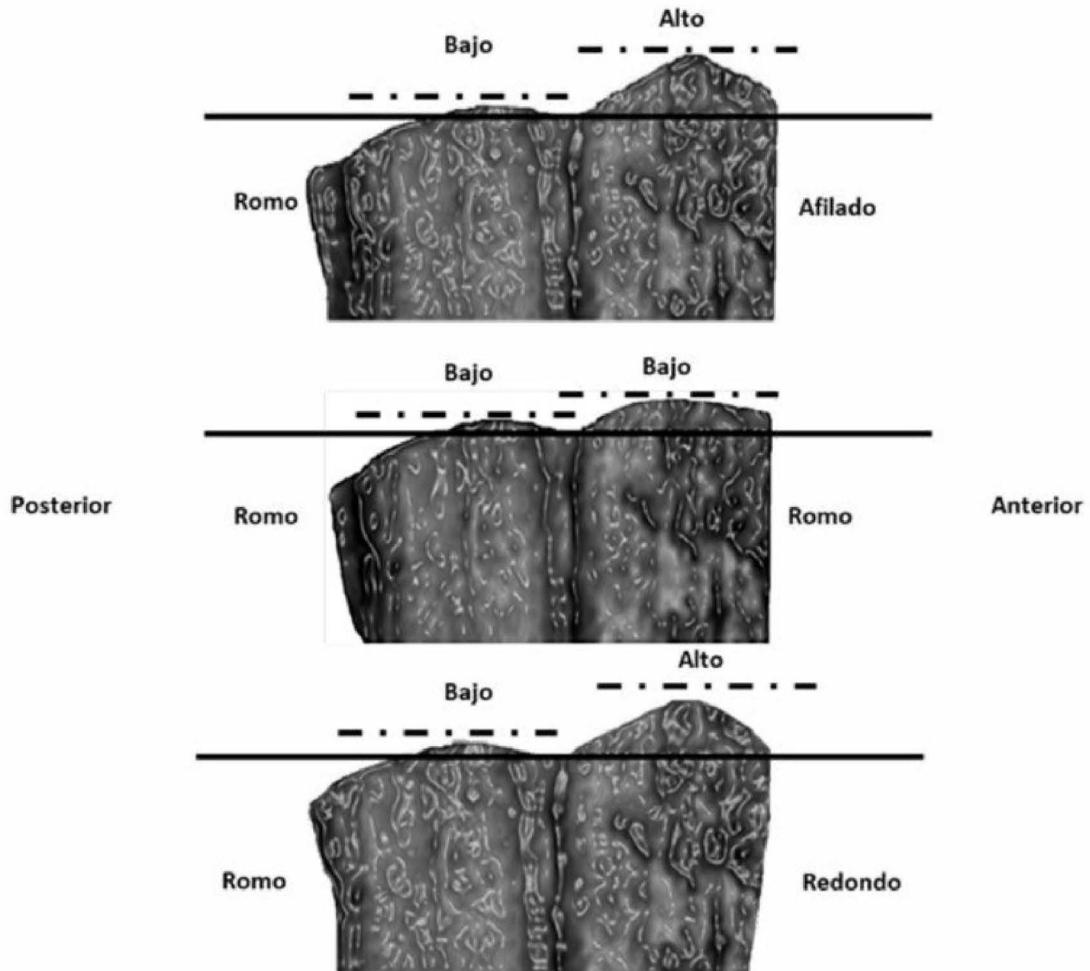


Figura 7. Ejemplo de la evaluación del ambas cúspides y la combinación que puede encontrarse en un elemento dental entre la altura del relieve oclusal y la forma de las cúspides.

R.O. relieve oclusal (R.O.) y la forma que presenta la cúspide (Cusp) (Cuadro 3).

Para establecer el grado de similitud del mesodesgaste entre las poblaciones de équidos consideradas en este estudio, se compararon con las 64 especies actuales utilizadas por Fortelius y Solounias (2000), así como los resultados obtenidos por Bravo-Cuevas *et al.* (2011); Marín-Leyva *et al.* (2016); y Jiménez-Hidalgo *et al.* (2019), para posteriormente realizar un conjunto de análisis estadísticos.

El primero consistió en un análisis de clúster (en base al método de agrupación de Ward, y escala geométrica), el cual es una técnica multivariante que permite clasificar una muestra en un número determinado de grupos basados en similitudes y disimilitudes. Para fines comparativos, esta prueba se basó en el análisis del porcentaje del relieve oclusal alto, y los porcentajes de las cúspides con forma afilada y roma (Kaiser y Fortelius, 2003), de los valores originales de las 64 especies actuales determinadas como muestra comparativa y las poblaciones de équidos bajo estudio. Los resultados obtenidos permitieron asignar a las especies dentro de alguna de las categorías alimentarias (hábitos pasadores, ramoneadores o mixtos).

Por otra parte, se realizaron análisis discriminantes que tienen como finalidad el analizar si existen diferencias significativas entre grupos de objetos respecto a un conjunto de variables medidas sobre los mismos valores para, en caso de que existan diferencias, explicar en qué sentido se dan

y facilitar procedimientos de clasificación sistemática de las nuevas observaciones en uno de los grupos analizados (De la Fuente, 2011).

En esta prueba se consideraron los mismos valores de las 64 especies antes seleccionadas, categorizadas previamente por Fortelius y Solounias (2000). Posteriormente, se realizó una gráfica en la que se observa la relación que existe entre el coeficiente de mesodesgaste de la muestra comparativa y las poblaciones fósiles bajo estudio (Figura 8), con las tres categorías dietarias (pacedor, mixto y ramoneador).

Por último, para comprobar si existe alguna diferencia estadísticamente significativa de los valores de mesodesgaste de ambas muestras fósiles, se realizó una prueba Kruskal-Wallis, la cual es un método no paramétrico que nos permite conocer si un grupo de datos tiene el mismo origen o no. Para la realización de estos análisis y procesamiento de datos fueron utilizados los Software estadísticos Past 2.17 y JMP6, además del paquete Microsoft Excel 2019.

RESULTADOS

Dentro de la muestra utilizada para el análisis de mesodesgaste correspondiente a la localidad de Huexoyucan, el 86% de los ejemplares presenta un relieve oclusal bajo y el 82% de las cúspides redondeadas. Por su parte, en los molares de Villa de Tezontepec domina con un 75% el relieve oclusal bajo y las cúspides redondeadas, las cuales

Cuadro 3. Combinaciones consideradas para el cálculo del coeficiente de mesodesgaste de las muestras consideradas en este estudio, así como de las 64 especies actuales utilizadas por Fortelius y Solounias (2000). R.O.= relieve oclusal, Cusp= Forma que presenta la cúspide.

Valor	Combinación R.O./Cusp.
0	alto/afilado
1	alto/redondo
2	bajo/afilado
3	bajo/redondo
4	bajo/romo

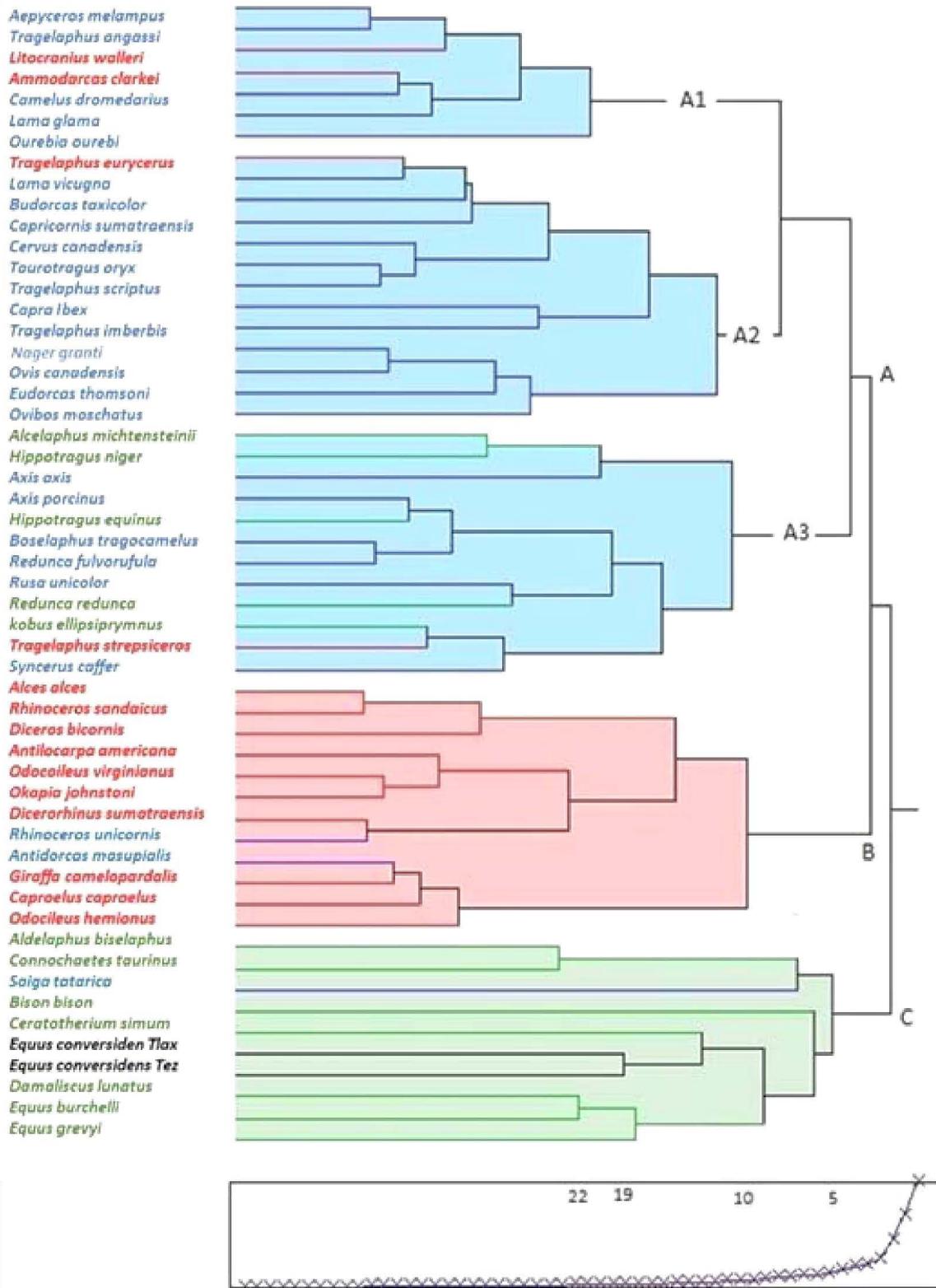


Figura 8. Diagrama jerárquico de clúster basado en los porcentajes de las variables relieve oclusal alto y las cúspides afiladas y romas de la muestra comparativa, así como los valores de *E. conversidens* provenientes de las localidades en estudio. Los nombres de las especies están resaltados en diferentes colores: Verde las especies con hábitos pacedores; azul las especies con hábitos mixtos y por último en rojo las especies ramoneadoras.

constituyen el 89%. Cabe señalar que dentro de la muestra evaluada no se encontraron cúspides afiladas (Cuadro 4).

El diagrama de clúster generado a partir de los valores de mesodesgaste de las especies previamente seleccionadas (Cuadro 4), así como la muestra de *E. conversidens* del Pleistoceno de Huexoyucan y Tezontepec, muestra tres grandes grupos (Figura 8).

El primer grupo principal (señalado con la letra A) está subdividido en tres subclusters (A1, A2 y A3, sombreados en azul) y agrupa primordialmente a las especies con hábitos alimentarios mixtos, además de especies con una tendencia a otro tipo de dieta como *Litocranius walleri*, *Amodorcas clarkei*, *Boocerus eurycerus* y *Tragelaphus strepsiceros* los cuales presentan una tendencia al ramoneo incluyendo hojas, semillas, granos, brotes, hierbas y flores (Payne, 2003; Derrig, 2003; Newell, 1999), así mismo se agrupan *Alcelaphus lichtensteinii*, *Hipotragus niger*, *Hipotragus equinus*, *Redunca redunca* y *Kobus ellipsiprymnus* las cuales tienden a una dieta más abrasiva basada en varias especies de pastos aun que llegan a alimentarse de follaje y frutos en temporadas de escasas de forraje (Rönning, 2002; Newell, 1999).

Por otro lado, el segundo grupo principal (señalado con la letra B, sombreado en rojo) concentra a la mayoría de las especies que presentan de manera general hábitos ramoneadores como *Alces alces* y *Giraffa camelopardalis*, las cuales basan su dieta en el consumo de una amplia variedad de hojas y arbustos (De Bord, 2009), además de *Rhinocerus unicornis* y *Antidorcas marsupialis* con hábitos mixtos, variando su tipo de alimentación según la temporada, llegando a incluir hierba, pastos, fruta, hojas, ramas, plantas acuáticas y líquenes (Barnard, 1999; Fahey, 1999).

El último de los grupos principales (señalado con la letra c, sombreado en verde) agrupa a las especies que basan la mayor parte de su dieta en la ingesta de material altamente abrasivo como los pastos, lo cual es característico en *Bison bison*, *Equus burchelli*, *Equus grevyi* y *Ceratotherium simum* (Grubb, 1981; Ellis, 1999; Hollingshead, 2010; Newell y Sorin, 2003).

Las muestras de *E. conversidens* que se evaluaron en este estudio caen en este último grupo, uniéndose directamente con el rinoceronte blanco (*Ceratotherium simum*), el cual basa su dieta principalmente en el consumo de hierbas altas y pastos (Johnson, 2009).

La figura 9 muestra una gráfica del coeficiente de mesodesgaste contra las categorías dietarias de las especies con hábitos alimentarios conocidos antes seleccionadas, para lo que se presentan dos clasificaciones: la conservadora, en la que los casos dudosos se manejan como especies mixtas, y la clasificación radical, en la que las mismas especies se tratan como datos extremos (Fortelius y Solounias, 2000). Se puede observar que, con base en la configuración del mesodesgaste de las muestras de *E. conversidens* evaluadas, ambas poblaciones se agrupan nuevamente con las especies que presentan hábitos pacedores, principalmente cerca de *Damaliscus lunatus*.

Cabe señalar que en este gráfico se pueden observar las similitudes de organismos asignados a una categoría dietaria con los pertenecientes a otra categoría (radical). Estas probabilidades se observan mejor en la sección de anexos (C y D); sin embargo, es de resaltar la distancia que tienen las poblaciones implicadas en este estudio con los ramoneadores o mixtos, lo cual nos refleja la alta probabilidad de que ambas poblaciones hayan tenido hábitos pacedores. Por último, los porcenta-

Cuadro 4. Valores de las variables de mesodesgaste para la muestra estudiada de las dos localidades mostrando los conteos absolutos y el porcentaje de las frecuencias. N= número de molares; n*= número de cúspides; A= relieve oclusal alto; B= relieve oclusal bajo; C.A= cúspide aguzada, C.R= cúspide redonda; C.Ro= cúspide roma; %C.A= porcentaje de cúspides aguzadas; %C.R= porcentaje de cúspides redondas y %C.Ro= porcentaje de cúspides romas.

<i>E. conversidens</i>	N	n*	A	B	C.A	C.R	C.Ro	%A	%B	%C.A	%C.R	%C.Ro
Huexoyucan	11	17	3	19	2	14	1	14	86	12	82	6
V. de Tezontepec	11	18	5	15	0	16	2	25	75	0	89	11

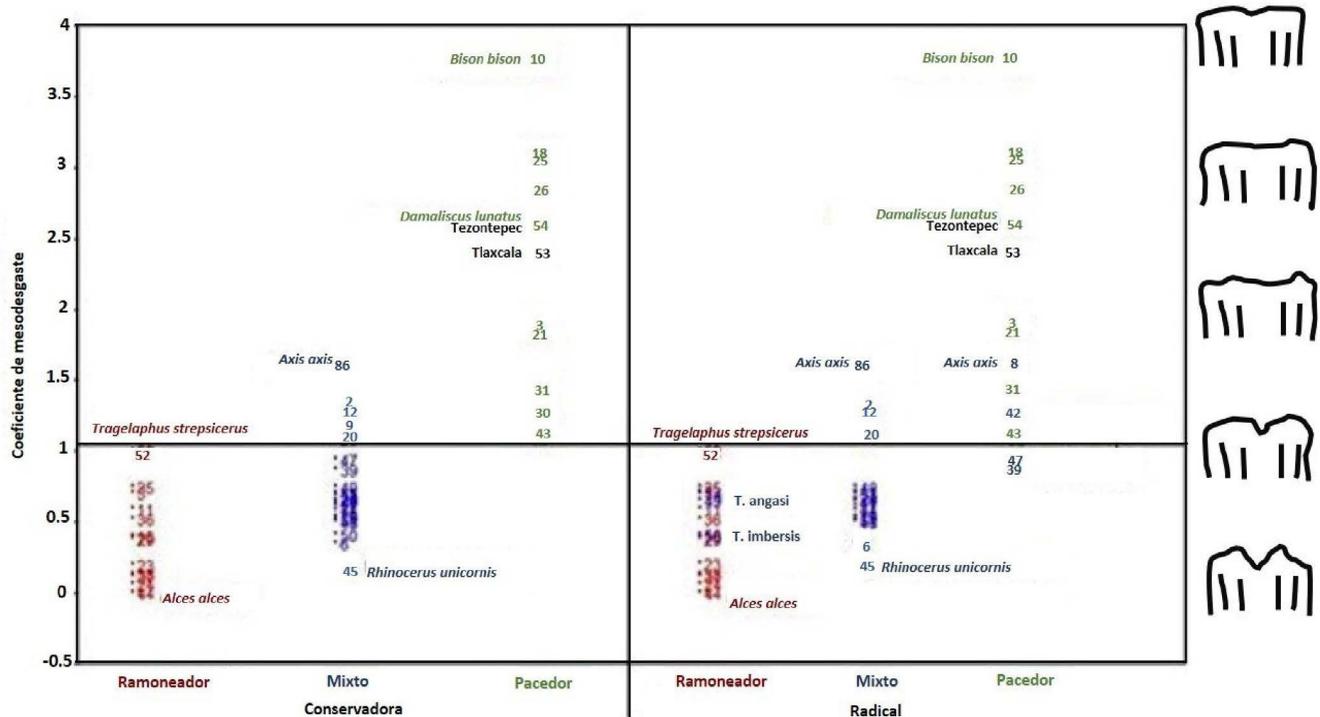


Figura 9. Gráfica que muestra las tres categorías dietarias y las dos clasificaciones, la conservadora (Izquierda) y la radical (derecha), propuestas por Fortelius y Solounias (2000), además del valor de coeficiente de mesodesgaste de cada especie. Se puede observar que los organismos con hábitos pacedores (verde), presentan un mayor grado de desgaste en los molares, sobre todo las especies *Bison bison* (Bb). *Damaliscus lunatus* (Dl), relacionada cercanamente con las poblaciones de *E. conversidens* de Tlaxcala y de Tezontepec. Se puede observar que en la clasificación radical (derecha) hay especies que presentan un hábito dietario determinado y se agrupan dentro de otra categorización, sobre todo especies con hábitos mixtos como *Redunca redunca*, *Axis porcinus*, *Syncerus caffer*, *Ourebia oureibi*, *T. angasi* y *T. imberbis*.

jes del mesodesgaste de la población de Huexoyucan y Tezontepec no mostraron una diferencia significativa entre ellos, obteniendo una $P > 0.05$.

Al evaluar el relieve oclusal alto, así como las cúspides que presentan forma redondeada y forma roma utilizando dos clasificaciones dietarias (conservadora y radical) mediante un análisis discriminante (Figura 10), se distinguen las diferencias entre los tres grupos tradicionalmente considerados (ramoneadores, mixtos y pacedores), incluyendo la población de *Equus conversidens* de Hidalgo (Bravo-Cuevas *et al.*, 2011), donde se observa su cercanía con *Bison bison*.

DISCUSIÓN

El análisis de clúster agrupa a las poblaciones de *Equus conversidens* de San Mateo Huexoyucan, Tlaxcala y Villa de Tezontepec, Hidalgo, dentro del conjunto de especies que presentan, de manera fundamental, hábitos pacedores. Ambas poblaciones de équidos se agrupan cercanamente con el rinoceronte blanco (*Cerathotherium simum*) y a su

vez, con el antílope tsessebe común (*Damaliscus lunatus*).

Cabe señalar aquí que, debido a la actual distribución del rinoceronte y el tsessebe, el cual la mayor parte del tiempo habita pastizales y laderas de inundación, pueden incluir en su dieta vegetales menos abrasivos como pastos suculentos, lo cual les permite pasar largas temporadas sin consumir agua directamente (Emslie, 2012; Estes, 1991; Johnson, 2009).

Respecto a la similitud entre las poblaciones estudiadas, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas ($P=0.0929$), sin embargo, dentro de la muestra correspondiente a Villas de Tezontepec no se detectaron cúspides afiladas lo cual sugiere un desgaste mayor por varios posibles factores como podría ser una ingesta de materia vegetal más abrasiva o acompañada de más polvo o tierra; que el ambiente que se presentaba en lo que en la actualidad corresponde a la región de Tezontepec fuera más seca y cálida, provocando que la vegetación fuera más abrasiva; así

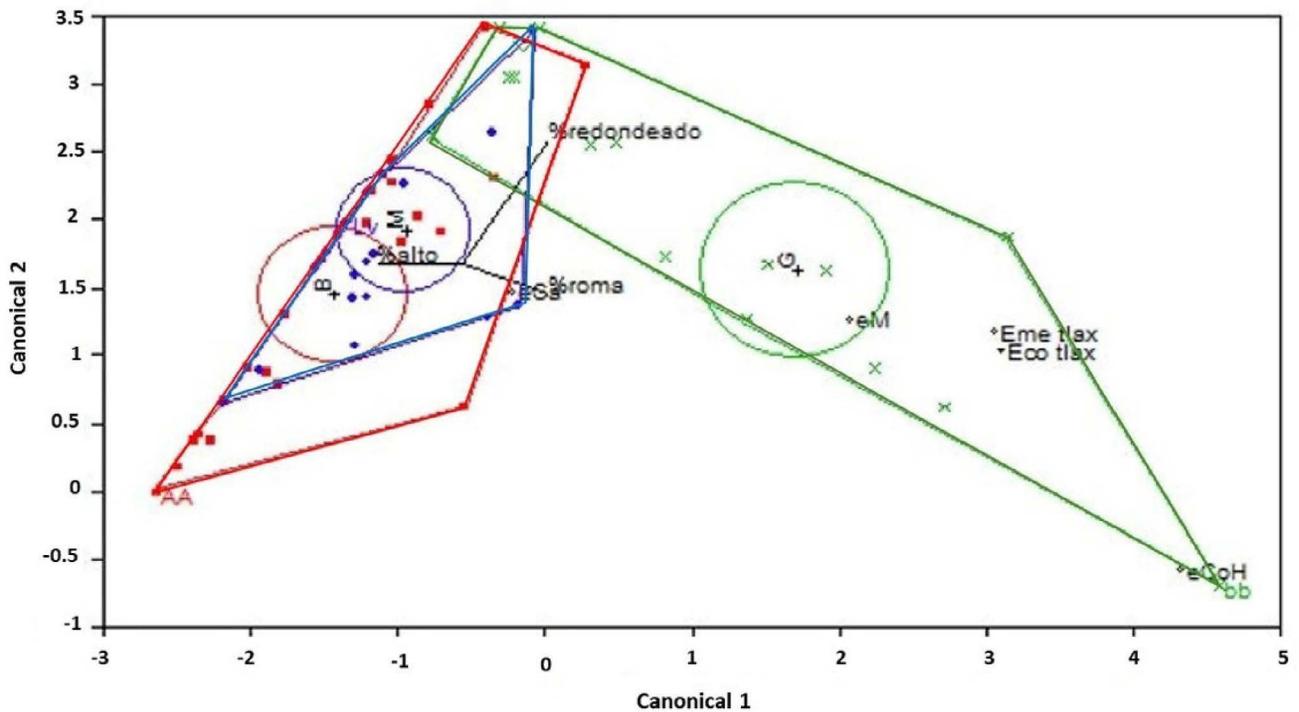


Figura 10. Distribución de las especies definidas por las variables de mesodesgaste (relieve oclusal alto y cúspides redondeadas y romas), utilizando dos tipos de clasificación, la clasificación conservadora (superior) y la clasificación radical (inferior). En ambos casos las figuras en rojo representan a los organismos ramoneadores (B), en azul los de hábitos mixtos (M) y en verde los pacedores (G).

como un mayor uso de los molares, es decir, pudiese tratarse de individuos más viejos por lo que los elementos dentales presentan un desgaste más desarrollado que los pertenecientes a la muestra de Huexoyucan.

Por otro lado, el patrón de mesodesgaste de ambas poblaciones de équidos está definido por una dominancia del relieve oclusal bajo y cúspides redondeadas, con un coeficiente de mesodesgaste superior al valor promedio que presentan actualmente los integrantes del género *Equus* (>1.7) reportado por Shultz y Kaiser (2012; Apéndice 1).

Este valor se asemeja a los presentados por especies pacedoras estrictas, es decir, aquellas que tienen la capacidad de ingerir otro tipo de materia vegetal, como hojas, semillas o frutas, pese a que alrededor del 90% de su dieta se basa en el consumo de materia vegetal altamente abrasiva, como los pastos, que poseen un alto contenido de sílice, sobre todo en zonas cálidas/áridas (UICN 2013; Laredo *et al.*, 1990).

Ahora bien, los resultados arrojados en el patrón de mesodesgaste de las poblaciones de équidos de Tlaxcala e Hidalgo son similares a los observados en *Equus zebra* (Anexo E), especie

considerada como pacedora estricta, la cual actualmente habita estepas áridas de África del Sur donde la temperatura promedio ronda alrededor de los 16.5° C (Kottke *et al.*, 2006; Schulz y Kaiser, 2012). El patrón de mesodesgaste de cada especie no refleja parámetros ambientales por sí mismo; sin embargo, estas variables climáticas influyen directamente en el tipo de vegetación y, por lo tanto, en lo abrasiva que puede llegar a ser la dieta.

Aunado a esto, los resultados obtenidos mediante el análisis de mesodesgaste realizado a la muestra fósil de équidos de Huexoyucan y Tezontepec son consistentes con lo propuesto por Bravo-Cuevas *et al.* (2011) quienes, mediante un análisis de mesodesgaste para *E. conversidens* de Hidalgo tuvieron una dieta semejante a la del bisonote de las planicies (*Bison bison*), basada en la ingesta de materiales con un alto contenido de sílice, colocando a esta especie como pacedora, en coincidencia con los resultados obtenidos por Pérez-Crespo *et al.* (2009).

Posteriormente, Marín-Leyva *et al.* (2016), por medio de un análisis de isótopos estables de carbono y oxígeno, determinó que *E. mexicanus*, *E. conversidens* y *E. cedralensis*, provenientes de dos

localidades del centro occidente de México, ocuparon un hábitat altamente heterogéneo con una mezcla de plantas tipo C3 y C4, lo cual pudiera ser considerado como característico en espacios abiertos.

Por otro lado, aunque los valores de mesodesgaste de poblaciones de *Equus conversidens* analizadas en este trabajo se relacionen de manera cercana con organismos actuales como *Ceratomtherium simim*, *Damaliscus lunatus* y *Equus zebra*, no es posible considerar una equivalencia climática, ya que el patrón de desgaste en muestras fósiles no refleja las condiciones bióticas o abióticas como clima, temperatura, precipitación o humedad (Schulz y Kaiser, 2012), por lo que el patrón de mesodesgaste solo refleja el grado de abrasión de la dieta de las especies y permite reconocer de manera indirecta el tipo de hábitat que ocuparon.

Considerando lo anterior, podemos inferir que las poblaciones de *Equus conversidens* de San Mateo Huexoyucan y Villa de Tezontepec, habitaron áreas muy parecidas, las cuales eran grandes praderas de pastizales que bordeaban cuerpos de agua. Esta aproximación coincide con lo propuesto por Pérez-Crespo *et al.* (2009); Carbot-Chanona y Gómez-Pérez (2013); Marín-Leyva *et al.* (2016) quienes coinciden en que *Equus conversidens* habitó amplias zonas abiertas muy similares a las actuales sabanas o los grandes pastizales.

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos a través del análisis de mesodesgaste y su comparación sugieren que las poblaciones de *Equus conversidens* de San Mateo Huexoyucan, Tlaxcala, y Villa de Tezontepec, Hidalgo, habitaron ambientes similares a pastizales asociados a cuerpos de agua. Este hallazgo respalda datos previos sobre la preferencia de estas poblaciones por hábitats abiertos con características de vegetación de plantas C4, altamente abrasiva, similar a las sabanas actuales.

En conjunto, estos resultados aportan evidencia adicional sobre las adaptaciones ecológicas y los hábitos alimenticios de *E. conversidens*, fortaleciendo la comprensión de la dinámica paleoambiental y paleoecológica de estas especies en el Pleistoceno de México.

Agradecimientos

Agradecemos a los revisores anónimos por sus comentarios y sugerencias realizados, los cuales enriquecieron notablemente la versión final. A la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, en específico al Dr. Víctor Manuel Bravo Cuevas y al M. en C. Miguel Ángel Cabral Perdomo, así como al Dr. Carlos Castañeda Posadas de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, por permitirnos el acceso a las respectivas colecciones institucionales, por sus consejos y enseñanzas.

LITERATURA CITADA

- Barnard, J. 1999. *Antidorcas marsupialis* (en línea), *Animal Diversity Web*. Consultado el 9 de septiembre de 2024 en https://animaldiversity.org/accounts/Antidorcas_marsupialis/.
- Barrón-Ortiz CI, L.S. Avilla, C.N. Jass, V.M. Bravo-Cuevas, H. Machado y D. Mothé. 2019. What Is *Equus*? Reconciling Taxonomy and Phylogenetic Analyses. *Front. Ecol. Evol.*, 7:343. doi: 10.3389/fevo.2019.00343
- Bell, Ch., J., Lundelius, E.L. Jr, Barnosky, A.D. Graham, R. W. Lindsay, E.H. Ruez, D.R. Semken Jr., H.A. Webb, y R.J. Zakrewski. 2004. The Blancan, Irvingtonian and Rancholabrean Mammal Ages. Pp. 232-314, en: *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America: E.U.A.* (Woodburne M. O., ed.) Columbia University Press.
- Bonilla-Toscano L. 2011. *Descripción e identificación de la mastofauna fósil del municipio de Panotla, Tlaxcala*. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología BUAP. Puebla, México.
- Bonilla-Toscano, L.R., A.H. Marín-Leyva, J. Madurell y D. de Miguel. 2013. *Aproximación paleoambiental y dietaria de los équidos de Huexoyucan, Tlaxcala y Carihuela, España*. Programa y Resúmenes del VIII Congreso Latinoamericano de Paleontología & XIII Congreso Mexicano de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología, A.C. – Museo Dugès, Universidad de Guanajuato, Guanajuato, México.
- Bravo-Cuevas, V.M., E. Jiménez-Hidalgo y J. Priego-Vargas. 2011. Taxonomía y alimento alimentario de *Equus conversidens* (Perissodactyla, Equidae) del Pleistoceno tardío (Rancholabreano) de Hidalgo, Centro de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 28:65-82.
- Carbot-Chanona, G. y L.E. Gómez-Pérez. 2013. Use of mesowear analysis for inferring paleodietary habitats of *Equus conversidens* (Perissodactyla: Equidae) from the Late Pleistocene of Chiapas, Mexico. Pp. 41, en: *Programa y Resúmenes del VIII Congreso Latinoamericano de Paleontología & XIII Congreso Mexicano de Paleontología*. Sociedad Mexicana de Paleontología, A.C. – Museo Dugès. (Reynoso, V., H.B. Oseguera-Montiel y P. Flores-Mejía, eds.) Universidad de Guanajuato, Guanajuato, México.
- Cirilli, O., H. Machado, J. Arroyo-Cabrales, C.I. Barrón-Ortiz, E. Davis, C.N. Jass, A.M. Jukar, Z. Landry, A.H. Marín-Leyva, L. Pandolfi, D. Pushkina, L. Rook, J. Saarinen, E. Scott, G. Semprebon, F. Strani, N.A. Villavicencio, F. Kaya, y R.L. Bernor. 2022. Evolution of the Family Equidae, Subfamily Equinae, in North, Central and South America, Eurasia and Africa during the Plio-Pleistocene. *Biology*, 11:1258. <https://doi.org/10.3390/biology11091258>
- De Bord, D. 2009. *Alces alces* (en línea), *Animal Diversity Web*. Consultado el 9 de septiembre de 2024 en https://animaldiversity.org/accounts/Alces_alces/

- De la Fuente F.S. 2011. *Análisis discriminante*. Universidad Autónoma de Madrid. Fac. Ciencias Económicas y Empresariales.
- DeMiguel, D., M. Fortelius, B. Azanza y J. Morales. 2008. Ancient feeding state of ruminants reconsidered: earliest grazing adaptation claims a mixed condition for Cervidae. *BMC Evolutionary Biology*, 8:13.
- DeMiguel, D., M. Fortelius, B. Azanza y J. Morales. 2011. Paleoenvironments and paleoclimate of the Middle Miocene of central Spain: A reconstruction from dental wear of ruminants. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 302: 452-463.
- Derrig, J. 2003. *Ammodorcas clarkei* (en línea), Animal Diversity Web. Consultado el 9 de septiembre de 2024 en https://animaldiversity.org/accounts/Ammodorcas_clarkei/
- Ellis, E. 1999. *Ceratotherium simum* Animal Diversity Web. Consultado el 9 de septiembre de 2024 en https://animaldiversity.org/accounts/Ceratotherium_simum/
- De la Vega, S.E. 1992. Propuesta de nomenclatura estratigráfica para la cuenca de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 10:26-36.
- Estes, R.D. 1991. Hartebees, topi, blesbok and wildebeests: Tribe Alcephini. Pp. 142-146, en: *The Behavior Guide to African Mammals. Including Hoofed mammals, carnivores, primates*. University of California Press, Los Angeles. E.U.A.
- Fahey, B. 1999. *Rhinoceros unicornis* (On-line), Animal Diversity Web Consultado el 9 de septiembre de 2024 en https://animaldiversity.org/accounts/Rhinoceros_unicornis/
- Fenarec, S.R. 2003. Stable isotopes, hypsodonty, and the paleodiet of *Hemiauchenia* (Mammalia: Camelidae): a morphological specialization creating ecological generalization. *Paleobiology*, 29:230-242.
- Fortelius, M. y N. Solounias. 2000. Functional characterization of ungulate molars using abrasion-attribution wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. *American Museum Novitates*, 3301:1-36.
- Franz-Ondental, T.A., T.M. Kaiser y R.L. Bernor. 2003. Systematics and dietary evaluation of a fossil equid from South Africa. *South African Journal of Science*, 99:453-459.
- Grubb, P. 1981. *Equus burchelli*. *Mammalian species*. 157:1-9.
- Heintzman, P.D., G.D. Zazula, R.D.E. MacPhee, E. Scott, J.A. Cahill, B.K. McHorse, J.D. Kapp, M. Stiller, M.J. Woller, L. Orlando, J. Southon. D.G. Froese, B. Shapiro. 2017. A new genus of horse from Pleistocene North America. *eLife*, 6:1-43.
- Hollingshead, A. 2010. *Equus grevyi* (en línea), Animal Diversity Web. Consultado el 9 de septiembre de 2024 en https://animaldiversity.org/accounts/Equus_grevyi/
- Hulbert, R.C., 1989. Phylogenetic interrelationships and evolution of North American Late Neogene Equinae. Pp. 176-193, en: *The Evolution of perissodactyls* (Protero D.R. y R.M. Schoch, eds.) New York, E. U. A., Oxford University Press.
- INAH. 2024. Evolución del caballo se dio en América, no en Europa, a largo de 60 millones de años, revelan registros paleontológicos. [Internet]. Boletín No. 646. CDMX. Disponible: <https://www.inah.gob.mx/boletines/evolucion-del-caballo-se-dio-en-america-no-en-europa-a-largo-de-60-millones-de-anos-revelan-registros-paleontologicos>. [Consultado el 25 de noviembre de 2024.]
- Jiménez-Hidalgo E., G. Carbot-Chanona, R. Guerrero-Arenas, V.M. Bravo-Cuevas, G.G. Holdridge y I. Israde-Alcántara. 2019. Species diversity and paleoecology of Late Pleistocene Horses from Southern Mexico. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7:394.
- Johnson, N.C. 2009. Consecuencias ecológicas de Late Quaternary extinciones de megafauna. *Proc. R. Soc. B*. 276:2509-251.
- Kaiser, T.M. y M. Fortelius. 2003. Differential mesowear in occluding upper and lower molars: Opening mesowear analysis for lower molars and premolars in hypsodont horses. *Journal of Morphology*, 258:67-83.
- Koch, P. L., K.A. Hoppe y S.D. Webb. 1998. The isotopic ecology of late Pleistocene mammals in North America, Part 1. Florida. *Chemical Geology*, 152:119-138.
- Laredo, M.A., J. Anzola y A. Cuesta. 1990. Efecto del contenido de sílice en la digestibilidad de la materia seca de las gramíneas tropicales. *Pasturas tropicales*, 12:7-10.
- MacFadden B.J. 1992. *Fossil Horses: systematics, paleobiology, and evolution of the Family Equidae*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- MacFadden, B.J. y T.E. Cerling. 1996. Mammalian herbivore communities, ancient feeding ecology and carbon isotopes: a 10 million-year sequence from the Neogene of Florida. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16:103-115.
- Marín-Leyva, A.H., J. Arroyo-Cabrales, M.L. García-Zepeda, J. Ponce-Saavedra, P. Schaaf, V.A. Pérez-Crespo, P. Morales-Puente, E. Cienfuegos-Alvarado y M.T. Alberdi. 2016. Feeding ecology and habitat of Late Pleistocene Equus horses from west-central Mexico using carbon and oxygen isotopes variation. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 33:157-169.
- Marín-Leyva, A.H., M.T. Alberdi, M.L. García-Zepeda, J. Ponce-Saavedra, P. Schaaf, J. Arroyo-Cabrales y M. Bastir. 2019. Morfometría geométrica en elementos óseos postcraneales de los caballos del Pleistoceno tardío en México: implicaciones taxonómicas y ecomorfológicas. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 36:195-206.
- Marín-Leyva, A.H., S. Delgado-García, M.L. García-Zepeda, J. Arroyo-Cabrales, J.R. López-García, R.A. Plata-Ramírez y E. Meléndez-Herrera. 2022. Environmental inferences based on the dietary ecology of camelids from west-central Mexico during the Late Pleistocene. *Historical Biology*, 35:1011-1027. <https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2073822>
- Martínez, L.M., H.M. López-Amor y A. Pérez-Pérez. 2001. Microestratificación dentaria y alteraciones del esmalte dentario en Hominos Plio-Pleistoceno de Laetoli y Olduvai (Tanzania). *Rev. Esp. Antrop. Biol.*, 22:61-72.
- Mihlbachler, M.C., F. Rivals, N. Solounias y G.M. Semprebon, 2011. Dietary change and evolution of horses in North America. *Science*, 331:1178-1181.
- Newell, T. 1999. *Damaliscus lunatus* (en línea), Animal Diversity Web. Consultado el 9 de septiembre de 2024 en https://animaldiversity.org/accounts/Damaliscus_lunatus/
- Newell, T. 1999. *Redunca redunca* (en línea), Animal Diversity Web. Consultado el 9 de septiembre de 2024 en https://animaldiversity.org/accounts/Redunca_redunda/
- Newell, T. 1999. *Tragelaphus strepsiceros* (en línea), Animal Diversity Web. Consultado el 9 de septiembre de 2024 en https://animaldiversity.org/accounts/Tragelaphus_strepsiceros/
- Newell, T. y A. Sorin 2003. *Bison bison* (en línea), Animal Diversity Web. Consultado el 9 de septiembre de 2024 en https://animaldiversity.org/accounts/Bison_bison/
- Payne, J. 2003. *Litocranius walleri* (en línea), Animal Diversity Web. Consultado el 9 de septiembre de 2024 en https://animaldiversity.org/accounts/Litocranius_walleri/
- Pérez-Crespo, V.A., B. Sánchez-Chillón, J. Arroyo-Cabrales, M.T. Alberdi, J.O. Polaco, S. Santos-Moreno, M. Benammi, P. Morales-Puente y E. Cienfuegos-Alvarado. 2009. La dieta y el hábitat del mamut y los caballos del Pleistoceno tardío de El Cedral con base en isótopos estables ($\delta^{13}C$, $\delta^{18}O$). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26:347-355.
- Pérez-Crespo, V.A., G. Carbot-Chanona, P. Morales-Puente, E. Cienfuegos-Alvarado y F.J. Otero. 2015. Paleoambiente de la Depresión Central de Chiapas, con base en isótopos estables de carbono y oxígeno. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 32:273-282.

- Pérez-Crespo, V.A., J. Arroyo-Cabrales, E. Cienfuegos-Alvarado, S. Rodríguez-Franco, C.Y. Ortiz Reyes y F. Otero. 2023. Feeding habits of Columbian mammoths (*Mammuthus columbi*) from Santa Lucía IV (Late Pleistocene), State of México, México: Stable isotopes analyses. *Journal of Paleontology*, 45:123-145. <https://doi.org/10.1234/jpaleo.2023.6789>
- Ramírez-Cruz, G.A. y M. Montellano-Ballesteros. 2014. Two new Glyptodont records (Mammalia: Cingulata) from the Late Pleistocene of Tamaulipas and Tlaxcala, Mexico: Implications for the taxonomy of the genus *Glyptotherium*: *The Southwestern Naturalist*, 59:522-530. <https://doi.org/10.1894/jkf-45>.
- Rivals, F. y B. Deniaux. 2003. Dental microwear analysis for investigating the diet on argali population (*Ovis amon antiqua*) of mid-Pleistocene age, Caune de l' Arago Cave, eastern Pyrenees, France. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleocology*, 193:443-455.
- Roe, B. 2002. *Hippotragus equinus* (en línea), Animal Diversity Web. Consultado el 9 de septiembre de 2024 en https://animaldiversity.org/accounts/Hippotragus_equinus/
- Rønning, E. 2002. *Hippotragus Niger* (On-line), Animal Diversity Web. Consultado el 9 de septiembre de 2024 en <https://animaldiversity.org/>
- Sánchez-Salinas, M., E. Jiménez-Hidalgo, J.A. Cruz, y C. Castañeda-Posadas. 2020. Nuevos registros de mamíferos pleistocénicos de San Mateo Huexoyucán, Tlaxcala y el segundo registro de juveniles de *Mammuthus* en México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 72:A240919.
- Sedov, S., E. Solleiro-Rebolledo, B. Terhorst, J. Solé, M.L. Flores-Delgado, G. Werner y T. Powtsch. 2009. The Tlaxcala basin paleosol sequence: A multiscale proxy of middle to late Quaternary environmental change in central México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26:448-465.
- Servicio Geológico Mexicano. 2008. *Carta Geológico-Minera Estados de Puebla y Tlaxcala*. Esc. 1:500 000.
- Schulz, E. y T.M. Kaiser. 2012. Historical distribution, habitat requirements and feeding ecology of the genus *Equus* (Perissodactyla). *Mammal Review*, 1-18.
- Solounias N., F. Rivals y. G.M Semperebon. 2010. Dietary interpretation and paleoecology of herbivores from Pikermi and Samos (late Miocene of Greece). *Paleobiology*, 36:113-136.
- Teaford M.F. 1988. Scanning electron microscope diagnosis of wear patterns versus artifacts on fossil teeth. *Scanning Microscopy*, 2:1167-1175.
- IUCN SSC Antelope Specialist Group. 2016. *Damaliscus lunatus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T6235A50185422. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T6235A50185422.en>. Accessed on 18 January 2025.
- Vilaclara, G., G. Martínez-Mekler, E. Cuna y E. Ugalde. 2009. Diatom-inferred palaeoenvironmental changes of a Pliocene lake disturbed by volcanic activity. *Journal of Paleolimnology*, 44:203-215.
- Zavaleta-Villarreal, V. 2012. *Asignación taxonómica y análisis de variación en équidos pleistocénicos de Villa de Tezontepec, Hidalgo, México*. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, BUAP, Puebla.