

# Hábitos alimenticios de los caballos *Dinohippus mexicanus* y *Neohipparion eurystyle* del Hemphiliano Tardío de Tecolotlán, Jalisco, México

Christian Raúl Barrón Ortiz <sup>1</sup> y José Rubén Guzmán Gutiérrez <sup>2</sup>

## RESUMEN

Se utilizó el método de mesodesgaste para reconstruir los hábitos alimenticios de los équidos fósiles *Dinohippus mexicanus* y *Neohipparion eurystyle* procedentes de la Cuenca de Tecolotlán, Jalisco, México. Para ello, se emplearon los datos de mesodesgaste de 27 ungulados de referencia actuales, los cuales presentan una dieta "típica". Los resultados revelan que la muestra de *D. mexicanus* se acomoda muy cerca de *Ovibos moschatus*, *Gazella thomsoni* y *Gazella granti*, lo cual indica que presentaba una dieta mixta (ramoneador-pacedor), en tanto que *N. eurystyle* se acomoda con los pacedores actuales. Los resultados obtenidos para *D. mexicanus* contrastan con otros estudios en los que, mediante isótopos estables, se determinó que para las localidades de Yepómera (Chihuahua) y Rancho El Ocote (Guanajuato), México, esta especie se alimentaba casi exclusivamente de pastos C4. Futuros estudios permitirán refinar los resultados aquí presentados y contrastar las metodologías que se emplean para inferir la dieta de ungulados extintos.

**Palabras clave:** Paleontología, *Dinohippus mexicanus*, *Neohipparion eurystyle*, mesodesgaste, Tecolotlán, Hemphiliano Tardío.

**Key words:** Paleontology, *Dinohippus mexicanus*, *Neohipparion eurystyle*, Mesowear method, Tecolotlán, Late Hemphillian.

Recibido: 30 de junio de 2009, aceptado: 12 de agosto de 2009

<sup>1</sup> Instituto Nacional de Antropología e Historia, Centro INAH Aguascalientes, chbarron45@yahoo.com

<sup>2</sup> Departamento de Paleontología, Desarrollo Turístico El Caracol, IMAE, paleovert@yahoo.com.mx

## ABSTRACT

The mesowear method was used to reconstruct the dietary behavior of the fossil equids *Dinohippus mexicanus* and *Neohipparion eurystyle* from the basin of Tecolotlán, Jalisco, Mexico. A comparative set of 27 extant ungulates with known "typical" diets was employed. The results show that the sample of *D. mexicanus* clusters in close proximity to *Ovibos moschatus*, *Gazella thomsoni*, and *Gazella granti*, suggesting that this equids was a mixed feeder. On the other hand, *N. eurystyle* clusters within the extant grazers. The results obtained for *D. mexicanus* contrast with previous studies in which, based on the analysis of stable isotopes, this species seems to have been a C4 grazer at the Mexican fossil localities of Yepomera (Chihuahua State) and Rancho El Ocote (Guanajuato State). Further studies will refine the results presented and they will offer the possibility to contrast the methodologies currently used to infer the diet of extinct ungulates.

## INTRODUCCIÓN

En los équidos, así como en otros ungulados, el desarrollo de dientes de coronas altas (dientes hipsodontos) se ha considerado una adaptación para procesar alimento abrasivo, como los pastos (MacFadden, 1992). Es por ello que todos los équidos hipsodontos fósiles han sido considerados ungulados pacedores, como generalmente es el caso para los representantes actuales: caballos, asnos y cebras. Sin embargo, estudios recientes han puesto a prueba esta interpretación y se ha descubierto que diversas especies presentaron un espectro trófico de mayor amplitud (MacFadden, *et al.*, 1999; Kaiser, 2003; Kaiser y Franz-Odenaal, 2004; MacFadden, 2008). Tal es

el caso de *Dinohippus mexicanus* (Lance) 1950. Este équido es considerado el grupo hermano más cercano del género *Equus*, el cual incluye a los équidos actuales y es característico de la última fase del Hemphiliano Tardío de Norteamérica (5.8 a 4.8 millones de años; MacFadden, 1992).

Estudios recientes, empleando isótopos estables y microdesgaste, han demostrado que *Dinohippus mexicanus* presentó un amplio espectro trófico a lo largo de su distribución geográfica. En las localidades de Florida, E.U.A., *D. mexicanus* presentaba una dieta mixta, en tanto que en Texas y México, Yepómera (Chihuahua) y Rancho el Ocote (Guanajuato), se alimentaba principalmente de pastos C4 (MacFadden *et al.*, 1999; MacFadden, 2008). Por otro lado, estos mismos estudios indican que *Neohipparion eurystyle* (Cope) 1893, era principalmente un pacedor C4. Sin embargo, estos trabajos no contemplan el material de la Cuenca de Tecolotlán, Jalisco, occidente de la República Mexicana. La Cuenca de Tecolotlán conserva abundantes restos de vertebrados del Cenozoico Tardío, de los cuales la fauna del Hemphiliano Tardío es la más representativa (Carranza-Castañeda y Miller 2002; Miller y Carranza-Castañeda 2002; Carranza-Castañeda, 2006). En el presente estudio, se analizaron muestras de *D. mexicanus* y *N. eurystyle* procedentes de esta región con la finalidad de reconstruir su dieta, empleando el método de mesodesgaste.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Actualmente existen tres métodos principales para inferir la dieta de ungulados fósiles: isótopos estables, microdesgaste y mesodesgaste. El primero parte del hecho de que las plantas fraccionan los isótopos de carbono en distintas proporciones, dependiendo de la ruta fotosintética que realicen. Las plantas C3 emplean el ciclo fotosintético de Calvin e incluyen a la gran mayoría de los árboles, arbustos y pastos que crecen en zonas de gran altitud, así como aquellos de climas fríos. En contraste, las plantas C4 emplean el ciclo de Hatch-Slack e incluyen a los pastos tropicales y templados. Los mamíferos herbívoros incorporan en sus tejidos los valores isotópicos de su dieta y por lo tanto, es posible determinar si un herbívoro en particular se alimentaba de plantas tipo C3, C4 ó una mezcla de ambas (MacFadden, 2008).

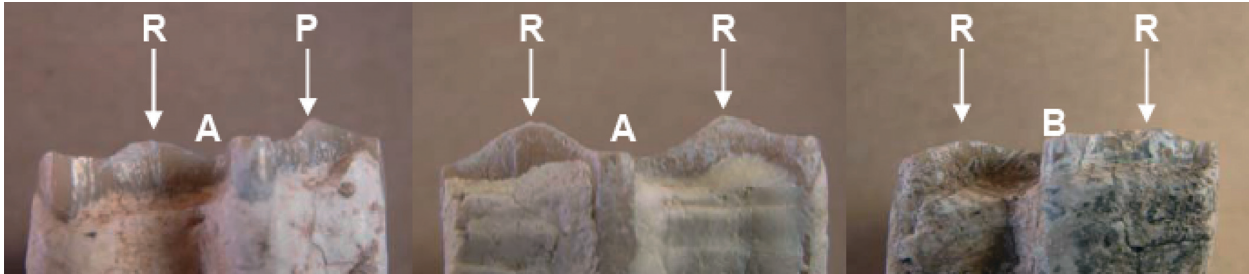
Los otros dos métodos, microdesgaste y mesodesgaste, evalúan los rasgos físicos generados sobre el esmalte por la interacción diente con

diente y diente-alimento. El microdesgaste se concentra en el estudio de los rasgos microscópicos, por ejemplo, surcos y cavidades, los cuales de acuerdo a comparaciones con especies actuales permiten la reconstrucción de la dieta de un ungulado extinto según el patrón de microdesgaste que presente (Solounias y Semprebon, 2002).

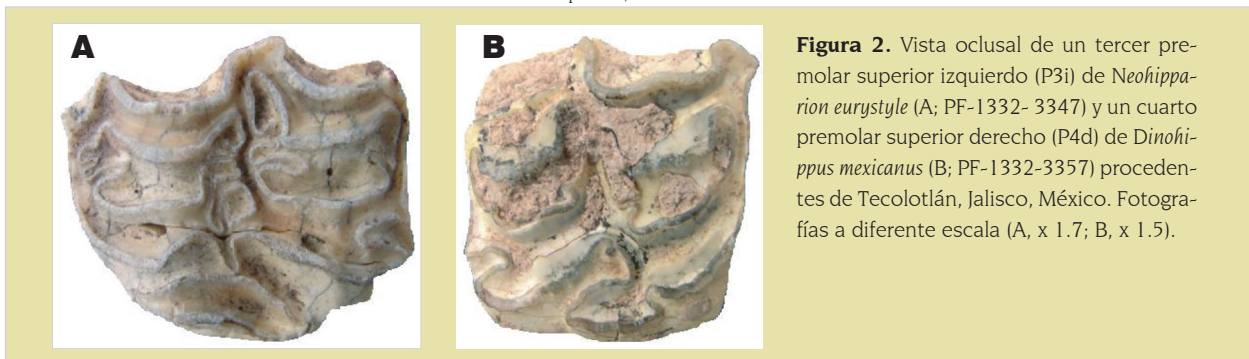
El método de mesodesgaste fue propuesto por Fortelius y Solounias (2000). Originalmente se concentró sobre los segundos molares superiores y posteriormente fue ampliado en los équidos por Kaiser y Solounias (2003) para incluir las últimas cuatro posiciones dentales superiores: P4-M3. El método ha probado ser robusto, brindando resultados consistentes para las tres categorías tróficas principales: ramoneador, mixto y pacedor. Además, ya ha sido aplicado con éxito para diversas especies de équidos, cévidos, jiráfidos y artiodáctilos actuales (Kaiser y Franz-Odenaal, 2004).

El método de mesodesgaste consiste en observar las cúspides bucales del diente formadas sobre el ectolofa (cara externa del molar). Se ha demostrado que la dieta influye en el desarrollo de estas cúspides. Los alimentos abrasivos, como los pastos, tiende a redondear y eliminar las cúspides, en tanto que una dieta de plantas más suaves, tiende a mantenerlas puntiagudas y prominentes. Las variables empleadas en el método de mesodesgaste (Figura 1) son el desarrollo de las cúspides (altas o bajas) y la forma de las mismas (en punta, redonda o plana). Se elabora una matriz de frecuencias de estas variables expresadas en porcentajes, tomándose en cuenta la cúspide más puntiaguda de las dos (Tabla 2). Posteriormente, se compara con los datos de ungulados actuales mediante un análisis jerárquico de conglomerados con liga completa (empleando distancias euclidianas), utilizando el porcentaje de cúspides altas, en punta y planas. De esta forma se encuentra el análogo actual más cercano, en cuanto a dieta, a la muestra bajo estudio. En este trabajo se utilizaron los 27 ungulados actuales de referencia señalados por Fortelius y Solounias (2000). Asimismo, se descartaron dientes sin o con poco desgaste al igual que dientes muy desgastados. El análisis se realizó utilizando el paquete computacional STATISTICA 7.0.

Los ejemplares estudiados se encuentran depositados en la colección particular con número de registro PF-1332, designado por el Instituto Na-



**Figura 1.** Vista bucal de molares superiores de *Dinohippus mexicanus* mostrando las variables consideradas en el método de mesodesgaste. De izquierda a derecha PF-1332-3360, PF-1332-3390 y PF-1332-3505. A= Cúspides altas; B= Cúspides bajas; P= En punta; R=Redonda.



**Figura 2.** Vista oclusal de un tercer premolar superior izquierdo (P3i) de *Neohipparrion eurystyle* (A; PF-1332-3347) y un cuarto premolar superior derecho (P4d) de *Dinohippus mexicanus* (B; PF-1332-3357) procedentes de Tecolotlán, Jalisco, México. Fotografías a diferente escala (A, x 1.7; B, x 1.5).

cional de Antropología e Historia (INAH), que actualmente está bajo resguardo en el Centro INAH Aguascalientes. El material fue colectado sobre la carretera Tecolotlán-Autlán de Navarro, Jalisco. La identificación taxonómica de los ejemplares se realizó utilizando diversas fuentes bibliográficas (Lance, 1950; Carranza-Castañeda y Ferrusquía-Villafranca, 1979; MacFadden, 2006). La muestra de estudio consistió en trece dientes maxilares de *Dinohippus mexicanus* y ocho dientes maxilares de *Neohipparrion eurystyle* (Tabla 1). Fortelius y Solounias (2000) indican que para obtener una aproximación razonable mediante el método de mesodesgaste, se requiere de un mínimo de diez ejemplares. Por tal motivo, los resultados obtenidos para *N. eurystyle* deben considerarse como preliminares.

Cabe mencionar que la muestra de estudio idealmente debe de proceder de un intervalo de tiempo geológicamente corto, ya que la dieta de una especie puede presentar cambios temporales. MacFadden (2008), en su estudio de la paleodieta de los équidos del Hemphiliano Tardío de E.U.A. y México, propone como pertinente un intervalo de tiempo

**Tabla 1.** Ejemplares estudiados.

Especie	Ejemplar	Diente	DC	An	Po
<i>Dinohippus mexicanus</i>	PF-1332-3354	P4d	B	<u>R</u>	-
	PF-1332-3357	P4i	B	<u>P</u>	R
	PF-1332-3360	M1d	A	R	<u>P</u>
	PF-1332-3364	M1d	A	-	<u>R</u>
	PF-1332-3390	M1i	A	<u>R</u>	R
	PF-1332-3391	M2i	A	<u>R</u>	R
	PF-1332-3392	M2d	B	<u>R</u>	R
	PF-1332-3393	M2d	A	<u>P</u>	-
	PF-1332-3419	M3d	A	R	<u>P</u>
	PF-1332-3462	M3i	B	<u>P</u>	P
	PF-1332-3505	M1d	B	<u>R</u>	R
	PF-1332-3506	M2d	A	<u>R</u>	R
	PF-1332-4039	P4d	A	<u>P</u>	P
<i>Neohipparrion eurystyle</i>	PF-1332-3349	M2i	B	PI	<u>R</u>
	PF-1332-3350	M1i	B	R	R
	PF-1332-3374	M3d	B	<u>P</u>	R
	PF-1332-3379	M1i	B	P	<u>P</u>
	PF-1332-3494	M2i	A	<u>R</u>	R
	PF-1332-3495	M1i	B	<u>R</u>	PI
	PF-1332-3501	M3i	B	<u>P</u>	PI
	PF-1332-3661	M1i	B	<u>P</u>	R

Ejemplar, número de catálogo. Diente, tipo de diente (P: premolar; M: molar) y su posición (d: derecha; i: izquierda). DC, desarrollo de las cúspides (A = altas; B = bajas). An, cúspide anterior. Po, cúspide posterior. Forma de las cúspides, P = En punta; R = Redonda; PI = Plana. Para cada molar, el método de mesodesgaste considera la cúspide más puntiaguda de las dos (aquí subrayada), independientemente si se trata de la cúspide anterior o posterior.

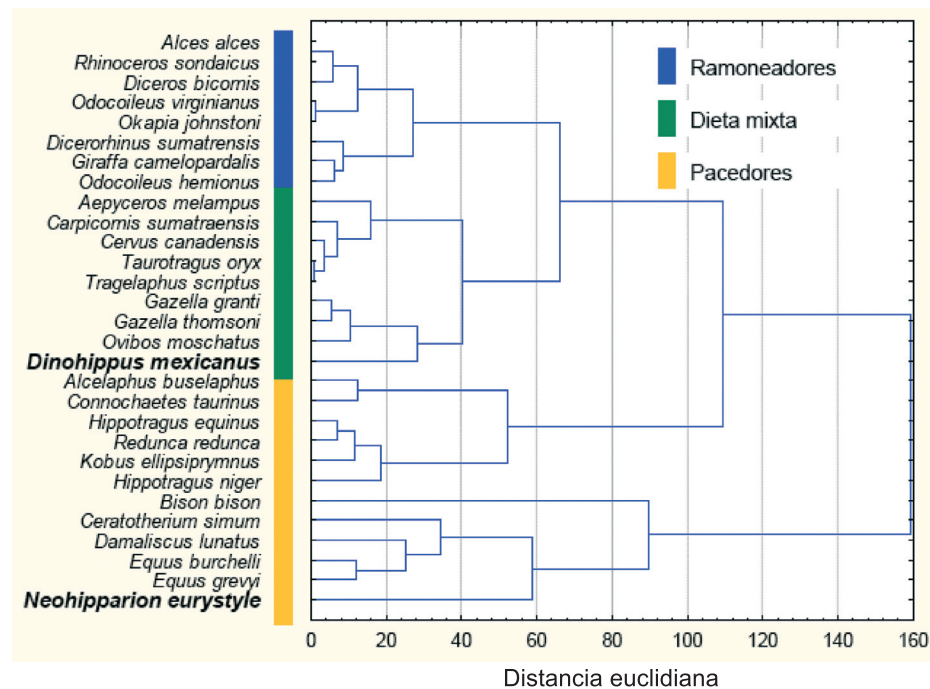
**Tabla 2.** Distribución de las variables de mesodesgaste para la muestra estudiada mostrando los conteos absolutos y el porcentaje de frecuencia.

Especie	n	B	A	P	R	PI	%B	%A	%P	%R	%PI
<i>D. mexicanus</i>	13	5	8	6	7	0	38.5	61.5	46.2	53.8	0
<i>N. eurystyle</i>	8	7	1	4	4	0	87.5	12.5	50.0	50.0	0

A= Cúspides altas; B= Cúspides bajas; P= En punta; R=Redonda; PI= Plana.

que no supere los 100,000 años. Sin embargo, el material de Tecolotlán aquí estudiado carece de datos estratigráficos. Estudios previos de la zona de Tecolotlán realizados por Carranza-Castañeda (2006) han identificado que la secuencia del Hemphiliano Tardío consiste en más de 50 m de depósitos fluviales, lacustres y aluviales, en donde *Dinohippus mexicanus* y *Neohipparion eurystyle* están ampliamente distribuidos. Esta secuencia representa un amplio intervalo de tiempo y, por tanto, se corre el riesgo de que los resultados obtenidos no sean confiables. No obstante, Carranza-Castañeda (2006) identifica dos secciones para la secuencia del Hemphiliano Tardío de Tecolotlán. La sección inferior se caracteriza por la notable abundancia del équido *Nannipus minor*, en tanto que la sección superior carece de esta especie y se han colectado abundantes restos de microvertebrados. Suponemos que los fósiles de la colección PF-1332 provienen de la parte superior de la columna estratigráfica debido a la ausencia de *N. minor* y la presencia de numerosos restos de microvertebrados. Las edades radiométricas presentadas por este mismo autor sugieren que esta sección representa un intervalo de tiempo menor a los 100,000 años y que, por lo tanto, la muestra estudiada de *D. mexicanus* así como de *N. eurystyle*, pudieran encontrarse dentro del intervalo temporal sugerido por MacFadden (2008).

desgaste que se han publicado emplean la prueba de ji-cuadrada ( $X^2$ ) para determinar si hay diferencias significativas entre las distribuciones de las muestras estudiadas. Sin embargo, esta prueba presenta sesgos cuando alguno de los valores esperados es menor que uno y/o cuando el 20 % o más de los valores esperados son menores que cinco (Lieberman, 1971). Tal es el caso para los datos obtenidos en este estudio. Es por ello que se empleó la prueba exacta de Barnard. Esta prueba muestra que los valores absolutos de mesodesgaste para *Neohipparion eurystyle*, difieren significativamente de *Dinohippus mexicanus* en lo que respecta al desarrollo de las cúspides (P = 0.041). La mayor proporción de cúspides altas en esta última especie sugiere que presentaba una dieta menos abrasiva. El análisis jerárquico de conglomerados (Figura 3) ubica la muestra de *D. mexicanus* de Tecolotlán con los ungulados



**Figura 3.** Diagrama jerárquico de conglomerados para la muestra estudiada de *Dinohippus mexicanus* y *Neohipparion eurystyle* comparada con un conjunto de ungulados "típicos", utilizando el porcentaje de cúspides altas, en punta y planas.

## RESULTADOS

La gran mayoría de los trabajos de meso-

actuales *Ovibos moschatus* (buey almizclero), *Gazella thomsoni* (gacela de Thomson) y *Gazella granti* (gacela de Grant), los cuales son considerados herbívoros de dieta mixta (Fortelious y Solonias, 2000). Por otro lado, *Neohipparion eurystyle* se acomoda junto con los pacedores actuales *Ceratotherium simum* (rinoceronte blanco), *Damaliscus lunatus* (topi), *Equus burchelli* (cebra de Burchell) y *Equus grevyi* (cebra de Grévy). La Figura 4 muestra los histogramas de frecuencia de las variables de mesodesgaste de *D. mexicanus* y *N. eurystyle* comparadas con un ungulado de dieta mixta (*Ovibos moschatus*) y un pacedor actual (*Damaliscus lunatus*).

## DISCUSIÓN

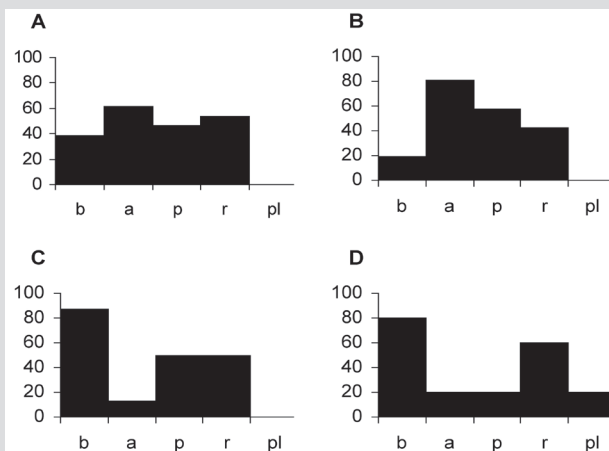
Los resultados obtenidos para *Neohipparion eurystyle* son congruentes con los presentados por otros estudios. Tanto para las localidades de Florida y Texas, E.U.A., así como para las de Chihuahua y Guanajuato, México, esta especie es considerada principalmente un pacedor C4 (MacFadden *et al.*, 1999; MacFadden, 2008). En contraparte, los resultados presentados para *Dinohippus mexicanus* contrastan con los obtenidos, mediante isótopos estables, para otras localidades de Norteamérica. MacFadden (2008) encontró que los ejemplares de Texas, Chihuahua (Yepómera) y Guanajuato (Rancho El Ocote), presentan valores isotópicos característicos de organismos con una dieta a base de pastos C4. Solamente el material de Florida presenta valores isotópicos congruentes con una dieta mixta; el análisis de microdesgaste para este mismo material también sugiere una dieta mixta o, inclusive, ramoneadora (MacFadden *et al.*, 1999). No obstante que se trata de métodos diferentes, organismos que se alimentan exclusivamente de pastos, tanto C4 como C3, muestran un patrón de mesodesgaste muy característico, el cual no está presente en la muestra de Tecolotlán.

Sin duda, *D. mexicanus* presentó un amplio espectro trófico a lo largo de su distribución geográfica. Casos similares se han reportado para otros équidos (Kaiser, 2003; Kaiser y Franz-Odenaal, 2004), incluyendo la cebra *Equus burchelli* (Kaiser y Schulz, 2006). Estos autores indican que la discrepancia trófica entre las poblaciones contemporáneas de una misma especie, se correlaciona con diferencias en el ambiente que cada población ocupó, ya que el tipo y disponibilidad

de alimento se ve influenciado por diversos parámetros ambientales. La señal de mesodesgaste de *D. mexicanus* de Tecolotlán indica que tenía acceso y consumía pastos al igual que otro tipo de plantas menos abrasivas. De esta manera se plantea la posibilidad de que, durante el Hemphiliano Tardío, esta zona estuvo constituida por un mosaico vegetacional como se ha propuesto para Florida (MacFadden 2008) o, quizá, por una marcada estacionalidad entre la temporada de lluvias y el periodo de secas que generó una oscilación entre la disponibilidad de pastos y otro tipo de plantas menos abrasivas. Los resultados obtenidos para *N. eurystyle* de la Cuenca de Tecolotlán claramente sugieren una dieta a base de pastos, comparable a lo que ocurre en Florida (MacFadden *et al.*, 1999; MacFadden, 2008), lo cual brindaría apoyo a la primera hipótesis. No obstante, para poder presentar una reconstrucción del paleoambiente predominante durante el Hemphiliano Tardío en esta región de México, resulta indispensable la integración de estos resultados junto con el análisis completo de la fauna y flora, incluyendo el estudio de isótopos estables y microdesgaste.

## CONCLUSIONES

El análisis de mesodesgaste realizado en este trabajo sugiere que *Dinohippus mexicanus* de Tecolotlán, Jalisco, presentaba una alimentación mixta (ramoneador-pacedor), en tanto que el



**Figura 4.** Histogramas de frecuencia de las variables de mesodesgaste porcentaje (%) de cúspides bajas (b), altas (a), en punta (p), redondas (r) y planas (pl) para los équidos *Dinohippus mexicanus* (A) y *Neohipparion eurystyle* (C) de Tecolotlán, Jalisco, al igual que los ungulados actuales *Ovibos moschatus* (B) y *Damaliscus lunatus* (D).

patrón de mesodesgaste de *Neohipparion eurysyle* indica una dieta constituida principalmente por pastos. Estos resultados sugieren que la zona de Tecolotlán, durante el Hemphiliano Tardío, estuvo conformada por un mosaico vegetacional. No obstante, se considera conveniente realizar análisis de isótopos estables y microdesgaste, así como estudiar una muestra de mayor tamaño para obtener resultados más consistentes. Asimismo, estos estudios permitirán contrastar las metodologías que actualmente se emplean para inferir la dieta de ungulados extintos.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a los revisores anónimos por sus valiosos comentarios que sin duda mejoraron el manuscrito original. Se agradece también al maestro José de Jesús Ruiz Gallegos del Departamento de Estadística de la Universidad Autónoma de Aguascalientes por sus comentarios y a la Bióloga Blanca Elizabeth Romo Rábago por haber revisado la primera versión del manuscrito.

## REFERENCIAS

- CARRANZA-CASTAÑEDA, O., Late Tertiary fossil localities in central Mexico, between 19°-23°N, en Carranza-Castañeda, O. y Lindsay, E.H. (eds.), *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología y Centro de Geociencias. Publicación Especial 4, 45 - 60, 2006.
- CARRANZA-CASTAÑEDA, O. y FERRUSQUÍA-VILLAFRANCA, I., El género *Neohipparion* (Mammalia-Perissodactyla) de la fauna local Rancho El Ocote, (Plioceno Medio) de Guanajuato, México, *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 3, 29 - 38, 1979.
- CARRANZA-CASTAÑEDA, O. y MILLER, W., Inmigrantes sudamericanos en las faunas del terciario tardío del centro de México, en Montellano-Ballesteros, M. y Arroyo-Cabral, J., (coord.) *Avances en los estudios paleomastozoológicos*. Instituto Nacional de Antropología e Historia. 69 - 81, 2002.
- FORTELIUS, M. y SOLOUNIAS, N., Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets, *American Museum Novitates*. 3301, 36 pp., 2000.
- KAISER, T.M., The dietary regimes of two contemporaneous populations of *Hippotherium primigenium* (Perissodactyla, Equidae) from the Vallesian (Upper Miocene) of Southern Germany, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 198, 381 - 402, 2003.
- KAISER, T.M. y FRANZ-ODENDAAL, T.A., A mixed-feeding *Equus* species from the Middle Pleistocene of South Africa, *Quaternary Research*. 62, 316 - 323, 2004.
- KAISER, T.M. y SCHULZ, E., Tooth wear gradients in zebras as an environmental proxy - A pilot study, *Mitteilungen des. Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*. 103, 187 - 210, 2006.
- KAISER, T.M. y SOLOUNIAS, N., Extending the tooth mesowear method to extinct and extant equids, *Geodiversitas*. 25, 321 - 345, 2003.
- LANCE, J. F., Paleontología y Estratigrafía del Plioceno de Yepómera, Estado de Chihuahua 1ª parte: équidos, excepto *Neohipparion*, *Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Boletín*. 54, 81 pp., 1950.
- LIEBERMAN, B., *Contemporary problems in statistics: a book of readings for the behavioral sciences*. New York: Oxford, 446 pp., 1971.
- MACFADDEN, B.J., *Fossil Horses, Systematics, Paleobiology and Evolution of the Family Equidae*. New York: Cambridge University Press, 362 pp., 1992.
- MACFADDEN, B.J., Early Pliocene (Latest Hemphillian) horses from the Yepómera local fauna, Chihuahua, Mexico, en Carranza-Castañeda, O. y Lindsay, E.H. (eds.), *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología y Centro de Geociencias. Publicación Especial 4, 33 - 43, 2006.
- MACFADDEN, B.J., Geographic variation in diets of ancient populations of 5-million-year-old (early Pliocene) horses from southern North America, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 266, 83-94, 2008.
- MACFADDEN, B.J., SOLOUNIAS, N. y CERLING, T.E., Ancient diets, ecology, and extinction of 5-million-year-old horses from Florida, *Science*. 283, 824-827, 1999.
- MILLER, W., y CARRANZA-CASTAÑEDA, O., Importance of Mexico's late Tertiary mammalian faunas, en Montellano-Ballesteros, M. y Arroyo-Cabral, J., (coord.) *Avances en los estudios paleomastozoológicos*. Instituto Nacional de Antropología e Historia. 83-101, 2002.
- SOLOUNIAS, N. y SEMPREGON, G., Advances in reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids, *American Museum Novitates*. 3366, 49 pp., 2000.